

УДК 577.115.3:597.552.511:591.35

## **СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИПИДНОГО СТАТУСА РАЗНОВОЗРАСТНОЙ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* L. РЕКИ ВАРЗУГА (КОЛЬСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)**

**С. Н. Пеккоева, С. А. Мурзина, З. А. Нефедова, Т. Р. Руоколайнен, А. Е. Веселов, Н. Н. Немова**

*Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия*

Исследован липидный, в том числе жирнокислотный, статус молоди лосося (сеголетки возраста 0+, пестрятки 1+, 2+ и смолты 3+) из реки Варзуга, порог Порокушка, в летний период. Установлено высокое содержание полиненасыщенных жирных кислот с доминированием докозагексаеновой 22:6(n-3) и эйкозапентаеновой 20:5(n-3) жирных кислот. У смолтов (3+) повышена доля физиологически активных 22:6(n-3), 20:5(n-3) и 20:4(n-6) кислот, что характерно для морских рыб и связано с реализацией стратегии подготовки их к смолтификации и переходу к морскому образу жизни. У молоди возраста 0+, 1+ и 2+ показан повышенный уровень мононенасыщенных жирных кислот с доминированием 18:1(n-9), 16:1(n-7) и 18:1(n-7) ЖК, однако у смолтов 3+ их доля была снижена, что положительно коррелирует с динамикой запасных триацилглицеринов (ТАГ) и характерно для смолтов лосося. У сеголеток (0+) и смолтов (3+) по сравнению с пестрятками (1+ и 2+) установлено низкое содержание запасных триацилглицеринов и показателя ТАГ/ФЛ, что, скорее всего, связано с более высокой интенсивностью обмена. Раннее развитие и завершенность подготовки смолтов лосося к переходу в морскую среду обитания обусловлены «включением» механизмов биохимических адаптаций, в том числе с участием отдельных липидов и жирных кислот, играющих важную роль в поддержании гомеостаза организма в изменяющихся условиях среды.

Ключевые слова: молодь лосося; липиды; жирные кислоты; биохимические адаптации.

**S. N. Pekkoeva, S. A. Murzina, Z. A. Nefedova, T. R. Ruokolainen, A. E. Veselov, N. N. Nemova. COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF THE LIPID STATUS OF ATLANTIC SALMON *SALMO SALAR* L. JUVENILES OF DIFFERENT AGES FROM THE VARZUGA RIVER (KOLA PENINSULA)**

The lipid and fatty acid spectrum of juvenile Atlantic salmon (aged 0+, 1+, 2+, 3+ (smolts)) from the Varzuga River (Porokushka rapid) was studied in the summer period. A high content of polyunsaturated fatty acids with the dominance of docosahexaenoic 22:6(n-3) and eicosapentaenoic 20:5(n-3) fatty acids was revealed. Smolts (3+) had an elevated proportion of physiologically active 22:6(n-3), 20:5(n-3) and 20:4(n-6) fatty acids, which is characteristic of marine fish and is associated with their preparation for smoltification and transition to life in the sea. An increased level of monounsaturated fatty acids with the dominance of 18:1(n-9), 16:1(n-7) and 18:1(n-7) acids was shown for juveniles aged 0+, 1+ and 2+. In smolts, however, the level of these fatty acids was reduced, which posi-

tively correlates with changes in TAG storage and is characteristic of salmon smolts. As compared to 1+ and 2+ parr, fingerlings (0+) and smolts (3+) had a low content of storage TAGs and the TAG/PL index, which is most likely due to a high metabolic rate. The early development and completion of the preparation of salmon smolts for transition to the marine environment were facilitated by 'launching' the mechanisms of biochemical adaptations, including those involving individual lipids and fatty acids that play an important role in maintaining homeostasis in an organism exposed to changing environmental conditions.

**Key words:** salmon juveniles; lipids; fatty acids; biochemical adaptation.

## Введение

В реке Варзуга (бассейн Белого моря, Кольский полуостров) с ее многочисленными ручьями и порогами воспроизводится крупное стадо атлантического лосося *Salmo salar* L. Молодь лососевых в течение речного периода жизни преимущественно обитает на порогах и перекатах [Шустов, 1995]. Для пополнения популяции лосося чрезвычайно важны условия жизни в речной период, в который закладывается стратегия дальнейшего развития. Особое значение имеет изучение биохимических механизмов раннего развития рыб в условиях природных водоемов, где на организм воздействует целый ряд экологических факторов. Исследование липидного, в том числе жирнокислотного статуса молоди лосося в летний, наиболее кормный, период является важным с точки зрения запаса энергии энергетических (а также структурных) липидов, оказывающих значительное влияние на успешную перезимовку молоди, особенно сеголеток (возраста 0+). По мнению Д. С. Павлова [2009], характер питания, липидный статус, интенсивность обмена, темп роста отражают условия нагула молоди задолго до начала ее покатной миграции в море, что может определить успешность смолтификации [Pavlov et al., 2009].

Цель работы – изучение липидного и жирнокислотного статуса разновозрастной молоди лосося (сеголетки возраста 0+, пестрятки 1+, 2+ и смолты 3+) из р. Варзуга, порог Порокушка, в летний сезон.

