

Ленинградский ордена Ленина и ордена Трудового
Красного Знамени государственный университет
им. А.А. Иданова

БОЛТОВА Ольга Михайловна

ЛИПИДНЫЙ СОСТАВ РЕЧНОЙ И ЗАВОДСКОЙ МОЛОДИ ЛОСОСЯ
(специальность 03.00.04 - биологическая химия)

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Ленинград

1978

Работа выполнена в лаборатории биохимии Института
биологии Карельского филиала АН СССР

Научные руководители: к.б.н., ст. научн. сотр. В.С.Сидоров
к.б.н., ст. научн. сотр. П.А.Смирнов

Официальные оппоненты: д.б.н., профессор П.А.Коржуев
к.б.н., доцент Г.П.Соколова

Ведущее учреждение: Институт эволюционной физиологии и
биохимии им. И.М.Сеченова

Защита диссертации состоится "11" мая 1978 г.
в 14⁰⁰ час. на заседании специализированного совета
К-063.57.09 по присуждению ученой степени кандидата био-
логических наук в Ленинградском государственном универси-
тете им. А.А.Жданова.

Адрес: 199164, Ленинград, Университетская набережная,
7/9, аудитория 90.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке уни-
верситета.

Автореферат разослан "10" апреля 1978 г.

Ученый секретарь специализированного совета
Павленко Вячеслав Константинович

БИБЛИОТЕКА
Карельского филиала
Академии наук СССР

Актуальность проблемы. По сравнению с млекопитающими, липидный обмен низшего класса позвоночных — рыб, относящихся к пойкилотермным животным, изучен в гораздо меньшей степени. Особенно мало исследован в экологическом аспекте липидный состав и обмен у рыб на ранних стадиях онтогенеза. Что касается лососевых, то в отечественной литературе в этом направлении имеются лишь единичные работы (Крепс и др., 1969; Чеботарева, 1967; Акулин, 1969; Камышная, Шатуновский, 1969). Крайне недостаточно сведений и о потребностях лососевых в отдельных жирных кислотах и их оптимальных соотношениях в рационах, хотя установлено, что несбалансированность кормов по жирно-кислотному составу оказывает существенное влияние на физиологическое состояние рыб и часто приводит к появлению у нее тяжелых заболеваний (Циркова, 1968, 1970; Lee et al., 1967; Castell et al., 1972 и др.).

Лососеводство занимает важное место в рыбном хозяйстве нашей страны. При искусственном выращивании молоди лосося на первый план выдвигаются вопросы, связанные с питанием, с поддержанием гомеостаза организма, и создание физиологически полноценных кормов представляет серьезную проблему. Поэтому изучение липидов молоди лосося в зависимости от условий обитания необходимо для решения как общепроизводственных, так и практических проблем.

Цель работы. Изучение зависимости различных показателей липидного обмена молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. и его озерной формы *S. salar morpha sebago* Girard от условий обитания и, главным образом, от характера питания.

Основные задачи представленной работы заключались в следующем: I . провести качественный и количественный анализ

содержания жирных кислот в тканевых липидах речной и заводской молоди лосося-пестрятки в возрасте полтора - два года (1+, 2); 2. исследовать жирнокислотный состав естественных и искусственных кормов и его влияние на тканевые липиды пестрятки лосося; 3. сравнить состав и содержание других липидных классов в тканях молоди, развивавшейся в естественных и искусственных условиях.

Научная новизна. Исследование липидного состава мальков-пестрятки атлантического лосося и его жилой формы, обитающих как в природных, так и искусственных условиях, в многоаспектном плане (изучение жирнокислотного состава, общих липидов и их отдельных групп, соотношения полярных липидов) проведено впервые. Полученные результаты свидетельствуют о значительных сдвигах в липидном обмене у заводской молоди перед выпуском ее в реки по сравнению с дикой.

Практическое значение. Сравнительное изучение особенностей липидного состава "дикой" и "заводской" молоди лосося в зависимости от условий обитания, наиболее важным из которых является трофический фактор, - необходимый этап в процессе оптимизации биотехники заводского разведения и основа для разработки биохимических критериев жизнестойкости искусственно выращиваемой рыбы. Полученные данные свидетельствуют о несбалансированности искусственных кормов по незаменимым жирным кислотам, роль которых в обеспечении нормального функционирования организма неоспорима.

Результаты исследования позволяют определить направление дальнейших работ по повышению эффективности лососевод-

ства, включая оценку степени адаптации молоди лосося при выпуске ее в реки с рыбоводных заводов, кроме того, появляется возможность уточнения трофических связей в водных экосистемах.

Апробация работ. Результаты исследований докладывались и обсуждались на IX и X сессии Ученого Совета по проблеме: "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера" (Петрозаводск, 1974; Сыктывкар, 1977), на VII симпозиуме "Биологические проблемы Севера" (Петрозаводск, 1976), на III Всесоюзной конференции: "Экологическая физиология рыб" (Киев, 1976).

