

УДК 597.552.511:577.115:591.543.1

ПОКАЗАТЕЛИ ЛИПИДНОГО ОБМЕНА У СЕГОЛЕТОК АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *Salmo salar*, В УСЛОВИЯХ АКВАКУЛЬТУРЫ В ЮЖНОМ РЕГИОНЕ РФ ПРИ РАЗНЫХ РЕЖИМАХ ОСВЕЩЕНИЯ И КОРМЛЕНИЯ

© 2023 г. С. А. Мурзина*, @, Д. С. Провоторов*, В. П. Воронин*,
М. В. Кузнецова*, А. Е. Курицын*, Н. Н. Немова*

*Институт биологии – обособленное подразделение ФГБУН ФИЦ “Карельский научный центр
Российской академии наук”, ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия

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

Поступила в редакцию 29.08.2022 г.

После доработки 13.10.2022 г.

Принята к публикации 14.10.2022 г.

Проведено сравнительное исследование липидного и жирнокислотного состава у сеголеток атлантического лосося, выращиваемых при естественном и непрерывном освещении в товарной аквакультуре в летне-осенний период в Северной Осетии-Алании. В изменениях основных показателей липидного обмена у сеголеток лосося от сентября к ноябрю обнаружена устойчивая тенденция, направленная на подготовку молоди к смолтификации. Установлено изменение ключевых жирнокислотных показателей: увеличение содержания ПНЖК за счет (n-3) ПНЖК, а в них ЖК “морского” типа – 22:6(n-3), высокие значения соотношений (n-3)/(n-6) ПНЖК, 18:3(n-3)/18:2(n-6) 22:6(n-3)/18:3(n-3). Показано, что стимулирующий подготовку к смолтификации сеголеток атлантического лосося, выращиваемых в условиях аквакультуры эффект совокупного и устойчивого действия фотопериода и кормления достигается при их сочетании в круглосуточном режиме в летне-осенний период.

Ключевые слова: липиды, фотопериод, атлантический лосось, товарное лососеводство

DOI: 10.31857/S1026347022700081, **EDN:** HAUNDM

Жизненный цикл атлантического лосося, *Salmo salar*, включает “морской” и “речной” периоды: взрослая особь нагуливается в море, а на нерест мигрирует в реки, поднимаясь также в их притоки. Один из важных этапов развития лососевых, связанных с подготовкой молоди к морской среде обитания – смолтификация, которая сопровождается сложными физиолого-биохимическими, морфологическими и поведенческими изменениями (Казаков, Веселов, 1998; Павлов и др., 2001; McCormick, 1993, 1995; Olsvi *et al.*, 2005; Stefansson *et al.*, 2008; Björnsson *et al.*, 2011; Strand *et al.*, 2018). Несмотря на многочисленные исследования смолтификации, ряд важных аспектов этого процесса у молоди атлантического лосося, связанных с выяснением метаболических изменений физиолого-биохимических процессов, их адаптивного значения и видоспецифичности, остаются недостаточно раскрытыми. Было показано, что наряду с температурой и трофической важной экологическим фактором, влияющим на трансформацию пестряток атлантического лосося в смолтов, является фотопериод (в частности, увеличение длины светового дня весной) (Duston, Saunders,

1992; Thrush *et al.*, 1994; Duncan *et al.*, 1998). Установлено, что применение различных режимов регулирования естественного фотопериода может оказывать влияние не только на перестройку физиологии при смолтификации, но и на рост молоди атлантического лосося (Björnsson *et al.*, 1989, 2011; Handeland, Stefansson, 2001; Chi *et al.*, 2019), а также других лососевых рыб при искусственном выращивании (Mason *et al.*, 1992). В условиях аквакультуры это позволяет раньше переносить рыб в соленую воду, что снижает финансовые затраты и ресурсное обеспечение содержания молоди в пресной воде.

К настоящему времени имеется немало работ о влиянии спектрального состава и интенсивности света, смены световых режимов на процессы роста и развития разных видов рыб от личинки до половозрелой особи (Fjellidal *et al.*, 2011; Good *et al.*, 2016; Wei *et al.*, 2019). Положительное действие переменного фотопериода (искусственное и естественное освещение) – высокая скорость роста и выживаемость – обсуждаются в работах, проведенных на молоди форели, белого толстолобика, карпа (Власов и др., 2013). Различные аспекты

влияния световых режимов на рост и развитие лососевых, в частности, на формирование и рост скелетных мышц, в условиях Европейского Севера, проанализированы в одном из наших обзоров (Шульгина и др., 2021).

Известно, что миграционное поведение молоди лососевых рыб обусловлено различными механизмами, в том числе биохимическими, и важную роль в обеспечении структурного и энергетического гомеостаза организма выполняют липиды, изменение содержания которых можно рассматривать в качестве одного из биохимических индикаторов подготовки к миграции. Одними из наиболее метаболически активных компонентов липидов являются жирные кислоты (ЖК), которые относительно быстро включаются в адаптивные (или преадаптивные) реакции организма в ответ на изменение условий среды (Sheridan, 1989; Tocher *et al.*, 2000; Hochachka, Somero, 2002; Tocher, 2002 Arts *et al.*, 2009; Kamalam *et al.*, 2013). Следует отметить, что работ (Saunders, Henderson, 1988; Wedemeyer *et al.*, 1980; Sheridan, 1989; Rowe *et al.*, 1991; Duston, Saunders, 1995), посвященных влиянию изменения продолжительности светового дня на липидный и жирнокислотный состав тканей и органов, метаболизм липидов у молоди атлантического лосося в условиях аквакультуры, крайне мало. Ранее, в наших исследованиях (Немова и др., 2019, 2020; Nemova *et al.*, 2020) на молоди атлантического лосося, выращиваемой в условиях северных широт (Выгский рыболовный завод, бассейн Белого моря), была показана индикаторная роль изменений липидного статуса (отдельных липидных классов, ЖК и их соотношений) у молоди, рост и развитие которой проходили в бассейнах с подключением дополнительного (искусственного) освещения. Причем, наиболее заметный и достоверно значимый эффект был показан для молоди лосося, выращиваемой в бассейнах с непрерывным световым режимом (24LD) в летне-осенний сезон. Впервые были получены данные, указывающие на регуляцию процессов биосинтеза полиненасыщенных жирных кислот в части синтеза и расходования физиологически значимых и эссенциальных кислот в ряду “20:5(n-3), эйкозапентаеновая кислота → 22:5n-3, докозапентаеновая”, коррелирующие с сочетанным действием постоянного освещения и составом корма. При анализе показателей липидного метаболизма молоди лосося был обнаружен сдвиг в сторону преобладания энергетических липидов и их активного участия в метаболических процессах, направленных на поддержание более высоких темпов роста рыб.

В настоящей работе исследовано влияние постоянного искусственного освещения (24LD) в стандартной технологии выращивания молоди атлантического лосося в условиях, характерных для южного региона (Северная Осетия-Алания), где температура подземных вод, питающих бас-

сейны, меняется в зависимости от времени года в диапазоне от 8 до 18°C без выраженного зимнего периода, что позволяет рыбе питаться и расти круглый год. Обсуждаются первые результаты сравнительного исследования липидного и жирнокислотного состава у сеголеток атлантического лосося, выращиваемых при естественном и непрерывном освещении в товарной аквакультуре в летне-осенний период. В эксперименте по изучению влияния факторов среды на рост и развитие молоди лосося наряду с фотопериодом был исследован эффект суточного режима кормления.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование влияния фотопериода на рост и развитие сеголеток (0+) атлантического лосося (выклев 10 марта–15 марта 2022 г.) проводили на предприятии ООО “Остров аквакультура” (Республика Северная Осетия-Алания). В августе сеголеток (средней массой 2.3 г) пересаживали в выростные лотки размером 4 × 1.2 м, объемом 2.5–2.7 м³, в количестве 4900 особей/лоток. Для стимуляции эндогенных механизмов, влияющих на ростовые процессы, во все бассейны с сеголетками (после перехода на экзогенное питание) было установлено непрерывное освещение (24LD). Кормление проводили в круглосуточном режиме каждые два часа. Данные условия круглосуточного освещения и кормления рассматривали в качестве контроля.

С начала сентября сеголеток, разделили на три группы по 2 лотка (при средней массе рыб 2.9 г в каждом лотке) и стали содержать в следующих (экспериментальных) условиях: группа № 1 (контроль) – режим освещения постоянный (24LD), кормление круглосуточное (КК); группа № 2 (опыт № 1) – естественное освещение (ЕстLD), кормление проводится в светлое время суток (с 06:00 до 18:00 в сентябре, с 08:00 до 18:00 в октябре, с 08:00 до 17:00 в ноябре), через каждые два часа (КД); группа № 3 (опыт № 2) – режим освещения постоянный (24LD), кормление проводится только в светлое время суток как у рыб из группы № 2 (КД). Взвешивание рыб проводили на предприятии 2 раза в месяц при трех повторных взвешиваниях по 50–100 особей вместе.

Лотки с круглосуточным освещением были оборудованы светодиодными осветителями LED (36W, 6500K), размещенными перпендикулярно над лотками в три линии с расстоянием ~1 м (включали с наступлением темноты). Лотки с естественным освещением накрывали щитками с непрозрачной пленкой после наступления темноты. Освещение над поверхностью воды при освещении лампами в темное время суток составило 450–650 lx (для контроля и опыта № 2). Условия летнего освещения: 8000 lx – в сентябре и октябре, 5500 lx – в ноябре, в пасмурную погоду – 500 lx. Профилактические меры и уход за бассейнами

проводились согласно возрастным потребностям рыб и их состояния.

Использовали коммерческий корм марки: Scretting Nutra HP® (Италия) с 6 по 29 сентября и “BioMar Inicio+901” (Дания) с 23 сентября по 15 ноября (фракция 1 и 1.5 в зависимости от веса рыб), оба корма схожи по составу и пищевой ценности; расчет корма проводили согласно нормам возрастной группы и с учетом биомассы.

