

Состав и содержание жирных кислот в тканях самцов и самок окуня речного *Perca fluviatilis* на последних стадиях репродуктивного цикла

А. Е. РУДЧЕНКО¹, Н. О. ЯБЛОКОВ^{1,2}

¹ Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79
E-mail: rudchenko.a.e@gmail.com

² Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов
660097, Красноярск, ул. Парижской коммюны, 33

Статья поступила 03.11.2017

Принята к печати 15.11.2017

АННОТАЦИЯ

Изучен состав и содержание жирных кислот (ЖК) в мышечной, печеночной тканях и гонадах самцов и самок окуня речного *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) из Красноярского водохранилища на двух последних стадиях репродуктивного цикла. Динамика ЖК состава мышечной ткани окуня обусловлена сезонным изменением кормовой базы и оказалась схожей у самцов и самок, тогда как ЖК состав печени и гонад испытывал влияние репродуктивного цикла и имел половые различия. На основе мультивариантного анализа показано, что в перераспределение ЖК на разных стадиях репродуктивного цикла происходит в основном между гонадами и печенью. Пищевая ценность мышечной ткани окуня как источника длинноцепочечных полиненасыщенных омега-3 жирных кислот не зависела от репродуктивной стадии.

Ключевые слова: жирные кислоты, репродуктивный цикл, ткани, *Perca fluviatilis*, пищевая ценность.

Изучение биохимического состава тканей рыб представляется важным для оценки их пищевой ценности в качестве источника длинноцепочечных полиненасыщенных омега-3 жирных кислот (ПНЖК). К ним относят, прежде всего, эйкозапентаеновую (ЭПК, 20:5n-3) и докозагексаеновую (ДГК, 22:6n-3) кислоты, которые являются физиологически ценными компонентами в питании человека и животных [Tocher, 2003; Robert, 2006; Gladyshev et al., 2013]. ЭПК и ДГК являются

предшественниками важных сигнальных молекул (простогландины, тромбоксаны, лейкотриены и нейропротектины) и играют значительную роль в предотвращении и лечении ряда сердечно-сосудистых заболеваний и неврологических расстройств [Hibbeln et al., 2006; De Caterina, 2011; Casula et al., 2013]. Синтез этих кислот в организме большинства всеядных животных из короткоцепочечных предшественников, прежде всего из альфа-линоленовой кислоты (АЛК), протекает очень

медленно [Plourde, Cunnane, 2007]. По этой причине основную часть незаменимых ПНЖК всеядные животные, включая человека, получают из пищи [Wall et al., 2010].

ЭПК и ДГК в больших количествах синтезируются в водных экосистемах некоторыми микроводорослями, и передаются по цепям питания к организмам высших трофических уровней, беспозвоночным и рыбам [Parrish, 2009; Gladyshev et al., 2013]. Поэтому рыба и рыбная продукция – один из главных источников ЭПК и ДГК в питании человека [Гладышев, 2012].

Однако содержание этих кислот в мышечной ткани рыб может отличаться на несколько порядков [Gladyshev et al., 2013], что связывают с большим количеством факторов, влияющих на состав и содержание жирных кислот (ЖК) в рыбах [Lau et al., 2012; Vasconi et al., 2015]. Оказывать влияние на состав ЖК могут как экологические, так и филогенетические и онтогенетические факторы [Ahlgren et al., 1994, Sushchik et al., 2006; Czesny et al., 2011]. К первым относят в первую очередь состав кормовой базы рыб [Sushchik et al., 2006; Гладышев и др., 2017]. Так, например, копеподы считаются более ценной пищей для рыб, чем кладоцеры, поскольку содержат большее количество ДГК [Махутова и др., 2014].

Еще одним экологическим фактором является температура, которая может влиять на содержание ЖК как напрямую, так и опосредованно [Guler et al., 2011; Vasconi et al., 2015]. Известно, что организмы, обитающие в условиях более низких температур, содержат в тканях больше длинноцепочечных ПНЖК [Махутова и др., 2014; Гладышев и др., 2017]. Изменение температурного режима в течение года определяет сезонную динамику состава сообществ гидробионтов нижних трофических звеньев [Gribble et al., 2016]. Так, при низкой температуре воды в водоемах развиваются диатомовые и криптофитовые водоросли, продуцирующие значительные количества ЭПК и ДГК [Sushchik et al., 2006; Katz et al., 2015]. И напротив, при высокой температуре воды в летние месяцы в фитопланктоне могут преобладать цианобактерии и зеленые водоросли, не способные к синтезу данных жирных кислот [Gladyshev et al., 1993; Sushchik et al., 2006].

Изменение биохимической ценности сообщества продуцентов, за счет изменения таксономического состава, может оказывать влияние на гидробионтов высших трофических уровней.

Недавнее исследование пищевой ценности окуня речного в Красноярском водохранилище как источника ПНЖК показало, что наибольшее количество ЭПК в мышечной ткани содержалось в весенний период, когда в составе фитопланктона доминировали холодолюбивые диатомовые водоросли [Sushchik et al., 2017]. Напротив, в летние месяцы ценность мышечной ткани окуня как источника ЭПК и ДГК снижалась. Таким образом, сезонные изменения кормовой базы данной рыбы определяли его биохимическую ценность [Sushchik et al., 2017].

Однако существует вероятность того, что сезонное снижение содержания ЭПК и ДГК в мышечной ткани рыб может быть вызвано избирательным перемещением этих кислот в генеративные ткани рыб на последних стадиях развития гонад [Schwalme et al., 1993; Mairesse et al., 2006; Perez et al., 2007; Sushchik et al., 2007]. Известно, что длинноцепочечные ПНЖК, и в особенности ДГК, необходимы для нормального развития нервной системы рыб на ранних стадиях онтогенеза [Sargent et al., 1999; Tocher 2003]. ДГК в гонадах и икре рыб будет определять способность личинок к выживанию в разных условиях среды обитания [Hauville et al., 2015]. Установлено, что в период экзогенного вителлогенеза и окончательного созревания гонад возможен селективный перенос ряда ЖК из мышц, печени и мезентериального жира в гонады, в особенности у самок рыб [Almansa et al., 2001; Blanchard et al., 2005; Santos et al., 2016]. Возникает вопрос, является ли изменение состава ЖК и снижение содержания ПНЖК в мышечной ткани и, как следствие, снижение пищевой ценности окуня результатом сезонных изменений кормовой базы или же избирательного переноса этих кислот в генеративные ткани.

Для ответа на этот вопрос изучен состав и содержание ЖК в мышечной ткани, печени и гонадах самцов и самок речного окуня *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) из Красноярского водохранилища на последних стадиях созревания гонад и в период нереста. Сформули-

рованы следующие гипотезы: 1) состав и содержание ЖК в мышечной ткани, печени и гонадах самцов и самок окуня зависит от стадии репродуктивного развития; 2) пищевая ценность мышечной ткани окуня на последней стадии репродуктивного развития падает.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевой отбор проб. Рыб отлавливали в заливе р. Убей Красноярского водохранилища (55°06'59" с. ш., 91°37'44" в. д., Красноярский край). Водохранилище является одним из самых крупных пресноводных водоемов на территории Красноярского края. Площадь водоема составляет около 2000 км², объем – 73,3 км³. Подробное описание водоема приведено в работе [Ageev et al., 2008].

Половозрелых особей речного окуня отлавливали в Красноярском водохранилище в период созревания гонад (28–30 января 2016 г.) и в период нереста (6–11 июня 2016 г.). В зимний период отлов рыбы производили крючковой снастью, летом использовали жаберные сети с размером ячеи 30–70 мм. Биологический анализ, определение пола и возраста особей и степени зрелости их гонад проводили по стандартной методике [Правдин, 1966]. Краткое описание собранных экземпляров рыб представлено в табл. 1.

Для биохимического анализа у каждой рыбы отбирали навески тканей белой мышцы (со спинной стороны, на 1–2 см ниже спинного плавника), печени и гонад. Одну часть навески (0,5–1 г) использовали для ана-

лиза ЖК, вторую (1–2 г) – для измерения влажности тканей. Ткани на анализ ЖК помещали в смесь хлороформ : этанол (2 : 1 по объему) и хранили при температуре ≈ –20 °С до дальнейшего анализа. Вторую часть навесок взвешивали для определения сырой массы тканей. Для определения сухой массы навески высушивали до постоянного веса. Влажность тканей определяли по полученным значениям сырой и сухой массы.

Анализ жирных кислот. Процедура анализа жирных кислот подробно описана в работах [Sushchik et al., 2006; Makhutova et al., 2012]. Липиды экстрагировали из тканей смесью хлороформ : этанол (2 : 1). Перед экстракцией в каждую пробу добавляли внутренний стандарт фиксированного объема, для количественной оценки ЖК. В качестве него использовали нонадекановую кислоту (19:0) с концентрацией 0,5 мг/мл. Полученный липидный экстракт метилировали. Анализ метиловых эфиров ЖК осуществляли на газовом хроматографе, оснащенный масс-спектрометрическим детектором (модель 6890/5975С, “Agilent Technologies”, США).

