

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ
ПО ЛИПИДОЛОГИИ

ВЛИЯНИЕ ФОТОПЕРИОДА НА ЛИПИДНЫЙ СПЕКТР
МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* L.

© 2020 г. Н. Н. Немова¹, *, З. А. Нефедова¹, С. Н. Пеккоева¹, В. П. Воронин¹,
Т. Р. Руоколайнен¹, С. А. Мурзина¹

¹Институт биологии Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр
Российской академии наук”, Петрозаводск, Россия

*E-mail: nnnemova@gmail.com

Поступила в редакцию 14.02.2020 г.

После доработки 06.03.2020 г.

Принята к публикации 13.03.2020 г.

На выращиваемой в условиях рыбоводного завода молоди (двухлеток 1+) атлантического лосося *Salmo salar* L. с августа по октябрь проведен эксперимент по влиянию двух световых режимов: 16/8 (16 ч – свет и 8 ч – темнота) и 24/0 (24 ч – свет) на липидный состав организма в процессе роста и развития. Проанализирован уровень общих липидов (ОЛ), структурных липидов – фосфолипидов¹ (ФЛ) и их классов (ФХ, ФЭА, ФС, ФИ, СФМ, ЛФХ), холестерина (ХС), запасных липидов – триацилглицеринов (ТАГ), а также диацилглицеринов (ДАГ), свободных жирных кислот (СЖК), эфиров холестерина (ЭХС). Показано, что в процессе роста двухлеток лосося (с августа по октябрь) индекс отношения структурных липидов к запасным ФЛ + ХС/ТАГ + ЭХС повышается в большей степени у особей, развитие которых проходило под воздействием экспериментальных световых режимов, чем в контрольных вариантах. Полученные данные указывают на преобладание структурного роста органов и тканей над жиронакоплением в большей степени у рыб при дополнительном освещении в данный период. Эти изменения сопровождались повышенным темпом роста молоди лосося в сентябре и октябре при двух световых режимах по сравнению с контролем и таковыми в августе.

Ключевые слова: липиды, фотопериод, атлантический лосось *Salmo salar* L., искусственное выращивание

DOI: 10.31857/S0869813920050064

Известно, что у подавляющего большинства видов рыб, как и у других живых организмов, ритмы питания и физиологической активности определяются циклом освещения, им присущи суточные колебания (циркадные ритмы), активность которых регулируется эндокринной системой [1, 2]. Ранее было обнаружено, что разные возрастные группы атлантического лосося, лучше питаются и растут при более продолжительном освещении [3, 4]. Свет является одним из важных факторов внешней среды, который оказывает влияние на физиолого-биохимическое состояние организмов, в том числе, на метаболизм липидов (липогенез, липолиз, утилизацию липидов). Показано, что продолжительность светового дня и температура

Сокращения: ОЛ – общие липиды; ФЛ – фосфолипиды; ФИ – фосфатидилинозит; ФС – фосфатидилсерин; ФХ – фосфатидилхолин; ФЭА – фосфатидилэтаноламин; СФМ – сфингомиелин; ЛФХ – лизофосфатидилхолин; ТАГ – триацилглицерины; ДАГ – диацилглицерины; СЖК – свободные жирные кислоты; ХС – холестерин; ЭХС – эфиры холестерина.

являются основными модифицирующими факторами, влияющими на процесс смолтификации лосося [5]. Некоторые авторы полагают, что подбором температуры и фотопериода можно добиться лучшего роста рыб и повлиять на возраст смолтификации молоди [6]. Было показано, что среди классов фосфолипидов личинок и молоди морских и проходных рыб наиболее важными являются ФХ и ФИ, наличие которых в корме обеспечивает более эффективный рост и хорошее физиологическое состояние рыб [7–9]. В настоящей работе изучили влияние разных режимов освещения на содержание общих липидов (ОЛ) и их отдельных классов, а также на соотношение суммы структурных липидов к запасным (ФЛ + ХС/ТАГ + ЭХС) у искусственно выращиваемой молоди лосося (двухлеток 1+) в условиях рыбоводного завода (Республика Карелия, пос. Сосновец, Беломорский район).

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Эксперимент по влиянию двух режимов фотопериода (16/8 и 24/0) на липидный статус двухлеток (1+) атлантического лосося проводили в условиях рыбоводного завода. Были использованы экспериментальные бассейны размером 2 × 2 м, на каждый из исследованных фоторежимов приходилось по два бассейна, так что рыбы забирались из них согласно световому воздействию и формировали три группы. Исследованы три группы рыб: группа № 1 – контроль, режим освещения, который используется на заводе при выращивании молоди рыб; группа № 2 – режим освещения 16/8 (16 ч света и 8 ч – темноты); группа № 3 – режим освещения постоянный 24/0 (24 ч). Все остальные условия содержания во всех бассейнах были одинаковыми: плотность посадки, режим кормления (согласно потребностям возрастной группы 1+), профилактические меры и уход за бассейнами. В контрольном бассейне содержались двухлетки лосося в условиях естественного освещения в выростных цехах завода. Использовали коммерческий корм марки BioMar А/С (Дания): Inicio+917 (стартовый корм № 2 для двухлеток 1+). Экспериментальные бассейны были оборудованы двумя светодиодными светильниками (Aquel ledly smart led sunny, 6W, 6500K) и накрыты черной, не пропускающей свет пленкой. Переключение режимов происходило автоматически с помощью розеток-таймеров (Fegon ТМ-50). Количество особей двухлеток (1+), находившихся при каждом из исследованных режимов освещения составляло 1246 шт. Температурный режим был естественным. Колебания температуры за период исследования составили: в июле (14.8–19.9°C), августе (18.2–13.8°C), сентябре (13.8–9.8°C), октябре (9.8–2.4°C). Средняя масса отобранных для эксперимента мальков в июле была в пределах 10.16–10.25 (±0.05) г.

