

Сравнительная характеристика размерно-массовых показателей и липидного состава дикой и заводской икры муксуна *Coregonus muksun* (Pallas, 1814)

А. А. ЛЮТИКОВ

Санкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии (ГосНИОРХ им. Л. С. Берга)
199053, Санкт-Петербург, наб. Макарова, 26
E-mail: tokmo@mail.ru

Статья поступила 26.02.2021

После доработки 22.06.2021

Принята к печати 29.06.2021

АННОТАЦИЯ

Сравнительный анализ размерно-массовых и биохимических показателей (общее содержание липидов и их фракционный и жирнокислотный состав) икры диких и заводских производителей обского муксуна показал значительные различия между ними. Дикая икра характеризуется достоверно меньшими размерами (на 7 %) и массой (на 15 %), а также меньшим содержанием фосфолипидов (на 30 %). Заводская икра отличается от дикой более высоким уровнем физиологически значимых докозагексаеновой 22:6n-3 (в 1,8 раза) и линолевой 18:2n-6 (в 7,1 раза) кислот, но сравнительно меньшим уровнем эйкозапентаеновой 20:5n-3 (в 1,5 раза) и арахидоновой 20:4n-6 (в 4,2 раза) соответственно. Подобные изменения жирнокислотного статуса привели к снижению в заводской икре индексов соотношения n-3/n-6 (на 52 %), пальмитиновой 16:0/олеиновой 18:1n-9 (на 32 %) и α -линоленовой 18:3n-3/18:2n-6 (на 45 %) и к повышению 22:6n-3/20:5n-3 (на 63 %). Кроме того, в икре заводского муксуна 68 % общих липидов приходится на четыре кислоты – 16:0, 18:1n-9, 22:6n-3 и 18:2n-6, в дикой икре доля этих кислот составляла 47 %. Установленные различия размерно-массовых параметров, общего содержания липидов и их фракционного и жирнокислотного состава дикой и заводской икры муксуна, по всей видимости, связаны с различным рационом питания и условиями среды обитания производителей в неволе и природе.

Ключевые слова: муксун, *Coregonus muksun*, икра, жирнокислотный состав, природные популяции, культивируемые стада.

Муксун *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) – ценный промысловый вид, населяющий все крупные реки Сибири от Кары до Колымы. Наибольшее рыбохозяйственное значение имеет в Обь-Иртышском бассейне, где еще недавно являлся одним из основных объектов промысла. В настоящее время комплекс неблагоприятных антропогенных и природных факторов привел природные популяции муксуна в депрессивное состояние, в связи с чем естествен-

ное восстановление промыслового запаса вида не представляется возможным [Зайцев и др., 2019]. Восполнение численности муксуна в природе может быть реализовано с помощью методов искусственного воспроизводства, среди которых наиболее перспективными являются индустриальные технологии, позволяющие создавать и эксплуатировать маточные стада рыб в контролируемых условиях. Выращивание рыб до половой зрелости и их содержание в неволе

исключает зависимость от природных производителей, подходы которых, как, например, в случае с обским муксуном, крайне нестабильны в последнее время.

В свою очередь применение технологий искусственного воспроизводства рыб с использованием маточных стад требует особого внимания к качеству производимой рыболовной продукции, особенно икры. Качество икры, выражающееся в размерно-массовых характеристиках и характеристиках биохимического состава (особенно состава липидов, отражающего уровень и соотношение отдельных фракций липидов и жирных кислот), имеет большое влияние на развитие, рост и жизнеспособность потомства в ранний период жизни как диких популяций, так и содержащихся в неволе рыб [Brooks et al., 1997; Kamler, 2007; Tocher, 2010; Migaud et al., 2013]. Важной особенностью жирового обмена у рыб является большая прямая зависимость липидов организма от потребленной пищи [Sargent et al., 1993; Alasalvar et al., 2002; Datsomor et al., 2019]. То же касается и икры, жирнокислотный статус которой отражает “материнскую” диету [Lasker, Theilacker, 1962; Kjorsvik et al., 1990; Fuiman, Faulk, 2013].

Следовательно, исследование биохимических показателей развивающейся икры диких рыб (теоретически отражающей оптимальный жирнокислотный состав) и их сравнение с икрой из аквакультуры позволят более детально подойти к вопросу о потребностях в липидах культивируемых объектов и выявить у них потенциальный дефицит в биологически активных веществах. Полученные знания также могут быть реализованы в усовершенствовании рецептов и улучшении питательных характеристик искусственных кормов, в том числе и для производителей, выращиваемых в искусственных условиях, что позволит повысить качество их половых продуктов. Однако при оптимизации липидного состава кормов в аквакультуре на основании данных, полученных на природных объектах, необходимо учитывать тот факт, что жирнокислотный статус организма находится в сильной зависимости от экологических условий среды обитания [Хочачка, Сомеро, 1977; Лукина, 2014].

Стоит отметить слабую освещенность в литературе исследований, направленных на сравнение морфофизиологических и биохимических

показателей дикой и заводской икры сиговых рыб, что, в первую очередь, связано с низким уровнем объемов искусственного воспроизводства сиговых, а во вторую – с катастрофическим снижением естественных популяций этих рыб и внесением некоторых из них в региональные Красные книги и Красную книгу России, что накладывает ограничения на вылов сиговых, в том числе в научных целях.