Статистический анализ. Расчет средних и стандартных ошибок, дисперсионный анализ, LSD-тест Фишера и анализ главных компонент проводили с использованием пакета STATISTICA (версия 9, StatSoft Inc., США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В составе ЖК исследуемых тканей рыб идентифицировано 48 кислот. В табл. 2 и 3 приведены процентные содержания количе-

Т а б л и ц а 1
Краткая характеристика экземпляров речного окуня *Perca fluviatilis*, выловленных из Красноярского водохранилища, 2016 г.

Период отлова	N, экз.	Возраст	Стадия зрелости гонад	G, ‰	L, см	W, г
Январь						
♂	5	3–4	IV	168,3 ± 11,5	28,3 ± 5,4	112,6 ± 15,6
♀	5	3–4	IV	56,7 ± 5,7	31,1 ± 4,2	125,3 ± 11,3
Июнь						
♂	5	2–4	V	*	25,8 ± 6,4	125,3 ± 10,6
♀	5	3–4	V	*	29,3 ± 5,1	139,5 ± 9,8

П р и м е ч а н и е. * Гонадосоматический индекс не определялся; G – гонадосоматический индекс, L – абсолютная длина тела, W – масса тела с внутренностями.

Состав жирных кислот (% от суммы ЖК ± стандартная ошибка) в тканях самцов окуни из Красноярского водохранилища на последних стадиях репродуктивного цикла

Жирные кислоты	Мышцы		Печень		Гонады		F	p
	Январь	Июнь	Январь	Июнь	Январь	Июнь		
14:0	0,8 ± 0,0 ^A	0,8 ± 0,0 ^A	1,0 ± 0,1 ^A	0,7 ± 0,0 ^A	1,3 ± 0,1 ^B	1,3 ± 0,1 ^B	10,9	0,0000
16:0	21,4 ± 0,9 ^A	21,6 ± 0,8 ^A	18,7 ± 0,4 ^B	24,2 ± 1,1 ^C	17,1 ± 1,2 ^B	19,1 ± 0,7 ^B	8,0	0,0002
16:1n-9	0,7 ± 0,1 ^A	0,6 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,1 ^A	0,5 ± 0,0 ^{AB}	1,0 ± 0,1 ^{AC}	0,7 ± 0,1 ^A	3,2	0,0242
16:1n-7	1,8 ± 0,1 ^A	3,6 ± 0,6 ^B	3,2 ± 0,3 ^B	2,4 ± 0,3 ^{AC}	2,9 ± 0,3 ^C	2,2 ± 0,3 ^A	3,9	0,0100
15-17 РЖК	0,5 ± 0,1 ^A	0,6 ± 0,1 ^{AC}	1,3 ± 0,1 ^B	0,8 ± 0,1 ^C	0,8 ± 0,1 ^C	0,9 ± 0,1 ^{BC}	8,9	0,0001
18:0	5,3 ± 0,2 ^A	6,2 ± 0,3 ^B	6,2 ± 0,3 ^B	7,2 ± 0,2 ^C	8,0 ± 0,5 ^C	8,4 ± 0,6 ^C	9,4	0,0000
18:1n-9	5,8 ± 0,2 ^A	7,9 ± 0,6 ^B	5,6 ± 0,2 ^A	3,8 ± 0,1 ^C	10,0 ± 0,7 ^D	9,5 ± 0,8 ^{BD}	23,0	0,0000
18:1n-7	2,6 ± 0,1 ^A	3,0 ± 0,1 ^B	3,9 ± 0,3 ^C	2,4 ± 0,1 ^A	4,5 ± 0,3 ^D	3,8 ± 0,0 ^C	18,2	0,0000
18:2n-6	1,9 ± 0,1 ^A	1,4 ± 0,0 ^{AB}	2,4 ± 0,1 ^C	0,9 ± 0,1 ^B	2,2 ± 0,2 ^A	1,3 ± 0,2 ^B	19,9	0,0000
18:3n-3	1,8 ± 0,1 ^A	1,2 ± 0,1 ^B	2,0 ± 0,2 ^A	1,1 ± 0,0 ^B	1,6 ± 0,2 ^A	0,5 ± 0,1 ^C	17,5	0,0000
18:4n-3	0,8 ± 0,1 ^A	0,5 ± 0,1 ^B	0,7 ± 0,1 ^{AB}	0,4 ± 0,0 ^B	0,8 ± 0,1 ^A	0,2 ± 0,1 ^C	10,6	0,0000
20:0	0,2 ± 0,0 ^A	0,4 ± 0,0 ^B	0,3 ± 0,0 ^{AB}	0,5 ± 0,1 ^B	0,3 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,1 ^B	4,9	0,0032
20:1n-9	0,3 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,1 ^B	0,4 ± 0,0 ^A	0,5 ± 0,0 ^A	0,5 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,1 ^B	7,8	0,0002
20:4n-6	9,1 ± 0,5 ^A	6,6 ± 0,5 ^B	9,0 ± 0,5 ^A	8,1 ± 0,3 ^C	9,0 ± 0,4 ^A	8,3 ± 0,2 ^C	5,5	0,0017
20:5n-3	12,8 ± 0,6 ^A	6,4 ± 0,6 ^B	5,7 ± 0,2 ^C	5,4 ± 0,1 ^C	8,6 ± 0,9 ^D	6,0 ± 0,7 ^B	23,6	0,0000
22:5n-6	1,6 ± 0,1 ^A	2,3 ± 0,2 ^B	1,0 ± 0,1 ^C	1,2 ± 0,1 ^{AC}	1,1 ± 0,1 ^C	1,6 ± 0,3 ^A	8,7	0,0001
22:5n-3	3,1 ± 0,2 ^A	2,4 ± 0,3 ^B	2,1 ± 0,2 ^B	1,2 ± 0,1 ^C	2,2 ± 0,2 ^B	1,7 ± 0,1 ^D	12,9	0,0000
22:6n-3	21,0 ± 1,2 ^A	26,5 ± 0,7 ^B	24,9 ± 0,7 ^{BC}	27,0 ± 0,2 ^{BD}	16,8 ± 1,9 ^E	22,3 ± 2,8 ^A	6,3	0,0007
24:1	2,5 ± 0,7 ^A	2,1 ± 0,5 ^A	4,2 ± 1,4 ^B	6,5 ± 0,9 ^B	1,0 ± 0,1 ^C	4,2 ± 0,6 ^B	6,2	0,0008
НЖК	30,0 ± 1,0 ^A	31,4 ± 0,8 ^A	29,0 ± 0,7 ^A	35,2 ± 0,8 ^B	33,6 ± 2,7 ^B	32,5 ± 1,6 ^{AB}	4,5	0,0064
МНЖК	15,1 ± 1,0 ^A	19,5 ± 1,2 ^B	19,9 ± 1,2 ^B	18,1 ± 0,7 ^B	26,0 ± 3,1 ^C	23,6 ± 1,9 ^C	5,2	0,0023
ПНЖК	55,2 ± 0,9 ^A	49,6 ± 1,3 ^{BC}	51,4 ± 1,2 ^B	47,1 ± 0,3 ^C	45,5 ± 2,7 ^C	44,4 ± 3,2 ^C	4,5	0,0048

П р и м е ч а н и е. РЖК – разветвленные ЖК; F – критерий Фишера и его значение, p – уровень значимости (значимые значения выделены жирным шрифтом); значения, помеченные одной и той же буквой, не имеют достоверных отличий при $p < 0,05$ в *post-hoc* LSD-тесте Фишера.