Для исследования были отобраны (31 июля) двухлетки лосося в количестве 160 особей/бассейн, которые были помечены с помощью чипов (FelixcanSL, Испания), для чего они были усыплены при помощи гвоздичного масла. После измерения массы и длины рыбе вводили чип с индивидуальным номером. Средняя масса отобранных для исследования рыб в каждом бассейне составила: 10.20 + 0.13 г (№ 1 – контроль), 10.25 + 0.04 г (№ 2 – режим освещения 16/8), 10.16 + 0.15 г (№ 3 – режим освещения 24/0). Пробы на липидный анализ отбирали один раз в конце месяца (август, сентябрь, октябрь). Замеры чипированных рыб (30–40 штук) проводили каждый месяц. Исследование длилось до конца октября.

Отобранные образцы молоди лосося гомогенизировали в небольшом количестве смеси хлороформ–метанол (2 : 1) и хранили до анализа на холоде (4°C). Липиды экстрагировали и очищали по методу Фолча [10] и Кейтса [11]. Затем их концентрировали с помощью роторно-вакуумной установки. Выделенные суммарные липиды и обезжиренный остаток (включающий белки, углеводы, нуклеиновые кислоты, аминокислоты и микроэлементы) сушили до постоянной массы.

Качественное и количественное определение отдельных липидных классов осуществляли при помощи метода высокоэффективной тонкослойной хроматографии (ВЭТСХ). Фракционирование общих липидов проводили на пластинках на стеклянной основе – HPTLC Silicagel 60 F254 Premium Purity (Merck, Германия). Нанесение экстракта липидов осуществлялось при помощи полуавтоматического аппликатора Linomat 5 (SAMAG, Швейцария) микрошприцом на 100 мкл штриховым методом, шириной 6 мм, на расстоянии 8 мм от края пластинки. В качестве элюента, а также раствора для насыщения хроматографической камеры ADC2 (SAMAG, Швейцария), использовалась система растворителей гексан–диэтиловый эфир–уксусная кислота (32 : 8 : 0.8 по объему) [12]. Насыщение хроматографической камеры проводили в течение 20 мин с одновременным контролем влажности (10 мин), после чего проводилось насыщение пластины (20 мин). Дистанция подвижной фазы составляла 80 мм (R_f конечная = 80 мм), сушка пластины осуществлялась в течение 5 мин. Проявление липидных пятен проводили в растворе медного купороса (CuSO_4) с ортофосфорной кислотой (H_3PO_4) и нагреванием пластины до 160°C в течение 15 мин [13]. Качественное и количественное определение липидных компонентов было выполнено в камере денситометра TLC Scanner 4 (SAMAG, Швейцария) на дейтериевой лампе при длине волны 350 нм в режиме адсорбции [13]. Идентификация липидных классов проводилась по референтным стандартам соответствующих компонентов (Sigma-Aldrich, США) с учетом соответствия значений R_f .

Состав индивидуальных фосфолипидов – фосфатидилхолина (ФХ), фосфатидилэтаноламина (ФЭА), фосфатидилсерина (ФС), фосфатидилинозитола (ФИ), сфингомиелина (СФМ), лизофосфатидилхолина (ЛФХ) анализировали методом высокоэффективной жидкостной хроматографии на стальной колонке Nucleosil 100-7 (Элсико, Москва), используя элюент ацетонитрил–гексан–метанол–ортофосфорная кислота (918 : 30 : 30 : 17.5). Детектирование проводили по степени поглощения света при 206 нм [14]. Соотношение между компонентами оценивали по величинам площадей пиков на хроматограммах.

Данные в табл. 1 и 2 представлены в виде $M \pm SEM$ (ошибка среднеарифметического). Обработка результатов проводилась при помощи непараметрического метода теста ранговых сумм Вилкоксона–Манна–Уитни в открытой среде программирования R [15]. Различия считаются достоверными при $p \leq 0.05$.

Исследования выполнены на базе лаборатории экологической биохимии с использованием оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Результаты исследований представлены в табл. 1 и 2. У мальков (1+) лосося из бассейнов с разным режимом фотопериода (контроль, свет 16/8 и 24/0 ч) за период август–сентябрь содержание общих липидов (ОЛ) было в пределах 26.24–30.16% сухой массы. В этот период у них в составе ОЛ доминировали запасные ТАГ (в пределах 14.94–17.19% сухой массы). У мальков в августе при световом режиме 16/8 отмечено незначительное, но достоверное повышение (относительно контроля) содержания ФЛ (за счет ФИ, ФС, ФЭА, ФХ), а также ДАГ, ХС, СЖК, индекса ФЛ + ХС/ТАГ + ЭХС при снижении индекса ХС/ФЛ. В опытной партии мальков при режиме 24/0 (относительно контроля и режима 16/8 произошло повышение ФЛ (за счет ФХ, ЛФХ и СФМ), а также ДАГ, ХС и индекса ФЛ + ХС/ТАГ + ЭХС при снижении индекса ХС/ФЛ. В августе влияние режима фотопериода 16/8 и 24/0 отрицательно отразилось на массе мальков экспериментальных групп (до 16.61 г и 19.08 г соответственно против 21.62 г). Снижение массы рыб из опытных бассейнов совпа-