## Материалы и методы

Порог Порокушка расположен в нижнем течении русла р. Варзуги на удалении 31 км от устья. Длина порога составляет 770 м, ширина 220 м. В разных частях порога глубина изменяется в пределах от 0,8 до 1,7 м, скорость течения варьирует в пределах 0,7–1,7 м/с. Грунт в основном представлен галечными фракциями и мелким валуном. Это типичный для нерес-

та лосося и нагульный грунт высокого качества для его молоди. Пестрятки разных возрастных групп распределяются по мелководной части порога. Их плотность распределения – от 52 до 77 экз. на 100 м<sup>2</sup>. Это высокий показатель как для р. Варзуга, так и для других нерестовых рек беломорского бассейна. На пороге ежегодно нерестится не менее 15 пар производителей.

Молодь лосося *Salmo salar* L. (сеголетки возраста 0+, пестрятки 1+, 2+ и смолты 3+) отлавливали в реке Варзуга (порог Порокушка) в летний период (июнь 2016 г.). Для научных исследований мальков отлавливали с помощью аппарата электролова Fa-2 (Trondheim, Норвегия). Их выдерживали в течение суток в русловых садках для снятия эффекта электрошока. Мальков взвешивали, измеряли их длину и индивидуально фиксировали 98%-м этиловым спиртом. Липидный статус молоди лосося индивидуально оценивали по содержанию общих липидов (ОЛ), фосфолипидов (ФЛ) и их отдельных классов (фосфатидилхолина (ФХ), фосфатидилэтаноламина (ФЭА), фосфатидилсерина (ФС), фосфатидилинозитола (ФИ), лизофосфатидилхолина (ЛФХ), сфингомиелина (СФМ)), триацилглицеринов (ТАГ), холестерина (ХС), эфиров холестерина (ЭХС)), а также по показателям соотношений ХС/ФЛ, ТАГ/ФЛ. Жирнокислотный статус общих липидов оценивали по содержанию индивидуальных жирных кислот (ЖК), показателю n-3/n-6 (соотношение суммы полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) n-3/n-6 семейств).

Индивидуальные пробы молоди рыб гомогенизировали в небольшом количестве этилового спирта (96 %), затем фиксировали смесью хлороформ : метанол (2:1, по объему) и хранили при температуре +4 °С до анализа. Липиды экстрагировали и очищали по методу Фолча [Folch et al., 1957], концентрировали досуха с помощью роторно-вакуумной установки. Выделенные липиды фракционировали на пластинках "Silufol" (Kavalier, Чехия) в системе растворителей петролейный эфир : серный эфир : уксусная кислота (90:10:1, по объему). Коли-

чественное определение суммарных фосфолипидов, триацилглицеринов и эфиров холестерина проводили гидроксаматным методом [Сидоров и др., 1972], холестерина – методом Энгельбрехта [Engelbrecht et al., 1974] и выражали в процентах от сухой массы. Содержание отдельных классов фосфолипидов (ФИ, ФС, ФЭА, ФХ, ЛФХ, СФМ) определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии [Arduini et al., 1996] с компьютерным обеспечением. Соотношение между фосфолипидными компонентами оценивали по значениям площадей пиков на хроматограмме. Состав и содержание ЖК общих липидов после метанолиза [Цыганов и др., 1971] определяли методом газовой хроматографии. Разделение жирных кислот в виде метиловых эфиров проводили на хроматографе «Кристалл 5000.2» («Хроматэк», Йошкар-Ола, Россия) с капиллярными колонками ZB-FFAP, используя в качестве внутреннего стандарта бегеновую кислоту (22:0) (Sigma Aldrich, USA), обработку хроматограмм проводили с помощью компьютерной программы «Хроматэк Аналитик» («Хроматэк», Йошкар-Ола, Россия). Жирнокислотный статус оценивали индивидуально по содержанию отдельных жирных кислот и их соотношениям.

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

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

## Результаты и обсуждение

Результаты исследований липидного и жирнокислотного спектра разновозрастной молоди лосося (пестряток возраста 0+, 1+, 2+ и смолтов 3+) из р. Варзуга, порог Порокушка, представлены в таблицах 1 и 2. Установлено, что содержание общих липидов было в пределах 13,30–21,15 % сухой массы, с пониженным их уровнем у смолтов (3+). В общих липидах сеголеток (0+) и смолтов (3+) преобладали ФЛ с более высокой долей у первых (в 1,6 раза) и пониженной у пестряток (1+, 2+). Следует отметить, что повышенное содержание ФЛ у сеголеток (0+) связано с более высокой долей отдельных классов ФЛ – ФХ, ФЭА и СФМ, но при этом показана сравнительно низкая доля запасных ТАГ и показателя ТАГ/ФЛ. Ранее у се-

голеток (0+) лосося из других биотопов реки Варзуга (пороги Ареньга, Пятка и Фалалей) также был установлен пониженный уровень ТАГ (в пределах 2,02–3,55 % сухой массы) [Нефедова и др., 2016]. В пороге Порокушка пестрятки (1+ и 2+) отличались сравнительно высоким липидным статусом по содержанию ОЛ, в том числе запасных ТАГ и по показателю ТАГ/ФЛ. Причем у смолтов (3+) по сравнению с пестрятками (1+ и 2+) установлен пониженный липидный статус (по содержанию ОЛ, ТАГ, показателям ХС/ФЛ и ТАГ/ФЛ).