Состав жирных кислот (% от суммы ЖК ± стандартная ошибка) в тканях самок окуни из Красноярского водохранилища на последних стадиях репродуктивного цикла

Жирные кислоты	Мышцы						Печень						Гонады						F	p
	Январь		Июнь		Январь		Июнь		Январь		Июнь		Январь		Июнь					
14:0	0,7 ± 0,1 ^A	0,8 ± 0,1 ^A	0,8 ± 0,1 ^A	0,9 ± 0,0 ^A	1,3 ± 0,0 ^B	0,9 ± 0,0 ^A	0,9 ± 0,0 ^A	0,7 ± 0,0 ^A	0,7 ± 0,0 ^A	1,3 ± 0,0 ^B	0,9 ± 0,0 ^A	0,9 ± 0,0 ^A	0,7 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,0 ^A	23,4	0,0000			
16:0	22,5 ± 0,5 ^A	22,0 ± 0,3 ^A	22,0 ± 0,3 ^A	23,0 ± 0,5 ^A	20,1 ± 0,8 ^B	23,0 ± 0,5 ^A	23,0 ± 0,5 ^A	15,9 ± 0,7 ^C	15,9 ± 0,7 ^C	20,1 ± 0,8 ^B	23,0 ± 0,5 ^A	23,0 ± 0,5 ^A	15,9 ± 0,7 ^C	16,3 ± 1,0 ^C	16,3 ± 1,0 ^C	20,3	0,0000			
16:1n-9	0,6 ± 0,0 ^A	0,7 ± 0,0 ^A	0,7 ± 0,0 ^A	0,7 ± 0,1 ^A	1,0 ± 0,0 ^B	0,7 ± 0,1 ^A	0,7 ± 0,1 ^A	1,6 ± 0,1 ^C	1,6 ± 0,1 ^C	1,0 ± 0,0 ^B	0,7 ± 0,1 ^A	0,7 ± 0,1 ^A	1,6 ± 0,1 ^C	1,4 ± 0,1 ^C	1,4 ± 0,1 ^C	57,4	0,0000			
16:1n-7	1,6 ± 0,1 ^A	1,9 ± 0,1 ^B	1,9 ± 0,1 ^B	1,6 ± 0,1 ^A	3,0 ± 0,1 ^C	1,6 ± 0,1 ^A	1,6 ± 0,1 ^A	6,2 ± 0,6 ^D	6,2 ± 0,6 ^D	3,0 ± 0,1 ^C	1,6 ± 0,1 ^A	1,6 ± 0,1 ^A	6,2 ± 0,6 ^D	5,4 ± 0,6 ^D	5,4 ± 0,6 ^D	29,5	0,0000			
15-17 PЖК	0,4 ± 0,1 ^A	0,9 ± 0,0 ^B	0,9 ± 0,0 ^B	1,3 ± 0,2 ^C	1,5 ± 0,1 ^C	1,3 ± 0,2 ^C	1,3 ± 0,2 ^C	1,0 ± 0,1 ^B	1,0 ± 0,1 ^B	1,5 ± 0,1 ^C	1,3 ± 0,2 ^C	1,3 ± 0,2 ^C	1,0 ± 0,1 ^B	1,0 ± 0,1 ^B	1,0 ± 0,1 ^B	13,0	0,0000			
18:0	6,1 ± 0,3 ^A	6,8 ± 0,4 ^A	6,8 ± 0,4 ^A	9,7 ± 1,2 ^B	6,7 ± 0,2 ^A	9,7 ± 1,2 ^B	9,7 ± 1,2 ^B	3,8 ± 0,4 ^C	3,8 ± 0,4 ^C	6,7 ± 0,2 ^A	9,7 ± 1,2 ^B	9,7 ± 1,2 ^B	3,8 ± 0,4 ^C	5,2 ± 1,1 ^A	5,2 ± 1,1 ^A	7,5	0,0003			
18:1n-9	5,9 ± 0,2 ^A	5,6 ± 0,1 ^A	5,6 ± 0,1 ^A	3,7 ± 0,3 ^B	5,7 ± 0,1 ^A	3,7 ± 0,3 ^B	3,7 ± 0,3 ^B	7,8 ± 0,2 ^C	7,8 ± 0,2 ^C	5,7 ± 0,1 ^A	3,7 ± 0,3 ^B	3,7 ± 0,3 ^B	7,8 ± 0,2 ^C	9,3 ± 1,0 ^D	9,3 ± 1,0 ^D	17,8	0,0000			
18:1n-7	2,7 ± 0,1 ^A	3,2 ± 0,1 ^B	3,2 ± 0,1 ^B	2,9 ± 0,3 ^{AB}	4,9 ± 0,1 ^C	2,9 ± 0,3 ^{AB}	2,9 ± 0,3 ^{AB}	3,7 ± 0,2 ^D	3,7 ± 0,2 ^D	4,9 ± 0,1 ^C	2,9 ± 0,3 ^{AB}	2,9 ± 0,3 ^{AB}	3,7 ± 0,2 ^D	3,3 ± 0,2 ^{BD}	3,3 ± 0,2 ^{BD}	21,0	0,0000			
18:2n-6	2,0 ± 0,1 ^A	1,8 ± 0,3 ^A	1,8 ± 0,3 ^A	0,9 ± 0,0 ^B	2,1 ± 0,2 ^A	0,9 ± 0,0 ^B	0,9 ± 0,0 ^B	5,6 ± 0,3 ^C	5,6 ± 0,3 ^C	2,1 ± 0,2 ^A	0,9 ± 0,0 ^B	0,9 ± 0,0 ^B	5,6 ± 0,3 ^C	2,7 ± 0,2 ^D	2,7 ± 0,2 ^D	52,4	0,0000			
18:3n-3	1,4 ± 0,1 ^A	1,3 ± 0,1 ^A	1,3 ± 0,1 ^A	0,7 ± 0,1 ^B	1,5 ± 0,2 ^A	0,7 ± 0,1 ^B	0,7 ± 0,1 ^B	5,6 ± 0,5 ^C	5,6 ± 0,5 ^C	1,5 ± 0,2 ^A	0,7 ± 0,1 ^B	0,7 ± 0,1 ^B	5,6 ± 0,5 ^C	2,3 ± 0,2 ^D	2,3 ± 0,2 ^D	50,4	0,0000			
18:4n-3	0,6 ± 0,2 ^A	0,7 ± 0,1 ^A	0,7 ± 0,1 ^A	0,4 ± 0,0 ^B	0,8 ± 0,1 ^A	0,4 ± 0,0 ^B	0,4 ± 0,0 ^B	2,1 ± 0,2 ^C	2,1 ± 0,2 ^C	0,8 ± 0,1 ^A	0,4 ± 0,0 ^B	0,4 ± 0,0 ^B	2,1 ± 0,2 ^C	0,8 ± 0,2 ^A	0,8 ± 0,2 ^A	16,6	0,0000			
20:0	0,2 ± 0,0 ^A	0,4 ± 0,0 ^{AB}	0,4 ± 0,0 ^{AB}	0,6 ± 0,0 ^B	0,2 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,0 ^B	0,6 ± 0,0 ^B	0,1 ± 0,0 ^A	0,1 ± 0,0 ^A	0,2 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,0 ^B	0,6 ± 0,0 ^B	0,1 ± 0,0 ^A	0,2 ± 0,0 ^A	0,2 ± 0,0 ^A	40,9	0,0000			
20:1n-9	0,3 ± 0,0 ^A	0,5 ± 0,0 ^B	0,5 ± 0,0 ^B	0,5 ± 0,1 ^{AB}	0,4 ± 0,0 ^{AB}	0,5 ± 0,1 ^{AB}	0,5 ± 0,1 ^{AB}	0,3 ± 0,0 ^A	0,3 ± 0,0 ^A	0,4 ± 0,0 ^{AB}	0,5 ± 0,1 ^{AB}	0,5 ± 0,1 ^{AB}	0,3 ± 0,0 ^A	0,5 ± 0,0 ^B	0,5 ± 0,0 ^B	9,2	0,0001			
20:4n-6	9,2 ± 0,3 ^A	7,0 ± 0,1 ^B	7,0 ± 0,1 ^B	8,2 ± 0,7 ^{AB}	11,1 ± 0,3 ^C	8,2 ± 0,7 ^{AB}	8,2 ± 0,7 ^{AB}	6,4 ± 0,3 ^D	6,4 ± 0,3 ^D	11,1 ± 0,3 ^C	8,2 ± 0,7 ^{AB}	8,2 ± 0,7 ^{AB}	6,4 ± 0,3 ^D	7,5 ± 0,7 ^B	7,5 ± 0,7 ^B	14,7	0,0000			
20:5n-3	11,9 ± 0,7 ^A	9,1 ± 0,6 ^B	9,1 ± 0,6 ^B	5,2 ± 0,7 ^C	6,2 ± 0,3 ^C	5,2 ± 0,7 ^C	5,2 ± 0,7 ^C	10,2 ± 0,2 ^B	10,2 ± 0,2 ^B	6,2 ± 0,3 ^C	5,2 ± 0,7 ^C	5,2 ± 0,7 ^C	10,2 ± 0,2 ^B	7,8 ± 0,4 ^D	7,8 ± 0,4 ^D	21,4	0,0000			
22:5n-6	1,6 ± 0,1 ^A	1,5 ± 0,1 ^A	1,5 ± 0,1 ^A	0,7 ± 0,0 ^B	0,8 ± 0,2 ^B	0,7 ± 0,0 ^B	0,7 ± 0,0 ^B	0,9 ± 0,1 ^B	0,9 ± 0,1 ^B	0,8 ± 0,2 ^B	0,7 ± 0,0 ^B	0,7 ± 0,0 ^B	0,9 ± 0,1 ^B	1,0 ± 0,1 ^B	1,0 ± 0,1 ^B	10,8	0,0000			
22:5n-3	2,8 ± 0,3 ^A	2,6 ± 0,1 ^A	2,6 ± 0,1 ^A	1,2 ± 0,1 ^B	1,3 ± 0,1 ^B	1,2 ± 0,1 ^B	1,2 ± 0,1 ^B	2,2 ± 0,1 ^C	2,2 ± 0,1 ^C	1,3 ± 0,1 ^B	1,2 ± 0,1 ^B	1,2 ± 0,1 ^B	2,2 ± 0,1 ^C	2,2 ± 0,1 ^C	2,2 ± 0,1 ^C	18,8	0,0000			
22:6n-3	21,3 ± 0,5 ^A	23,3 ± 0,3 ^B	23,3 ± 0,3 ^B	25,3 ± 2,6 ^B	25,8 ± 1,2 ^B	25,3 ± 2,6 ^B	25,3 ± 2,6 ^B	18,6 ± 0,8 ^C	18,6 ± 0,8 ^C	25,8 ± 1,2 ^B	25,3 ± 2,6 ^B	25,3 ± 2,6 ^B	18,6 ± 0,8 ^C	26,0 ± 0,9 ^B	26,0 ± 0,9 ^B	4,9	0,0034			
24:1	2,5 ± 0,3 ^A	2,0 ± 0,3 ^A	2,0 ± 0,3 ^A	5,3 ± 1,7 ^C	0,3 ± 0,2 ^B	5,3 ± 1,7 ^C	5,3 ± 1,7 ^C	0,8 ± 0,2 ^D	0,8 ± 0,2 ^D	0,3 ± 0,2 ^B	5,3 ± 1,7 ^C	5,3 ± 1,7 ^C	0,8 ± 0,2 ^D	1,3 ± 0,4 ^D	1,3 ± 0,4 ^D	6,6	0,0006			
НЖК	32,7 ± 0,7 ^A	34,0 ± 0,4 ^A	34,0 ± 0,4 ^A	38,3 ± 1,7 ^B	31,0 ± 0,8 ^A	38,3 ± 1,7 ^B	38,3 ± 1,7 ^B	22,9 ± 1,0 ^C	22,9 ± 1,0 ^C	31,0 ± 0,8 ^A	38,3 ± 1,7 ^B	38,3 ± 1,7 ^B	22,9 ± 1,0 ^C	24,6 ± 2,0 ^C	24,6 ± 2,0 ^C	21,7	0,0000			
МНЖК	15,8 ± 0,7 ^A	16,6 ± 0,4 ^A	16,6 ± 0,4 ^A	17,5 ± 2,6 ^A	17,1 ± 0,3 ^A	17,5 ± 2,6 ^A	17,5 ± 2,6 ^A	22,1 ± 0,6 ^B	22,1 ± 0,6 ^B	17,1 ± 0,3 ^A	17,5 ± 2,6 ^A	17,5 ± 2,6 ^A	22,1 ± 0,6 ^B	22,8 ± 1,1 ^B	22,8 ± 1,1 ^B	7,0	0,0004			
ПНЖК	52,7 ± 1,2 ^A	50,4 ± 0,4 ^A	50,4 ± 0,4 ^A	45,2 ± 3,9 ^B	52,1 ± 1,0 ^A	45,2 ± 3,9 ^B	45,2 ± 3,9 ^B	55,7 ± 0,8 ^A	55,7 ± 0,8 ^A	52,1 ± 1,0 ^A	45,2 ± 3,9 ^B	45,2 ± 3,9 ^B	55,7 ± 0,8 ^A	52,7 ± 1,1 ^A	52,7 ± 1,1 ^A	3,9	0,0110			