Таблица 1. Содержание общих липидов и липидных классов (фосфолипиды, триацилглицерина, диацилглицерина, эфиры холестерина, холестерин, свободные жирные кислоты) (% сухой массы) у молоди Атлантического лосося (*Salmo salar* L.) возраста 1+, выращенной на рыбзаводе при разном световом режиме

Table 1. The content of total lipids and lipid classes (phospholipids, triacylglycerols, diacylglycerols, cholesterol esters, cholesterol, free fatty acids) (% dry weight) in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) 1+ age reared in a fish farm under different light regimes

Месяц Month	Август August			Сентябрь September			Октябрь October		
	Контроль Control (1)	16 ч – свет/8 ч – темнота 16 h – light/8 h – dark (2)	24 ч – свет 24 h – light (3)	Контроль Control (1)	16 ч – свет/8 ч – темнота 16 h – light/8 h – dark (2)	24 ч – свет 24 h – light (3)	Контроль Control (1)	16 ч – свет/8 ч – темнота 16 h – light/8 h – dark (2)	24 ч – свет 24 h – light (3)
<i>n</i>	15	15	15	15	15	15	14	15	14
Масса, г Weight, g	21.62 ± ± 0.79	16.61 ± ± 0.80 ¹	19.08 ± ± 0.51 ¹²	26.71 ± ± 1.76 ^B	26.67 ± ± 1.38 ^B	25.32 ± ± 1.01 ^B	28.14 ± ± 2.29 ^B	27.49 ± ± 1.56 ^B	29.57 ± ± 1.48 ^B
Длина, см Length, cm	11.86 ± ± 0.13	10.95 ± ± 0.18 ¹	11.13 ± ± 0.09 ¹	12.99 ± ± 0.31 ^B	13.01 ± ± 0.21 ^B	12.75 ± ± 0.19 ^B	13.48 ± ± 0.33 ^B	13.40 ± ± 0.26 ^B	13.81 ± ± 0.22 ^{BC}
ОЛ TL	26.69 ± ± 1.01	29.52 ± ± 0.76 ¹	29.99 ± ± 0.66 ¹	26.24 ± ± 0.83	28.55 ± ± 0.85 ¹	30.16 ± ± 0.82 ¹	18.56 ± ± 1.11 ^{BC}	17.93 ± ± 1.26 ^{BC}	15.90 ± ± 0.98 ^{BC1}
ФЛ PL	3.49 ± ± 0.14	4.62 ± ± 0.13 ¹	5.29 ± ± 0.15 ¹²	4.40 ± ± 0.15 ^B	5.57 ± ± 0.20 ^{B1}	5.32 ± ± 0.17 ¹	3.14 ± ± 0.23 ^C	3.37 ± ± 0.28 ^{BC}	2.98 ± ± 0.19 ^{BC}
ДАГ DAG	1.41 ± ± 0.07	1.59 ± ± 0.04 ¹	1.76 ± ± 0.05 ¹²	1.65 ± ± 0.14	1.88 ± ± 0.09 ^{B1}	1.73 ± ± 0.08	1.10 ± ± 0.17 ^{BC}	0.94 ± ± 0.08 ^{BC}	0.73 ± ± 0.04 ^{BC1}
ХС CHOL	2.69 ± ± 0.10	3.41 ± ± 0.09 ¹	3.80 ± ± 0.08 ¹²	2.85 ± ± 0.08	3.23 ± ± 0.09 ¹	3.51 ± ± 0.07 ^{B12}	2.86 ± ± 0.16	2.75 ± ± 0.21 ^B	2.51 ± ± 0.17 ^{BC}
СЖК FFA	1.10 ± ± 0.06	1.31 ± ± 0.06 ¹	1.27 ± ± 0.08	0.89 ± ± 0.05 ^B	0.92 ± ± 0.04 ^B	1.20 ± ± 0.05 ¹²	0.43 ± ± 0.03 ^{BC}	0.75 ± ± 0.05 ^{BC1}	0.60 ± ± 0.04 ^{BC12}
ТАГ TAG	16.78 ± ± 0.68	17.19 ± ± 0.49	16.42 ± ± 0.44	14.94 ± ± 0.54 ^B	15.73 ± ± 0.52	16.42 ± ± 0.52	10.18 ± ± 0.72 ^{BC}	9.42 ± ± 0.66 ^{BC}	8.36 ± ± 0.53 ^{BC}
ЭХС Chol ester	1.27 ± ± 0.05	1.39 ± ± 0.04	1.45 ± ± 0.06	1.64 ± ± 0.07 ^B	1.20 ± ± 0.05 ^{B1}	1.98 ± ± 0.08 ^{B12}	1.02 ± ± 0.08 ^{BC}	0.70 ± ± 0.07 ^{BC1}	0.73 ± ± 0.06 ^{BC1}
ХС/ФЛ CHOL/PL	0.77 ± ± 0.01	0.74 ± ± 0.01 ¹	0.72 ± ± 0.02 ¹	0.65 ± ± 0.01 ^B	0.58 ± ± 0.01 ^{B1}	0.66 ± ± 0.02 ^{B2}	0.93 ± ± 0.03 ^{BC}	0.82 ± ± 0.02 ^{BC1}	0.85 ± ± 0.02 ^{BC1}
ФЛ + ХС/ ТАГ + ЭХС PL + CHOL/ TAG + Chol esters	0.34 ± ± 0.03	0.43 ± ± 0.03	0.51 ± ± 0.05	0.44 ± ± 0.05	0.52 ± ± 0.05	0.48 ± ± 0.03	0.55 ± ± 0.12	0.61 ± ± 0.10	0.61 ± ± 0.05