Структура и объем. Диссертация состоит из введения, литературного обзора, экспериментальной части, состоящей из 3 глав, обсуждения результатов и выводов. Работа изложена на 155 страницах машинописного текста, включая 18 таблиц и 18 рисунков, библиографию из 133 отечественных названий и 122 зарубежных. В приложение диссертации вошло 15 таблиц и 6 рисунков.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 14 работ, из них 6 статей.

Объектом исследования служили ткани (мышцы, печень, полостной жир) речной и заводской молоди лосося и ее корм: искусственный и естественный (личинки ручейников, мошек, нимфы поденок, моллюски, олигохеты).

Сбор материала проводили в реках в течение 1971-1975 гг. совместно с сотрудниками лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии Карельского филиала АН СССР. Молодь лосося (семги) бралась на Выгском рыбоводном заводе и отлавливалась в р. Кереть (бас. Белого моря) и в рр. Пяльма и Лидма (бас. Онежского озера). Для анализа кормов отбирались образцы искусственных пастообразных кормосмесей, приготовляемых на Выгском заводе, и брались гидробиологические пробы в реках.

Фиксацию материала проводили кипящим этанолом, содержащим

0,001 % антиоксиданта монола (2,6-ди-трет-бутил - п - крестола). Пробы до анализа хранили при минусовой температуре в колбочках со шлифом, весь объем которых заполнялся растворителем.

Методы исследований

Экстракция липидов. Липиды извлекали из исследуемых объектов по методу Фолча (Folch et al., 1951, 1957) смесью растворителей хлороформ - метанол в соотношении 2:1 (по объему). Очистку липидов от веществ нелипидной природы осуществляли промывкой экстракта 0,74% водным раствором KCl (Покровский, 1969), а липидов, предназначенных для определения фосфолипидного состава, переэкстракцией (Ланкин и др., 1967).

Жирные кислоты исследуемых образцов изучали с помощью метода газо-жидкостной хроматографии. Выделенные после щелочного гидролиза липидов свободные жирные кислоты этерифицировали в абсолютном метаноле с использованием в качестве катализатора ацетилхлорида (Верещагин и др., 1963). Полученные смеси метиловых эфиров высших жирных кислот разделяли на хроматографе фирмы "Пай" (Англия).

Разделение обших липидов на отдельные классы проводили методом одномерной тонкослойной хроматографии (Шталь, 1965; Прохорова, Тушикова, 1965). Для оценки соотношений трех липидных классов - фосфолипидов, триглицеридов и холестерина - использовали несколько модифицированные нами химические методы анализа: гидроксамитный - для количественного определения соединений, содержащих эфирные связи, - и метод определения холестерина по Идльку (Walsh et al., 1965; Сидоров и др., 1972)

Разделение полярных липидов осуществляли микрометодом тонкослойной двумерной хроматографии (Svetashev, Vaskovaky, 1972). Количественную оценку фосфолипидных групп определяли по фосфору, используя в качестве восстановителя аскорбиновую кислоту (Rouzer et al., 1966).

Статистическую обработку полученных результатов выполняли общепринятым способом (Плюгинский, 1970).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

А. Жирные кислоты

Зависимость жирнокислотного состава тканей молоди лосося от места и сезона вылова. Наши исследования показали, что жирнокислотный состав тканевых липидов молоди проходного (р. Кереть) и жилого (р. Пяльма) лосося, отловленной в один сезон (август), несколько варьирует, особенно по содержанию таких жирных кислот, как 16:1, 18:0, 18:4+20:1, 20:3, 20:4, 20:5, 22:6. Отношение же $\frac{\sum \omega 6^*}{\sum \omega 3}$ кислот в сравниваемых тканях одинаковое и составляет в обоих вариантах в мышцах и печени 0,3, в полостном жире 0,5-0,6. Что касается незаменимых кислот, имеющих алиментарное происхождение в организме рыбы - линолевой (18:2) и линоленовой (18:3), - то разницы в их содержании не найдено или она незначительна (табл. I).

Таблица I

Содержание линолевой и линоленовой кислот в тканях молоди лосося из разных рек (% к сумме всех кислот)

Ткани молоди лосося	18:2		18:3	
	р. Пяльма	р. Кереть	р. Пяльма	р. Кереть
Полостной жир	5,2±0,3	5,7±0,8	6,9±0,5	5,7±0,6
Мышцы	4,9±0,1	4,4±0,4	9,6±0,4	6,1±0,2
Печень	3,4±0,2	2,9±0,1	4,0±0,3	3,2±0,3

$$\frac{\sum \omega 6^*}{\sum \omega 3} = \frac{18:2 + 20:4 + 22:4}{18:3 + 20:3 + 20:5 + 22:5 + 22:6}$$

Поскольку известно, что жировая ткань в большей степени, чем другие ткани отражает жирнокислотный состав пищи, то можно предположить довольно близкое содержание линолевой и линоленовой кислот в естественном корме рыбы обеих рек.