Примечание: РЖК – разветвленные ЖК; F – критерий Фишера и его значение, p – уровень значимости (значимые значения выделены жирным шрифтом); значения, помеченные одной и той же буквой, не имеют достоверных отличий при p < 0,05 в post-hoc LSD-тесте Фишера.

ственно важных кислот у самцов и самок соответственно.

В мышечной ткани самцов речного окуня от января к июню отмечен достоверный рост уровня кислот 16:1n-7, 18:0, 18:1n-9, 18:1n-7, 20:0, 20:1n-9, 22:5n-6 и 22:6n-3 (см. табл. 2). Процентное содержание кислот 18:3n-3, 18:4n-3, 20:4n-6, 20:5n-3 и 22:5n-3 летом, напротив, снижалось (см. табл. 2). В печени самцов окуня процентное содержание кислот 16:0, 18:0 и 22:6n-3 оказалось выше в летний период (см. табл. 2). При этом проценты 16:1n-7, 15-17 РЖК (жирные кислоты с разветвленной углеводородной цепью), 18:1n-9, 18:1n-7, 18:2n-6, 18:3n-3, 18:4n-3, 20:4n-6 и 22:5n-3 от января к июню достоверно снижались (см. табл. 2). В гонадах самцов окуня, по мере их созревания, отмечен достоверный рост процентов 20:0, 22:5n-6, 22:6n-3 и 24:1 (см. табл. 2). Процентное содержание кислот 16:1n-7, 18:1n-7, 18:2n-6, 18:3n-3, 18:4n-3, 20:4n-6, 20:5n-3 и 22:5n-3 в июне было значительно меньше, чем в январе (см. табл. 2).

Среди основных фракций ЖК во всех исследованных тканях самцов окуня преобладали ПНЖК. При этом в мышечной ткани и печени в январе их процент оказался достоверно выше (см. табл. 2).

В мышечной ткани самок окуня отмечено достоверное увеличение процентов кислот 16:1n-7, 15-17 РЖК, 18:1n-7, 20:1n-9 и 22:6n-3 от января к июню, тогда как проценты кислот 20:4n-6 и 20:5n-3 снижались (см. табл. 3). В составе ЖК печени самок в летний период достоверно выше было процентное содержание кислот 16:0, 18:0, 20:0 и 24:1 (см. табл. 3). В то же время проценты кислот 14:0, 16:1n-9, 16:1n-7, 18:1n-9, 18:1n-7, 18:2n-6, 18:3n-3 и 20:4n-6 достоверно снижались, по сравнению с январем (см. табл. 3). В гонадах самок окуня, по мере созревания, достоверно увеличивалось процентное содержание 18:0, 18:1n-9, 20:1n-9, 20:4n-6, 22:6n-3 и 24:1, и уменьшалось у кислот 18:2n-6, 18:3n-3, 18:3n-4 и 20:5n-3 (см. табл. 3).

Проценты ПНЖК у самок окуня оказались самыми высокими среди основных фракций ЖК во всех исследованных тканях (см. табл. 3). Как и у самцов, у самок окуня наиболее высокое процентное содержание мононенасыщенных жирных кислот (МНЖК) об-

наружилось в гонадах, по сравнению с мышцами и печенью (см. табл. 3).

Для выявления различий в составе ЖК исследуемых тканей самок и самцов речного окуня в период созревания гонад проведен мультивариантный анализ методом главных компонент, результаты которого представлены на рис. 1. Фактор первой главной компоненты, объяснявшей большую долю общей вариации, выявил различия ЖК-состава гонад и печени самок (см. рис. 1) за счет повышенного относительного содержания С18 ПНЖК в гонадах и насыщенных С18-20 кислот в печени. При этом состав ЖК гонад самцов близок к таковому их печени, особенно после икрометания (летний период). Фактор второй главной компоненты определялся различиями ЖК состава мышечной ткани и печени у обоих полов, в первую очередь за счет повышенного содержания в мышцах полиненасыщенных кислот 22:5n-6, 22:5n-3 и 20:5n-3 (см. рис. 1).

Следует отметить, что состав ЖК мышечной ткани самцов и самок в период созревания гонад практически не различался (см. рис. 1). В целом мышечная ткань окуня характеризовалась наименьшей вариабельностью биохимического состава, связанной с половой принадлежностью и стадиями репродуктивного цикла, по сравнению с гонадами и печенью. Половая принадлежность рыб также весьма слабо влияла на состав ЖК печеночной ткани (см. рис. 1). Вместе с тем ЖК-состав печени обоих полов заметно менялся в сторону увеличения содержания насыщенных 16:0, 18:0 и 20:0 при переходе на последнюю (V) стадию созревания гонад (см. рис. 1). Наибольшие отличия между стадиями репродуктивного цикла выявлены для состава ЖК гонад окуня. Сезонные различия ЖК-состава гонад самцов были выражены несколько слабее, чем у самок (см. рис. 1).

