

БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ
(БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И ПОЗВОНОЧНЫХ)

УДК 597.423:577.115:591.3

СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В БИОМАССЕ МОЛОДИ
СИБИРСКОГО ОСЕТРА (*ACIPENSER BAERII*, BRANDT, 1869)
В УСЛОВИЯХ АКВАКУЛЬТУРНОГО ВЫРАЩИВАНИЯ

© 2022 г. А. Е. Рудченко^а *, Л. А. Меньшикова^б

^аФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет», пр. Свободный, 79, Красноярск, 660041 Россия

^бЕнисейский филиал ФГБУ «Главрыбвод», о. Отдыха, 19/3, Красноярск, 660093 Россия

*e-mail: arudchenko@sfu-kras.ru

Поступила в редакцию 14.09.2021 г.

После доработки 06.12.2021 г.

Принята к публикации 10.12.2021 г.

Проведено исследование состава и содержания жирных кислот в биомассе молоди сибирского осетра (*Acipenser baerii*), выращенного в аквакультуре, для пополнения численности популяции осетра в р. Енисей. Для изучения динамики состава жирных кислот, в процессе роста молодь исследовали на разных стадиях постэмбрионального развития – в период эндогенного и экзогенного питания. Было установлено, что на состав жирных кислот в биомассе молоди значительное влияние оказывает источник пищи. Насыщенные и мононенасыщенные жирные кислоты используются молодь сибирского осетра в качестве источников энергии для роста и развития. Полиненасыщенные жирные кислоты и докозагексаеновая кислота (ДГК) имели тенденцию к накоплению в биомассе осетра от стадии предличинки до стадии сеголетка. Содержание эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК) и ДГК (мг г^{-1}) значительно снижалось к стадии сеголетка из-за уменьшения общего содержания жирных кислот в биомассе молоди осетра. Однако уровни ЭПК и ДГК в биомассе сеголеток сибирского осетра перед выпуском в естественную среду обитания были на относительно высоком уровне, что может способствовать развитию необходимых адаптивных реакций и высокому уровню выживаемости молоди.

Ключевые слова: сибирский осетр, жирные кислоты, липиды, постэмбриональное развитие, аквакультура

DOI: 10.31857/S0475145022020124

ВВЕДЕНИЕ

Осетровые виды рыб, в частности сибирский осетр (*Acipenser baerii*, Brandt, 1869), являются одними из самых ценных видов рыб. Однако численность популяций осетровых рыб в бассейнах российских рек неуклонно снижалась с середины прошлого века (Гадинов и Крючкова, 2008). Такая динамика была вызвана, в первую очередь, переловом и браконьерством, а также ухудшением условий окружающей среды, вызванным загрязнением и изменением уровня режима рек (Jalali et al., 2008; Nieminen et al., 2014). Популяция сибирского осетра реки Енисей значительно пострадала после массового перелова в середине прошлого века (Гадинов и Крючкова, 2008). Восстановление этой популяции осетра затрудняется значительным браконьерским выловом. Кроме того, сибирский осетр долго достигает половой зрелости, имеет значительные интервалы между икрометанием и относительно низкую плодови-

тость в северных водных экосистемах (Nieminen et al., 2014).

Аквакультурное выращивание молоди осетровых рыб с последующим выпуском в естественную среду обитания является одним из главных методов восстановления численности популяции этих видов рыб (Luo et al., 2017). Выращивание личинок рыб в контролируемых условиях аквакультуры способствует правильному развитию молоди рыб, рост которой зависит от многих факторов, таких как температура, соленость, концентрация кислорода, количество и качество пищи (Engstrom-Ost et al., 2005). Необходимым условием для успешного выращивания личинок рыб является также оптимальный состав жирных кислот (ЖК) в корме (Lund et al., 2012). Наиболее важными ЖК в питании молоди рыб являются полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК), такие как: омега 6 арахидоновая кислота (АРК, 20:4n-6), а также эйкозапентаеновая (ЭПК, 20:5n-3) и, в особенности, докозагексаеновая (ДГК, 22:6n-3) кислоты

Таблица 1. Характеристика молоди сибирского осетра (*Acipenser baerii*)

	Возраст, дни	Питание	<i>L</i> , мм	<i>W</i> , г	Общие липиды, мг г ⁻¹ (сырой массы)	<i>N</i> , экз
Предличинки	0	Эндогенное	14.8 ± 3.5	0.017 ± 0.006	235.5 ± 21.3	20
Личинки	4	Эндогенное	16.2 ± 2.8	0.028 ± 0.009	162.2 ± 13.2	20
Мальки	20	Корм	31.2 ± 5.9	0.089 ± 0.010	46.2 ± 3.6	20
Сеголетки	65	Корм	73.8 ± 15.1	0.951 ± 0.220	6.7 ± 2.8	15

омега 3 серии. АРК и ЭПК являются предшественниками липидных медиаторов, принимающих участие в стрессовых реакциях организма молоди рыб (Tocher, 2010). ДГК – важный структурный компонент мембраны нервных клеток и принимает активное участие в формировании первичных нервных тканей (Luo et al., 2017). Дефицит этой кислоты в организме личинок и молоди рыб приводит к нарушению развития мозга, снижению чувствительности к слуховым и визуальным стимулам, слабой реакции на стресс, снижению фагоцитарной активности клеток против патогенов, появлению аномалий в развитии (Montero et al., 2003; Tocher, 2010; Lund et al., 2012; Mesa-Rodriguez et al., 2018). Дефицит ЭПК и ДГК в корме подращиваемого в аквакультуре осетра может привести к повышенной смертности молоди рыб при ее выпуске в естественную экосистему из-за значительных изменений условий обитания. Что, в свою очередь, может привести к снижению эффективности мероприятий по восполнению численности диких популяций осетров.