Условные обозначения: Данные в таблице представлены в виде $M \pm SEM$ (ошибка среднего арифметического). ОЛ – общие липиды, ФЛ – фосфолипиды, ТАГ – триацилглицерина, ДАГ – диацилглицерина, ЭХС – эфиры холестерина, ХС – холестерин, СЖК – свободные жирные кислоты; *n* – количество проб. ^B – отличия достоверны ($p \leq 0.05$) от таковых в августе у рыб, содержащихся при однотипном режиме светового освещения; ^C – отличия достоверны ($p \leq 0.05$) от таковых в сентябре у рыб, содержащихся при однотипном режиме освещения; ¹ – отличия достоверны ($p \leq 0.05$) от таковых у рыб, составляющих группу № 1; ² – отличия достоверны ($p \leq 0.05$) от таковых у рыб, составляющих группу № 2.

The data in the table are presented as $M \pm SEM$ (standard error of mean). TL – total lipids, PL – phospholipids, TAG – triacylglycerols, DAG – diacylglycerols, Chol esters – cholesterol esters, CHOL – cholesterol, FFA – free fatty acids; *n* – the number of samples. ^B – significant differences ($p \leq 0.05$) from those in August, fish exposed same light regime; ^C – significant differences ($p \leq 0.05$) from those in September, fish exposed same light regime; ¹ – significant differences ($p \leq 0.05$) from those in fish from group 1; ² – significant differences ($p \leq 0.05$) from those in fish from the group 2.

Таблица 2. Содержание отдельных классов фосфолипидов (% сухой массы) у молоди Атлантического лосося (*Salmo salar* L.) возраста 1+, выращенной на рыбзаводе при разном световом режиме

Table 2. The content of phospholipid classes (% dry weight) in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) 1+ age reared in a fish farm under different light regimes

Месяц Month	Август August			Сентябрь September			Октябрь October		
Группы Groups	Контроль Control (1)	16 ч – свет/8 ч – темнота 16 h – light/8 h – dark (2)	24 ч – свет 24 h – light (3)	Контроль Control (1)	16 ч – свет/ 8 ч – темнота 16 h – light/8 h – dark (2)	24 ч – свет 24 h – light (3)	Контроль Control (1)	16 ч – свет/ 8 ч – темнота 16 h – light/8 h – dark (2)	24 ч – свет 24 h – light (3)
<i>n</i>	15	15	15	15	15	15	15	15	15
ФЛ PL	3.49 ± ± 0.14	4.62 ± ± 0.13 ¹	5.29 ± ± 0.15 ¹²	4.40 ± ± 0.15 ^B	5.57 ± ± 0.20 ^{B1}	5.32 ± ± 0.17 ¹	3.14 ± ± 0.23 ^C	3.37 ± ± 0.28 ^{BC}	2.98 ± ± 0.19 ^{BC}
ФИ PI	0.15 ± ± 0.01	0.19 ± ± 0.01 ¹	0.19 ± ± 0.01 ¹	0.16 ± ± 0.01	0.22 ± ± 0.01 ^{B1}	0.16 ± ± 0.01 ^{B1}	0.07 ± ± 0.01 ^{BC}	0.12 ± ± 0.01 ^{BC1}	0.08 ± ± 0.01 ^{BC2}
ФС PS	0.07 ± ± 0.01	0.10 ± ± 0.01 ¹	0.09 ± ± 0.01 ¹	0.09 ± ± 0.01	0.08 ± ± 0.01 ^{B1}	0.08 ± ± 0.01 ²	0.06 ± ± 0.01 ^C	0.05 ± ± 0.01 ^{BC}	0.06 ± ± 0.01 ^{BC}
ФЭА PEA	0.43 ± ± 0.03	0.57 ± ± 0.03 ¹	0.51 ± ± 0.03 ¹	0.57 ± ± 0.06	0.55 ± ± 0.04	0.78 ± ± 0.04 ^B	0.48 ± ± 0.05	0.48 ± ± 0.05	0.48 ± ± 0.03 ^C
ФХ PC	2.61 ± ± 0.13	3.50 ± ± 0.13 ¹	3.74 ± ± 0.11 ¹	3.28 ± ± 0.11 ^B	4.34 ± ± 0.18 ^B	3.90 ± ± 0.16 ¹²	2.34 ± ± 0.21 ^C	2.49 ± ± 0.22 ^{BC}	2.22 ± ± 0.14 ^{BC}
ЛФХ LPC	0.14 ± ± 0.01	0.15 ± ± 0.03	0.22 ± ± 0.04 ¹²	0.19 ± ± 0.01 ^B	0.24 ± ± 0.02 ^{B1}	0.26 ± ± 0.02 ¹	0.05 ± ± 0.01 ^{BC}	0.08 ± ± 0.01 ^{BC1}	0.03 ± ± 0.01 ^{BC2}
СФМ SFM	0.01 ± ± 0.00	0.01 ± ± 0.00	0.02 ± ± 0.004 ¹²	0.02 ± ± 0.002 ^B	0.02 ± ± 0.004	0.02 ± ± 0.002 ¹	0.01 ± ± 0.00 ^C	0.01 ± ± 0.00 ^{BC}	0.005 ± ± 0.00 ^{BC1}
Неизвестные Unknown	0.16 ± ± 0.03	0.29 ± ± 0.02 ¹	0.35 ± ± 0.05 ¹	0.10 ± ± 0.01 ^B	0.12 ± ± 0.01 ^B	0.12 ± ± 0.02 ^B	0.12 ± ± 0.02	0.14 ± ± 0.02 ^B	0.10 ± ± 0.01 ^B