Содержание суммы ЖК и ЭПК + ДГК на единицу сырой массы исследуемых тканей окуня на последних стадиях созревания гонад представлено на рис. 2. Мышечная ткань окуня оказалась наименее жирной. Содержание ЖК в январе составило 4,5 и 3,8 мг · г⁻¹ у самцов и самок соответственно, и достоверно снижалось к июню у самцов до 3,4 мг · г⁻¹ (см. рис. 2). У самок достоверного снижения

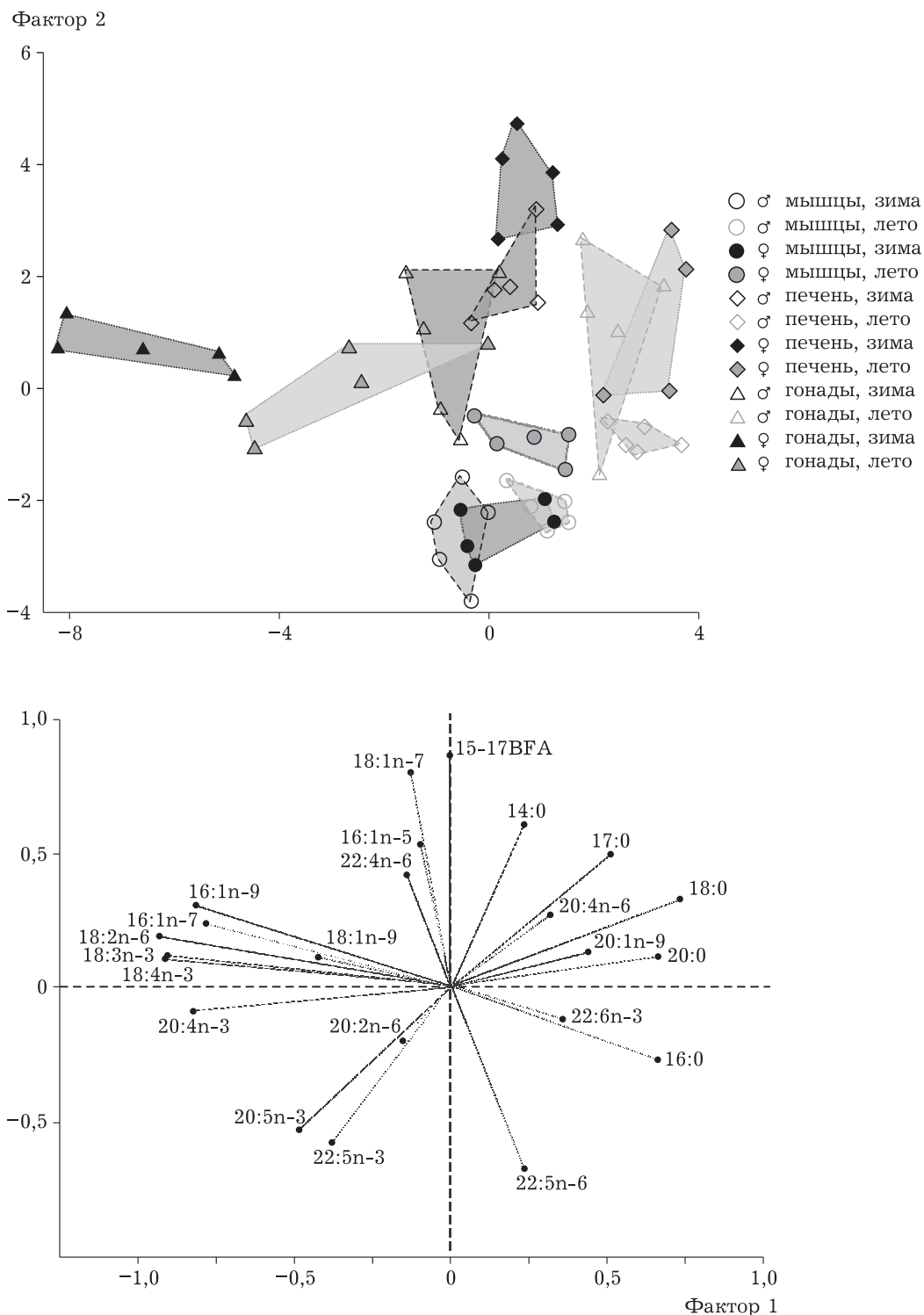


Рис. 1. Мультивариантный анализ методом главных компонент жирнокислотного состава (% от суммы ЖК) тканей окуня из Красноярского водохранилища, 2016 г. Фактор 1 объясняет 31,7 %, фактор 2 – 17,8 % общей вариации. ♂ – самцы, ♀ – самки

суммы ЖК не обнаружено. Ткани печени самцов и самок окуня содержали наибольшее количество ЖК с максимальными величина-

ми в январе – 23,2 и 25,6 мг · г⁻¹ соответственно (см. рис. 2). В июне содержание ЖК в печени достоверно снижалось до 9,7 мг · г⁻¹ у

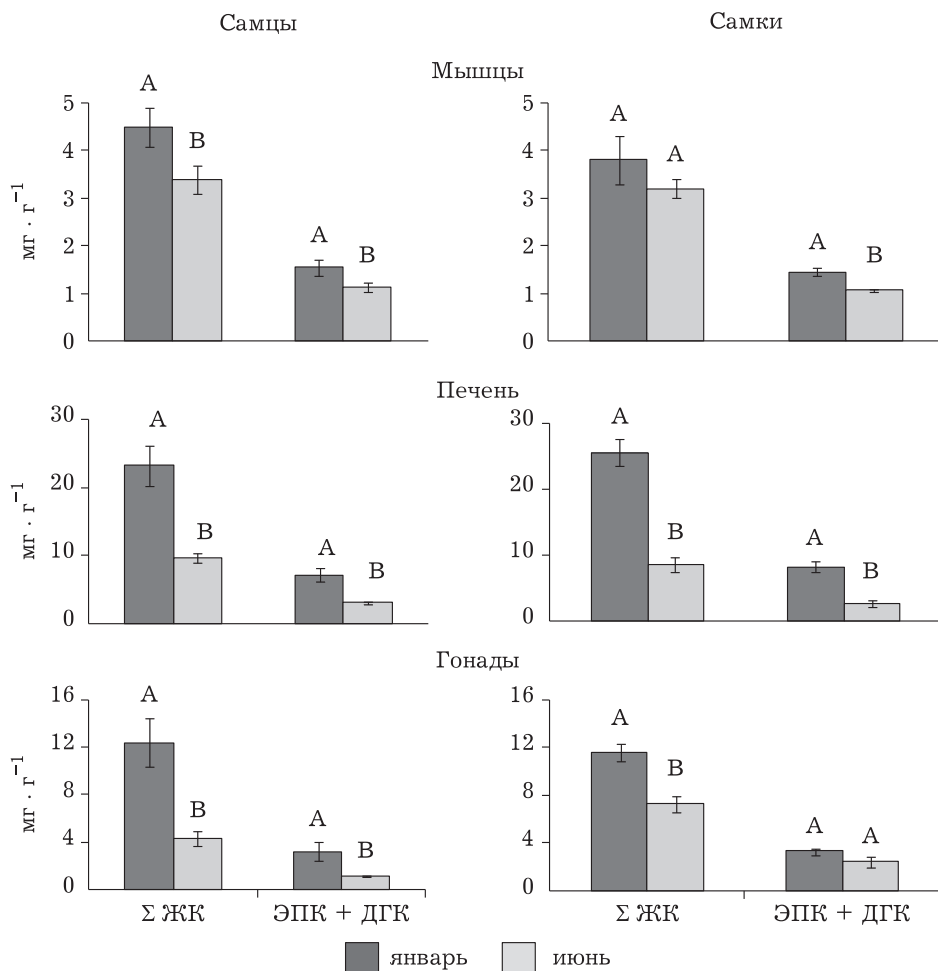


Рис. 2. Содержание суммы жирных кислот и ЭПК + ДГК (в $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы) в тканях окуня из Красноярского водохранилища на последних стадиях репродуктивного цикла. Значения, помеченные одной и той же буквой, не имеют достоверных отличий при $p < 0,05$

самцов и $8,6 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ – у самок (см. рис. 2). В гонадах окуня зимой содержание ЖК также оказалось высоким: у самцов $12,4 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$, у самок – $11,6 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ (см. рис. 2). Однако к нересту у самцов окуня сумма ЖК снизилась до $4,3 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$, у самок снижение оказалось несколько меньшим – до $7,3 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ (см. рис. 2).

Содержание ЭПК + ДГК на единицу сырой массы в исследуемых тканях окуня от января к июню также снижалось. Самое низкое содержание данных кислот отмечено в мышечной ткани самцов и самок, и составляло в январе $1,5 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$, в июне $1,1 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ как у самцов, так и у самок (см. рис. 2). В печени содержание ЭПК + ДГК зимой составило $7,1$ и $8,3 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ у самцов и самок соответственно, и уменьшалось к нересту до $3,1$ и $2,7 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ (см. рис. 2). Содержание ЭПК + ДГК

в гонадах самцов и самок в январе составило $3,3 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ (см. рис. 2). В летний период, у самцов содержание кислот в гонадах значительно падало, до $1,2 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$, тогда как в гонадах самок достоверного снижения суммы ЭПК + ДГК не обнаружено (см. рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонные изменения состава ЖК мышечной ткани самцов и самок окуня незначительны и связаны, по-видимому, с изменениями в кормовой базе рыб. Так, отмечено увеличение к июню процентов 18:1n-7 в мышцах самцов и самок окуня, и 15–17 РЖК в мышцах самок. Последняя группа ЖК является маркером бактериопланктона [Napolitano, 1999] и указывает на увеличение его роли в пи-

щевых сетях окуня Красноярского водохранилища с ростом температуры воды и притоком аллохтонного органического вещества в водоем с тальми водами в июне [Sushchik et al., 2017]. Кроме того, отмеченный рост процента кислоты 20:1n-9, маркера копепод [Graeve et al., 2005], позволяет предполагать увеличение доли зоопланктона в кормовой базе окуня Красноярского водохранилища в летний период. Переход окуня в летний период на питание большей частью зоопланктоном показан в предыдущей работе, выполненной на популяции из данного водоема [Sushchik et al., 2017].