Целью данного исследования являлась оценка состава и содержания ЖК в молоди сибирского осетра, выращиваемой в аквакультуре, с момента вылупления из икры до выпуска в естественную среду обитания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Аквакультурное подращивание молоди сибирского осетра для восполнения популяции р. Енисей осуществляется ГОСП “Белоярский рыбо-разводный завод” ФГБУ “Главрыбвод” (Республика Хакасия, Алтайский район, пос. Изыхские Копи), который ежегодно выпускает в реку более 1.5 млн молоди осетра. Половые продукты сибирского осетра отбирались у диких производителей из р. Енисей (район п. Бор, Туруханский район, Красноярский край) в июне 2017 г. Оплодотворенная икра доставлялась на Белоярский рыбо-разводный завод для выращивания молоди в условиях аквакультуры. После выклева и лицевотрофной фазы личинок, осетра кормили коммерческим кормом (Сорренс, Голандия). Для проведения исследования Белоярским рыбо-разводным заводом были предоставлены пробы молоди сибирского осетра на разных стадиях постэмбрио-

нального развития и используемый при подращивании корм (табл. 1).

Отобранные для анализа предличинки, личинки и сеголетки осетра, а так же корм, фиксировались раствором хлороформ : этанол (2 : 1 по объему). Для определения состава и содержания ЖК из биомассы молоди экстрагировали липиды по методу Фолча с модификацией (Gladyshev et al., 2015). Полученный экстракт делили на две части. Из обеих частей на роторном испарителе удаляли растворитель. Первая часть сухого экстракта использовалась для гравиметрического определения содержания общих липидов. Из второй части липидных экстрактов методом щелочного метанолиза получали метиловые эфиры жирных кислот (МЭЖК). Для получения МЭЖК к экстрактам добавляли 1 мл гексана и 0.2 мл свежего 3 М метанольного раствора метоксида натрия и смесь энергично встряхивали в течение 1 мин. Затем смесь выдерживали при комнатной температуре в течение 5 мин и останавливали реакцию добавлением 3 мл гексана и 5 мл насыщенного раствора NaCl. МЭЖК экстрагировали в течение 1 мин, смесь переносили в делительную воронку и отбрасывали нижний водный слой. Гексановый слой дополнительно дважды промывали 5 мл дистиллированной воды. Затем гексановый раствор МЭЖК сушили безводным Na₂SO₄, и гексан удаляли на роторном испарителе при 30°C (Sushchik et al., 2020). Полученные МЭЖК хранили при температуре – 20°C до последующих анализов. Анализ МЭЖК проводили на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (модель 6890/5975С, “AgilentTechnologies”, США) с колонкой HP-FFAP. Идентификацию пиков жирных кислот осуществляли по полученным масс-спектрам, сравнением их с имеющимися в базе данных AgilentNIST2005, а также сравнением времен удерживания с такими стандартами (Sigma, США). Количественное содержание индивидуальных ЖК в биомассе молоди осетра (*C_i*, мг г⁻¹ сырой массы) определяли по формуле:

$$C_i = (S_i \times C_{st} \times W_{st}) / (W_p \times S_{st}),$$

где *C_{st}* – концентрация внутреннего стандарта (мг мл⁻¹), *S_i* – площадь пика ЖК (условные единицы), *S_{st}* – площадь пика внутреннего стандарта (условные единицы), *W_p* – масса пробы (г), *W_{st}* –

объем добавленного внутреннего стандарта (мл). В качестве внутреннего стандарта использовали метиловый эфир 19:0, который добавляли в каждую пробу перед экстракцией липидов.

Статистические расчеты были выполнены в программах Microsoft Excel и STATISTICA 9.0. Достоверность отличий процентного содержания отдельных ЖК в биомассе предличинок и личинок оценивалась по критерию Манна–Уитни. Для определения статистически значимых отличий процентного и количественного содержания ЖК в корме и молоди осетра был использован однофакторный дисперсионный анализ ANOVA. Достоверность отличий оценивалась по критерию Фишера при уровне значимости $p \leq 0.05$. Для проверки гипотезы о принадлежности выборки нормальному закону распределения, был использован критерий Колмогорова–Смирнова. Выявление основных отличий в ЖК составе молоди осетра на разных стадиях постэмбрионального развития проводили методом анализа главных компонент.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ процентного состава ЖК в молоди осетра на разных стадиях постэмбрионального развития представлен в табл. 2 и 3. В ЖК составе молоди осетра при переходе на эндогенное питание было обнаружено снижение процентного содержания ряда ЖК (14:0, 15:0, 16:1n-7, C15-17 PЖК, 17:0, 18:1n-7, 20:4n-6, 24:6). Кроме того, отмечалось значительное снижение процентного содержания насыщенных жирных кислот (НЖК) и мононенасыщенных жирных кислот (МНЖК) в составе ЖК личинок осетра по сравнению с предличинками. В ЖК составе личинок осетра значительно возросло процентное содержание ряда отдельных ЖК (16:0, 18:1n-9, 18:2n-6, 18:3n-3, 20:1n-9, 20:5n-3, Σ 22:1, 22:6n-3), а также суммарное процентное содержание ПНЖК.