Различия в уровне ОЛ отдельных липидных классов (ФЛ, ТАГ, ХС) и показателей соотношения ТАГ/ФЛ у разновозрастных мальков связаны с разной степенью интенсивности метаболических процессов. Повышенное содержание ТАГ и показателя ТАГ/ФЛ у молоди (возраста 1+ и 2+) указывает на более активный процесс питания подросших мальков, а также связан с качеством и высокой долей кормных организмов в данный период, в частности, с поступлением запасных липидов с пищей, что определяет более высокие энергетические возможности протекания процессов их роста и развития. Пестряткам необходимо в нагульный период накопить достаточное количество как запасных, так и структурных липидов, чтобы в дальнейшем обеспечить энергоемкий процесс смолтификации и способность миграции в море. При этом ТАГ могут использоваться как энергетические источники и в адаптивных реакциях организма, связанных с модификацией мембранных липидов. Отмеченное у смолтов (3+) снижение запасных ТАГ (более чем в 3 раза) и показателя ТАГ/ФЛ (более чем в 5 раз) по сравнению с таковым у пестряток возраста 1+ и 2+ указывает на увеличение интенсивности окислительных процессов и уменьшение темпов липидного синтеза, связанного с процессом смолтификации [Sheridan, 1989]. Во многих исследованиях было показано, что эти изменения происходят со значительной тратой энергии, в основном за счет энергоемких липидов [Soivio et al., 1988; Pavlov et al., 2009; Murzina et al., 2014]. Установлены вариации показателей ХС/ФЛ у молоди (возраста 0+, 1+, 2+) с достоверным их снижением у смолтов (3+), что является одним из путей регуляции состояния (вязкости) клеточных биомембран в соответствии с их возрастными особенностями, в том числе и с процессом смолтификации. Снижение показателя отношения ХС/ФЛ у смолтов (3+) может быть связано с возрастанием их физиологической активности, что способствует увеличению проницаемости биомембран, в результате чего повышается функциональная активность клеточных ре-

Таблица 1. Содержание липидных компонентов (% сухой массы) у молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. из р. Варзуга, порог Порокушка

Table 1. Content of lipid components (% dry weight) of the young fish of Atlantic salmon *Salmo salar* L. from the Varzuga River, Porokushka rapid

Показатель Index	Возраст Age			
	0+	1+	2+	3+
n	6	15	8	14
Длина, см Length, cm	3,38 ± 0,14	6,12 ± 0,10 <sup>A</sup>	17,46 ± 9,66 <sup>AB</sup>	10,31 ± 0,17 <sup>AB</sup>
Вес, г Weight, g	0,36 ± 0,05	2,13 ± 0,12 <sup>A</sup>	5,26 ± 0,79 <sup>AB</sup>	10,95 ± 0,28 <sup>ABC</sup>
ОЛ TL	19,10 ± 3,49	21,15 ± 1,40	17,85 ± 1,95	13,30 ± 1,14 <sup>BC</sup>
ФЛ PL	12,00 ± 2,77	4,89 ± 0,29 <sup>A</sup>	4,82 ± 0,38 <sup>A</sup>	7,45 ± 0,58 <sup>ABC</sup>
ФИ PI	0,04 ± 0,02	0,09 ± 0,02	0,09 ± 0,02	0,12 ± 0,02 <sup>A</sup>
ФС PS	0,25 ± 0,06	0,18 ± 0,02	0,14 ± 0,03	0,20 ± 0,03
ФЭА PEA	1,90 ± 0,64	0,97 ± 0,10 <sup>A</sup>	0,84 ± 0,13 <sup>A</sup>	1,18 ± 0,18
ФХ PC	7,09 ± 1,72	2,89 ± 0,23 <sup>A</sup>	2,52 ± 0,27 <sup>A</sup>	3,29 ± 0,26 <sup>A</sup>
ЛФХ LPC	2,51 ± 0,62	0,62 ± 0,15 <sup>A</sup>	1,06 ± 0,20 <sup>A</sup>	2,21 ± 0,26 <sup>BC</sup>
СФМ SFM	0,14 ± 0,05	0,06 ± 0,01 <sup>A</sup>	0,04 ± 0,01 <sup>A</sup>	0,05 ± 0,01 <sup>A</sup>
Неизвестные Unknown	0,07 ± 0,03	0,08 ± 0,02	0,13 ± 0,05	0,40 ± 0,06 <sup>ABC</sup>
ТАГ TAG	2,93 ± 0,94	13,66 ± 1,50 <sup>A</sup>	11,30 ± 2,26 <sup>A</sup>	3,39 ± 0,89 <sup>BC</sup>
ЭХС ECHOL	0,61 ± 0,35	0,24 ± 0,06 <sup>A</sup>	0,17 ± 0,09 <sup>A</sup>	0,46 ± 0,13 <sup>BC</sup>
ХС CHOL	3,57 ± 0,78	2,36 ± 0,20 <sup>A</sup>	1,56 ± 0,26 <sup>AB</sup>	2,01 ± 0,33 <sup>A</sup>
ХС/ФЛ CHOL/PL	0,36 ± 0,10	0,52 ± 0,06	0,36 ± 0,09	0,27 ± 0,03 <sup>B</sup>
ТАГ/ФЛ TAG/PL	0,26 ± 0,07	3,13 ± 0,54 <sup>A</sup>	2,67 ± 0,65 <sup>A</sup>	0,51 ± 0,15 <sup>BC</sup>

Примечание. Значения представлены в виде:  $M \pm m$ . n – число проб, ОЛ – общие липиды, ФЛ – фосфолипиды, ФИ – фосфатидилинозитол, ФС – фосфатидилсерин, ФЭА – фосфатидилэтанолламин, ФХ – фосфатидилхолин, ЛФХ – лизофосфатидилхолин, СФМ – сфингомиелин, ТАГ – триацилглицерины, ЭХС – эфиры холестерина, ХС – холестерин; А – различия от 0+ достоверны ( $p \leq 0,05$ ; ANOVA); В – различия от 1+ достоверны ( $p \leq 0,05$ ; ANOVA); С – различия от 2+ достоверны ( $p \leq 0,05$ ; ANOVA).