Вода в лотки поступала в объеме 2.7–3 л/с на лоток со скважины, обеспечивая постоянную температуру – 12.5°C. Содержание кислорода в лотках 10.3–10.5 мг утром с постепенным снижением до 8.5–8.2 мг вечером (замеры проводились утром в 07:00 и вечером в 19:00). Отход за весь период исследования составил 24, 33 и 19% особей в контроле (24LD, КК), опыте № 1 (ЕстLD, КД) и опыте № 2 (24LD, КД) соответственно.

Для исследования отбирали сеголеток лосося 6 сентября (стартовая дата забора материала), 6 октября и 9 ноября; из каждой группы было взято до 15 особей из лотка.

Экстракцию липидов из отобранных образцов (сеголеток целиком) молоди лосося проводили по методу Фолча (Folch *et al.*, 1957) и Кейтс (1975). Затем липиды концентрировали с помощью роторно-вакуумной установки Hei-VAP Advantage HL/G3 (“Heidolph”, Германия). Выделенные суммарные липиды и обезжиренный остаток (включающий белки, углеводы, нуклеиновые кислоты, аминокислоты и микроэлементы) сушили до постоянной массы. Содержание общих липидов в образцах представлено в виде % сухого вещества. Массовую долю жира (ГОСТ 7636–85) сеголетков

рассчитывали по формуле: $X = \frac{(m1 - m2) \times 100}{m}$,

где m – масса исследуемого образца (г), $m1$ – масса колбы с липидом (г), $m2$ – масса пустой колбы (г).

Качественное и количественное определение отдельных липидных классов осуществляли при помощи метода высокоэффективной тонкослойной хроматографии (ВЭТСХ). Фракционирование общих липидов (ОЛ) проводили на пластинках на стеклянной основе – HPTLC Silicagel 60 F₂₅₄ Premium Purity (“Merck”, Германия). Нанесение экстракта липидов осуществлял с помощью полуавтоматического аппликатора Linomat 5 (“Camag”, Швейцария) микрошприцом на 100 мкл штриховым методом. В качестве элюента, а также раствора для насыщения хроматографической камеры ADC2 (CAMAG, Швейцария), использовали систему растворителей гексан-диэтиловый эфир-уксусная кислота (32 : 8 : 0.8 по объему) (Olsen, Henderson, 1989). Насыщение хроматографической камеры проводили в течение 20 мин с одновременным контролем влажности (10 мин), после чего проводили насыщение пластины (20 мин). Дистанция подвижной фазы составляла 80 мм (Rf

конечная = 80 мм), сушка пластины осуществляли в течение 5 мин. Проявление липидных пятен проводили в растворе медного купороса (CuSO₄) с ортофосфорной кислотой (H₃PO₄) и нагреванием пластины до 160°C в течение 15 мин (Hellwig, 2008). Качественное и количественное определение липидных компонентов было выполнено в камере денситометра TLC Scanner 4 (“Camag”, Швейцария) на дейтериевой лампе при длине волны 350 нм в режиме адсорбции (Hellwig, 2008). Идентификацию липидных классов проводили по референтным стандартам соответствующих компонентов (“Sigma-Aldrich”, США) с учетом соответствия значений Rf. В составе общих липидов анализировали: общие фосфолипиды (ФЛ), триацилглицерины (ТАГ), диацилглицерины (ДАГ), моноацилглицерины (МАГ), холестерин (ХС), эфиры холестерина (ЭХС), свободные жирные кислоты (СЖК), воска.

Жирнокислотный состав ОЛ оценивали индивидуально (у каждой особи) по содержанию отдельных жирных кислот и их соотношений. Для анализа жирнокислотного состава ОЛ проводили метанализ ЖК общих липидов. Разделение метиловых эфиров ЖК выполняли на газовом хроматографе “Кристалл 5000.2” (ЗАО “Хроматэк”, Россия) с капиллярными колонками Zebtron ZB-FFAP (“Phenomenex”, США), используя в качестве внутреннего стандарта бегеновую кислоту (22:0) (“Sigma Aldrich”, США). Хроматограммы обрабатывали с помощью компьютерной программы “Хроматэк Аналитик” (ЗАО “Хроматэк”). В качестве стандартов метиловых эфиров ЖК использовали наборы Supelco 37 Component FAME Mix, Bacterial acid methyl ester (BAME) mix, PUFA No. 1 (ЭSupelco”, США).

Исследования были выполнены на базе лаборатории экологической биохимии и с использованием оборудования Центра коллективного пользования ФИЦ “Карельский научный центр РАН”.

Статистическую обработку результатов проводили с использованием языка программирования “R” (v. 3.6.1.) в среде разработки “RStudio” с применением дополнительных пакетов: “readxl” (v. 1.3.1), “tidyverse” (v. 1.3.0), “pheatmap” (v. 1.0.12), “cowplot” (v. 1.1.1). Для оценки зависимости содержания ОЛ от массы тела и зависимость массовой доли жира (ГОСТ 7636–85) от массы тела в сезонной динамике использовали модель линейной регрессии с группировкой по типу экспериментального освещения (Кабаков, 2016; Брюс, Брюс, 2020). Для описания количественного содержания индивидуальных липидных классов и суммарных семейств жирных кислот были рассчитаны параметры описательной статистики (среднее арифметическое и ошибка среднего арифметического) с группировкой по месяцам и типу экспериментального освещения. Полученные резуль-

таты были визуализированы в виде гистограмм. Для описания количественного состава жирных кислот ОЛ были рассчитаны средние значения для каждой группы и представлены в формате тепловой карты. Насыщенность цвета (от синего до красного) на данном графике указывает на изменение количества (% суммы ЖК) отдельной ЖК в группе. Индекс качества липидов тела (flesh lipid quality, FLQ) представлен в формате диаграмм размаха.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

За весь период исследования средний прирост массы на группу составил 14.1 ± 0.1 , 12.2 ± 0.2 , 13.1 ± 0.2 г у рыб из контроля и опытных вариантов, соответственно. При этом количество использованного корма составило 61.87, 60.62 и 67.73 кг (в среднем на группу) для контроля (24LD, КК), опыта № 1 (ЕстLD, КД) и опыта № 2 (24LD, КД).

У сеголеток из трех исследованных вариантов (контроль, опыт № 1 и опыт № 2) за период с сентября по ноябрь содержание ОЛ было в пределах 23.3–32% сухого вещества (массовая доля жира составляла 6.6–8.5% сырой массы). Показана общая сезонная динамика снижения ОЛ у рыб во всех вариантах. При этом содержание ОЛ у сеголеток в сентябре и октябре во всех исследованных вариантах не различалось, но было достоверно ниже у рыб в ноябре: 31, 31 и 23.8% сухого вещества — у рыб из контрольной группы, 30, 30 и 23% — у рыб из опыта № 1 и 32, 30 и 26% — у рыб из опыта № 2.

Липидный профиль сеголеток лосося во всех исследованных вариантах в период эксперимента с сентября по ноябрь характеризовался доминированием энергетических липидов в форме ТАГ — от 15.3 до 18.7% сухого вещества, затем следовали структурные липиды в форме ФЛ — от 1.7 до 3.5% и ХС — от 2.2 до 3.7%, универсальные СЖК были в пределах от 1.4 до 2.1%, ЭХС — от 0.6% до 1.3% и воска — от 0.6 до 1.3%, сигнальные ДАГ составляли от 0.7 до 1.12% сухого вещества и МАГ — от 0.2 до 0.3% сухого вещества (рис. 1).

Отметим, что достоверных различий в содержании исследованных липидных классов у рыб всех вариантов эксперимента — контроль и опыт — в сентябре не обнаружено.

Показано достоверное снижение содержания восков, ДАГ, СЖК, ХС, ФЛ у сеголеток в контроле и двух опытных вариантах в ноябре по сравнению с таковым в сентябре и октябре. Несмотря на то, что содержание ТАГ снижаются у сеголеток в трех вариантах с сентября по ноябрь, эти изменения незначительны и не являются достоверными. Содержание МАГ у молоди лосося во всех вариантах эксперимента в ноябре достоверно ниже по сравнению с таковым у сеголеток в сентябре. Зна-

чение соотношения ХС/ФЛ у сеголеток достоверно выше в ноябре при содержании в контроле и опыте № 1 (недостоверное повышение соотношения для рыб опыта № 2) по сравнению с таковым в сентябре и октябре: 1.2 и 1.3 — в контроле и опыте № 1 в ноябре vs 1.1 и 1.1 — в сентябре, 1.0 и 1.1 — в октябре. Значение соотношения доминирующих энергетических липидов к структурным — ТАГ/ФЛ — у рыб из контроля и двух опытных вариантов были достоверно выше такового у сеголеток в сентябре и октябре (8.4 — в контроле, 8.6 — опыт № 1, 8.7 — опыт № 2 в ноябре vs 5.4, 5.6, 4.8 и 5.3, 5.6, 6.0 — в сентябре и октябре соответственно).

В жирнокислотном профиле ОЛ рыб эксперимента доминировали мононенасыщенные ЖК (МНЖК), при этом в ноябре их содержание было наибольшим и практически равным у рыб в контрольном и опытных вариантах (43% от суммы ЖК — контроль и 44% — оба опытных варианта) (рисунок 2). Отметим, что содержание МНЖК у рыб в сентябре составило 36% как в контрольном, так и опытных вариантах, в октябре их содержание повысилось: 37% — контроль, 40 и 41.2% — опыт № 1 и опыт № 2, при этом у рыб в контроле достоверно ниже, чем в обоих опытных вариантах (в октябре). Установлено достоверное повышение содержания МНЖК у сеголеток в трех исследованных вариантах (контроль, опыт № 1 и опыт № 2) с сентября по ноябрь (рис. 2).