В ЖК составе мальков осетра, по сравнению с сеголетками, были обнаружены достоверно более высокие уровни таких ЖК, как 14:0, 16:1n-7, 18:1n-9, 18:2n-6, 18:3n-3, 18:4n-3, 24:6 и суммарное процентное содержание МНЖК. Напротив, относительное содержание 16:0, 16:1n-9, C15-17 ВФА, 18:0, 20:1n-9, 20:4n-6, 20:5n-3, Σ 22:1, 22:5n-3, 22:6n-3, а также НЖК было значительно выше в сеголетках осетра. В ЖК составе корма высокие проценты имели 16:0, 18:1n-9, 18:2n-6 и 22:6n-3. При этом уровень 14:0, 18:2n-6, 18:3n-3, 18:4n-3, 20:5n-3, Σ 22:1, Σ 24:1 в корме был достоверно выше, чем в питающемся им молоди осетра, тогда как процентное содержание 16:0, 16:1n-9, C15-17 ВФА, 18:0, 18:1n-7, 20:2n-6, 20:4n-6, 22:6n-3, 24:6, 24:5 и НЖК было достоверно ниже.

Мультивариантный анализ методом главных компонент ЖК состава молоди осетра на постэмбриональных этапах развития и аквакультурного корма (рис. 1) показал, что по фактору первой компоненты, дающей 46% общей вариации, ЖК состав корма отличался высокими процентами 18:1n-9, 18:2n-6, 18:3n-3. В тоже время ЖК состав предличинок и личинок осетра отличал высокий уровень жирных кислот C15-17 с разветвленной цепью атомов углерода (PЖК), 18:1n-7, 16:1n-7 и 20:4n-6. Второй фактор (29.5% вариации) показал отличие ЖК состава сеголеток осетра из-за высокого содержания 16:0, 18:0 и 22:6n-3. Состав ЖК мальков осетра отличало высокое содержание C24 ПНЖК.

Содержание общих липидов (мг г^{-1} сырой массы) в биомассе молоди сибирского осетра было максимальным на стадии предличинки и снизилось к этапу сеголетка почти в 30 раз (табл. 1). Суммарное содержание ЖК в биомассе молоди осетра имело сходную динамику и снизилось с 179 ± 22.8 и $146 \pm 12.3 \text{ мг г}^{-1}$ (мг сырой массы) у предличинок и личинок до 39.1 ± 8.3 и $5.8 \pm 1.4 \text{ мг г}^{-1}$ у мальков и сеголеток соответственно (рис. 2). Содержание ЭПК и ДГК (мг г^{-1} сырой массы) в биомассе предличинок и личинок осетра было достоверно выше, чем на более поздних стадиях постэмбрионального развития (рис. 2). Содержание ЭПК в биомассе предличинок и личинок осетра составляло 7.2 ± 0.5 и $8.8 \pm 0.5 \text{ мг г}^{-1}$, ДГК — 14.7 ± 0.6 и $16.7 \pm 0.7 \text{ мг г}^{-1}$ соответственно. У мальков и сеголеток осетра содержание ЭПК было значительно ниже и составляло 0.5 ± 0.0 и $0.2 \pm 0.0 \text{ мг г}^{-1}$, а ДГК — 1.5 ± 0.0 и 0.6 ± 0.0 соответственно. Общее содержание ЖК в биомассе молоди осетра также значительно снижалось в процессе постэмбрионального развития (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Состав ЖК биомассы предличинок и личинок сибирского осетра, вероятно, отражает эндогенный характер питания молоди. На это указывают повышенные уровни ряда биомаркерных ЖК. Так, у предличинок и личинок осетра, по сравнению с мальками и предличинками, был отмечен достоверно более высокий уровень 16:1n-7 — маркера диатомовых водорослей (Sushchik et al., 2003), 15-17 PЖК и 18:1n-7 — маркера бактериального вещества (Napolitano, 1999), а также 20:4n-6 — маркера аллохтонной органики (Gladyshev et al., 2015). Перечисленные биомаркерные ЖК попадают в организм самок осетра в процессе нагула по цепям питания, накапливаются в желточном мешке ооцитов и, таким образом, отражают бентосный характер питания данного вида рыб. Кроме того, на состав ЖК предличинок и личинок сибирского осетра оказывают влияние и особенности физио-

Таблица 2. Состав жирных кислот (% от суммы ЖК) в биомассе молоди сибирского осетра (*Acipenser baerii*) в период эндогенного питания, выращенной в аквакультуре

	Предличинка			Личинка			U	p
	m	±	SE	m	±	SE		
14:0	5.1	±	0.4	0.8	±	0.3	0.0	0.0090
15:0	1.9	±	0.2	0.3	±	0.0	0.0	0.0090
16:0	17.6	±	0.4	19.8	±	0.2	0.0	0.0090
16:1n-7	14.7	±	0.5	9.8	±	0.6	0.0	0.0090
16:1n-6 + n-5	0.4	±	0.0	0.1	±	0.0	0.0	0.0090
C15-17 PЖК	1.2	±	0.1	0.8	±	0.1	1.0	0.0162
17:0	0.6	±	0.0	0.2	±	0.0	0.0	0.0090
18:0	2.9	±	0.0	2.6	±	0.0	0.0	0.0090
18:1n-9	19.6	±	0.1	26.1	±	0.6	0.0	0.0090
18:1n-7	7.9	±	0.1	5.9	±	0.4	0.0	0.0090
18:2n-6	1.2	±	0.0	5.7	±	0.7	0.0	0.0090
18:3n-3	0.3	±	0.0	0.7	±	0.0	0.0	0.0090
20:1n-9	0.4	±	0.0	0.8	±	0.0	0.0	0.0090
20:4n-6	2.8	±	0.1	2.3	±	0.1	0.0	0.0090
20:3n-3	0.1	±	0.0	0.2	±	0.0	4.0	0.0758
20:4n-3	0.2	±	0.0	0.3	±	0.0	1.0	0.0163
20:5n-3	4.0	±	0.4	5.2	±	0.4	4.0	0.0758
Σ 22:1	0.1	±	0.0	0.3	±	0.0	0.0	0.0090
22:5n-3	1.7	±	0.2	2.0	±	0.2	8.0	0.3472
22:6n-3	8.2	±	0.4	9.8	±	0.2	0.0	0.0090
24:5n-3	0.0	±	0.0	0.1	±	0.0	7.0	0.2506
24:6n-3	0.3	±	0.0	0.1	±	0.0	1.0	0.0163
НЖК	30.1	±	0.7	24.8	±	0.3	0.0	0.0090
МНЖК	48.1	±	0.5	45.4	±	0.5	1.0	0.0163
ПНЖК	21.8	±	1.1	29.9	±	0.3	0.0	0.0090