Note. The values are given in the form:  $M \pm m$ . n – the number of samples, TL – total lipids, PL – phospholipids, PI – phosphatidylinositol, PS – phosphatidylserine, PEA – phosphatidylethanolamine, PC – phosphatidylcholine, LPC – lysophosphatidylcholine, SFM – sphingomyelin, TAG – triacylglycerols, ECHOL – cholesterol esters, CHOL – cholesterol; A – differences from 0+ are significant ( $p \leq 0,05$ ; ANOVA); B – differences from 1+ are significant ( $p \leq 0,05$ ; ANOVA); C – differences from 2+ are significant ( $p \leq 0,05$ ; ANOVA).

цепторов, а также скорость транспорта ионов, метаболитов и воды [Болдырев и др., 2006].

Известно, что жирные кислоты являются важными компонентами липидов, которые наиболее быстро включаются в физиологические и адаптивные реакции организма [Крепс, 1981]. Функции фосфолипидов и запасных липидов в организме во многом определяются профилем включенных в них молекул жирных

кислот. Установлено, что во всех возрастных группах молоди лосося (0+, 1+, 2+ и смолтов 3+) состав ЖК общих липидов характеризуется высоким содержанием ПНЖК с преобладанием ЖК n-3 семейства и наибольшей долей докозагексаеновой 22:6(n-3) и эйкозапентаеновой 20:5(n-3) ЖК. В жирнокислотном спектре общих липидов молоди лосося высока и доля МНЖК с преобладанием 18:1(n-9), а также

Таблица 2. Жирнокислотный состав (% суммы жирных кислот) у молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. из р. Варзуга, порог Порокушка

Table 2. Fatty acid spectrum (% total fatty acids) of the young fish of Atlantic salmon *Salmo salar* L. from the Varzuga River, Porokushka rapid

Показатель Index	Возраст Age			
	0+	1+	2+	3+
n	6	15	8	14
14:00	1,75 ± 0,31	1,80 ± 0,07	1,76 ± 0,17	1,91 ± 0,26
16:00	19,82 ± 0,80	17,76 ± 0,24 <sup>A</sup>	18,14 ± 0,43	17,16 ± 0,41 <sup>A</sup>
18:00	7,58 ± 0,22	6,25 ± 0,13 <sup>A</sup>	6,46 ± 0,24 <sup>A</sup>	7,15 ± 0,19 <sup>BC</sup>
20:00	1,67 ± 0,24	1,16 ± 0,05 <sup>A</sup>	1,15 ± 0,05 <sup>A</sup>	1,34 ± 0,13
ΣНЖК ΣSFA	32,26 ± 1,47	28,07 ± 0,24 <sup>A</sup>	28,59 ± 0,44 <sup>A</sup>	28,68 ± 0,64 <sup>A</sup>
14:1(n-7)	0,67 ± 0,13	1,13 ± 0,13	1,03 ± 0,24	0,52 ± 0,08 <sup>BC</sup>
16:1(n-9)	0,69 ± 0,03	0,62 ± 0,04	0,59 ± 0,06	0,46 ± 0,01 <sup>ABC</sup>
16:1(n-7)	8,92 ± 0,40	12,58 ± 0,57 <sup>A</sup>	11,13 ± 1,32	6,25 ± 0,65 <sup>ABC</sup>
17:1(n-7)	0,43 ± 0,05	0,37 ± 0,01	0,44 ± 0,03 <sup>B</sup>	0,23 ± 0,02 <sup>ABC</sup>
18:1(n-9)	12,83 ± 1,10	15,10 ± 0,89	15,51 ± 1,67	12,39 ± 0,62 <sup>BC</sup>
18:1(n-7)	6,20 ± 0,31	7,76 ± 0,30 <sup>A</sup>	7,02 ± 0,62	5,50 ± 0,34 <sup>BC</sup>
18:1(n-5)	0,29 ± 0,03	0,29 ± 0,04	0,28 ± 0,05	0,17 ± 0,02 <sup>ABC</sup>
20:1(n-9)	0,59 ± 0,20	0,42 ± 0,04	0,44 ± 0,06	0,34 ± 0,02
Σ МНЖК Σ MUFA	31,92 ± 1,78	39,59 ± 1,22 <sup>A</sup>	37,80 ± 3,35	26,85 ± 1,61 <sup>BC</sup>
18:2(n-6)	2,65 ± 0,15	3,46 ± 0,19 <sup>A</sup>	3,07 ± 0,31	3,79 ± 0,24 <sup>A</sup>
20:4(n-6)	1,97 ± 0,18	1,93 ± 0,21	2,09 ± 0,44	3,49 ± 0,36 <sup>ABC</sup>
Σ (n-6) ПНЖК Σ (n-6) PUFA	5,96 ± 0,25	7,07 ± 0,36	6,68 ± 0,46	9,26 ± 0,41 <sup>ABC</sup>
18:3(n-3)	4,14 ± 0,37	6,49 ± 0,27 <sup>A</sup>	6,40 ± 0,74 <sup>A</sup>	6,19 ± 0,50 <sup>A</sup>
18:4(n-3)	0,86 ± 0,07	1,37 ± 0,07 <sup>A</sup>	1,17 ± 0,13	0,82 ± 0,07 <sup>BC</sup>
20:4(n-3)	0,73 ± 0,08	0,69 ± 0,01	0,68 ± 0,02	0,83 ± 0,04 <sup>ABC</sup>
20:5(n-3)	5,73 ± 0,68	4,13 ± 0,23 <sup>A</sup>	4,61 ± 0,87	7,13 ± 0,54 <sup>BC</sup>
22:5(n-3)	2,56 ± 0,31	1,45 ± 0,06 <sup>A</sup>	1,60 ± 0,27 <sup>A</sup>	2,91 ± 0,20 <sup>BC</sup>
22:6(n-3)	12,72 ± 1,64	7,05 ± 1,03 <sup>A</sup>	8,59 ± 3,16	13,80 ± 1,65 <sup>B</sup>
Σ (n-3) ПНЖК Σ (n-3) PUFA	27,70 ± 2,83	22,78 ± 0,89 <sup>A</sup>	24,50 ± 3,21	32,97 ± 1,91 <sup>BC</sup>
Σ ПНЖК Σ PUFA	35,58 ± 2,91	31,92 ± 1,12	33,09 ± 3,32	43,54 ± 2,12 <sup>ABC</sup>
Σ (n-3) ПНЖК/Σ (n-6) ПНЖК Σ (n-3) PUFA/Σ (n-6) PUFA	4,62 ± 0,43	3,26 ± 0,07 <sup>A</sup>	3,62 ± 0,27	3,57 ± 0,17 <sup>A</sup>
16:0/18:1(n-9)	1,57 ± 0,08	1,24 ± 0,09 <sup>A</sup>	1,30 ± 0,18	1,42 ± 0,06
18:3(n-3)/18:2(n-6)	1,60 ± 0,20	1,97 ± 0,15	2,12 ± 0,24	1,66 ± 0,12
ΣНЖК/ΣПНЖК ΣSFA/ΣPUFA	0,97 ± 0,17	0,89 ± 0,03	0,91 ± 0,07	0,69 ± 0,05 <sup>ABC</sup>
20:4(n-6)/18:2(n-6)	0,76 ± 0,09	0,57 ± 0,06	0,79 ± 0,27	1,06 ± 0,20 <sup>B</sup>
22:6(n-3)/18:3(n-3)	3,19 ± 0,57	1,30 ± 0,40 <sup>A</sup>	2,42 ± 1,54	2,86 ± 0,69