В мышечной ткани окуня в июне наблюдалось значительное снижение процента кислоты 20:5n-3, маркера диатомовых водорослей [Sushchik et al., 2006; Katz et al., 2015], по сравнению с январем. Известно, что диатомовые водоросли составляют основу подледного альгоценоза водоемов [Sushchik et al., 2003; Katz et al., 2015], и, вероятно, служат основой трофической сети данной рыбы в зимний период. У самцов и самок окуня процентное содержание ПНЖК 22:6n-3 заметно увеличилось летом. Однако в составе летнего фитопланктона Красноярского водохранилища вероятные пищевые источники этой кислоты отсутствовали [Gladyshev et al., 1993; Sushchik et al., 2004]. Высокое содержание 22:6n-3 в мышцах окуня может оказаться результатом избирательного накопления этой кислоты, свойственного организмам высших трофических уровней [Williams et al., 2014; Vasconi et al., 2015; Гладышев и др., 2017]. Кроме того, 22:6n-3 может являться результатом собственного биосинтеза, протекающего в тканях окуня, из накопленной ранее 20:5n-3. Возможность такого синтеза пресноводными рыбами уже отмечалась рядом авторов [Tocher, 2003; Sushchik et al., 2006; Bulut, 2010]. В целом относительно низкая вариабельность ЖК-состава мышечной ткани окуня в течение репродуктивного цикла отмечалась ранее [Blanchard et al., 2005].

Выявленные в мультивариантном анализе изменения биохимического состава печени самцов и самок окуня от января к июню связаны, прежде всего, с ростом относительного содержания насыщенных ЖК и соответствующим снижением процентов С18 МНЖК и С18 ПНЖК. Подобная динамика состава ЖК

для печени рыб отмечена ранее и объяснялась использованием МНЖК и короткоцепочечных ПНЖК, не участвующих в обменных процессах, в качестве источника энергии [Nogueira et al., 2017]. В частности, 18:1n-9, преимущественно в составе триацилглицеринов, избирательно катаболизируется клетками печени [Sardenne et al., 2017]. Катаболизм запасных липидов в период нереста объясняет также наблюдаемое значительное снижение общего содержания ЖК на единицу массы ткани печени окуня в июне.

Печеночная ткань самок и самцов окуня характеризовалась наименьшими значениями процентного содержания 20:5n-3, по сравнению с другими тканями. Низкое содержание 20:5n-3 в печени отмечено также и для речного окуня природной и аквакультурных популяций [Luczynska et al., 2016]. Низкое содержание этой ПНЖК в печени наблюдалось у морского леща (*Sparus aurata*) [Araujo et al., 2017]. Авторы связывали это с высокой активностью Δ6 десатуразы и ELOVL2/5 элонгазы, осуществляющих конвертацию 20:5n-3 в 22:6n-3. Вместе с тем в печени исследованного окуня не отмечено повышение содержания промежуточной кислоты данного синтеза, 22:5n-3. Однако чаще индикатором конвертации считается процентный уровень С24 ПНЖК [Blanchard et al., 2005], содержание которых в данном исследовании не определяли.

Стоит также отметить снижение процентного содержания кислоты 20:4n-6 в печени самок окуня на последней стадии развития половых продуктов, перед нерестом. По-видимому, это связано с использованием данной кислоты для синтеза в печени эндогормонов и фосфолипогликопротеина – вителлогенина, основной составляющей желточного мешка ооцитов рыб [Hauville et al., 2015].

Состав ЖК гонад самцов и самок окуня значительно отличался и менялся в течение последней стадии созревания половых продуктов. В гонадах самцов окуня зафиксировано снижение процентного содержания С16-18 МНЖК и С18 ПНЖК, содержащихся преимущественно в запасных липидах, от января к июню, связанное, вероятно, с использованием этих кислот в катаболизме [Nogueira et al., 2017]. В ЖК-составе гонад самок окуня на момент нереста произошли схожие

изменения, прежде всего, снизился процент С18 ПНЖК. Можно предположить, что С18 ПНЖК, а также МНЖК, содержание которых в гонадах окуня оказалось достоверно выше, чем в других исследуемых тканях, используются в качестве источника энергии на последних стадиях гаметогенеза [Schwalme et al., 1993; Mourente et al., 2001].

К моменту наступления нереста в гонадах как самцов, так и самок понизился уровень 20:5n-3, с сопутствующим значительным повышением уровня 22:6n-3. Такое распределение ПНЖК в гонадах по мере их созревания свидетельствует о возможности собственного синтеза 22:6n-3 из предшественников [Buzzi et al., 1996]. Кроме изменений в содержании n-3 ПНЖК, в гонадах самок от января к июню отмечен рост процента 20:4n-6, что отмечалось ранее для речного окуня [Blanchard et al., 2005] и других видов рыб [Hauville et al., 2015; Nogueira et al., 2017; Norberg et al., 2017].

Увеличение содержания ПНЖК 22:6n-3 и 20:4n-6 в гонадах окуня связано с их важной физиологической ролью в организмах рыб. ПНЖК 22:6n-3 является необходимым компонентом нервной ткани животных, включая нервные клетки головного мозга и фоторецепторы сетчатки глаз [Гладышев, 2012]. Высокое содержание этой ПНЖК в половых продуктах необходимо для выживания молоди рыб в условиях стресса после выклева, особенно на этапе эндогенного питания [Hauville et al., 2015]. Значение ДГК для адаптации молоди рыб к условиям окружающей среды, включая поиск пищи и избегание хищников, отмечено рядом исследований [Sargent et al., 1999; Tocher 2003; Mozanzadeh et al., 2015; Rombenso et al., 2015]. В свою очередь арахидоновая кислота 20:4n-6 является предшественником биосинтеза эндогормонов, регулирующих конечные стадии оогенеза и овуляцию у самок рыб [Hauville et al., 2015]. Ее накопление в яичниках рыб во время их созревания крайне важно для репродуктивного успеха популяции [Estefanell et al., 2015; Santos et al., 2016; Norberg et al., 2017; Sar-denue et al., 2017].

Мультивариантный анализ изученных тканей показал, что перераспределение ЖК в течение репродуктивного цикла происходит в основном между гонадами и печенью. По-

следняя при этом играет важную роль в период экзогенного вителлогенеза, обеспечивая синтез белков и других компонентов желтка, которые доставляются в ооциты [Hauville et al., 2015]. Этот процесс вызывает значительные энергетические затраты, которые, вероятно, компенсируются за счет катаболизма МНЖК и С18 ПНЖК [Nogueira et al., 2017]. Часть ЖК, накопленных в печени, переходят в состав синтезируемых печенью соединений и доставляются в гонады. Поэтому к моменту наступления нереста запасы липидов в печени снижаются.

Относительно стабильный состав ЖК мышечной ткани окуня свидетельствует о том, что перераспределение кислот между мышцами и другими тканями ограничено. ЖК мышечной ткани в большей степени входят в состав фосфолипидов клеточных мембран, и потому малодоступны для перемещения в другие ткани во время созревания гонад [Blanchard et al., 2005]. Таким образом, обнаруженные небольшие изменения в составе ЖК и содержании ПНЖК как показателя пищевой ценности мышечной ткани в период созревания гонад вызваны, скорее, экологическими факторами, прежде всего сезонным изменением состава кормовой базы.

Оценка пищевой ценности рыбы, как правило, основывается на содержании суммы незаменимых ЭПК + ДГК на единицу массы мышечной ткани [Kris-Etherton et al., 2009]. Пищевая ценность мышечной ткани самцов и самок окуня не имела достоверных различий и колебалась в пределах 1,1–1,5 мг · г⁻¹, в зависимости от сезона. Эти данные соотносятся с полученными ранее величинами для окуня из Красноярского водохранилища и других водоемов [Ahlgren et al., 1994; Vasconi et al., 2015; Sushchik et al., 2017]. Как и в предыдущем исследовании [Sushchik et al., 2017], обнаружена тенденция к снижению пищевой ценности мышечной ткани окуня к июню (по сравнению с январем), обусловленная, скорее всего, сезонными изменениями состава кормовой базы.