Примечание. U – значения критерия Манна–Уитни, p – уровень значимости (достоверные значения выделены жирным шрифтом при $p \leq 0.05$), SE – стандартная ошибка.

логических процессов, происходящих в организме молоди рыб на первых этапах постэмбрионального развития. Дифференцировка органов, синтез сигнальных молекул иммунной и гуморальной систем, метаболический обмен, связанный с процессами роста, движения и поддержания постоянства внутренней среды и другие физиологические процессы приводят к избирательному накоплению одних ЖК и преимущественной трате других (Kamler, 2008; Ronnestad et al., 2013; Pederzoli, Mola, 2016). Так, в данном исследовании мы видим, что процентное содержание НЖК и МНЖК в биомассе личинок осетра к концу эндогенного питания значительно снижалось. Это может быть связано с тем, что НЖК и МНЖК чаще всего являются основными ЖК триацилглицеролов (ТАГ). Известно, что ТАГ могут использоваться рыбами как источник энергии для процессов роста и раз-

вития (Tocher, 2003). Использование ТАГ в качестве источника энергии было отмечено для личинок кумжи (*Salmo trutta*) после выклева (Vogopin et al., 2021). Таким образом, НЖК и МНЖК, накопленные в желточном мешке, могли быть основным источником энергии молоди осетра в период эндогенного питания.

Уровень ПНЖК, в частности 20:5n-3 и 22:6n-3, от стадии предличинки к стадии личинки достоверно увеличился. Накопление в биомассе молоди осетра этих кислот может быть вызвано повышением синтеза фосфолипидов (ФЛ) – структурных компонентов мембран клеток. Начальные этапы постэмбрионального развития рыб сопровождаются активным ростом клеток и тканей организма, что может привести к накоплению ФЛ и их компонентов ПНЖК в биомассе молоди рыб (Kamler, 2008; Tocher, 2010). Активный синтез ФЛ

Таблица 3. Состав жирных кислот (% от суммы ЖК) в корме и биомассе выращенной в аквакультуре молоди сибирского осетра (*Acipenser baerii*) после перехода на экзогенное питание

	Корм			Мальки			Сеголетки			F	p
	m	±	SE	m	±	SE	m	±	SE		
14:0	3.4	±	0.0 ^A	2.6	±	0.0 ^B	1.6	±	0.3 ^C	29.9	0.0000
16:0	13.7	±	0.1 ^A	18.5	±	0.2 ^B	24.8	±	0.6 ^C	246.5	0.0000
16:1n-9	0.2	±	0.0 ^A	0.6	±	0.0 ^B	0.9	±	0.1 ^C	64.3	0.0000
16:1n-7	3.8	±	0.0 ^A	3.6	±	0.1 ^A	2.3	±	0.1 ^C	105.6	0.0000
C15-17 НЖК	0.5	±	0.0 ^A	0.6	±	0.0 ^B	0.7	±	0.0 ^B	10.9	0.0020
18:0	2.8	±	0.1 ^A	4.5	±	0.1 ^B	8.5	±	0.7 ^C	55.8	0.0000
18:1n-9	28.5	±	0.9 ^A	28.5	±	0.1 ^A	18.2	±	0.2 ^B	118.0	0.0000
18:1n-7	2.8	±	0.2 ^A	3.9	±	0.1 ^B	3.8	±	0.0 ^B	36.7	0.0000
18:2n-6	13.0	±	0.1 ^A	8.7	±	0.1 ^B	4.1	±	0.4 ^C	323.3	0.0000
18:3n-3	3.6	±	0.1 ^A	1.5	±	0.0 ^B	0.4	±	0.1 ^C	977.5	0.0000
20:1n-9	3.6	±	0.1 ^A	3.0	±	0.0 ^B	3.8	±	0.2 ^A	8.2	0.0057
20:2n-6	0.5	±	0.0 ^A	0.8	±	0.0 ^B	0.8	±	0.0 ^B	43.1	0.0000
20:4n-6	0.4	±	0.0 ^A	1.0	±	0.0 ^B	2.0	±	0.2 ^B	75.5	0.0000
20:5n-3	5.3	±	0.1 ^A	3.1	±	0.0 ^B	4.6	±	0.1 ^B	201.0	0.0000
Σ 22:1	4.0	±	0.1 ^A	1.0	±	0.0 ^B	1.8	±	0.3 ^B	68.0	0.0000
22:5n-3	1.0	±	0.0 ^A	1.2	±	0.0 ^B	1.1	±	0.0 ^B	13.8	0.0008
22:6n-3	6.8	±	0.2 ^A	8.9	±	0.1 ^B	13.8	±	0.5 ^C	127.1	0.0000
24:5n-3	0.1	±	0.0 ^A	0.2	±	0.0 ^B	0.2	±	0.0 ^B	11.7	0.0015
24:6n-3	0.0	±	0.0 ^A	1.2	±	0.0 ^B	0.5	±	0.0 ^C	283.0	0.0000
НЖК	21.5	±	0.1 ^A	27.1	±	0.3 ^B	36.4	±	1.0 ^C	167.3	0.0000
МНЖК	44.5	±	0.7 ^A	42.4	±	0.2 ^B	33.5	±	0.8 ^C	81.5	0.0000
ПНЖК	34.0	±	0.7 ^A	30.5	±	0.2 ^B	30.0	±	0.3 ^B	23.9	0.0001