Примечание. Значения представлены в виде: M ± m. Условные обозначения: n – число проб, НЖК – насыщенные жирные кислоты, МНЖК – мононенасыщенные жирные кислоты, ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты; А – различия от 0+ достоверны (p ≤ 0,05; ANOVA); В – различия от 1+ достоверны (p ≤ 0,05; ANOVA); С – различия от 2+ достоверны (p ≤ 0,05; ANOVA). В пробах также содержалось <1 % жирных кислот: 12:0, 15:0, 17:0, 24:0, 14:1(n-9), 14:1(n-7), 14:1(n-5), 15:1(n-9), 16:1(n-5), 20:1(n-7), 14:2(n-9), 15:2(n-9), 16:2(n-9), 18:2(n-9), 20:3(n-9), 14:2(n-7), 15:2(n-7), 16:2(n-7), 18:2(n-7), 14:2(n-6), 16:2(n-6), 18:3(n-6), 20:2(n-6), 20:3(n-6), 22:3(n-6), 22:4(n-6), 22:5(n-6), 18:2(n-4), 18:3(n-4), 16:2(n-3), 16:3(n-3), 18:2(n-3), 20:3(n-3), 20:4(n-3), 16:4(n-1).

Note. The values are given in the form: M ± m. n – number of samples, SFA – saturated fatty acids, MUFA – monounsaturated fatty acids, PUFA – polyunsaturated fatty acids; A – differences from 0+ are significant (p ≤ 0,05; ANOVA); B – differences from 1+ are significant (p ≤ 0,05; ANOVA); C – differences from 2+ are significant (p ≤ 0,05; ANOVA). The samples also include <1 % fatty acids: 12:0, 15:0, 17:0, 24:0, 14:1(n-9), 14:1(n-7), 14:1(n-5), 15:1(n-9), 16:1(n-5), 20:1(n-7), 14:2(n-9), 15:2(n-9), 16:2(n-9), 18:2(n-9), 20:3(n-9), 14:2(n-7), 15:2(n-7), 16:2(n-7), 18:2(n-7), 14:2(n-6), 16:2(n-6), 18:3(n-6), 20:2(n-6), 20:3(n-6), 22:3(n-6), 22:4(n-6), 22:5(n-6), 18:2(n-4), 18:3(n-4), 16:2(n-3), 16:3(n-3), 18:2(n-3), 20:3(n-3), 20:4(n-3), 16:4(n-1).