Ценность тканей печени и гонад окуня как возможных источников ЭПК и ДГК оказалась несколько выше, чем мышечной ткани. Следует отметить, что содержание ЭПК + ДГК, а также содержание суммы ЖК, в этих тканях снижалось к нерестовому периоду, в осо-

бенности у самцов окуня. Это, как уже отмечалось, может быть связано с большими энергетическими затратами рыб на последних стадиях вителлогенеза. Вместе с тем содержание ЭПК + ДГК в гонадах самок (икре) в исследуемый период менялось незначительно и сохранялось на высоком уровне на обеих стадиях цикла. Большое содержание ПНЖК в печени и гонадах пресноводных рыб потенциально позволяет использовать эти ткани в качестве субпродуктов в аквакультуре [Blanchard et al., 2005; Hong et al., 2014].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, можно заключить, что состав ЖК мышечной ткани окуня Красноярского водохранилища зависел от экологических факторов (пищевые источники) и не испытывал влияния репродуктивного цикла. В то же время ЖК-состав печени и гонад окуня в большей степени зависел от стадии репродуктивного цикла, а также имел выраженные половые различия. Пищевая ценность окуня из Красноярского водохранилища, определяемая как содержание длинноцепочечных омега-3 ПНЖК на единицу массы, в целом соответствовала диапазону величин, полученному ранее для этого вида рыб. Пищевая ценность мышечной ткани окуня из данного водоема выше на преднерестовой стадии, что позволяет рекомендовать предпочтительную добычу окуня в зимне-весенний период.

Работа поддержана Государственным заданием Министерства образования и науки РФ Сибирскому федеральному университету на выполнение НИР № 6.1504.2017/ПЧ, грантом Российского фонда фундаментальных исследований № 16-04-00995, и выполнена при частичном финансировании Совета по грантам Президента Российской Федерации по государственной поддержке ведущих научных школ (грант НШ-9249.2016.5).

ЛИТЕРАТУРА

Гладышев М. И. Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты и их пищевые источники для человека // *J. Sib. Fed. University*. 2012. *Biology* N 5 (4). P. 352–386.
 Гладышев М. И., Сущик Н. Н., Глущенко Л. А., Заделенов В. А., Рудченко А. Е., Дгебуадзе Ю. Ю. Со-

став жирных кислот рыб с различными спектрами питания в Арктическом озере // *ДАН*. 2017. Т. 474, № 4. С. 513–516 [Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Glushchenko L. A., Zadelenov V. A., Rudchenko A. E., Dgebuadze Y. Y. Fatty acid composition of fish species with different feeding habits from an arctic lake // *Dokl. Biochem. and Biophys.* 2017. Vol. 474. P. 220–223].
 Махутова О. Н., Гладышев М. И., Сущик Н. Н., Дубовская О. П., Бусева Ж. Ф., Фефилова Е. Б., Семенченко В. П., Калачева Г. С., Кононова О. Н., Батурина М. А. Сравнение жирнокислотного состава кладоцер и копепод из озер разных климатических зон // *Сиб. экол. журн.* 2014. № 4. С. 627–638 [Makhutova O. N., Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Dubovskaya O. P., Buseva Z. F., Fefilova E. B., Semchenko V. P., Kalachova G. S., Kononova O. N., Baturina M. A. The comparison of fatty acid composition of cladocerians and copepods from lake of different climatic zones // *Contemporary Problems of Ecology*. 2014. N 4. P. 627–638].
 Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). 4-е изд. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 374 с.
 Ageev A. V., Gaevsky N. A., Gladyshev M. I., Glushchenko L. A., Gold Z. G., Gold V. M., Enikeev G. A., Enikeeva I. G., Ivanova I. A., Kozhevnikova N. A., Morozova I. I., Popelnitskaya I. M., Raspopov V. E., Skoptsova G. N., Sapozhnikov V. A., Oleynikov B. V., Chuprov S. M., Shulepina S. P., Shaposhnikov A. V. Krasnoyarsk Reservoir: Monitoring of Biota and Water Quality. Krasnoyarsk: Sib. Fed. University Press, 2008. 574 p.
 Ahlgren G., Blomqvist P., Boberg M., Gustafsson I.-B. Fatty acid content of the dorsal muscle – an indicator of fat quality in freshwater fish // *J. Fish Biol.* 1994. Vol. 45. P. 131–157.
 Almansa E., Martín M. V., Cejas J. R., Badía P., Jerez S., Lorenzo A. Lipid and fatty acid composition of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) females in different stages of their reproductive cycle: Effects of a diet lacking in n-3 HUFA // *Ibid.* 2001. Vol. 59. P. 267–286.
 Araujo B., Salini M., Glencross B., Wade N. The influence of dietary fatty acid and fasting on the hepatic lipid metabolism of barramundi (*Lates calcarifer*) // *Aquaculture Res.* 2017. Vol. 48. P. 3879–3893.
 Blanchard G., Druart X., Kestemont P. Lipid content and fatty acid composition of target tissues in wild *Perca fluviatilis* females in relation to hepatic status and gonad maturation // *J. Fish Biol.* 2005. Vol. 66. P. 73–85.
 Bulut S. The fatty acid composition and $\omega 6/\omega 3$ ratio of the pike (*Esox lucius*) muscle living in Eber Lake, Turkey // *Sci. Res. Essays*. 2010. Vol. 23. P. 3776–3780.
 Buzzi M., Henderson R. J., Sargent J. R. The desaturation and elongation of linolenic acid and eicosapentaenoic acid by hepatocytes and liver microsomes from rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed diets containing fish oil or olive oil // *Biochim. Biophys. Acta*. 1996. Vol. 1299. P. 235–244.
 Casula M., Soranna D., Catapano A. L., Corrao G. Long-term effect of high dose omega-3 fatty acid supplementation for secondary prevention of cardiovascular outcomes A meta-analysis of randomized, double blind, placebo controlled trials // *Atherosclerosis Supplements*. 2013. Vol. 14. P. 243–251.