Среди МНЖК основную долю составляла олеиновая кислота, 18:1(n-9), содержание которой у рыб контрольного варианта не различалось в сентябре и октябре — 19.3 и 19.8% от суммы ЖК, однако достоверно повышалось до 22.6% в ноябре. У сеголеток опытных вариантов эксперимента обнаружено достоверное ежемесячное повышение содержания этой кислоты (19.6 и 19.2% от суммы ЖК у рыб в опыте № 1 и опыте № 2 в сентябре, 23.2 и 22.6% в октябре, 22.8 и 23.5% в ноябре) (рис. 3).

Значимое количественное содержание у исследуемых сеголеток в ходе эксперимента установлено для пальмитоолеиновой кислоты, 16:1(n-7), (от 4.2 до 5% с от суммы ЖК), 18:1(n-7) — от 2.8 до 3.3%, а также для ЖК, имеющих пищевое происхождение (поступающих с кормом), “морских” МНЖК, цитолеиновой кислоты, 22:1(n-11), и эйкозеновой кислоты, 20:1(n-9). Содержание обеих кислот было в пределах от 3 до 5.4% и оно отличалось достоверным трендом к повышению их %-го количества у сеголеток из всех экспериментальных вариантов в ноябре по сравнению с таковым в сентябре и октябре (достоверные отличия в эти месяцы не установлены). Содержание других кислот МНЖК ряда составляло ниже 1% (рис. 3).

Содержание насыщенных жирных кислот (НЖК) у сеголеток в период эксперимента (сентябрь–ноябрь) было в пределах 24.4–35.5% от

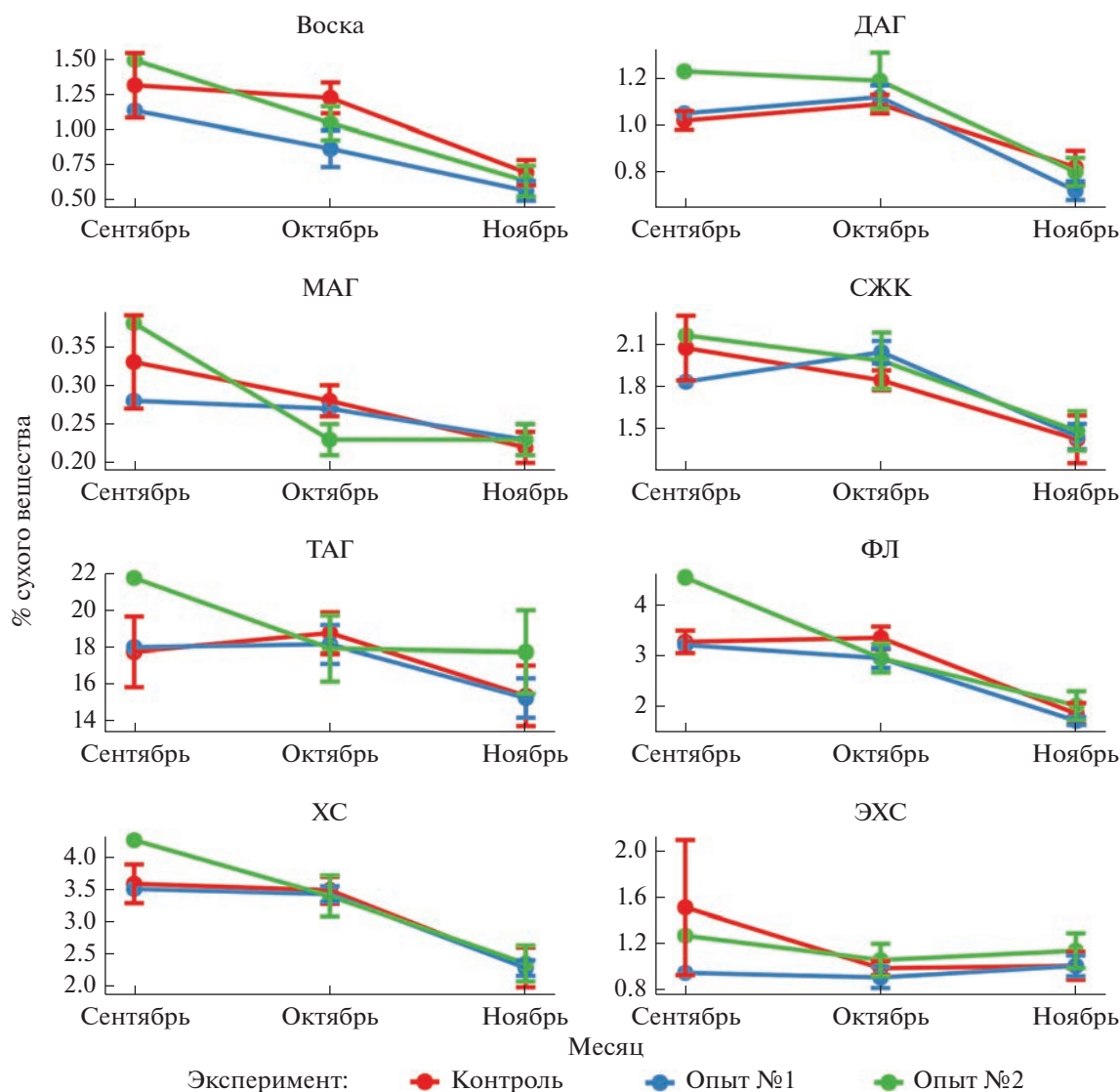


Рис. 1. Динамика липидных классов (% сухого вещества) у сеголеток атлантического лосося в контрольном и опытных вариантах в период с сентября по ноябрь. ФЛ – общие фосфолипиды, ТАГ – триацилглицерины, ДАГ – диацилглицерины, МАГ – моноацилглицерины, ХС – холестерин, ЭХС – эфиры холестерина, СЖК – свободные жирные кислоты.

суммы ЖК с доминированием пальмитиновой кислоты, 16:0, (в пределах 15.2–17.1% суммы ЖК). При этом отмечено значимое снижение количества НЖК у сеголеток в ходе эксперимента во всех исследованных вариантах с сентября по ноябрь (рис. 2). В ноябре у сеголеток в контрольном и опытных вариантах содержание 16:0 ЖК достоверно ниже, чем таковое в начале эксперимента, в сентябре. Отметим, что только для рыб опытных вариантов показано увеличение 16:0 в октябре по сравнению с таковым в сентябре, для рыб контрольного варианта количество этой кислоты в данные месяцы не изменялось. Остальные НЖК характеризовались следующим содержанием и динамикой у сеголеток: стеариновая кислота,

18:0, составляла от 3.3 до 5.4%, арахидовая кислота, 20:0, в пределах от 1.2 до 10.2%, лигноцериновая кислота, 24:0, – от 1.2 до 0.3%, для всех ЖК установлено последовательное сезонное снижение содержания у рыб всех вариантов эксперимента.

Суммарные ПНЖК у сеголеток в начале эксперимента, в сентябре, составляли 29% в контрольном варианте, 28.6 и 26.7% – в опытных вариантах, в октябре их количество достоверно не изменилось – 28.5%, но достоверно повысилось в двух опытных вариантах – 32.5 и 31.3% соответственно, в ноябре содержание ПНЖК достоверно возросло у рыб во всех вариантах эксперимента – 32.6% (контроль), 30.7 и 31% (опыт № 1 и опыт