16:1(n-7) и 18:1(n-7) ЖК. У смолтов (3+) установлено снижение МНЖК (почти всех составляющих ЖК, но в большей степени 16:1(n-7) кислоты). Известно, что в организме личинок рыб 16:1(n-7) кислота в большей степени используется в качестве источника энергии [Korprig et al., 2015]. Снижение моноеновых ЖК положительно коррелирует с уменьшением у смолтов и уровня запасных энергетических ТАГ. МНЖК в составе ТАГ являются важным энергетическим источником и при увеличении двигательной активности смолтов быстрее подвергаются процессам окисления. У сеголеток (0+) лосося по сравнению с пестрятками (1+, 2+) и смолтами (3+) показан достоверно пониженный уровень пищевых линолевой 18:2(n-6) и линоленовой 18:3(n-3) ЖК, которые являются метаболическими предшественниками физиологически значимых 20:4(n-6) и 22:6(n-3) кислот. При этом доля 18:3(n-3) кислоты преобладала над содержанием 18:2(n-6) кислоты в липидах всех возрастных групп молоди, однако показатели соотношения 18:3(n-3)/18:2(n-6) кислот были в пределах 1,60–1,97 и достоверно не отличались у рыб разного возраста. У смолтов (3+) установлен повышенный уровень суммарных ПНЖК n-3 и n-6 семейств, основными из которых были 22:6(n-3), 20:5(n-3) и 20:4(n-6) ЖК, что типично для морских рыб [Peng et al., 2003; Tocher, 2003] и связано с физиолого-биохимическими процессами смолтификации и степенью их готовности к морской среде обитания [Bell et al., 1997]. Повышение уровня арахидоновой 20:4(n-6) кислоты и коэффициента конвертации 20:4(n-6)/18:2(n-6) у смолтов (3+) может быть связано с гормональными перестройками при смолтификации, так как при окислительном метаболизме этой кислоты образуются физиологически активные внутриклеточные эндогормоны [Сергеева, Варфоломеева, 2006]. Высокое содержание ПНЖК n-3 семейства у смолтов (3+) лосося, скорее всего, необходимо и для более эффективного развития механизмов осморегуляции клеток при переходе в морскую среду с повышенной соленостью [Нефедова и др., 2018]. Подобные изменения были отмечены нами ранее у смолтов (3+) лосося из других биотопов реки Варзуга (приток Ареньга и одноименный Ареньгский порог) [Немова и др., 2015]. Следует отметить, что, несмотря на то что исследованные пестрятки возраста 1+ и 2+ по линейно-весовым характеристикам значительно различаются между собой (более чем в 2,5 раза), достоверных различий между ними (за исключением содержания ХС) по липидным и жирнокислотным параметрам не выявлено.

## Заключение

Различия в содержании ОЛ, отдельных липидных классов (ФЛ, ТАГ, ХС) и жирных кислот у разновозрастных мальков могут быть связаны с разной степенью интенсивности метаболических процессов, в том числе с возрастными особенностями роста и развития молоди, а также сменой типов питания. Наибольшие изменения липидных (ФЛ, ТАГ, показателей ТАГ/ФЛ) и жирнокислотных (16:1(n-7), 18:1(n-7), 20:5(n-3), 22:6(n-3)) профилей отмечены у пестряток (возраст 1+) и смолтов (возраст 3+), а изменение содержания физиологически важной арахидоновой 20:4(n-6) кислоты – только у смолтов (3+).

Во всех возрастных группах молоди лосося установлено высокое содержание ПНЖК с наибольшей долей докозагексаеновой 22:6(n-3) и эйкозапентаеновой 20:5(n-3) ЖК. Также у них показан повышенный уровень МНЖК с преобладанием 18:1(n-9), 16:1(n-7) и 18:1(n-7) ЖК, однако доля этих ЖК у смолтов (3+) была снижена, что положительно коррелирует с динамикой ТАГ и свидетельствует о более активных процессах их окисления, связанных со смолтификацией.

У пестряток (возраста 1+ и 2+), по сравнению с сеголетками (0+) и смолтами (3+), обнаружено повышенное содержание запасных ТАГ, показателя ТАГ/ФЛ и пальмитоолеиновой 16:1(n-7) ЖК, что указывает на снижение активности окислительного обмена и создание благоприятных условий для депонирования запасных липидов ТАГ.

Таким образом, возрастные изменения содержания отдельных классов липидов, жирных кислот и их соотношений у молоди лосося вносят определенный вклад в вариации липидного спектра, направленного на усиление или снижение той или иной физиологической функции (рост, активность движения, процесс смолтификации), что обеспечивает поддержание их жизнедеятельности.

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

*Авторы выражают благодарность сотрудникам лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных ИБ КарНЦ РАН Д. А. Ефремову и М. А. Ручьеву за сбор материала для исследования.*

## Литература

Болдырев А. А., Кяйвярайнен Е. И., Илюха В. А. Биомембранология: уч. пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 226 с.

Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных. Петрозаводск: ПетрГУ, 2007. 76 с.

Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. СПб.: Наука, 1981. 339 с.

Немова Н. Н., Нefeldова З. А., Мурзина С. А., Веселов А. Е., Рипатти П. О., Павлов Д. С. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Экология. 2015. № 3. С. 206–211.

Неefeldова З. А., Мурзина С. А., Пеккоева С. Н., Веселов А. Е., Немова Н. Н. Влияние липидного и жирнокислотного статуса на процессы первичного расселения и формирования фенотипических групп сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* L. // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 6. С. 99–105. doi: 10.17076/eb352

Неefeldова З. А., Мурзина С. А., Пеккоева С. Н., Немова Н. Н. Сравнительная характеристика жирнокислотного профиля смолтов кумжи *Salmo trutta* L. и атлантического лосося *Salmo salar* L. в период смолтификации (река Индера, бассейн Белого моря) // Изв. РАН. Сер. Биол. 2018. № 2. С. 144–149.