В сезонном аспекте соотношение жирных кислот тканевых липидов молоди лосося варьирует более заметно, чем в зависимости от места обитания. Обнаружено увеличение ненасыщенности липидов у рыбы, обитающей при более низкой температуре, причем изменение ненасыщенности в различных тканях с изменением температурных условий происходит неодинаково. Зимой (табл. 2) полостной жир и мышцы пестрятки лосося характеризуются более высоким уровнем ненасыщенных кислот по сравнению с летом. Но если зимой в полостном жире повышение ненасыщенности происходит в основном за счет увеличения моноеновых и суммы линолевой и линоленовой кислот, то в мышцах - за счет увеличения пента- и гексаеновых кислот при снижении уровня моноеновых.

Таблица 2

Содержание ненасыщенных кислот зимой и летом в тканях речной молоди лосося (% к сумме всех кислот)

Жирные кислоты	Полостной жир		Мышцы	
	лето	зима	лето	зима
Ненасыщенные	64,4±1,1	73,4±0,7	71,8±0,7	75,1±1,5
Моноеновые	40,5±2,0	44,2±1,4	31,6±1,1	22,3±0,5
Пента- и гексаеновые	6,8±0,6	7,6±0,6	19,0±1,4	30,5±2,7
Линолевая	5,2±0,3	7,8±0,3	4,9±0,1	5,4±0,6
Линоленовая	6,9±0,5	8,0±0,7	9,6±0,4	8,6±0,4

В печени зимой содержание пента- и гексаеновых кислот также значительно возрастает (23,9±1,2%) по сравнению с летом (17,9 ± 1,3 %).

Сравнение жирнокислотных спектров тканевых липидов речной и заводской молоди лосося. Исследован жирнокислотный состав печени, мышц и полостного жира речной и заводской молоди лосося. Речную рыбу, выловленную в р.Пяльма (средние данные за июнь, июль и август месяцы 1973 г.) в период наиболее активного питания, мы приняли за стандарт для сравнения с заводской *).

При сравнении идентичных тканей речной и заводской молоди оказалось, что часть кислот имеет совершенно различный диапазон колебаний, другие кислоты изменяются в небольших пределах, а третьи всегда присутствуют в следовых или минорных количествах, не превышавших 0,1-0,3 %. Широта вариаций содержания некоторых кислот зависит от вида ткани. У речной и заводской рыбы число жирных кислот, изменяющихся в совершенно различных численных пределах, в полостном жире наибольшее, в печени - наименьшее.

В тканях заводской молоди обнаружен более высокий уровень суммарных ненасыщенных жирных кислот. В полостном жире заводских пестряток они составляют $84,8 \pm 0,4$ %, у речных - $68,6 \pm 1,2$ %, в мышцах - $79,3 \pm 2,8$ % и $73,6 \pm 0,9$ %; в печени - $77,3 \pm 2,5$ % и $72,2 \pm 3,7$ % соответственно. Главное различие в жирнокислотной характеристике тканевых липидов речной и заводской молоди заключается в содержании и соотношении незаменимых жирных кислот (табл.3). Диолеовой кислоты в тканях заводской рыбы примерно в 6 раз больше (в полостном жире она составляла $38,8 \pm 2,7$ %,

*) - при сравнении жирнокислотных спектров тканевых липидов заводской молоди лосося с таковыми других популяций из естественных водоемов указанные ниже различия имеют ту же направленность независимо от сезона и места обитания.

Таблица 3

Содержание ^{*)} и соотношение некоторых жирных кислот в тканях
речной и заводской ^{**)} молоди лосося

Жирные кислоты	Полостной жир молоди лосося		Мышцы молоди лосося		Печень молоди лосося	
	речной	заводской	речной	заводской	речной	заводской
16:0	20,9±0,6	9,8±0,4	19,7±2,3	14,8±2,2	20,1±3,3	16,9±1,8
16:1	18,5±1,5	5,7±0,4	13,7±1,4	4,7±0,5	11,1±2,1	4,8±0,1
18:2	5,3±0,3	38,8±2,7	4,7±0,7	28,9±4,3	4,0±0,2	18,7±1,9
18:3	7,5±0,4	0,8±0,1	8,2±1,2	1,0±0,2	4,2±0,8	0,7±0,1
20:3	0,7±0,2	0,8±0,1	0,4±0,2	1,1±0,1	0,8±0,3	1,5±0,3
20:4	1,8±0,1	0,4±0,1	3,3±0,7	1,4±0,3	5,5±0,9	4,5±0,4
20:5	4,6±0,2	3,1±1,1	10,2±3,5	4,0±0,7	9,4±0,6	4,9±0,7
22:6	1,7±0,3	2,4±0,3	10,9±3,0	13,8±2,3	17,6±4,4	23,3±3,5
<u>16:0</u>	1,1,1	1,7	1,4	3,1	1,8	3,5
<u>18:2</u>	0,7	48,5	0,6	28,9	0,9	26,8
<u>22:6</u>	0,4	0,8	1,1	3,4	1,9	4,8
20:5						
число особей	23 ♀♀	97 ♀♀	23 ♀♀	92 ♀♀	23 ♀♀	100 ♀♀

^{*)} - в % к сумме всех кислот

^{**)} - средние данные содержания жирных кислот в идентичных тканях заводской молоди лосося
в октябре 1972 г., апреле и августе 1973 г. и апреле 1974 г.