- Czesny S. J., Jacques R., Hanson S. D., Dettmers J. M., Dabrowski K. Fatty acid signatures of Lake Michigan prey fish and invertebrates: Among-species differences and spatiotemporal variability // *Canad. Journ. Fish and Aquatic Sci.* 2011. Vol. 68. P. 1211–1230.
- De Caterina R. n-3 Fatty acids in cardiovascular disease // *The New England Journ. Med.* 2011. Vol. 364. P. 2439–2450.
- Estefanell J., Socorro J., Izquierdo M., Roo J. Effect of two fresh diets and sexual maturation on the proximate and fatty acid profile of several tissues in *Octopus vulgaris*: Specific retention of arachidonic acid in the gonads // *Aquaculture Nutrition.* 2015. Vol. 21. P. 274–285.
- Gladyshev M. I., Gribovskaya I. V., Adamovich V. V. Disappearance of phenol in water samples taken from the Yenisei river and the Krasnoyarsk reservoir // *Water Res.* 1993. Vol. 27. P. 1063–1070.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Anishchenko O. V., Makhutova O. N., Kolmakov V. I., Kalachova G. S., Kolmakova A. A., Dubovskaya O. P. Efficiency of transfer of essential polyunsaturated fatty acids versus organic carbon from producers to consumers in a eutrophic reservoir // *Oecologia.* 2011. Vol. 165. P. 521–531.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Makhutova O. N. Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land // *Prostaglandins and Other Lipid Mediators.* 2013. Vol. 107. P. 117–126.
- Graeve M., Albers C., Kattner G. Assimilation and biosynthesis of lipids in Arctic Calanus species based on feeding experiments with a¹³C labelled diatom // *J. Experim. Marine Biol. and Ecol.* 2005. Vol. 317. P. 109–125.
- Gribble M. O., Karimi R., Feingold B. J., Nyland J. F., O'Hara T. M., Gladyshev M. I., Chen C. Y. Mercury, selenium and fish oils in marine food webs and implications for human health // *J. Marine Biol. Assoc. of the United Kingdom.* 2016. Vol. 96. P. 43–59.
- Guler G. O., Aktumsek A., Cakmak Y. S., Zengin G., Citil O. B. Effect of season on fatty acid composition and n-3/n-6 ratios of zander and carp muscle lipids in Altinapa Dam Lake // *J. Food Sci.* 2011. Vol. 76. P. 594–597.
- Hauville M. R., Rhody N. R., Resley M. J., Bell J. G., Main K. L., Migaud H. Comparative study of lipids and fatty acids in the liver, muscle, and eggs of wild and captive common snook broodstock // *Aquaculture.* 2015. Vol. 446. P. 227–235.
- Hibbeln J. R., Nieminen L. R. G., Blasbalg T. L., Riggs J. A., Lands W. E. M. Healthy intakes of n-3 and n-6 fatty acids: Estimations considering worldwide diversity // *Am. Journ. Clin. Nutrition.* 2006. Vol. 83. P. 1483–1493.
- Hong H., Zhou Y., Wu H., Lou W., Shen H. Lipid content and fatty acid profile of muscle, brain and eyes of seven freshwater fish: A comparative study // *J. Am. Oil Chem. Soc.* 2014. Vol. 91. P. 795–804.
- Katz S. L., Izmesteva L. R., Hampton S. E., Ozersky T., Shchapov K., Moore M. V., Shimaraeva S. V., Silow E. A. The “Melosira years” of Lake Baikal: Winter environmental conditions at ice onset predict under-ice algal blooms in spring // *Limnol. Oceanogr.* 2015. Vol. 60. P. 1950–1964.
- Kris-Etherton P. M., Grieger J. A., Etherton T. D. Dietary reference intakes for DHA and EPA // *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids.* 2009. Vol. 81. P. 99–104.
- Lau D. C. P., Vrede T., Pickova J., Goedkoop W. Fatty acid composition of consumers in boreal lakes: Variation across species, space and time // *Freshwater Biol.* 2012. Vol. 57. P. 24–38.
- Luczynska J., Tonska E., Krejszeff S., Zarski D. Comparison of fatty acids in the muscles and liver of pond-cultured and wild perch, *Perca fluviatilis* (L.), in Poland // *Turkish Journ. Fisheries and Aquatic Sci.* 2016. Vol. 16. P. 19–27.
- Mairesse G., Thomas M., Gardeur J.-N., Brun-Bellut J. Effects of geographic source rearing system, and season on the nutritional quality of wild and farmed *Perca fluviatilis* // *Lipids.* 2006. Vol. 41. P. 221–229.
- Makhutova O. N., Pryanichnikova E. G., Lebedeva I. M. Comparison of nutrition range in *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* mussels by biocamical markers // *Contemporary Problems of Ecology.* 2012. Vol. 5, N 4. P. 459–469.
- Mourente G., Megina C., Diaz-Salvago E. Lipids in female northern bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus* L.) during sexual maturation // *Fish Physiol. and Biochem.* 2001. Vol. 24. P. 351–363.
- Mozanzadeh M. T., Marammazi J. G., Yavari V., Agh N., Mohammadian T., Gisbert E. Dietary n-3 LC-PUFA requirements in silvery-black porgy juveniles (*Sparidextentax hasta*) // *Aquaculture.* 2015. Vol. 448. P. 151–161.
- Napolitano G. E. Fatty acids as trophic and chemical marker // *Lipids in Freshwater Ecosystems* / eds. M. T. Arts, B. C. Wainman. New York: Springer-Verlag, 1999. P. 21–44.
- Nogueira N., Fernandes I., Fernandes T., Cordeiro N. A comparative analysis of lipid content and fatty acid composition in muscle, liver and gonads of *Seriola fasciata* Bloch 1793 based on gender and maturation stage // *J. Food Composition and Analysis.* 2017. Vol. 59. P. 68–73.
- Norberg B., Kleppe L., Andersson E., Thorsen A., Rosenlund G., Hamre K. Effects of dietary arachidonic acid on the reproductive physiology of female Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) // *General and Comparative Endocrinol.* 2017. Vol. 250. P. 21–35.
- Parrish C. C. Essential fatty acids in aquatic food webs // *Lipids in Aquatic Ecosystems* / eds. M. T. Arts, M. T. Brett, M. J. Kainz. New York: Springer, 2009. P. 309–326.
- Perez M. J., Rodriguez C., Cejas J. R., Martin M. V., Jerez S., Lorenzo A. Lipid and fatty acid content in wild white seabream (*Diplodus sargus*) broodstock at different stages of the reproductive cycle // *Comp. Biochem. Physiol. B.* 2007. Vol. 146. P. 187–196.
- Plourde M., Cunnane S. C. Extremely limited synthesis of long chain polyunsaturates in adults: Implications for their dietary essentiality and use as supplements // *Appl. Physiol. Nutr. Metab.* 2007. Vol. 32. P. 619–634.
- Robert S. S. Production of eicosapentaenoic and docosaheptaenoic acid-containing oils in transgenic land plants for human and aquaculture nutrition // *Mar. Biotechnol.* 2006. Vol. 8. P. 103–109.
- Rombenso A. N., Trushenski J. T., Jirsa D., Drawbridge M. Successful fish oils paring in White Sea bass feeds

- using saturated fatty acid-rich soybean oil and 22:6n-3 (DHA) supplementation // *Aquaculture*. 2015. Vol. 448. P. 176–185.
- Santos L. B., Craveiro C. F. F., Ramos F. R. M., Bomfim C. N. C., Martino R. C., Cavalli R. O. Changes in tissue composition in Brazilian mojarra *Eugerres brasiliensis* (Cuvier, 1830) females at different stages of gonadal development as a starting point for development of broodstock diets // *J. Appl. Ichthyol.* 2016. Vol. 32. P. 1124–1129.
- Sardenne F., Kraffe E., Amiel A., Fouche E., Debrauwer L., Menard F., Bodin N. Biological and environmental influence on tissue fatty acid compositions in wild tropical tunas // *Comp. Biochem. Physiol. A: Physiol.* 2017. Vol. 204. P. 17–27.
- Sargent J., Bell G., McEvoy L., Tocher D., Estevez A. Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish // *Aquaculture*. 1999. Vol. 177. P. 191–199.
- Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Kalachova G. S., Kravchuk E. S., Dubovskaya O. P., Ivanova E. A. Particulate fatty acids in two small Siberian reservoirs dominated by different groups of phytoplankton // *Freshwater Biol.* 2003. Vol. 48. P. 394–403.
- Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Makhutova O. N., Kalachova G. S., Kravchuk E. S., Ivanova E. A. Associating particulate essential fatty acids of the ω -3 family with phytoplankton species composition in a Siberian reservoir // *Ibid.* 2004. Vol. 49. P. 1206–1219.
- Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Kalachova G. S., Makhutova O. N., Ageev A. V. Comparison of seasonal dynamics of the essential PUFA contents in benthic invertebrates and grayling *Thymallus arcticus* in the Yenisei river // *Comp. Biochem. Physiol. B.* 2006. Vol. 145. P. 278–287.
- Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Kalachova G. S. Seasonal dynamics of fatty acid content of a common food fish from the Yenisei river, Siberian grayling, *Thymallus arcticus* // *Food Chem.* 2007. Vol. 104. P. 1353–1358.
- Sushchik N. N., Rudchenko A. E., Gladyshev M. I. Effect of season and trophic level on fatty acid composition and content of four commercial fish species from Krasnoyarsk Reservoir (Siberia, Russia) // *Fish Res.* 2017. Vol. 187. P. 178–187.
- Schwalme K., Mackay W. C., Clandinin M. T. Seasonal dynamics of fatty acid composition in female northern pike (*Esox lucius*) // *J. Comp. Physiol. B.* 1993. Vol. 163. P. 277–287.
- Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // *Fish. Sci.* 2003. Vol. 11. P. 107–184.
- Vasconi M., Caprino F., Bellagamba F., Busetto M. L., Bernardi C., Puzzi C., Moretti V. M. Fatty acid composition of freshwater wild fish in subalpine lakes: a comparative study // *Lipids.* 2015. Vol. 50. P. 283–302.
- Wall R., Ross R. P., Fitzgerald G. F., Stanton C. Fatty acids from fish: The anti-inflammatory potential of long-chain omega-3 fatty acids // *Nutr. Rev.* 2010. Vol. 68. P. 280–289.
- Williams M. C. W., Schrank C., Anderson H. A. Fatty acids in thirteen Wisconsin sport fish species // *J. Great Lakes Res.* 2014. Vol. 40. P. 771–777.

Composition and Content of Fatty Acids in Tissues of Males and Females of Eurasian Perch *Perca fluviatilis* at the Late Stages of Reproductive Cycle

A. E. RUDCHENKO¹, N. O. YABLOKOV^{1,2}

¹ *Siberian Federal University*
660041, Krasnoyarsk, Svobodnyi ave., 79
E-mail: rudchenko.a.e@gmail.com

² *Scientific Research Institute of Fishery Water Bodies*
660097, Krasnoyarsk, Parizhskoy kommuny str., 33

We studied the composition and content of fatty acids (FA) in the muscle, liver and reproductive tissues of males and females of perch from the Krasnoyarsk reservoir at the late stages of the reproductive cycle. The dynamics of the FA composition of perch muscle tissue was determined by a seasonal change in food sources composition, whereas the FA composition of the liver and gonad was influenced by the reproductive cycle and had differences between males and females. Multivariate analysis showed a redistribution of the FA between gonads and liver tissue. The nutritive value of perch muscle tissue, as a source of long-chain polyunsaturated fatty acids, did not depend on the reproductive stage.

Key words: fatty acids, reproductive cycle, tissues, *Perca fluviatilis*, nutritive value.