Сергеева М. Г., Варфоломеева А. Т. Каскад арахионовой кислоты. М.: Нар. образ., 2006. 256 с.

Сидоров В. С., Лизенко Е. И., Болгова О. М., Неefeldова З. А. Липиды рыб. 1. Методы анализа. Тканевая специфичность ряпушки *Coregonus albula* L. // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1972. Вып. 1. С. 152–163.

Цыганов Э. П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагелем // Лаб. дело. 1971. № 8. С. 490–493.

Шустов Ю. А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 161 с.

Arduini A., Pescechera A., Dottori S., Sciarro ni A. F., Serafini F., Calvani M. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // Journal of Lipid Research. 1996. Vol. 37. P. 684–689.

Bell J. G., Tocher D. R., Farndale B. M., Cox D. I., McKinney R. W., Sargent J. R. The effect of dietary lipid on polyunsaturated fatty acid metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) undergoing parr-smolt transformation // Lipids. 1997. Vol. 32. P. 515–525.

Bell M. V., Tocher D. R. Biosynthesis of fatty acids: general principles and new directions // Lipids in Aquatic ecosystems / Eds. M. T. Arts, M. Brett, M. Kainz. N. Y.: Springer, 2009. P. 211–236.

Engelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // S. A. Med. J. 1974. Vol. 48, no. 7. P. 250–356.

Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle) // J. Biol. Chem. 1957. Vol. 226. P. 497–509.

Koprio G. A., Graeve M., Kattner G., Lara R. J. Fatty acid composition of wild *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes 1835) larvae: implications on lipid metabolism and trophic relationships // J. Appl. Ichthyol. 2015. P. 1–4.

Murzina S. A., Nefeldova Z. A., Veselov A. E., Ripat ti P. O., Nemova N. N., Pavlov D. S. Changes in fatty acid composition during embryogenesis and in young age groups (0+) of Atlantic salmon *Salmo salar* L. The role of rheotactic behavior and lipid composition of fry in the formation of phenotypic groups of salmon in large Arctic rivers // Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic importance / Eds Patrick T. K. Woo, Donald J. Noakes. N. Y.: Nova Science Publ., 2014. P. 47–67.

Pavlov D. S., Nefeldova Z. A., Veselov A. E., Nemova N. N., Ruokolainen T. R., Vasil'eva O. B., Ripat ti P. O. Age dynamics of lipid status of juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from the Varzuga River // J. Ichthyology. 2009. Vol. 49, no. 11. P. 1073–1080.

Peng J., Larondelle Y., Pham D., Ackman R. G., Rollin X. Polyunsaturated fatty acid profiles of whole body phospholipids and triacylglycerols in anadromous and landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fry // Comp. Biochem. Phys. B. 2003. Vol. 134. P. 335–348.

Sheridan M. A. Alterations in lipid metabolism accompanying smoltification and seawater adaptation of salmonid fish // Aquaculture. 1989. No. 82. P. 191–204.

Soivio A., Virtanen E., Muona M. Desmoltification of heat-accelerated Baltic salmon (*Salmo salar*) in brackish water // Aquaculture. 1988. Vol. 71. P. 89–97.

Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // Reviews in Fisheries Science. 2003. No. 11. P. 107–184.

Поступила в редакцию 07.03.2018

## References

Boldyrev A. A., Kyaivyaryainen E. I., Ilyukha V. A. Biomembranologiya [Biomembranology: a tutorial]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2006. 226 p.

Korosov A. V., Gorbach V. V. Komp'yuternaya obrabotka biologicheskikh dannyykh [Computer processing of biological data]. Petrozavodsk, 2007. 76 p.

Kreps E. M. Lipidy kletochnykh membran. Evolyutsiya lipidov mozga. Adaptatsionnaya funktsiya lipidov [Lipids of cell membranes. Evolution of brain lipids. The adaptive function of lipids]. St. Petersburg: Nauka, 1981. 339 p.

Nefeldova Z. A., Murzina S. A., Pekкоева S. N., Veselov A. E., Nemova N. N. Vliyanie lipidnogo i zhirnokislotojnogo statusa na protsessy pervichnogo rasseleniya i formirovaniya fenotipicheskikh grupp segoletok atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L. [The effect of the lipid and fatty acid status of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., fingerlings on their primary dispersal and formation of phenotypic groups]. Trudy KarNTs RAN [Trans. KarRC RAS]. 2016. No. 6. P. 99–105. doi: 10.17076/eb352

Nefeldova Z. A., Murzina S. A., Pekкоева S. N., Nemova N. N. Sravnitel'naya kharakteristika zhirnokislotojnogo profilya smoltov kumzhi *Salmo trutta* L. i atlan-

тического лосося *Salmo salar* L. в период смолтификации (река Индера, бассейн Белого моря) [Comparative characteristics of fatty acids profiles of smolts of the brown trout *Salmo trutta* L. and Atlantic salmon *Salmo salar* L. during smoltification (Indera river, White Sea Basin)]. *Izv. RAN [Proceed. RAS]*. Ser. Biol. 2018. No. 2. P. 144–149.

Nemova N. N., Nefedova Z. A., Murzina S. A., Veselov A. E., Ripatti P. O., Pavlov D. S. The effect of environmental conditions on the dynamics of fatty acids in juveniles of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Russ. J. of Ecology*. 2015. Vol. 46, no. 3. P. 267–271.