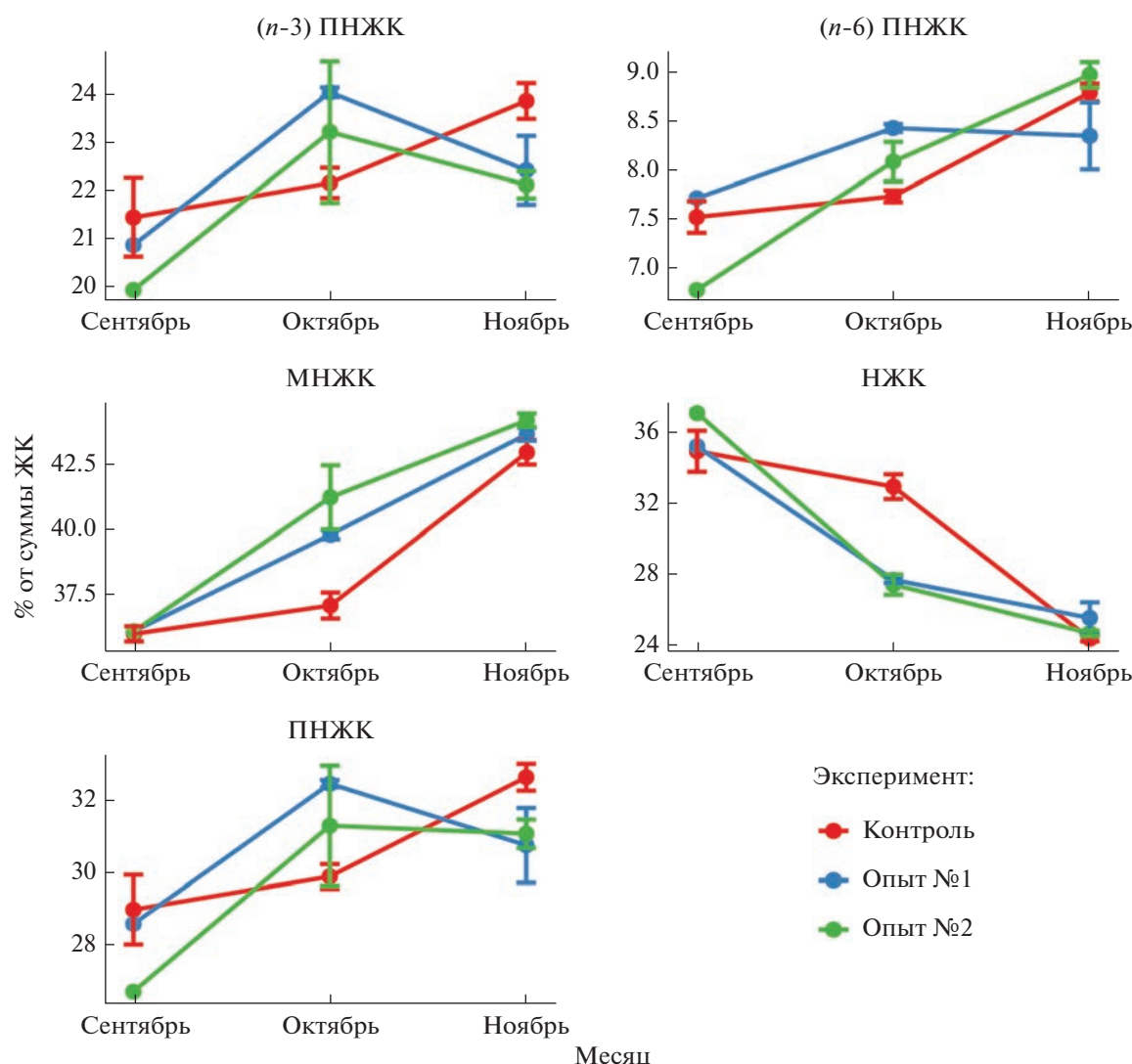


Рис. 2. Динамика основных классов жирных кислот (% суммы ЖК) у сеголеток атлантического лосося в контрольном и опытных вариантах в период с сентября по ноябрь. НЖК — насыщенные жирные кислоты, МНЖК — мононенасыщенные жирные кислоты, ПНЖК — полиненасыщенные жирные кислоты, в которых (n-3) ПНЖК — полиненасыщенные жирные кислоты (n-3) семейства, (n-6) ПНЖК — полиненасыщенные жирные кислоты (n-6) семейства.

№ 2) (рис. 2). Тренд к повышению содержания суммарных ПНЖК обеспечивается за счет доминирующего семейства n-3ПНЖК, которое у сеголеток было в пределах 20–24% суммы ЖК. Среди n-3ПНЖК преобладали докозагексаеновая кислота, 22:6(n-3), и эйкозапентаеновая кислота, 20:5(n-3) — от 12.1 до 14.1 и от 3.8 до 4.5% соответственно. Отмечено, что у сеголеток всех исследованных вариантов происходило повышение содержания 22:6(n-3) уже в октябре по сравнению с сентябрем, затем в ноябре количество этой кислоты продолжает увеличиваться у рыб контрольного варианта, а у сеголеток опытных вариантов незначительно (достоверно только для рыб из опыта № 1) снижается по сравнению с октябрём. Отметим, что еще одна минорная ЖК, преимуще-

ственно “морского” пищевого происхождения — стеарионовая ЖК, 18:4(n-3), обнаруживала тренд к увеличению содержания у сеголеток всех исследованных вариантов в сезонном аспекте (рис. 3).

Другое семейство ПНЖК — n-6ПНЖК в количественном содержании значительно уступало n-3ПНЖК и характеризовалось слабым трендом к накоплению у сеголеток контрольных и опытных вариантов в период с сентября по ноябрь: 7.5% — в сентябре, 7.7% — в октябре, 8.8% — в ноябре (достоверно выше по сравнению двумя предыдущими месяцами) у рыб в контроле; 7.7% и 6.7% — в сентябре, 8.4 и 8.1% — в октябре (достоверно выше по сравнению с сентябрем), 8.4 и 9% — в ноябре (достоверно выше по сравнению с ок-

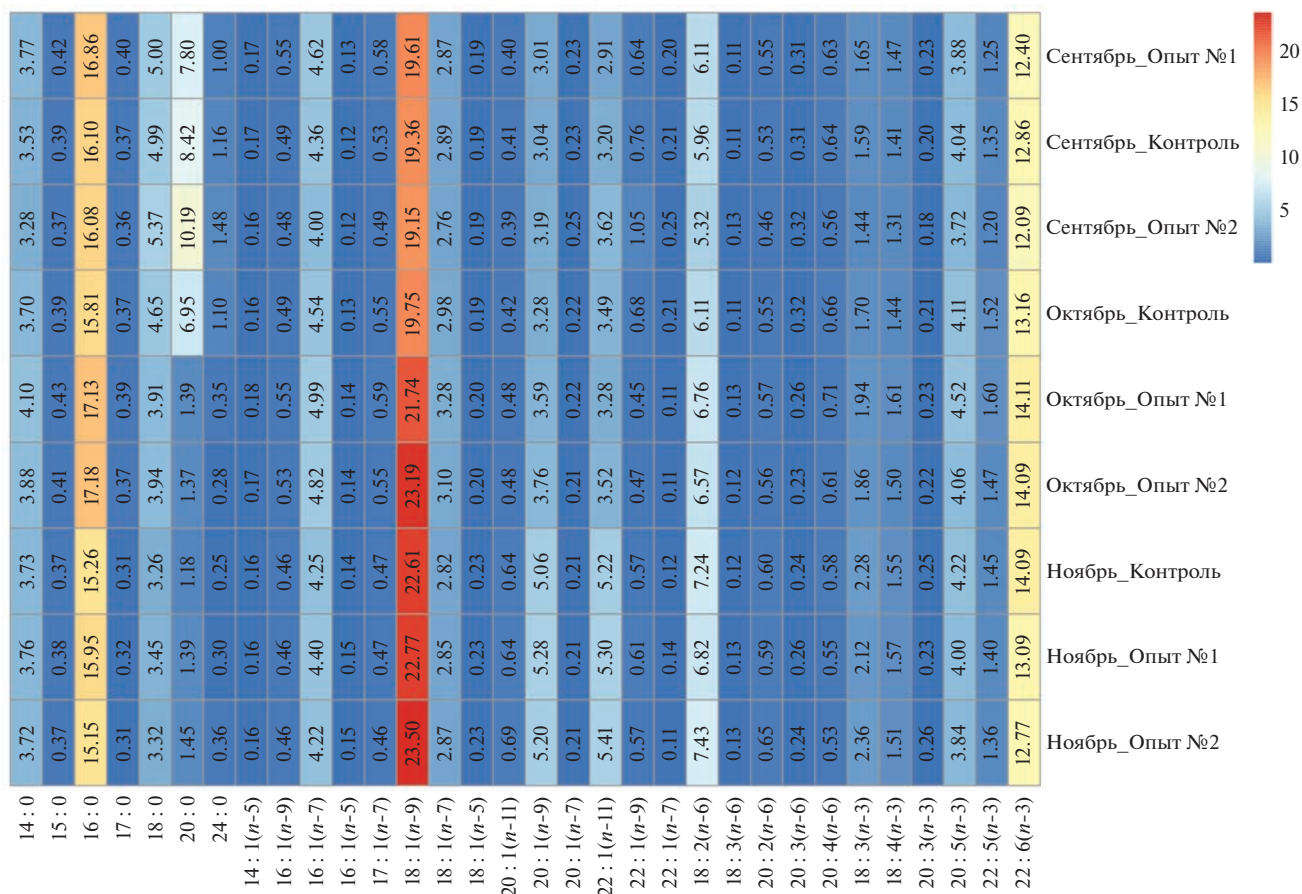


Рис. 3. Тепловая карта содержания и динамики отдельных жирных кислот (% суммы ЖК) у сеголеток атлантического лосося в контрольном и опытных вариантах в период с сентября по ноябрь.

тябрем для опыта № 2) у сеголеток в опыте № 1 и опыте № 2. При этом аккумуляция п-6ПНЖК происходила за счет исходной ЖК этого семейства — линолевой кислоты, 18:2(n-6), в то время как содержание потенциального продукта биосинтеза из 18:2(n-6) — арахидоновой кислоты, 20:4(n-6), в организме рыб не изменялось во всех вариантах эксперимента в исследуемый период и по количеству не достигало даже 1% (рис. 3).

В ходе эксперимента изменялись значения соотношений ключевых метаболических индексов: 16:0/18:1(n-9) — показывает эффективность обмена липидов, позволяет оценивать эффективность биосинтеза МНЖК из НЖК, 20:4(n-6)/18:2(n-6) — обозначает соотношение продукта биосинтеза из предшественника в ходе последовательных реакций п-6ПНЖК или эффективность конвертации “18:2(n-6) → 20:4(n-6)”, 22:6(n-3)/18:3(n-3) — показывает соотношение продукта биосинтеза из предшественника в ходе последовательных реакций п-3ПНЖК или эффективность конвертации “18:3(n-3) → 22:(n-3)” (рис. 4).

Так, соотношение 16:0/18:1(n-9), (n-3)/(n-6)ПНЖК, 20:5(n-3)/18:3(n-3), 20:4(n-6)/18:2(n-6)

снижалось у рыб всех экспериментальных вариантов к ноябрю, а индексы 18:3(n-3)/18:2(n-6), 22:6(n-3)/20:5(n-3) у сеголеток повышалось.

Индекс качества липидов тела (flesh lipid quality, FLQ) у сеголеток контрольного варианта был достоверно выше по сравнению с таковым в сентябре и октябре (в эти месяцы отличия недостоверны) (рис. 5), в том числе по сравнению с таковым у рыб опытных вариантов.