в мышцах - $28,9 \pm 4,3\%$, в печени - $18,7 \pm 1,9\%$), чем у речной ($5,3 \pm 0,3\%$; $4,7 \pm 0,7\%$; $4,0 \pm 0,2\%$). Уровень же другой

эссенциальной кислоты - линоленовой - в тканях заводской рыбы значительно ниже (в полостном жире - $0,8 \pm 0,1\%$; в мышцах - $1,0 \pm 0,2\%$; в печени - $0,7 \pm 0,1\%$) по сравнению с речной ($7,5 \pm 0,4\%$; $8,2 \pm 1,2\%$; $4,2 \pm 0,8\%$). Что касается соотношения линолевой и линоленовой кислот, то в тканях заводской молодежи оно в десятки раз выше, чем у речной. Так если отношение $\frac{18:2}{18:3}$ в полостном жире пестряток из реки Пяльма составляет $0,7$; в мышцах - $0,6$; в печени - $0,9$, то у заводских - $48,5$; $28,9$; $26,8$ соответственно. Наблюдаются различия в содержании и других кислот. Во всех исследуемых тканях заводской молодежи уровень таких кислот, как $12:0, 14:0, 16:0, 16:1, 18:3, 20:4, 20:5, 22:5$ ниже, а $18:2, 18:4+20:1, 19:1, 20:2, 20:3$ (в мышцах и печени), $22:6$ выше по сравнению с речной.

Существенные различия между речной и заводской молодеью обнаружены в содержании жирных кислот, синтезируемых в организме *de novo*. Так, пальмитоолеиновой ($16:1$) и пальмитиновой ($16:0$) кислот в тканях заводской рыбы значительно меньше, чем у речной. А отношение этих двух метаболически связанных кислот ($\frac{16:0}{16:1}$) в тканях заводской молодежи выше (табл.3).

Разница в содержании эссенциальных жирных кислот между речной и заводской рыбой обнаружена не только в общих тканевых липидах, но и полярных - фосфатидилхолине (ФХ) и фосфатидилэтаноламине (ФЭА). Линолевая кислота в полярных липидах заводской молодежи составляет большую долю, а линоленовая - меньшую по сравнению с речной (табл.4, рис. 1 и 2). Отношение $\frac{18:2}{18:3}$ в ФХ печени и мышц заводской рыбы в 6-8 раз, а в ФЭА

в 2-4 раза выше, чем в тканях пестряток из рек.

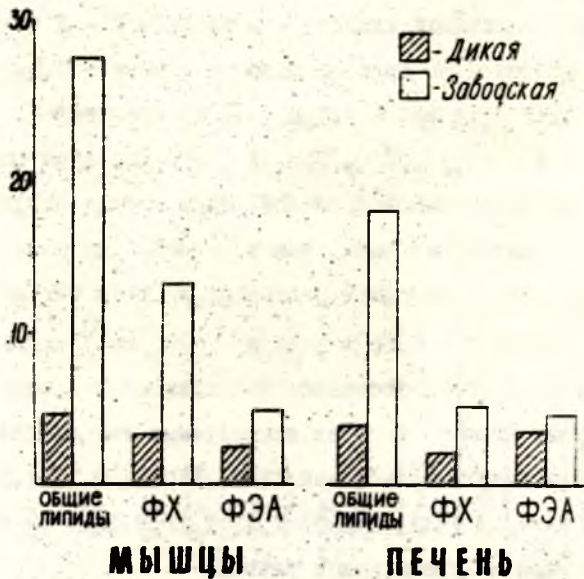


Рис. I. Содержание линолевой кислоты (18:2) в тканевых липидах молоди лосося (% к сумме всех кислот)

Несмотря на существенные различия тканевых жирнокислотных спектров речной и заводской рыбы в распределении отдельных жирных кислот в тканях лосося сохраняется определенная специфичность. Так, в полостном жире, находящемся в основном в форме триглицеридов, предпочтительнее, чем в мышцах и печени, накапливаются линолевая и моноеновые кислоты. По степени убывания содержания этих кислот, а также по убыванию отношений метаболически связанных кислот $\frac{16:0}{16:1} \cdot \frac{22:6}{20:5}$ ткани можно расположить в следующем порядке: полостной жир — мышцы — печень. А содержание пента- и гексаеновых кислот в печени и мышцах в 2-3,5 раза больше, чем в жировой ткани.