Sergeeva M. G., Varfolomeeva A. T. Kaskad arakhidonovoi kisloty [The cascade of arachidonic acid]. Moscow: Nar. obraz., 2006. 255 p.

Shustov Yu. A. Ekologicheskie aspekty povedeniya molodi lososevykh ryb v rechnykh usloviyakh [Ecological aspects of the behavior of juvenile salmon in river conditions]. St. Petersburg: Nauka, 1995. 161 p.

Sidorov V. S., Lizenko E. I., Bolgova O. M., Nefedova Z. A. Lipidy ryb. 1. Metody analiza. Tkanevaya spetsifichnost' ryapushki *Coregonus albula* L. [Fish lipids. 1. Analysis methods. Tissue specificity of the vendace *Coregonus albula* L.]. *Lososevye (Salmonidae) Karelii* [Salmonids of Karelia.]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1972. Iss. 1. P. 152–163.

Tsyganov E. P. Metod pryamogo metilirovaniya lipidov posle TSKh bez elyuirovaniya s silikagelem [Direct methylation of lipids after TLC without elution with silica gel]. *Lab. delo* [Laboratory Sci.]. 1971. No. 8. P. 490–493.

Arduini A., Peschechera A., Dottori S., Sciarro ni A. F., Serafini F., Calvani M. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies. *Journal of Lipid Research*. 1996. Vol. 37. P. 684–689.

Bell J. G., Tocher D. R., Farndale B. M., Cox D. I., McKinney R. W., Sargent J. R. The effect of dietary lipid on polyunsaturated fatty acid metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) undergoing parr-smolt transformation. *Lipids*. 1997. Vol. 32. P. 515–525.

Bell M. V., Tocher D. R. Biosynthesis of fatty acids: general principles and new directions. *Lipids in Aquatic ecosystems*. N. Y.: Springer, 2009. P. 211–236.

Engelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method. *S. A. Med. J.* 1974. Vol. 48, no. 7. P. 250–356.

Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle). *J. Biol. Chem.* 1957. Vol. 226. P. 497–509.

Kopprio G. A., Graeve M., Kattner G., Lara R. J. Fatty acid composition of wild *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes 1835) larvae: implications on lipid metabolism and trophic relationships. *J. Appl. Ichthyol.* 2015. P. 1–4.

Murzina S. A., Nefedova Z. A., Veselov A. E., Ripatti P. O., Nemova N. N., Pavlov D. S. Changes in fatty acid composition during embryogenesis and in young age groups (0+) of Atlantic salmon *Salmo salar* L. The role of rheotactic behavior and lipid composition of fry in the formation of phenotypic groups of salmon in large Arctic rivers. *Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic importance*. N. Y.: Nova Science Publ., 2014. P. 47–67.

Pavlov D. S., Nefedova Z. A., Veselov A. E., Nemova N. N., Ruokolainen T. R., Vasil'eva O. B., Ripatti P. O. Age dynamics of lipid status of juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from the Varzuga River. *Ichthyology*. 2009. Vol. 49, no. 11. P. 1073–1080.

Peng J., Larondelle Y., Pham D., Ackman R. G., Rollin X. Polyunsaturated fatty acid profiles of whole body phospholipids and triacylglycerols in anadromous and landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fry. *Comp. Biochem. Phys. B*. 2003. Vol. 134. P. 335–348.

Sheridan M. A. Alterations in lipid metabolism accompanying smoltification and seawater adaptation of salmonid fish. *Aquaculture*. 1989. No. 82. P. 191–204.

Soivio A., Virtanen E., Muona M. Desmoltification of heat-accelerated Baltic salmon (*Salmo salar*) in brackish water. *Aquaculture*. 1988. Vol. 71. P. 89–97.

Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. *Rew. Fish. Sci.* 2003. Vol. 11, no. 2. P. 107–184.

Received March 07, 2018

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Пеккоева Светлана Николаевна

и. о. младшего научного сотрудника  
Институт биологии КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: pek-svetlana@mail.ru  
тел.: (8142) 783615

## CONTRIBUTORS:

### Pekkoeva, Svetlana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: pek-svetlana@mail.ru  
tel.: (8142) 783615

**Мурзина Светлана Александровна**

заведующая лаб. экологической биохимии, к. б. н.  
Институт биологии КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: murzina.svetlana@gmail.com  
тел.: (8142) 783615

**Нефедова Зинаида Анатольевна**

ведущий научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
тел.: (8142) 783615  
эл. почта: znefed@krc.karelia.ru

**Руоколайнен Татьяна Рудольфовна**

ведущий научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: truok@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 783615

**Веселов Алексей Елпидифорович**

главный научный сотрудник, д. б. н.  
Институт биологии КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: veselov7771@mail.ru  
тел.: (8142) 561679

**Немова Нина Николаевна**

главный научный сотрудник, д. б. н., проф., чл.-корр. РАН  
Институт биологии КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: nemova@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 783615

**Murzina, Svetlana**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: murzina.svetlana@gmail.com  
tel.: (8142) 783615

**Nefedova, Zinaida**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: znefed@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 783615

**Ruokolainen, Tatyana**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: truok@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 783615

**Veselov, Alexey**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: veselov7771@mail.ru  
tel.: (8142) 561679

**Nemova, Nina**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: nemova@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 783615