Напротив, индекс качества липидов тела у сеголеток опытных вариантов резко увеличивается в октябре по сравнению с сентябрем, а затем снижается в ноябре, но остается выше, чем в сентябре (все изменения достоверны). Значения индекса у рыб опытных вариантов в ноябре соотносится с таковым у сеголеток из контрольного варианта в октябре (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Показатели липидного обмена наряду с другими биохимическими характеристиками являются устойчивыми и генетически детерминированными совокупными индикаторами перехода к смол-

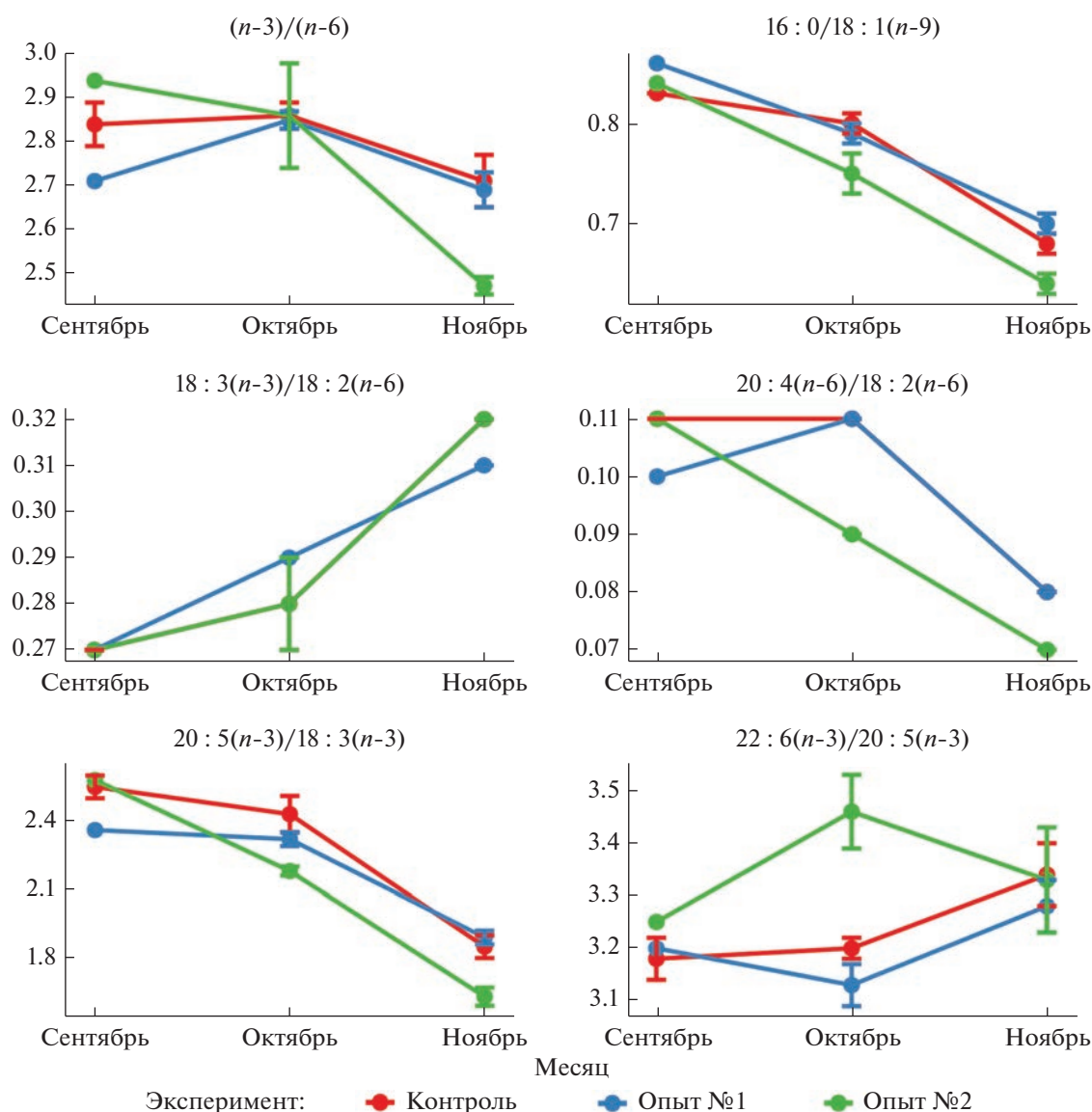


Рис. 4. Динамика ключевых метаболических индексов у сеголеток атлантического лосося в контрольном и опытных вариантах в период с сентября по ноябрь.

тификации у атлантического лосося в естественных условиях и аквакультуре (Немова и др., 2020, 2021; Нефедова и др., 2020). Именно манипуляции с фотопериодом позволяют стимулировать трансформацию “сеголеток-смолт” и добиться сокращения периода выращивания молоди в пресной воде, получить смолтов в возрасте 0+, т.н. “смолты 0+”. Известно, что в естественных условиях смолтификация наступает у молоди лосося в возрасте 1+ и 2+, а в условиях Европейского Севера этот переход может откладываться вплоть до 4+ и 5+ возраста (Павлов и др., 2008; Нефедова и др., 2018; Пеккоева и др., 2018). Кроме того, координирование сроков смолтификации и получение вне сезонных смолтов, представляет существенный интерес для лососеводства в части увеличения объе-

мов производства. Атлантический лосось благодаря органолептическим, качественным и полезным для здоровья человека свойствам является одной из самых востребованных и популярных объектов аквакультуры. Обеспечение внутреннего рынка качественной, разнообразной и безопасной рыбной продукцией лососевых видов рыб является одним из приоритетов Стратегии развития рыбохозяйственного комплекса Российской Федерации до 2030 г., где отдельно представлен комплексный проект “Лососеводство” (Стратегия развития рыбохозяйственного ..., 2019).

В нашем исследовании показана подготовка молоди к смолтификации в норме и в условиях постоянного освещения и разного суточного кормления, выявлена специфика липидного ста-

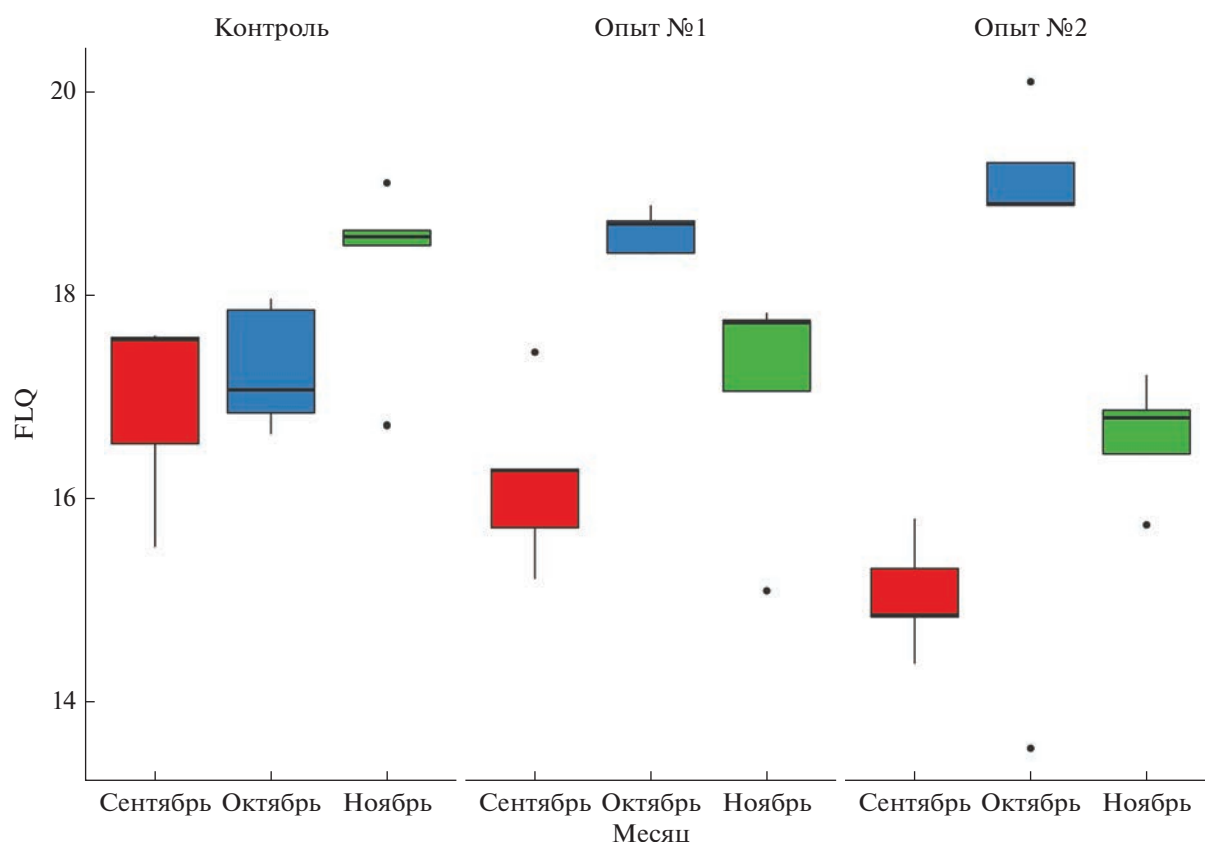


Рис. 5. Сезонное изменение индекса качества липидов тела (FLQ) у сеголеток атлантического лосося в контрольном и опытных вариантах в период с сентября по ноябрь.

туса, связанная с формированием пре-смортов от сентября к ноябрю при выращивании во всех вариантах эксперимента (контроль и опыт). Индикатором липидного статуса является снижение количества общих липидов у рыб в ноябре. Известно (Sheridan, 1989), что в процессе смолтификации у лососевых рыб происходит снижение запасов липидов преимущественно за счет ТАГ, при этом повышается активность липаз, что приводит к усилению липолиза и снижению скорости липогенеза. Мы обнаружили недостоверное снижение ТАГ у рыб во всех исследованных вариантах в период с сентября по ноябрь. Однако значение соотношения энергетических липидов к структурным — ТАГ/ФЛ, которое является наиболее показательным в отношении направления и активности процессов энергетического и пластического обменов, достоверно ниже у сеголеток контрольного варианта (24LD, КК), что указывает на усиление энергетического обмена и на участие именно запасных липидов в поддержании энергетических потребностей организма в этот период, в том числе на прирост массы. Кроме того, количественные изменения (снижение) значения основных структурных липидов — ХС и ФЛ, а также их соотношения установлены для сеголеток из контрольного и

опытного (№ 1) вариантов. Эти изменения связаны с модификацией биомембран, вызванной усилением активности физиологических функций организма (роста, активности движения, развития плавников, подготовки к изменению окраски) и рассматривается как индикатор смолтификации, что было показано нами ранее при изучении трансформации “парр-сморт” у атлантического лосося в естественной среде обитания (Немова и др., 2020).