Примечание. F – значения критерия Фишера, p – уровень значимости (достоверные значения выделены жирным шрифтом). Средние, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию LSD (наименьшего значимого различия) Фишера для *post hoc* теста в однофакторном дисперсионном анализе. SE – стандартная ошибка.

в организме молоди осетра в данном исследовании может подтвердить и растущее от стадии предличинки до стадии сеголетка процентное содержание 16:0. Известно, что эта кислота элонгируется и десатурируется до более длинноцепочечных ЖК, которые, по большей части, необходимы для биосинтеза фосфолипидов (Murzina et al., 2012).

С переходом на питание коммерческим кормом, состав ЖК подросшей молоди сибирского осетра значительно изменился. Так, у мальков отмечен рост уровней ЖК – 18:1n-9 и 18:2n-6, которые содержались в большом количестве в составе ЖК корма. Кроме того, ЖК состав мальков и сеголеток отличался высоким содержанием 20:1n-9 и 22:1, источниками которых вероятно стал корм. Повышенное содержание этих ЖК и включение их в состав фосфолипидов может привести к снижению жидкостности (текучести) мембран кле-

ток (Murzina и др., 2012). Для организма сеголетки осетра встраивание данных ЖК в липидный бислой клеточных мембран может снизить возможности адаптации к низкой температуре воды, при условии их выпуска в Енисей в августе–сентябре. Однако, длинноцепочечные моноены, часто в составе ТАГ, утилизируются в качестве источников энергии молодью рыб и не включаются в структурные липиды (Murzina и др., 2012).

Процентное содержание ДГК в биомассе осетра к этапу сеголетки значительно возросло, хотя в составе коммерческого корма содержание этой ЖК значительно ниже. Такая динамика может быть вызвана избирательным накоплением ДГК в составе фосфолипидов клеточных мембран в растущем организме молоди осетра. Нехватка ДГК может вызвать задержку в функциональном развитии мозга и привести к уменьшению скорости

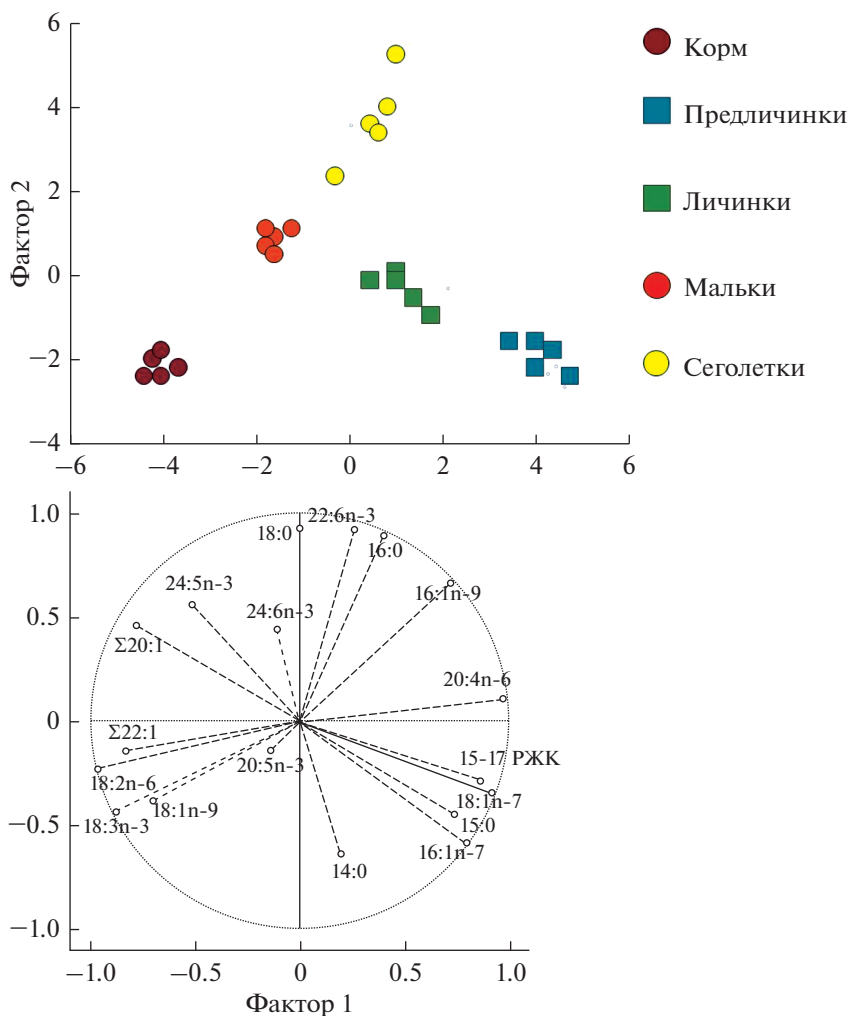


Рис. 1. Мультивариантный анализ методом главных компонент жирнокислотного состава (% от суммы ЖК) корма и биомассы молоди сибирского осетра (*Acipenser baerii*), выращенного в аквакультуре. Фактор 1 объясняет 46%, фактор 2 – 29.6%.