Условные обозначения: Данные в таблице представлены в виде $M \pm SEM$ (ошибка среднего арифметического). ФИ – фосфатидилинозитол, ФС – фосфатидилсерин, ФЭА – фосфатидилэтаноламин, ФХ – фосфатидилхолин, ЛФХ – лизофосфатидилхолин, СФМ – сфингомиелин; *n* – количество проб. ^B – отличия достоверны ($p \leq 0.05$) от таковых в августе у рыб, содержащихся при однотипном режиме светового освещения; ^C – отличия достоверны ($p \leq 0.05$) от таковых в сентябре у рыб, содержащихся при однотипном режиме светового освещения; ¹ – отличия достоверны ($p \leq 0.05$) от таковых у рыб, составляющих группу № 1; ² – отличия достоверны ($p \leq 0.05$) от таковых у рыб, составляющих группу № 2.

The data in the table are presented as $M \pm SEM$ (standard error of mean). PI – phosphatidylinositol, PS – phosphatidylserine, PEA – phosphatidylethanolamine, PC – phosphatidylcholine, LPC – lysophosphatidylcholine, SPM – sphingomyelin; *n* – the number of samples. B – significant differences ($p \leq 0.05$) from those in August, fish exposed same light regime; C – significant differences ($p \leq 0.05$) from those in September, fish exposed same light regime; 1 – significant differences ($p \leq 0.05$) from those in fish from group 1; 2 – significant differences ($p \leq 0.05$) from those in fish from group 2.

ло с повышением индекса ФЛ + ХС/ТАГ + ЭХС, причем в августе индекс ФЛ + ХС/ТАГ + ЭХС был в большей степени выше у рыб при режиме 24/0 по сравнению с контрольным вариантом и режимом 16/8. В сентябре, как и в августе, при двух режимах фотопериода отмечено незначительное, но достоверное повышение (относительно контроля) содержания ОЛ за счет ФЛ (в том числе ФИ – при режиме 16/8, ФЭА – при 24/0, ФХи ЛФХ – при 16/8 и 24/0 и снижение ФС – при 16/8), а также повышение ДАГ (при 16/8), ХС (при 16/8 и 24/0), СЖК(при 24/0), вариации ЭХС и индекса ХС/ФЛ. Причем индекс ФЛ + ХС/ТАГ + ЭХС (отношение суммы структурных липидов к запасным) в период август–сентябрь был выше у мальков при искусственном освещении по сравнению с контролем (в августе – бо-