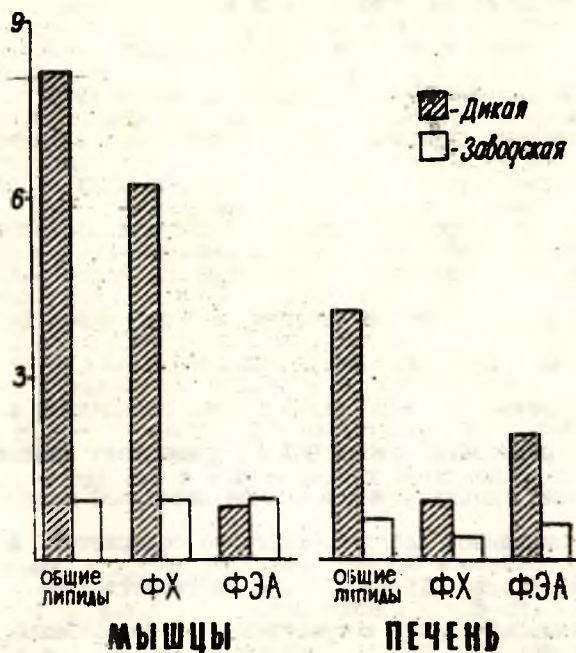


Рис.2. Содержание линоленовой кислоты (18:3) в тканевых липидах молоди лосося (в % от суммы всех кислот)

Таблица 4.

Содержание незаменимых жирных кислот в полярных липидах речной и заводской молоди лосося (в % к сумме всех кислот)

Жирные кислоты	Ткань	Число анализов	Фосфатидилхолин		Фосфатидилэтаноламин	
			речной рыбы	заводской рыбы	речной рыбы	заводской рыбы
18:2	мышцы	4	13,6±2,4	3,4±0,3	5,1±0,5	2,6±0,6
	печень	4	5,4±0,5	2,2±0,1	4,7±0,3	3,5±0,2
18:3	мышцы	4	1,0±0,3	2,1±0,3	1,0±0,5	0,9±0,2
	печень	4	0,4±0,3	1,0±0,3	0,6±0,4	2,1±0,4

Жирные кислоты искусственных кормов и речного зообентоса.

Искусственные корма на Выгском рыболовном заводе брали для

анализа в эти же сроки, что и ткани молодой лосося, т.е. в октябре 1972 г., апреле и августе 1973 г., апреле 1974 г. Кормовой речной зообентос взят для исследования летом 1973 г. в р.Пяльме

Искусственные кормовые смеси, применяемые в настоящее время в лососеводстве, существенно отличаются по типу жиров, входящих в их состав, от природной пищи. Они содержат достаточно высокий уровень жиров животного происхождения, в которых доминируют насыщенные и моноеновые кислоты, а также жиров растительного происхождения с преобладанием в них линолевой (18:2) кислоты. Так, нами найдено, что в говяжьей печени насыщенные и моноеновые кислоты составляют около 90% от суммы всех кислот. Фосфатиды (подсолнечные), добавляемые в рацион заводской молодежи, имеют более 60 % линолевой кислоты, много ее содержится и в кровяной и водорослевой муке (16,8% и 11,0% соответственно).

Сравнительный анализ искусственных и естественных кормов двухлетней молодежи лосося указывает на значительные различия их жирнокислотных спектров. Данные по жирнокислотному составу кормов представлены в табл.5.

Таблица 5

Содержание некоторых жирных кислот в естественном и искусственном корме молодежи лосося (% к сумме всех кислот)

Жирные кислоты	Дичинки		Нимфы поденок	Искусственные кормовые смеси			
	ручейников	мошек		У	IV	УП	IV
				1972	1973	1973	1974
16:0	16,5	23,1	19,9	10,5	10,1	12,6	15,8
16:1	5,7	9,8	20,9	5,6	10,8	7,3	4,8
18:0	9,5	6,8	4,4	2,8	1,6	2,0	4,6
18:1	17,4	17,3	18,6	17,3	17,2	19,0	21,6
18:2	5,2	7,1	6,2	38,4	24,5	27,4	42,6
18:3	13,5	8,1	7,8	0,7	0,7	5,6	3,1
20:4	2,4	2,9	3,5	0,4	0,3	0,4	1,5
20:5	12,4	6,0	10,9	7,2	9,8	4,4	1,3
22:6	сл	сл	сл	4,5	6,5	5,3	1,6
18:2	0,4	0,8	0,8	54,8	35,0	4,9	13,7
18:3							

Как показывают результаты исследования А.Р.Митанова (1975) личинки ручейников в питании двухлетков балтийского лосося составляют по весу 34%, личинки поденок 26%. В питании двухлетней молоди лосося, обитающей в реках Пяльма и Дюжма (Карелия), также преобладают личинки ручейников, поденок и мошек (Крутова и др., 1975). Нами установлено, что в личинках этих трех, доминирующих в питании лосося, групп организмов линолевая кислота составляет 5,2 - 7,1% к сумме всех кислот, а линоленовая - 7,8 - 13,5%; в искусственных же кормосмесях линолевая кислота варьирует в пределах 24,5-42,6%, а линоленовая - 0,6 - 5,6%. Отношение $\frac{18:2}{18:3}$ кислот у ручейников, поденок и мошек не превышает 0,8, тогда как в искусственных кормовых смесях достигает 54,8.