плавания, поскольку концентрация этой кислоты, по-видимому, влияет на активность мотонейронов в головном мозге рыб (Benitez-Santana et al., 2014). Кроме того, рост уровня ДГК в биомассе сеголеток мог быть вызван собственным синтезом этой кислоты. Известно, что молодь рыб может обладать повышенной способностью к синтезу ЭПК и ДГК (Henrotte et al., 2011; Asil et al., 2017). Косвенным свидетельством этого может быть значительный рост процента 24:6n-3 – промежуточной ЖК на пути синтеза ДГК из предшественников (Blanchard et al., 2005). Такой рост был отмечен в данном исследовании у осетра на стадии малька.

Что касается АРК и ЭПК, то их уровень на протяжении всего постэмбрионального развития сибирского осетра значительно не менялся. Возможно, большая часть этих ЖК стала субстратом для синтеза липидных медиаторов – эйкозаноидов и простагландинов, влияющих на адаптивные спо-

собности молоди рыб (Cahu et al., 2009; Pederzoli, Mola, 2016).

На начальных стадиях постэмбрионального развития молодь осетра отличалась высоким содержанием общих липидов и ЖК в биомассе, которое составляло около 235 и 180 мг г⁻¹ (сырой массы) соответственно. Данная динамика, вероятно, вызвана накоплением общих липидов в икре производителей осетров, нагуливающих в естественных условиях в р. Енисей. Наиболее высоким у предличинок и личинок осетра было содержание и ЭПК, и ДГК. Повышенное содержание ПНЖК, и в частности ЭПК и ДГК, в икре и молоди рыб в период эндогенного питания важно для обеспечения выживания и развития молоди рыб на первых этапах постэмбрионального развития. Эти ЖК в период вылупления способствуют адаптации и биомембран клеток к изменению условий среды, а также участвуют в регуляции ряда физиологических про-

цессов в клетках и тканях (Murzina et al., 2012). Отмечено, что в условиях стресса личинки судака предпочитают использовать длинноцепочечные ПНЖК в качестве метаболических субстратов (Abi-Ayad et al., 2004), а их недостаток в организме может привести к шоковому синдрому – внезапной смерти при резком и значительном изменении факторов окружающей среды (Lund et al., 2012).

Стоит отметить, что к стадии малька и сеголетка содержание общих липидов, суммарное содержание ЖК, а также ЭПК и ДГК в биомассе молоди сибирского осетра существенно падало. Ряд данных указывает, что для молоди некоторых видов рыб, для выживания более 50% особей в условиях стресса содержание ДГК в биомассе должно составлять от 1.5 до 2.5 мг г⁻¹ (Lund et al., 2012; Matsunari et al., 2013). Содержание ДГК в биомассе сеголеток осетра в данном исследовании составило 0.6 мг г⁻¹, что меньше указанных выше значений. При низком содержании ДГК в биомассе сеголеток в момент выпуска в естественную среду обитания в стрессовых условиях (смена температурного и кислородного режимов, гидрологических условий) может произойти гибель большого числа сеголеток. Это может снизить эффективность процедуры пополнения естественной популяции осетра в реке Енисей. Однако физиологические и биохимические процессы, происходящие в организме молоди рыб, могут быть видоспецифичны. По этой причине для установления порогового содержания ДГК, необходимого для высокого уровня выживаемости молоди сибирского осетра в стрессовых условиях, необходимы дополнительные экспериментальные исследования.

В составе коммерческого корма, используемого при выращивании молоди осетра, содержание ДГК составляло 7.4 ± 1.7 мг г⁻¹, а общее содержание ЖК – 108.6 ± 10.3 мг г⁻¹. При этом, содержание ЭПК и ДГК, а также общее содержание ЖК в биомассе молоди осетра у стадии сеголетка значительно падало. Это может быть связано со снижением относительного содержания липидов в растущем организме молоди. Кроме того, большая часть липидов корма могла использоваться в качестве источника энергии в процессе роста и развития и не накапливаться в структурных липидах. Причиной низкого содержания ДГК и ЭПК в биомассе молоди может стать и плохая усвояемость липидов, из-за высокой жирности корма. При высокой концентрации ТАГ в корме происходит обволакивание ворсинок кишечника и вакуолизация энтероцитов, и транспорт ЖК из кишечника в кровь останавливается (Hamre et al., 2011).