лее высокий при режиме 24/0, в сентябре – при режиме 16/8). У мальков в сентябре по сравнению с таковым в августе темп роста в опытных бассейнах был выше, чем в контроле (в 1.6, в 1.33 и в 1.23 раза, соответственно, при свете 16/8, 24/0 и контроле). В сентябре темп роста мальков (1+) в опытных вариантах был выше (особенно при режиме 16/8), по массе и длине они почти сравнялись с контрольной группой. Отмеченный темп роста у экспериментальных рыб (особенно при режиме 16/8) положительно коррелировал с более повышенным индексом $\text{ФЛ} + \text{ХС}/\text{ТАГ} + \text{ЭХС}$, что указывает на преобладание структурного роста органов и тканей над жиронакоплением. В октябре (по сравнению с периодом август–сентябрь) содержание ОЛ достоверно снизилось у мальков (1+) из всех исследованных вариантов, но в большей степени – при режиме 24/0 (до 15.90% сухой массы). При этом снижение доли ФЛ (в основном ФЭА, ФХ, ЛФХ, СФМ, ФС и ФИ), а также ХС и ТАГ произошло как в контрольном, так и в опытных вариантах и практически не зависело от режима фотопериода. В октябре при режиме 16/8 и 24/0 у мальков лосося отмечено снижение (относительно контроля) ЭХС, ДАГ, индексов $\text{ХС}/\text{ФЛ}$ (повышение $\text{ФЛ} + \text{ХС}/\text{ТАГ} + \text{ЭХС}$) при росте СЖК. Снижение доли ДАГ и ЭХС положительно коррелировало с повышением СЖК, уровень которых относительно контроля повышался (в 1.7 и 1.4 раза при режиме 16/8 и 24/0 соответственно). Темп роста мальков в октябре, как и в сентябре (по сравнению с таковыми в августе) был выше при световых режимах 16/8 и 24/0, чем в контроле (в 1.65, 1.55 и 1.3 раза соответственно). При этом индекс $\text{ФЛ} + \text{ХС}/\text{ТАГ} + \text{ЭХС}$ у молоди, выращиваемой при световых режимах 16/8 и 24/0, оставался достоверно повышенным и равным (0.61) по сравнению с контролем (0.55).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Доминирование ТАГ (запасных липидов) в составе ОЛ у двухлеток лосося по мере их роста объясняется тем, что мальки должны накопить энергетические резервы, необходимые как для успешной адаптации молоди при изменении осмолярности среды обитания при выпуске ее из пресной воды в морскую, так и для последующей ее миграции к местам нагула в море. Влияния различных режимов фотопериода на процесс накопления ТАГ в организме двухлеток лосося в исследуемый период (с августа по октябрь) не выявлено. Достоверная разница между контрольными и опытными (режим освещения 16/8 и 24/0) группами молоди лосося была обнаружена в содержании суммарных ФЛ и отдельных их классов – минорных ФИ, ФЭА, ЛФХ, СФМ, а также ХС. Эти изменения могут быть связаны с тем, что ФЛ помимо структурной функции выступают посредниками во многих сигнальных механизмах роста и развития, регулируют активность мембранносвязанных ферментов, обеспечивая поддержание на оптимальном уровне необходимых физиологических функций организма при адаптации к изменению внешних факторов, в том числе светового режима и температуры [16, 17]. Наблюдаемый рост содержания трудноокисляемых липидов ФХ и ХС (при режимах фотопериода 16/8 и 24/0), а также СФМ (при режиме 24/0) способствует стабилизации липидов мембран и тем самым препятствует активации свободнорадикального окисления (СРО) более ненасыщенных мембранных липидов, особенно в заводских условиях при дефиците антиоксидантов. Повышение доли ХС при двух световых режимах в августе и сентябре может быть связано с изменением гормонального фона у молоди, особенно при длительном световом периоде. Известно, что в регуляции липидного обмена (активации или подавлении активности ферментов липогенеза) участвуют липолитические гормоны (гормон роста, тироксин и т.д.), биосинтез и секреция которых стимулируется в том числе такими факторами среды как свет и температура [1, 18]. Тироксин повышает содержание липидов, в частности, ХС у рыб [19], а также усиливает синтез СФМ, что согласуется с данными наших исследова-

дований по влиянию дополнительного освещения на рост и развитие молоди лосося возраста 1+ в выростных бассейнах и свидетельствует о повышении содержания СФМ, ХС в августе и в сентябре у опытных групп рыб при искусственном фотопериоде, особенно при режиме (24/0 ч). Снижение у мальков лосося соотношения ХС/ФЛ, отражающего вязкость и текучесть биомембран, в августе – при 16/8 и 24/0 световых режимах, а в сентябре – при фотопериоде 16/8 компенсирует рост более насыщенных мембранных липидов – ФХ и СФМ (в августе) и ФХ (в сентябре), которые, как известно, повышают вязкость мембран [20, 21]. Известно, что ХС образует в мембранах комплексы с холинсодержащими ФЛ – ФХ и СФМ и регулирует их метаболизм [22, 23]. Изменение уровня этих липидов в организме рыб взаимосвязано, что и было отмечено в наших исследованиях по влиянию двух световых режимов на рост молоди лосося. У мальков в сентябре и октябре при режиме 16/8 установлено повышение относительно контроля минорного фосфолипида – ФИ (в 1.4 и 1.7 раза соответственно), индуцирующего активность Na^+ , K^+ -АТФазы – ключевого фермента осморегуляции, на которую, в свою очередь, влияют условия среды [24, 25].

В сентябре темп роста мальков в опытных вариантах (особенно при 16/8) был выше по сравнению с контрольной группой. С понижением температуры воды в сентябре и октябре темп роста рыб не снижался и был несколько выше при действии световых режимов, чем в контроле (в большей степени при режиме 16/8).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, темп роста молоди лососей всех исследованных групп в период с июля по октябрь отражал естественные сезонные изменения регионального климата, которые включают вариации температуры воды и протяженность светового дня. При этом у мальков из бассейнов с режимом фотопериода 16/8 и 24/0 по сравнению с контрольным вариантом индекс ФЛ + ХС/ТАГ + ЭХС, отражающий соотношение структурных липидов к запасным, был достоверно выше (август – 0.34 контроль/0.43–0.51 опыт; сентябрь – 0.44/0.48–0.52; октябрь – 0.55/0.61). Эти изменения сопровождались повышенным темпом роста молоди в сентябре и октябре при двух световых режимах по сравнению с контролем и показателями в августе. Так, в сентябре по сравнению с августом (и соответствующими режимами) у рыб в контроле масса тела увеличилась в 1.23 раза; при режиме света 16/8 – в 1.6 раз, при режиме 24/0 – в 1.33 раза; в октябре по сравнению с августом (и соответствующими режимами) в контроле у рыб масса увеличивалась в 1.3 раза, при режиме 16/8 масса увеличилась в 1.65 раза, при режиме 24/0 – в 1.55 раза. Рост содержания трудноокисляемых липидов – ФХ и ХС, а также СФМ, препятствующих активации свободнорадикального окисления более ненасыщенных мембранных липидов и увеличение ФИ, можно рассматривать в качестве биохимических индикаторов адаптивных изменений липидного состава у двухлеток (1+) атлантического лосося, выращиваемого в заводских условиях при различных режимах освещения в искусственных условиях, в процессе подготовки молоди к смолтификации и смене среды обитания с пресной на морскую.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена в рамках проекта Российского научного фонда № 19-14-00081 “Влияние физических факторов на эффективность искусственного (заводского) воспроизводства молоди атлантического лосося *Salmo salar*: физиолого-биохимическая и молекулярно-генетическая характеристика”.