Отмечено, что в сентябре и октябре достоверных отличий в содержании ОЛ и основных липидных классов (кроме МАГ) у рыб из всех исследованных вариантов не обнаружено. Схожий результат был получен нами и ранее (Немова и др., 2020, 2021) при исследовании влияния круглосуточного освещения на рост и смолтификацию сеголеток атлантического лосося, выращиваемого в северном регионе РФ в условиях Выгского рыбзавода (Белое море). Можно предположить, что в первый месяц развития у молоди лосося возникает короткий период “напряженности” организма, некая универсальная реакция (преадаптация) молоди на амплитуду и продолжительность действия исследуемых факторов среды (освещение и кормление), их соответствие физиологическому оптимуму ор-

ганизма, не зависящие от условий эксперимента. К октябрю наблюдается недостоверное снижение липидных классов во всех исследованных вариантах за исключением содержания ТАГ и МАГ у сеголеток опыта № 2, последнее указывает на мобилизацию энергетических липидов для обеспечения ряда метаболических процессов, участвующих в подготовке организма к смолтификации (Sheridan, 1989; Немова и др., 2020, 2021). Недостоверное снижение ОЛ и основных липидных классов с сентября по октябрь у молоди атлантического лосося во всех исследованных вариантах указывает на компенсаторные вариации липидов, лежащих в пределах толерантности возрастной группы, и отсутствие стрессового состояния у рыб, на уровне липидного обмена, в ответ на действие экспериментальных вариантов действия факторов среды.

Жирные кислоты сравнительно быстро могут включаться в адаптивные реакции организма в ответ на изменение условий среды, участвуя в энергетических и физиологических процессах клетки, в регуляции биохимических реакций. Содержание и состав именно ПНЖК и МНЖК в липидах рыб в значительной степени определяется рационом и режимом питания, а также способностью самого организма модифицировать их применительно к условиям роста и развития, влиянию внешних факторов. У подавляющего большинства рыб, как и у других живых организмов, ритмы питания и физиологической активности, в основном, определяются циклом освещения (Björnsson *et al.*, 2011).

Ранее (Мурзина, 2019; Нефедова и др., 2018, 2020; Немова и др., 2019; Воронин и др., 2021; Nemova *et al.*, 2020) была показана значимость количественных и качественных вариаций ЖК и их соотношений у молоди атлантического лосося в качестве биохимических индикаторов степени готовности молоди лосося к смолтификации в аквакультуре в сроки сопоставимые с природными популяциями. Изменение жирнокислотного спектра рыб в сторону увеличения содержания ПНЖК за счет (n-3)ПНЖК, а в них преимущественно ЖК “морского” типа – 22:6(n-3), высокие значения соотношений (n-3)/(n-6)ПНЖК, 18:3(n-3)/18:2 (n-6)22:6 (n-3)/18:3(n-3), снижение МНЖК на фоне повышения общей ненасыщенности липидов за счет МНЖК и ПНЖК, рост индекса 16:0/18:1(n-9), характеризующего интенсивность метаболизма, являются самыми значимыми совокупными характеристиками подготовки к смолтификации. Следует отметить, что в данном исследовании только для сеголеток, содержащихся в условиях 24LD, КК показаны четкие и устойчивые тренды к “подготовке” липидного метаболизма и его модификации с “пресноводного” типа на “морской”, за исключением индекса 16:0/18:1(n-9) и снижения МНЖК (как правило, за счет) в период

с сентября по ноябрь. Отсутствие снижения данных показателей, скорее всего, связано с тем, что в ноябре мы наблюдаем именно подготовительный, но четко выраженный, этап перестройки метаболизма сеголеток лосося к смене места обитания: к переходу с пресноводного на морской образ жизни, что обеспечивает полноценную адаптацию рыб к новым условиям. Отметим, что качественный и количественный состав (n-3) и (n-6) атлантического лосося отличается от другого вида лососевых – кумжи (*S. trutta*): у лосося ЖК-профиль выражен в сторону (n-3) ПНЖК метаболического пути, что демонстрирует видоспецифичность липидного метаболизма ПНЖК у разных видов лососевых (Мурзина, 2019). Кроме того, известные метаболические различия смолтов лосося и кумжи объясняют тот факт, что после ската в море лосось сразу идет в море, т.е. рыбы подготовлены к освоению новой среды, а кумжа продолжает какое-то время находится в эстуариях рек – медленнее адаптируясь к новой среде. Эти важные метаболические, физиологические и поведенческие характеристики вида следует учитывать в биотехнике выращивания лососевых рыб, в том числе при варьировании и манипуляциях с ключевыми факторами среды, такими как температура, фотопериод и трофика. Обратим внимание, что индекс “качества липидов” (FLQ), в основу которого заложено содержание физиологически значимых и эссенциальных ЖК – 20:5(n-3) и 22:6(n-3), у сеголеток, выращенных в условиях 24LD, КК, повышается и его наибольшее значение наблюдается в ноябре, что определяет качество рыбной продукции. Повышение содержания эссенциальной 22:6(n-3) ЖК в организме у сеголеток, содержащихся в условиях 24LD, КК, связано не только с ее поступлением с кормом, о чем свидетельствует и накопление других “морских” ЖК пищевого происхождения – 20:1(n-9) и 22:1(n-11). Эти жирные кислоты входят в состав высококачественных кормов, при производстве которых используется первосортное морское сырье. Известно, что только отдельные виды морского зоопланктона синтезируют эти физиологически значимые и незаменимые для организма рыб ЖК (Graeve *et al.*, 1994). Второй причиной увеличения количества 22:6(n-3) ЖК у сеголеток является стимулирование фотопериодом активности системы ферментов элонгации/десатурации при конвертации (n-3) ПНЖК в цепи “18:3(n-3) → 20:5(n-3) → 22:5(n-3) → 22:6(n-3)”, в частности по пути “20:5(n-3) → 22:5(n-3) → 22:6(n-3)”: содержание 20:5(n-3) ЖК снижено по сравнению с 22:6(n-3), количество промежуточной в синтезе 22:5(n-3) ЖК достигает 1.5% (при сниженных или ответствующих реакциях конвертации ее количество ниже 0.5%). Схожий результат показан для сеголеток, содержащихся в условиях опыта № 1, Ест.LD, КД. Известно, что у сеголеток атлантического лосося

способность к конвертации (n-3) ПНЖК, активность фермента дельта-десатуразы, особенно выражена и может управляться такими факторами как фотопериод. Обратим внимание, что у сеголеток, содержащихся при условиях 24LD, КК и 24LD, КД, по всей видимости, заблокирован метаболический путь синтеза (n-6)ПНЖК, на что указывает повышение количества 18:2 (n-6), основополагающей (n-6)ПНЖК, которая поступает с кормом, и константное содержание 20:4(n-6), конечного продукта биосинтеза (конвертации) (n-6) ПНЖК, на всем протяжении эксперимента.

Известно, что эссенциальные ПНЖК – 20:4(n-6), 20:5(n-3), 22:6(n-3) являются основоположниками крупных семейств биологически активных веществ или медиаторов липидной природы, таких как простагландины, тромбоксаны, лейкотриены (из 20:4(n-6)); резолвины Е серии (из 20:5(n-3)) и протектины, резолвины D серии, марезин (из 22:6 (n-3)), которые вызывают различные физиологические эффекты в организме и регулируют множество процессов, таких, например, как мышечный рост, реакции иммунитета, нейромедиаторную и гормональную функции. Известно, что в условиях аквакультуры, регуляция скорости роста радужной форели осуществляется за счет обогащения корма и/или подбора нужного рациона с 22:6(n-3) ЖК. Рост рыб, получавших 22:6(n-3) или 20:5(n-3) ЖК был интенсивнее, чем рост рыб, получавших такое же кол-во 18:3(n-3) ЖК. Таким образом, биологическая ценность 22:6(n-3) и 20:5(n-3) ЖК выше, чем 18:3(n-3) ЖК, что и стимулирует рост рыб (Takeuchi, Watanabe, 1977; Coutteau et al., 1997). Для роста и развития радужной форели достаточно присутствия в рационе одной из эссенциальных кислот – 18:3(n-3) или ее производных – 22:6(n-3) или 20:5(n-3) (Watanabe et al., 1975; Yu et al., 1979). Отсутствие этих ЖК в кормовом рационе рыб неизбежно приводит к замедлению их роста и низкой эффективности использования поступающей пищи. Показано, что пищевые (n-3)ПНЖК стимулируют рост и выживаемость молоди атлантического лосося (Ruyter et al., 2000), а также участвуют в надлежащем целостном морфологическом развитии тканей и реализации их функциональных характеристик (Bou et al., 2017). Так, нормальная структура тканей кишечника формируется и поддерживается при достаточном поступлении 22:6(n-3), а содержание 22:6(n-3) и 20:5(n-3) в количестве 2% снижает симптомы дефицита таковых, улучшая состояние рыб (Bou et al., 2017). Более того, благоприятный эффект на ростовые процессы оказывают также невысокие дозы 22:6(n-3) или 20:5(n-3) в корме, при этом соответствующая доза 18:3(n-3) ЖК демонстрирует отсутствие действия.

Следует отметить, что у сеголеток из опыта № 1 и опыта № 2 обнаружено достоверное и резкое повышение некоторых индикаторов смолтифика-

ции – содержания ПНЖК за счет (n-3)ПНЖК, снижение МНЖК и НЖК в октябре по сравнению с сентябрем, но затем к ноябрю эти показатели (ПНЖК) заметно и достоверно снижаются (кроме НЖК) по сравнению с рыбами контрольной группы. Вероятно, известный аддитивный, но сепаратный механизм действия кормления (поступления и эффективности усвоения пищи) и стимуляции фотопериодом для стимулирования трансформации молоди лосося в смолтов (Striberny et al., 2021) у сеголеток при заданных нами условиях в опыте (ЕстLD, КД и 24LD, КД) имеет неустойчивый эффект по сравнению с рыбами из контрольного варианта (24LD, КК).