Обнаружены и другие различия. Речной зообентос более богат арахидоновой (2,4-3,5%), пальмитиновой (16,5-23,1%), пальмитоолеиновой (5,7-20,9%), стеариновой (4,4-9,5%), эйкозапентаеновой (6,0-12,4%) кислотами, чем искусственные кормовые смеси, в которых эти кислоты варьируют в следующих пределах: арахидоновая 0,3-1,5%, пальмитиновая - 10,1-15,8%, стеариновая - 1,6-4,6%, пальмитоолеиновая - 4,8-10,8%, эйкозапентаеновая - 1,3-9,8%. Но докозагексаеновая кислота (22:6) в доминирующих группах речного зообентоса содержится лишь в минорных количествах, тогда как ее уровень в искусственных кормах изменяется в пределах 1,6-6,5%.

Таким образом, искусственные кормовые смеси имеют по сравнению с естественным кормом дисбаланс в содержании главных в количественном отношении жирных кислот. Особенно большая разница обнаружена в содержании и соотношении незаменимых линолевой и линоленовой кислот, являющихся предвестниками других

жировоцелочечных, высоконепредельных кислот, выполняющих в организме рыбы важную биологическую роль.

Б. Другие липиды

Значительные отложения полостного жира обнаружены у рыб, выращиваемой на искусственных кормах, в то время как у пестряток из рек полостной жир чаще отсутствует или откладывается едва заметным слоем около желудка и кишечника. Печень и мышцы заводской молоди по сравнению с речной содержат более высокий уровень общих липидов (табл.6).

Таблица 6

Содержание суммарных липидов в мышцах и печени молоди лосося (в % на сухой вес)

Молодь лосося	Возраст	Мышцы		Печень	
		Содержание	Число анализов	Содержание	Число анализов
Речная	2.	9,4±0,5	9	16,1±0,6	8
Заводская: здоровая	2.	18,2±1,3	9	25,2±1,2	3
здоровая	I+	9,7±0,3	12	17,1±1,0	4
больная ^{X)}	I+	11,0±0,4	12	18,8±0,6	4

^{X)} - с некрозом плавников

В годы наших наблюдений (1971-1975) у молоди лосося, выращиваемой на Выгском рыболовном заводе, во второй половине зимы начинал развиваться некроз спинных плавников, который достигал максимума у двухгодовиков, поражая 90-95 % рыб. Нам были исследованы две группы заводской рыбы: со здоровыми и пораженными некрозом спинными плавниками. Ткани были взяты от 12 пестряток в каждой группе с соотношением самцов и самок 1:1. Каждая проба содержала по 1 г мышц от одной особи. Печень же объединяли от трех рыб в одну пробу. Обнаружено незначительно более высокое содержание суммарных липидов в мышцах рыб с

некрозом плавников ($11,0 \pm 0,4$ %) по сравнению с мышцами рыбы со здоровыми плавниками ($9,7 \pm 0,3$ %).

Повышенное содержание суммарных липидов в тканях заводской молоди сопровождается некоторым перераспределением отдельных липидных групп по сравнению с речной рыбой: в мышцах и печени заводских двухгодоваликов более высокий уровень триглицеридов сочетается с пониженным относительным содержанием фосфолипидов. Причем у заводской молоди лосося с некрозом плавников разница в соотношении трех липидных групп (фосфолипидов, триглицеридов и холестерина) по сравнению с речными пестрятками еще более заметно выражена. Все данные, касающиеся больной и здоровой рыбы, следует рассматривать как предварительные, поскольку хотя и была исследована молодь одного возраста, но она не была строго отобрана по весу и длине.

Различия между заводской и речной рыбой обнаружены нами и в соотношении структурных липидов, являющихся более стабильными компонентами в организме (табл.7).

Таблица 7

Соотношение фосфолипидных компонентов в тканях речной и заводской молоди лосося (в % к сумме всех фосфолипидов)

Фосфолипиды	Мышцы молоди лосося		Печень молоди лосося	
	речной	заводской	речной	заводской
Фосфатидилхолин	$60,2 \pm 1,1$	$55,5 \pm 0,8$	$57,1 \pm 1,5$	$55,7 \pm 1,4$
Фосфатидилэтанол- ламин	$20,4 \pm 1,4$	$27,1 \pm 0,5$	$16,9 \pm 0,7$	$22,0 \pm 0,8$
Фосфатидилсерин	$3,7 \pm 0,3$	$2,8 \pm 0,2$	$5,3 \pm 0,4$	$4,3 \pm 0,6$

Обсуждение результатов

Жирнокислотный состав тканевых липидов лосося из р. Кереть (проходная форма) и рек Лякма и Пяльма (кряквая форма) несколько

отличен, что, по-видимому, скорее объясняется различиями в гидробиологическом режиме рек (Смирнов и др., 1977; Шустов, Хренников, 1976), т.е. в кормовом обеспечении, нежели принадлежностью к разным экологическим формам вида. Проходные и жилые формы у представителей рода *Salmo* не являются жестко закрепленными наследственностью, что подтверждается случаями их взаимопревращения, наблюдавшимися при акклиматизации и интродукции (Берг, 1948).