Соблюдение этических стандартов. Все применимые международные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Настоящая статья не содержит результатов каких-либо исследований с участием людей в качестве объектов исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность к. б. н., с. н. с. Чуровой М.В. за организацию и проведение сбора проб на рыбоводном заводе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Björnsson B.T., Stefansson S.O., McCormick S. D. Environmental endocrinology of salmon smoltification. *Gen. Compar. Endocrinology*. 170: 290–298. 2011.
2. Handeland S.O., Porter M., Björnsson B.T., Stefansson S.O. Osmoregulation and growth in a wild and a selected strain of atlantic salmon on two photoperiod regimes. *Aquaculture*. 222(1–4): 29–43. 2003.
3. Saunders R.L., Specker J.L., Komourdjian M.P. Effects of photoperiod on growth and smolting in juvenile Atlantic salmon. *Aquaculture*. 82(1–4): 103–117. 1989.
4. Boeuf G., Bail P.-Y. Does light have an influence on fish growth? *Aquaculture*. 177(3): 129–152. 1999.
5. Пестрикова Л.И. Физиологическое состояние молоди атлантического лосося, выращиваемого на рыбоводных заводах Мурманской области. Материалы Междунар. Конф. “Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов”. (6–9 сентября 2004 г., г. Петрозаводск, Республика Карелия). Петрозаводск. 2004. [Pestrikova L.I. Fiziologicheskoye sostoyaniye molodi atlanticheskogo lososya, vyrashchivayemogo na rybovodnykh zavodakh Murmanskoy oblasti. Materialy Mezhdunarodnoy konferencii “Sovremennyye problem fiziologii i biokhimii vodnykh organizmov”. (6–9 sentyabrya 2004 g., g. Petrozavodsk, Respublika Kareliya) [Physiological state of juvenile Atlantic salmon reared infarms in the Murmansk Region. Materials of the International Conference Modern problems of physiology and biochemistry of aquatic organisms (September 6–9. 2004. Petrozavodsk. Republic of Karelia)]. Petrozavodsk. 2004. (In Russ)].
6. Metcalfe N.B., Thorpe J.E. Determinants of geographical variation in the age of seaward-migrating salmon, *Salmo salar*. *J. Animal Ecology*. 59: 135–145. 1990.
7. Hung S.O., Moore B.J., Bordner C.E., Conte F.S. Growth of Juvenile White Sturgeon (*Acipenser transmontanus*) fed Different Purified Diets. *J. Nutr.* 117(2): 328. 1987.
8. Kanazawa A. Effects of docosahexaenoic acid and phospholipids on stress tolerance of fish. *Aquaculture*. 155(1–4): 129–134. 1997.
9. Гершанович А.Д., Лапин В.И., Шатуновский М.И. Особенности обмена липидов у рыб. Успехи соврем. биологии. 111(2): 207–219. 1991. [Gershanovich A.D., Lapin V.I., Shatunovskiy M.I. Features of lipid metabolism in fish. Successes of modern biology. 111 (issue 2.): 207–219. 1991. (In Russ)].
10. 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.* 226: 497–509. 1957.
11. Кеумс М. Техника липидологии. Выделение, анализ и идентификация липидов. М. Мир. 1975. [Kejts M. Tekhnikalipidologii. Vydeleniye, analiz i identifikatsiya lipidov [The technique of lipidology. Isolation, analysis and identification of lipids]. Moscow. Nauka. 1975. (In Russ)].
12. Olsen R.E., Henderson R.J. The rapid analysis of neutral and polar marine lipids using double-development HPTLC and scanning densitometry. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 129: 189–197. 1989.
13. Hellwig J. Defining parameters for a reproducible TLC-separation of phospholipids using ADC. Diploma thesis. Germany. 2008.
14. Arduini A., Peschechera A., Dottori S., Sciarroni A.F., Serafini F., Calvani M. High-performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies. *J. Lipid Res.* 37(2): 684–689. 1996.
15. Коросов А.В., Горбач В.В. Компьютерная обработка биологических данных. Петрозаводск. 2007. [Korosov A.V., Gorbach V.V. Komp'yuternaya obrabotka biologicheskikh dannykh [Computer processing of biological data]. Petrozavodsk. 2007. (In Russ)].
16. Крепс Е.М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. Л. Наука. 1981. [Kreps E.M. Lipidykletochnyh membran. Evolyuciya lipidov mozga. Adaptatsionnaya funktsiya lipidov [Cell membrane lipids. The evolution of brain lipids. Lipid Adaptation Function]. L. Nauka. 1981. (In Russ)].
17. Hochachka P.W., Somero G.N. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. N.Y. Oxford Univer. Press. 2002.
18. Саутин Ю.Ю. Проблема регуляции адаптационных изменений липогенеза, липолиза и транспорта липидов у рыб. Успехи соврем. биологии. 107(1): 131–147. 1989. [Sautin Yu. Yu. The problem of regulation of adaptive changes in lipogenesis, lipolysis and lipid transport in fish. Successes of modern biology. 107(1): 131–147. 1989. (In Russ)].
19. Ghosh R.K., Medda A.K. Effect of thyroxine and thiourea on cholesterol total lipid and glycogen contents of brain of Singi fish (*Heteropneustes fossilis* bloch). *Neurochem. Internat.* 6(1): 97–101. 1984.
20. Колумийцева И.К., Перепелкина Н.И., Патрушев И.В., Попов В.И. Роль липидов в сборке эндоплазматического ретикулума и диктисом нейрональных клеток коры головного