Несмотря на низкое содержание в биомассе сеголеток осетра, проценты ДГК и ЭПК относительно других ЖК были достаточно высокими. Однако, имеющихся на данный момент сведе-

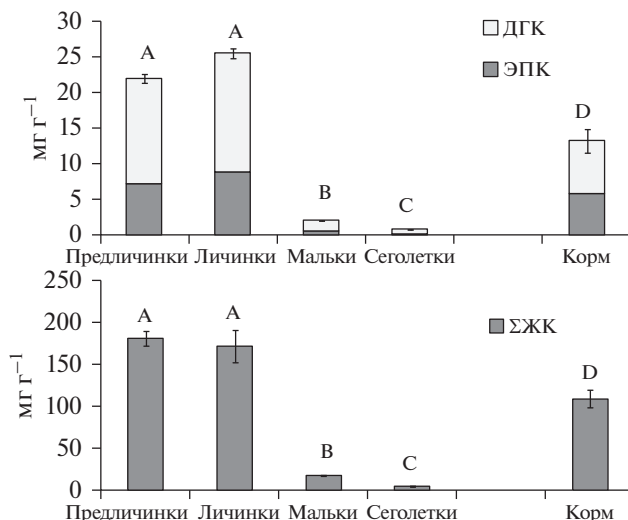


Рис. 2. Среднее содержание суммы жирных кислот и ЭПК + ДГК \pm стандартная ошибка (в мг г⁻¹ сырой массы) в корме и биомассе молоди сибирского осетра (*Acipenser baerii*), выращенной в аквакультуре. Значения, помеченные одной и той же буквой, не имеют достоверных отличий при $p < 0.05$ по критерию Фишера для *post hoc* теста в однофакторном дисперсионном анализе.

ний недостаточно, чтобы оценить – является ли уровень установленного содержания ЖК достаточным для полноценного формирования нервной системы, развития моторных реакций, нормального функционирования зрительной и слуховой сенсорных систем, развития адаптивных реакций и обеспечения высокой выживаемости у исследованной молоди сибирского осетра. Для дальнейшего исследования этого вопроса возникает необходимость в экспериментальных работах по оценке выживаемости молоди сибирского осетра.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследования было установлено, что ЖК состав биомассы молоди сибирского осетра, выращенного в аквакультуре, в первую очередь связан с ЖК составом их пищевых источников. На этапе эндогенного питания предличинки и личинки осетра отличались повышенными уровнями ЖК-биомаркеров диатомовых водорослей, бактериального и аллохтонного вещества, источниками которых были бентосные организмы, входящие в рацион самок осетра. При переходе на питание коммерческим кормом в биомассе мальков и сеголеток росли уровни ЖК, доминирующих в составе корма. Процент ДГК от стадии предличинки до сеголетка достоверно возрастал, вероятно, за счет избирательного накопления этой ЖК в структурных липидах. Несмотря на низкое содержание ЭПК и ДГК

(мг г⁻¹) в биомассе сеголеток сибирского осетра, выращенного на искусственном корме, их высокое процентное содержание может удовлетворять потребности данного вида рыб в этих омега 3 ПНЖК для поддержания необходимого функционального состояния и обеспечивать высокий уровень выживаемости молоди.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных в экспериментах и условия ухода за ними были соблюдены.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ

А.Е. Рудченко – подготовка проб к анализу, проведение анализа состава жирных кислот молоди сибирского осетра, статистический анализ, обсуждение результатов, написание и подготовка публикации; Л.А. Меньшикова – сбор биоматериала, подготовка проб к анализу, обсуждение результатов исследования, подготовка публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гадинов А.Н., Крючкова Г.Н. Искусственное воспроизводство осетровых рыб в целях сохранения биоразнообразия ихтиофауны р. Енисей // Вестник КрасГАУ. 2008. № 4. С. 148–154.
- Мурзина С.А., Нefeldова З.А., Немова Н.Н. Влияние жирных кислот (маркеров пищевых источников) на механизмы адаптации в условиях высоких широт (обзор) // Труды Карельского научного центра РАН. 2012. № 2. С. 18–25.
- Abi-Ayad S.-M.E.-A., Boutiba Z., Melard C. Dynamics of total body fatty acids during early ontogeny of pikeperch (*Sander lucioperca*) // Fish Physiology and Biochemistry. 2004. V. 30. P. 129–136.
- Asil S.M., Kenaria A.A., Miyanjib G.R. et al. The influence of dietary arachidonic acid on growth, reproductive performance, and fatty acid composition of ovary, egg and larvae in an anabantid model fish, Blue gourami (*Trichopodus trichopterus*; Pallas, 1770) // Aquaculture. 2017. V. 476. P. 8–18.
- Benitez-Santana T., Atalah E., Betancor M.B. et al. DHA but not EPA, enhances sound induced escape behavior and Mauthner cells activity in *Sparus aurata* // Physiology & Behavior. 2014. V. 124. P. 65–71.
- Blanchard G., Druart X., Kestemont P. Lipid content and fatty acid composition of target tissues in wild *Perca fluviatilis* females in relation to hepatic status and gonad maturation // J. Fish Biology. 2005. V. 66. P. 73–85.
- Cahu C., Gisbert E., Villeneuve L. et al. Influence of dietary phospholipids on early ontogenesis of fish // Aquaculture Research. 2009. V. 40. I. 9. P. 989–999.
- Engstrom-Ost J., Lehtiniemi M., Jonasdottir S.H. et al. Growth of pike larvae (*Esox lucius*) under different conditions of food quality and salinity // Ecology of Freshwater Fish. 2005. V. 14. P. 385–393.
- Gladyshev M.I., Kolmakova O.V., Tolomeev A.P. et al. Differences in organic matter and bacterioplankton between sections of the large Arctic river: Mosaic or continuum? // Limnol. Oceanogr. 2015. V. 60. P. 1314–1331.
- Hamre K. Effects of broodstock diet on eggs and larvae. In Larvae Fish // Nutrition. 2011. P. 153–183.
- Henrotte E., Kpogue D., Mandiki S.N.M. et al. n-3 and n-6 fatty acid bioconversion abilities in Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) at two developmental stages // Aquaculture Nutrition. 2011. V. 17. P. 216–225.
- Jalali M.A., Hosseini S.A., Imanpour M.R. Effect of vitamin E and highly unsaturated fatty acid enriched *Artemia urmiana* on growth performance, survival and stress resistance of Beluga (*Huso huso*) larvae // Aquaculture Research. 2008. V. 39. P. 1286–1291.
- Kamler E. Resource allocation in yolk-feeding fish // Rev. Fish Biol. Fisheries. 2008. V. 18. P. 143–200.
- Lund I., Skov P.V., Winding Hansen B. Dietary supplementation of essential fatty acids in larval pikeperch (*Sander lucioperca*); short and long term effects on stress tolerance and metabolic physiology // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A. 2012. V. 162. P. 340–348.
- Luo L., Li A., Liang X. et al. Long-chain polyunsaturated fatty acids improve the sperm, egg, and offspring quality of Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*) // Aquaculture. 2017. V. 113. P. 246–254.
- Matsunari H., Hashimoto H., Iwasaki T. Effect of feeding rotifers enriched with taurine on the growth and survival of larval amberjack *Serioladum erili* // Fisheries Science. 2013. V. 79. P. 815–821.
- Mesa-Rodriguez A., Hernandez-Cruz M.C., Beatriz M.B. et al. Effect of increasing docosahexaenoic acid content in weaning diets on survival, growth and skeletal anomalies of longfin yellowtail (*Seriola rivoliana*, Valenciennes 1833) // Aquaculture Research. 2018. V. 49. I. 3. P. 1200–1209.
- Montero D., Kalinowski T., Obac A. et al. Vegetable lipid sources for gilthead seabream (*Sparus aurata*): effects on fish health // Aquaculture. 2003. V. 225. P. 353–370.
- Murзина S.A., Nefeldova Z.A., Ripatti P.O. et al. Dynamics of fatty acid composition of total lipids during embryonic development of atlantic salmon *Salmo salar* L. // Russian J. Developmental Biology. 2012. V. 43. P. 131–136.
- Napolitano G.E. Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems // Lipids in Freshwater Ecosystems / Eds. Arts M.T., Wainman B.C. N.Y.: Springer-Verlag, 1999. P. 21–44.
- Nieminen P., Westenius E., Halonen T. et al. Short communication fatty acid composition in tissues of the farmed Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*) // Food Chemistry. 2014. V. 159. P. 80–84.
- Pederzoli A., Mola L. The early stress responses in fish larvae // Acta Histochemica. 2016. V. 118. P. 443–449.
- Rønnestad I., Yu M., Ueberscha B. et al. Feeding behaviour and digestive physiology in larval fish: current knowl-