У дикой молоди обнаружены существенные сезонные изменения жирнокислотного состава. Эти изменения могут объясняться, с одной стороны, наблюдающимися сезонными различиями в спектре и режиме питания (Шустов, 1977), в уровне двигательной активности пестряток (Смирнов и др., 1976), что в конечном счете определяется температурным режимом рек и, по-видимому, особенностями водных экосистем, с другой, адаптивными механизмами самого организма (Александров, 1975).

Между речной и заводской молодью лосося обнаружены существенные различия в содержании кислот как алиментарного происхождения, так и синтезируемых организмом *de novo*.

Особенно большая разница найдена в соотношении незаменимых жирных кислот $\frac{18:2}{18:3}$ в общих тканевых липидах и в полярных - ФХ и ФЭА.

Анализ искусственных и естественных кормов молоди лосося показал, с одной стороны, значительные различия в их жирнокислотных спектрах, с другой - корреляцию жирнокислотного состава тканевых липидов молоди лосося с характером потребляемой пищи (рис.3). Заводская молодь лосося по сравнению с пестрятками из естественных водоемов получает избыточное количество



ПОЛОСТНОЙ ЖИР
ЗАВОДСКОМ МОЛОДИ ЛОСОСЯ

ПОЛОСТНОЙ ЖИР
ДИКОМ МОЛОДИ ЛОСОСЯ

ИСКУССТВЕННЫМ
КОРМ

РУЧЕЙНИКИ

ПОДЕНКИ

Условные обозначения:

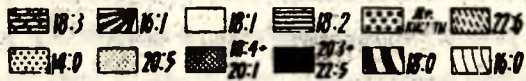


Рис.3. Жирнокислотные спектры полостного жира заводской (I) и речной (II) молоди лосося и искусственных (III) и естественных (IV и V) кормов

линолевой кислоты и недостаточное линоленовой. Широкая вариация отношения $\frac{18:2}{18:3}$ кислот в искусственных кормовых смесях (от 4,9 до 54,9) свидетельствует о неконтролируемости поступления в организм рыбы незаменимых жирных кислот, тогда как рядом исследователей (Reiser et al., 1963; Ownen et al., 1972 и др.) установлено, что соотношение в кормах кислот, принадлежащих к $\omega 3$ и $\omega 6$ рядам, является очень важным для рыбы и определяет их усвоение и взаимопревращения в организме.

Результаты наших исследований показывают, что различия в жирнокислотных спектрах речной и заводской молоди сопровож-

даются изменениями других показателей липидного обмена. У заводской рыбы наблюдается отложение значительных количеств полостного жира, а также повышенное накопление суммарных липидов в печени и мышцах. Увеличение жирности тканей заводской молодежи сопровождается перераспределением в них липидных групп: увеличением доли триглицеридов и снижением относительного уровня фосфолипидов. Различия между речной и заводской рыбой обнаруживаются и в соотношении полярных групп липидов, большая часть которых, как известно, сосредоточена в клеточных мембранах. В мышцах и печени заводских пестряток по сравнению с речными содержится меньше фосфатидилхолина и фосфатидилсерина и больше фосфатидилэтаноламина.

Таким образом, полученные нами данные свидетельствуют о существенных изменениях липидного обмена заводской рыбы по сравнению с речной, о заметном сдвиге внутренней среды организма. Поскольку исследовался биологически однородный материал (по виду, возрасту, полу и степени зрелости), можно сделать вывод, что причиной установленных различий липидного состава тканей речной и заводской молодежи лосося является, главным образом, пища.

Исследованиями последних лет показано влияние кормовых жиров на жирнокислотный состав субклеточных структур животных. Несбалансированные рационы рассматриваются как факторы экстремального характера, отрицательно влияющие на обменные процессы в организме (Покровский и др., 1973; Алимова и др., 1975; Правдаина, 1975). Обнаруженные нами существенные изменения тканевого жирнокислотного статуса, а также и других липидных компонентов у заводской молодежи, по сравнению с речной, вряд ли

носят адаптивный характер, скорее их нужно рассматривать как отклонение от нормального состояния. Повышенная восприимчивость выращиваемой на рыбоводных заводах молоди лосося к различного рода заболеваниям (некроз спинных плавников, анемия, жировое перерождение печени и др.), а также значительно более низкий процент промышленного возврата от выпущенной в реки заводской рыбы по сравнению с молодь, развивающейся в природных условиях (Митанс, 1975; Костылев, 1977), свидетельствует о пониженной жизнеспособности продукции рыбоводных заводов. Возврат взрослых рыб после нагула (в море или озере) служит эталоном жизнестойкости покатыков.

По-видимому, при искусственном воспроизводстве лосося рационы нужно составлять таким образом, чтобы заводская продукция по своим биохимическим показателям приближалась к малькам-пестряткам, обитающим в естественных условиях. Это давало бы основания рассчитывать на то, что обмен веществ, физиологическое состояние выращиваемой рыбы близки к норме.