- мозга якутского суслика *Citellus undulates* при гибернации. Биохимия. 68: 954–967. 2003. [Kolomiytseva I.K., Perepelkina N.I., Patrushev I.V., Popov V.I. The role of lipids in the assembly of the endoplasmic reticulum and dictios of neuronal cells of the cerebral cortex of the Yakut gopher *Citellus undulates* during hibernation. Biochemistry. 68: 954–967. 2003. (In Russ)].
21. Barak S., Fischer G., Rivney B. On the mechanism of sphingomyelin interaction roith solubilized membrane proteins. Membr. Biochem. 7(3): 153–73. 1998.
 22. Степанов А.Е., Краснополский Ю.М., Швец В.И. Физиологически активные липиды. М. Наука. 1991. [Степанов А.Е., Краснополский Ю.М., Швец В.И. Fiziologicheski aktivnye lipidy [Physiologically Active Lipids] M. Nauka. 1991. (In Russ)].
 23. Ипатовна О.М., Торховская Т.И., Захарова Т.С., Халилов Э.М. Сфинголипиды и клеточная сигнализация: участие в апоптозе и атерогенезе. Биохимия. 71(7): 882–893. 2006. [Ipatova O.M., Torkhovskaya T.I., Zakharova T.S., Halilov E.M. Sphingolipids and cell signaling: participation in apoptosis and atherogenesis. Biochemistry. 71(7): 882–893. 2006. (In Russ)].
 24. Болдырев А.А., Кяйвярайнен Е.И., Илюха В.А. Мембранология. Петрозаводск. КарНЦ РАН. 2006. [Boldyrev A.A., Kuyvayrajnen E.I., Ilyuha V.A. Membranologiya. [Membraneology] Petrozavodsk. KarRCRAS. 2006. (In Russ)].
 25. Bystriansky J.S., Ballantyne J.S. Gill Na⁺, K⁺-ATPase activity correlates with basolateral membrane lipid composition in seawater but not freshwater-acclimated Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 292(2): R1043–R1051. 2007.

Effect of the Photoperiod on Lipid Spectrum of Young Atlantic Salmon *Salmo salar* L.

N. N. Nemova^{a, *}, Z. A. Nefedova^a, S. N. Pekkoeva^a, V. P. Voronin^a,
T. R. Ruokolainen^a, and S. A. Murzina^a

^aInstitute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences,
Petrozavodsk, Russia

*E-mail: nnnemova@gmail.com

Effect of two light regimes 16/8 (16 hours – light and 8 hours – darkness) and 24/0 (24 hours – light) on the lipid content of juvenile Atlantic salmon (at the 1+ age) in the process of growth and development from August to October was carried out in a fish farm. The content of total lipids, structural lipids – phospholipids (PL), their classes (phosphatidylcholine, phosphatidylethanolamine, phosphatidylserine, phosphatidylinositol, sphingomyelin, and lysophosphatidylcholine) and cholesterol (CHOL), reserve triacylglycerols (TAG), diacylglycerols (DAG), free fatty acids (FFA), cholesterol esters (ECHOL) were analysed. It was shown that index of ratio structural and reserve lipids (PL + CHOL/TAG + ECHOL) is increasing during growth and development of young's Atlantic salmon (1+) principally than in control options. The data obtained indicate the predominance of the structural growth of organs and tissues over fat accumulation to a greater extent in fish with additional illumination in this period. These changes were accompanied by an increased growth rate of juvenile salmon in September and October under two light conditions compared with the control and those in August.

Keywords: photoperiod, lipids, Atlantic salmon, aquaculture

ЦИТИРОВАТЬ:

Немова Н.Н., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Воронин В.П., Руоколайнен Т.Р., Мурзина С.А. Влияние фотопериода на липидный спектр молодежи атлантического лосося *Salmo salar* L. Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 106(5): 622–630.

DOI: 10.31857/S0869813920050064

TO CITE THIS ARTICLE:

Nemova N.N., Nefedova Z.A., Pekkoeva S.N., Voronin V.P., Ruokolainen T.R., Murzina S.A. Effect of the Photoperiod on Lipid Spectrum of Young Atlantic Salmon *Salmo salar* L. Russian Journal of Physiology. 106(5): 622–630.

DOI: 10.31857/S0869813920050064