Мы обнаружили значительное количество пальмитолеиновой ЖК, 16:1(n-7), содержание которой увеличивалось у сеголеток всех исследованных вариантов в октябре по сравнению с таковым в сентябре, затем снижалось в ноябре; изменения количества этой ЖК незначительные, но достоверно значимые. Известно, что 16:1(n-7) является основным компонентом липокина, гормона липидной природы, продуцируемого адипоцитами (жировой тканью), который повышает чувствительность клеток к инсулину (особенно в мышцах) и замедляет аккумуляцию липидов в печени, кроме того, это вещество участвует в серии синхронных процессов, подавляющих воспаление. Более того, 16:1(n-7) ЖК является необходимым (безусловным) участником в модификациях Wnt белков, сигнальных белков, которые участвуют в процессах метаболизма глицеролипидов (Resh, 2016, 2021; Mann, Fuller, 2022). Известно, что Wnt белки – это центральные медиаторы процессов эмбрионального развития, роста и развития тканей у рыб (Lu et al., 2011; Sutton et al., 2021), а также развития костной ткани и формирования костного остова (Chen et al., 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования специфики липидного и жирнокислотного статуса молоди лосося, развивающейся в аквакультуре в условиях круглосуточного освещения и кормления (с учетом возраста и биомассы особей в садках), связанной с формированием пре-смолтов от сентября к ноябрю (летне-осенний период), свидетельствуют о подготовке молоди к смолтификации. Показано, что в первый месяц (сентябрь) эксперимента у молоди лосося не выявлены существенные изменения показателей липидного обмена, которые, по-видимому, соответствуют физиологическому оптимуму организма на данном этапе развития. При этом можно полагать, что обнаруженное недостоверное снижение ОЛ и основных липидных классов с сентября по октябрь у молоди атлантического лосося во всех исследованных вариантах указывает на компенсаторные вариации липидов,

лежащих в пределах толерантности возрастной группы, и отсутствие стрессового состояния у рыб, на уровне липидного обмена, в ответ на действие экспериментальных вариантов действия факторов среды. Жирнокислотный спектр по мере роста и развития рыб характеризуется изменением ключевых ЖК-факторов: увеличением содержания ПНЖК за счет (n-3)ПНЖК, а в них ЖК “морского” типа — 22:6(n-3), высокими значениями соотношений (n-3) (n-6)ПНЖК, 18:3(n-3)/18:2(n-6) 22:6(n-3)/18:3(n-3). Снижение НЖК на фоне повышения общей ненасыщенности липидов за счет МНЖК и ПНЖК показано только для сеголеток, содержащихся в условиях 24LD, КК в период с сентября по ноябрь. Повышение количества ключевой эссенциальной ПНЖК — 22:6(n-3) ЖК у сеголеток, содержащихся при данном режиме, связано не только с аккумуляцией за счет питания, но и является результатом стимулирования фотопериодом активности системы ферментов элонгации/десатурации при конвертации (n-3) ПНЖК на что указывают повышенные количества промежуточной в этом синтезе 22:5(n-3) ЖК. Такой же результат показан для сеголеток, содержащихся в условиях опыта № 1. Индекс “качеств а липидов” (FLQ), в основу которого заложено содержание физиологически значимых и эссенциальных ЖК — 20:5(n-3) и 22:6(n-3), у сеголеток, выращенных в условиях 24LD, КК, повышается (в наибольшей степени к ноябрю), что определяет качество рыбной продукции.

Результаты проведенного эксперимента позволяют сделать заключение, что стимулирующий подготовку к смолтификации сеголеток атлантического лосося, выращиваемых в условиях аквакультуры, эффект совокупного и устойчивого действия фотопериода и кормления достигается при их сочетании в круглосуточном режиме в летне-осенний период.

Таким образом, изучение биохимических механизмов влияния дополнительного искусственного освещения на процессы роста и раннего развития лососевых рыб в аквакультуре необходимо для выявления закономерностей замедленного или ускоренного роста, а также наступления периода смолтификации, что представляет несомненный интерес не только для решения общих вопросов биологии индивидуального развития организмов, но и для выявления особенностей биохимических адаптаций развития лососевых рыб в разных географических и климатических регионах РФ.

Финансирование. Работа проведена при финансовой поддержке проекта РНФ (19-14-00081-П).

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. С.А. Мурзина, М.В. Кузнецова, Н.Н. Немова — обсуждение результатов исследования, подготовка публикации; Д.С. Провоторов — проведение анализа липидов и жирных кислот молоди рыб; В.П. Воронин — сбор биологического материала в ходе экспедиции, статистический анализ; А.Е. Курицын — постановка и ведение эксперимента, обсуждение результатов исследования, подготовка публикации.

Благодарности. Авторы выражают благодарность главному рыбоводу предприятия М. Горбуну за курирование эксперимента, проведение необходимых рыбо-хозяйственных мероприятий, сбор биоматериала, компетентные консультации и рекомендации в ходе реализации исследования. Также авторы выражают благодарность за научно-техническую поддержку проведения аналитических работ с использованием газовой хроматографии главному инженеру электроники К.Г. Даниловой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брюс П., Брюс Э. Практическая статистика для специалистов Data Science. СПб.: БХВ-Петербург, 2020. 304 с.
- Власов В.А., Маслова Н.И., Пономарев С.В., Боканева Ю.М. Влияние света на рост и развитие рыб // Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство. 2013. № 2. С. 24–34.
- Воронин В.П., Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Руоколайнен Т.Р., Ручьев М.А., Немова Н.Н. Сравнительно-видовая характеристика липидов и их динамика в процессе эмбрионального и раннего постэмбрионального развития атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и кумжи (*Salmo trutta* L.) // Онтогенез. 2021. Т. 52. № 2. С. 108–119.
- Кабаков Р.И. R в действии: Анализ и визуализация данных в программе. М.: ДМК Пресс, 2016. 580 с.
- Казаков Р.В., Веселов А.Е. Атлантический лосось // Популяционный фонд атлантического лосося России. СПб.: Наука, 1998. С. 383–395.
- Кейтс М. Техника липидологии: выделение, анализ и идентификация липидов. М.: Мир, 1975. 322 с.
- Мурзина С.А. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в эколого-биохимических адаптациях рыб северных морей: Дис. докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2019. 376 с.
- Немова Н.Н., Мурзина С.А., Лысенко Л.А., Мещерякова О.В., Чурова М.В., Канцеров Н.П., Нефедова З.А., Крупнова М.Ю., Пеккоева С.Н., Руоколайнен Т.Р., Веселов А.Е., Ефремов Д.А. Эколого-биохимический статус атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. в раннем развитии // Журн. общ. биол. 2019. Т. 80. № 3. С. 175–186.
- Немова Н.Н., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Воронин В.П., Руоколайнен Т.Р., Мурзина С.А. Влияние фотопериода на липидный спектр молоди атлантического

- лососа *Salmo salar* L. // Росс. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 2020. Т. 106. № 5. С. 622–630.
- Немова Н.Н., Нефедова З.А., Мурзина С.А., Пеккоева С.Н., Воронин В.П., Руоколайнен Т.Р. Влияние фотопериода на липидный профиль сеголеток (0+) атлантического лосося *Salmo salar* L. при заводских условиях выращивания // Онтогенез. 2021. Т. 52. № 2. С. 129–136.
- Немова Н.Н., Нефедова З.А., Мурзина С.А., Пеккоева С.Н., Воронин В.П., Руоколайнен Т.Р. Влияние фотопериода на липидный профиль сеголеток (0+) атлантического лосося *Salmo salar* L. при заводских условиях выращивания // Онтогенез. 2021. Т. 52. № 2. С. 129–136.
- Нефедова З.А., Мурзина С.А., Пеккоева С.Н., Воронин В.П., Немова Н.Н. Сравнительная характеристика жирнокислотного состава липидов заводской и дикой молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. // Сиб. экол. журн. 2020. Т. 27. № 2. С. 197–204.
- Нефедова 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. Росс. Ак. Наук. Сер. биол. 2018. № 2. С. 144–149.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиол. 2008. Т. 48. № 6. С. 810–824.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А., Павлов С.Д., Медников Б.М., Максимов С.В. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 2001. 200 с.
- Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р., Веселов А.Е., Немова Н.Н. Сравнительная характеристика липидного статуса разновозрастной молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. реки Варзуга (Кольский полуостров) // Тр. КарНЦ РАН. 2018. № 12. С. 51–64.
- Стратегия развития рыбохозяйственного комплекса Российской Федерации на период до 2030 года. Распоряжение от 26 ноября 2019 г. № 2798-р Министрство сельского хозяйства Российской Федерации.
- Шульгина Н.С., Чурова М.В., Немова Н.Н. Влияние фотопериода на рост и развитие лососевых Salmonidae северных широт // Журн. Общ. Биол. 2021. Т. 82. № 1. С. 68–80.
- Arts M.T., Brett M.T., Kainz M.J. Lipids in aquatic ecosystems. N.Y.: Springer, 2009. 377 p.
- Björnsson B.T., Stefansson S.O., McCormick S.D. Environmental endocrinology of salmon smoltification // Gen. Comp. Endocrinol. 2011. V. 170. P. 290–298.
- Björnsson B.Th., Young G., Lin R.J., Deftos L.J., Bern H.A. Smoltification and seawater adaptation of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*: plasma calcitonin levels, calcium regulation and osmoregulation // Gen. Comp. Endocrinol. 1989. V. 74. P. 346–354.
- Bou M., Berge G.M., Baeverfjord G., Sigholt T., Ostbye T.-K., Romarheim O.H., Hatlen B., Leeuwis R., Venegas C., Ruyter B. Requirements of n-3 very long-chain PUFA in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): effects of different dietary levels of EPA and DHA on fish performance and tissue composition and integrity // Br. J. Nutr. 2017. V. 11. P. 30–47.
- Chen T., Li J., Córdova L.A. et al. A WNT protein therapeutic improves the bone-forming capacity of autografts from aged animals // Sci. Rep. 2018. V. 8. P. 119.
- Chi L., Li X., Liu Q., Liu Y. Photoperiod may regulate growth via leptin receptor A1 in the hypothalamus and saccus vasculosus of Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Anim. Cells Syst. 2019. V. 23. Iss. 3. P. 200–208.
- Coutteau P., Geurden I., Camara M.R., Bergot P., Sorgeloos P. Review on the dietary effects of phospholipids in fish and crustacean larviculture // Aquaculture. 1997. V. 155. P. 149–164.
- Duncan N.J., Auchinachie N., Robertson D., Murray R., Brodage N. Growth, maturation and survival of out-of-season 0+ and 1+ Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts // Aquaculture. 1998. V. 168. P. 325–339.
- Duston J., Saunders R.L. Advancing smolting to autumn in age 0+ Atlantic salmon by photoperiod, and long-term performance in sea water // Aquaculture. 1995. V. 135. № 4. P. 295–309.
- Duston J., Saunders R.L. Effect of 6-, 12-, and 18-month photoperiod cycles on smolting and sexual maturation in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. V. 49. P. 2273–2280.
- Fjelldal P.G., Hansen T., Huang T.S. Continuous light and elevated temperature can trigger maturation both during and immediately after smoltification in male Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Aquaculture. 2011. V. 321(1–2). P. 93–100.
- Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G.H. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle) // J. Biol. Chem. 1957. V. 226. P. 497–509.
- Good C., Weber G.M., May T., Davidson J., Summerfelt S. Reduced photoperiod (18 h light vs. 24 h light) during first-year rearing associated with increased early male maturation in Atlantic salmon *Salmo salar* cultured in a freshwater recirculation aquaculture system // Aquac. Res. 2016. V. 47(9). P. 3023–3027.
- Graeve M., Kattner G., Hagen W. Diet-induced changes in the fatty acid composition of Arctic herbivorous copepods: experimental evidence of trophic markers // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1994. V. 182. P. 97–110.
- Handeland S.O., Stefansson S.O. Photoperiod control and influence of body size on off-season parr-smolt transformation and post-smolt growth // Aquaculture. 2001. V. 192. P. 291–307.
- Hellwig J. Defining parameters for a reproducible TLC-separation of phospholipids using ADC 2. Diploma thesis, University of Applied Sciences Northwestern Switzerland (FHNW), 2008.