Сравнительная характеристика липидного состава тканей речной и заводской молоди лосося может послужить основой для разработки биохимических критериев жизнеспособности заводской рыбы.

В ы в о д и

1. Установлены существенные сдвиги в липидном обмене заводской молоди лосося по сравнению с дикой.
2. По сравнению с природной пищей молоди лосося искусственные кормовые смеси несбалансированы по содержанию и соотношению в них жирных кислот и, в первую очередь, незаме-

ных: они имеют избыток линолевой и недостаток линоленовой кислот.

3. Обнаружена четкая зависимость между соотношением жирных кислот в тканевых липидах молоди лосося и в потребляемых ею кормах.

Жировая ткань в большей степени по сравнению с другими исследуемыми тканями "отражает" соотношение в корме незаменимых жирных кислот: в полостном жире заводской рыбы отношение $\frac{18:2}{18:3}$ почти в 50 раз, а в мышцах и печени почти в 30 раз выше, чем у речной.

4. Различия в содержании эссенциальных жирных кислот проявляются не только в общих тканевых, но и полярных липидах - фосфатидилхолине и фосфатидилэтанолаmine. В фосфатидилхолине печени и мышц заводской молоди отношение $\frac{18:2}{18:3}$ в 6-8 раз, а в фосфатидилэтанолаmine в 2-4 раза выше, чем в тканях пестряток из рек.

5. Накопление триглицеридов в печени заводской молоди, сопровождающееся снижением относительного уровня фосфолипидов, а также уменьшением доли фосфатидилхолина по сравнению с речной, свидетельствует о жировом перерождении печени.

6. Обнаружено изменение жирнокислотного состава речной молоди в зависимости от места обитания и сезона. Особенно широкий диапазон изменчивости имеют такие жирные кислоты, как 16:0, 16:1, 18:0, 20:5, 22:6.

7. Липиды тканей речных пестряток, обитающих в условиях пониженных температур (зима), характеризуются более высокой ненасыщенностью. Изменение ненасыщенности в разных тканях происходит неодинаково: в жировой ткани увеличение ненасы-

сущности происходит в основном, за счет увеличения содержания моноеновых, а в мышцах и печени - пента- и гексаеновых кислот при снижении доли моноеновых.

Основные материалы диссертации изложены в следующих работах:

1. Сидоров В.С., Дизенко Е.И., Болгова О.М., Нефедова З.А. Липиды рыб. I. Методы анализа. Тканевая специфичность липидов ряпушки *Goregonia albula* L. В кн.: Лососевые (*Salmonidae*) Карелии, вып. I. Петрозаводск, 1972, стр. 152-163.

2. Болгова О.М., Сидоров В.С., Смирнов Ю.А. Жирнокислотный состав дикой и заводской молоди семги. Тезисы докл. Всесоюз. конф. "Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития". Мурманск, 4-7 марта, 1974, стр. 24-25.

3. Болгова О.М. Влияние различных экологических условий на жирнокислотный состав тканевых липидов. Тезисы докл. VII симп. "Биологические проблемы Севера". Петрозаводск, 1976, стр. 113-115.

4. Болгова О.М., Сидоров В.С., Смирнов Ю.А. Жирнокислотный состав мышц дикой и заводской молоди лосося. В кн.: Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1976, стр. 163-167.

5. Болгова О.М., Дустов Ю.А., Хренников В.В. Жирнокислотный состав зообентоса, преобладавшего в питании лосося *Salmo salar* L. морфа *sebago* (Girard). Там же, стр. 159-162.

6. Болгова О.М. Влияние условий обитания на липидный и аминокислотный состав тканей молоди лосося *Salmo salar L.* Материалы выпускников и преподавателей с/х факультета. Исследования по агрономии, зоотехнии и механизации сельскохозяйственного производства. Петрозаводск, ПГУ, 1976, стр.156-158.

7. Болгова О.М., Смирнов Ю.А. Влияние условий обитания на фосфолипидный и жирнокислотный состав тканевых липидов молоди лосося. Тезисы докл. III Всесоюз. конф. "Экологическая физиология рыб", ч. I, Киев, "Наукова думка", 1976, стр.177-179.

8. Болгова О.М., Сидоров В.С., Смирнов Ю.А. К биохимической характеристике молоди лосося и ее кормов. Тезисы докл. X сессии Ученого Совета по проблеме "Биологические ресурсы Белого моря и внутр. водоемов Европ. Севера", Сыктывкар, декабрь 1977, стр. 123-124.

9. Болгова О.М., Сидоров В.С., Смирнов Ю.А., Сорвачев К.Ф. Жирнокислотный состав полостного жира молоди лосося *Salmo salar L.* в естественных условиях и при заводском выращивании. Вопр. ихтиол. 1977, вып.6 (107), стр. 1090-1096.

10. Сидоров В.С., Лизенко Е.И., Рипатти П.О., Болгова О.М. Липиды рыб (Литературный обзор). В сб.: Сравнительная биология рыб и их гальминтов. Петрозаводск, 1977, стр. 5-56.

Болгова