- edge, and gaps and bottlenecks in research // *Reviews in Aquaculture*. 2013. V. 5. P. 59–98.
- Sushchik N.N., Gladyshev M.I., Kalachova G.S. et al.* Particulate fatty acids in two small Siberian reservoirs dominated by different groups of phytoplankton // *Freshwater Biology*. 2003. V. 48. P. 394–403.
- Sushchik N.N., Makhutova O.N., Rudchenko A.E. et al.* Comparison of fatty acid contents in major lipid classes of seven Salmonid species from Siberian arctic lakes // *Biomolecules*. 2020. V. 10(3). P. 419.
- Tocher D.R.* Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // *Reviews in Fisheries Science*. 2003. V. 11. № 2. P. 107–184.
- Tocher D.R.* Fatty acid requirements in ontogeny of marine and freshwater fish // *Aquaculture Research*. 2010. V. 41. I. 5. P. 717–732.
- Voronin A.P., Murzina S.A., Nefedova Z.A. et al.* A comparative study of lipids and its dynamic during embryogenesis and early post-embryonic development of atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) // *Russian J. Developmental Biology*. 2021. V. 52. P. 87–96.

Composition and Content of Fatty Acids in the Biomass of Juveniles Siberian Sturgeon (*Acipenser baerii*, Brandt, 1869) in Aquaculture Conditions

A. E. Rudchenko^{1, *} and L. A. Menshikova²

¹*Siberian Federal University, Svobodnyi ave. 79, Krasnoyarsk, 660041 Russia*

²*Yenisei Branch Federal State Budgetary Organization “The Main Basin Department for Fishery and Conservation of Water Biological Resources”, Otdykha 19/3, Krasnoyarsk, 660093 Russia*

*e-mail: arudchenko@sfu-kras.ru

The composition of fatty acids in the biomass of juvenile Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*) grown in aquaculture to supplement the number of sturgeon populations in the Yenisei River was studied. To study the dynamics of fatty acid composition during growth, juveniles were studied at different stages of postembryonic development – in periods of endogenous and exogenous nutrition. It was found that the food source has a significant influence on the composition of fatty acids in the juvenile biomass. Saturated and monounsaturated fatty acids are used by juvenile Siberian sturgeon as energy sources for growth and development. Polyunsaturated fatty acids and docosahexaenoic acid (DHA) tended to accumulate in biomass from the prelarva stage to the underyearling stage. The content of eicosapentaenoic acid (EPA) and DHA (mg g⁻¹) significantly decreases towards the underyearling stage due to a decrease in the total content of fatty acids in the biomass of juvenile sturgeon. However, the levels of EPA and DHA in the biomass of Siberian sturgeon underyearlings before release into their natural habitat were relatively high, which may contribute to the development of the necessary adaptive responses and a high survival rate of juveniles.

Keywords: Siberian sturgeon, fatty acids, lipids, postembryonic development, aquaculture