- Hochachka P.W., Somero G.N. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. N.Y.: Oxford University Press, 2002. 466 p.
- Kamalam B.S., Médale F., Larroquet L., Corraze G., Panserat S. Metabolism and fatty acid profile in fat and lean rainbow trout lines fed with vegetable oil: effect of carbohydrates // PLoS One. 2013. V. 8(10). P. e76570.
- Lu F.-I., Thisse C., Thisse B. Identification and mechanism of regulation of the zebrafish dorsal determinant // PNAS. 2011. V. 108. Iss. 28. P. 15876–15880.
- Main A., Fuller W. Protein S-palmitoylation: advances and challenges in studying a therapeutically important lipid modification // FEBS J. 2022. V. 289. P. 861–882.
- Mason E.G., Gallant R.K., Wood L. Productivity enhancement of rainbow trout using photoperiod manipulation // Bull. Aquac. Assoc. Can. 1992. V. 91. P. 44–46.
- McCormick S.D. Hormonal control of gill Na⁺, K⁺-ATPase and chloride cell function // Cellular and Molecular Approaches to Fish Ionic Regulation / Eds. Wood C.M., Shuttleworth T.J. San Diego: Academic Press, 1995. P. 285–315.
- McCormick S.D. Methods for nonlethal gill biopsy and measurement of Na⁺, K⁺-ATPase activity // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. V. 50. P. 656–658.
- Nemova N.N., Nefedova Z.A., Pekkoeva S.N., Voronin V.P., Shulgina N.S., Churova M.V., Murzina S.A. The Effect of the Photoperiod on the Fatty Acid Profile and Weight in Hatchery-Reared Underyearlings and Yearlings of Atlantic Salmon *Salmo salar* L // Biomolecules. 2020. V. 10. № 6. P. 845.
- 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. 1989. V. 129. P. 189–197.
- Olsvi P.A., Kristensen T., Waagbo R., Rosseland B.O., Tollefsen K.E., Baeverfjord G., Berntsen M.H. mRNA expression of antioxidant enzymes (SOD, CAT and GSH-Px) and lipid peroxidative stress in liver of Atlantic salmon (*Salmo salar*) exposed to hyperoxic water during smoltification // Comp. Biochem. Physiol. C Toxicol. Pharmacol. 2005. V. 141(3). P. 314–323.
- Resh M.D. Lipid modification of proteins // Biochemistry of Lipids, Lipoproteins and Membranes / Eds Ridgway N.D., McLeod R.S. Amsterdam: Elsevier, 2016. P. 391–414.
- Resh M.D. Open Biology: overview for special issue on dynamics of protein fatty acylation // Open Biol. 2021. V. 11. 210228.
- Rowe D.K., Thorpe J.E., Shanks A.M. Role of fat stores in the maturation of male Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. P. 405–413.
- Ruyter B., Røsjø C., Einen O., Thomassen M.S. Essential fatty acids in Atlantic salmon: effect of increasing dietary doses of n-6 to n-3 fatty acids on growth, survival and fatty acid composition of liver, blood and carcass // Aquac. Nutr. 2000. V. 5. P. 119–127.
- Saunders R.L., Henderson E.B. Effects of constant day length on sexual maturation and growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. V. 45. P. 60–64.
- Sheridan M.A. Alterations in lipid metabolism accompanying smoltification and seawater adaptation of salmonid fish // Aquaculture. 1989. V. 82(1–4). P. 191–204.
- Stefansson S.O., Björnsson B.Th., Ebbesson L.O.E., McCormick S.D. Smoltification // Fish Larval Physiology / Eds Finn R.N., Kapoor B.G. Enfield: Science Publishers, 2008. P. 639–681.
- Strand J.E.T., Hazlerigg D., Jorgensen E.H. Photoperiod revisited: is there a critical day length for triggering a complete parr-smolt transformation in Atlantic salmon *Salmo salar*? // J. Fish Biol. 2018. V. 93. № 3. P. 440–448.
- Striberny A., Lauritzen D.E., Fuentes J., Campinho M.A., Gaetano P., Duarte V., Hazlerigg D.G., Jorgensen E.H. More than one way to smoltify a salmon? Effects of dietary and light treatment on smolt development and seawater growth performance in Atlantic salmon // Aquaculture. 2021. V. 532. 736044.
- Sutton G., Kelsh R.N., Scholpp S. Review: The role of Wnt/ β -Catenin signaling in neural crest development in zebrafish // Front. Cell Dev. Biol. 2021. V. 9. 782445.
- Takeuchi T., Watanabe T. Requirement of carp for essential fatty acids // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1977. V. 43. P. 541–551.
- Thrush M.A., Duncan N.J., Bromage N.R. The use of photoperiod in the production of out-of-season Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts // Aquaculture. 1994. V. 121. P. 29–44.
- Tocher D.R., Bell J.G., Dick J.R. et al. Polyunsaturated fatty acid metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) undergoing parr-smolt transformation and the effects of dietary linseed and rapeseed oils // Fish Physiology and Biochemistry. 2000. V. 23. № 1. P. 59–73.
- Tocher D.R., Fonseca-Madrigal J., Bell J.G., Dick J.R., Henderson R.J., Sargent J.R. Effect of diets containing linseed oil on fatty acid desaturation and oxidation in hepatocytes and intestinal enterocytes in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Fish Physiol. Biochem. 2002. V. 26. P. 157–170.
- Watanabe T., Takeuchi T., Ogina C. Effect of dietary methyl linoleate and linolenate on growth of carp // II. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1975. V. 41. P. 263–269.
- Wedemeyer G.A., Saunders R.L., Clarke W.C. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids // Mar. Fish. Rev. 1980. V. 42. P. 1–14.
- Wei H., Cai W.J., Liu H.K., Han D., Zhu X.M., Yang Y.X., Jin J.Y., Xie S.Q. Effects of photoperiod on growth, lipid metabolism and oxidative stress of juvenile gibel carp (*Carassius auratus*) // J. Photochem. Photobiol. B. 2019. V. 198. 111552.
- Yu T.C., Sinnhuber R., Hendricks J.D. Reproduction and survival of rainbow trout (*Salmo gairdner* L) fed linolenic acid as the only source of essential fatty acids // Lipids. 1979. V. 14. P. 572–575.

Parameters of Lipid Metabolism in Underyearlings of Atlantic Salmon *Salmo salar* Reared under Different Regimes of Photoperiod and Feeding Modes in Aquaculture in the Southern Region of Russia

**S. A. Murzina^{1, #}, D. S. Provotorov¹, V. P. Voronin¹, M. V. Kuznetsova¹,
A. E. Kuritsyn¹, and N. N. Nemova¹**

¹ *Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the RAS, Pushkinskaya st., 11, Petrozavodsk, 185910 Russia*

[#] *e-mail: murzina.svetlana@gmail.com*

A comparative study of the lipid and fatty acid composition of Atlantic salmon underyearlings reared under natural and continuous light in commercial aquaculture in the summer-autumn period in North Ossetia-Alania was carried out. A stable change in the main indicators of lipid metabolism in salmon underyearlings from September to November was found, aimed at preparing juveniles for smoltification. A change in key fatty acid indicators was detected: an increase in the content of PUFAs due to (n-3) PUFAs, and the “marine” type of PUFA – 22:6 (n-3), high values of the ratios (n-3)(n-6) PUFA, 18:3(n-3)/18:2 (n-6), 22:6(n-3)/18:3(n-3). It has been shown the stimulating effect of the combined and stable action of the continuous photoperiod and feeding in the summer-autumn period on the preparation for smoltification of Atlantic salmon fingerlings grown under aquaculture conditions.

Keywords: lipids, photoperiod, Atlantic salmon, commercial aquaculture