Проведенные нами ранее исследования липидного статуса дикой и заводской икры пеляди *Coregonus peled* позволили определить существенные отличия в икре разного происхождения, выражающиеся в изменении содержания долей отдельных кислот и их семейств в аквакультурной икре под влиянием коммерческих диет [Лютиков, 2018], что согласуется с работами других авторов, проводящих подобные исследования на дикой и заводской икре чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* [Ashton et al., 1993], тюрбо *Scophthalmus maximus* [Silversand et al., 1996], судака *Sander lucioperca* [Ben Khemis et al., 2014] и пр.

Учитывая высокую актуальность и слабую проработанность выбранной нами темы, целью настоящей работы было исследовать размерно-массовые характеристики и биохимический состав липидов (общее содержание жира, жирнокислотного и фракционного состава липидов) икры муксуна природного и заводского (аквакультурного) происхождения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования выступала икра муксуна обской популяции. Дикая икра была получена от производителей, выловленных в р. Парабель (левый приток Оби, Томская обл.). Некоторые характеристики нерестующих самок, отражающие их возраст и размерно-массовые параметры, приведены в табл. 1. Икру получали и инкубировали в Мобильном экспериментальном рыболовном пункте ФГБУ “Верхнеобьрыбвод” “Криводановский” (Новосибирская обл.) до стадии пигментации глаз, после чего в середине марта 2019 г. часть икры доставили на доинкубацию на рыболовное хозяйство ООО “Форват” (оз. Суходольское, Ленинградская обл.).

Икру в заводских условиях получали от производителей одомашненных маточных стад муксуна (6–7-е поколение), выращен-

Т а б л и ц а 1

Качественная характеристика диких и заводских самок муксуна, от которых была получена икра для исследования

Показатель	Происхождение производителей	
	Дикие	Заводские
Количество, экз.	3	5
Масса, г	1762 ± 104	1262 ± 57
Длина AD (до конца чешуи), см	48,2 ± 0,81	41,3 ± 0,66
Возраст, лет	8–9	5–6
Дата сбора икры	15.11.18	20.11.18
Температура воды на момент сбора икры, °С	1,5	4,7
Дата вылупления предличинок	21.04.19	29.04.19
Продолжительность инкубации, сут	158	160
Средняя температура за период инкубации, °С	1,05	1,02
Градусодни	163,5	164,3

ных на ООО “Форват” по индустриальной технологии с использованием искусственных экструдированных кормов [Костюничев и др., 2018]. В преднерестовый период с мая по октябрь 2018 г. рыбы получали специализированный корм для маточного стада Emo-silver 5 (фирма Raisio Agro, Финляндия). Содержание протеина в корме по данным фирмы-производителя составляло 38 %, жира – 26 %. Основными компонентами искусственного корма являлись: рыбная мука, рыбий жир, пшеница, соевый белок, рапсовое масло и др.

Икра от трех диких самок была проинкубирована в одном стеклянном аппарате Вейса объемом 8 л, в аналогичном аппарате инкубировалась смесь икры, полученная от пяти заводских самок. Пробы икры для размерно-массового и биохимического анализов отбирали 08.04.2019 на этапе развития, близком к вылуплению. Эмбрионы к этому времени были полностью сформированными, активно двигались под оболочкой икринки, имели подвижный челюстной аппарат и развитые жаберные дуги без жаберных лепестков. В соответствии с работой И. И. Смольянова [1966], икра дикого и заводского муксуна на момент отбора проб находилась на предпоследней – 10-й, стадии эмбрионального развития.

Размерно-массовые показатели икры определяли на живом материале. Для измерения диаметра выбирали наиболее ровные икринки сферической формы не менее 30 шт. Массу определяли на торсионных весах ВТ-500 с ценой деления 1 мг по пяти совокупным пробам (не менее 40 икринок в каждой). Для опреде-

ления общего жира (по методу Фолча [Folch et al., 1957]) икру замораживали и хранили до анализа при –18 °С в течение 7 сут. Масса каждого образца составляла около 5 г, анализ проводили в трех повторностях, результат приведен в виде среднего значения.

Анализ фракционного состава липидов и жирнокислотного состава икры проведен в ООО “МИП-АМТ” методом газожидкостной хроматографии по заказу Санкт-Петербургского филиала “ВНИРО”. Для этого икру от места инкубации до лаборатории доставляли в живом виде в изотермическом ящике, в котором поддерживалась температура, соответствующая температуре воды при инкубировании икры. После доставки проб в лабораторию сразу приступали к ее обработке. Из смеси икры дикого и аквакультурного происхождения брали по одной пробе массой не менее 1 г. Каждую пробу гомогенизировали в гомогенизаторе Potter-Elvehjem, липиды экстрагировали в соответствии с методом, описанным Hara, Radin [1978]. Общие липиды разделяли на фракции моно-, ди- и триацилглицеринов (МАГ, ДАГ и ТАГ соответственно) и общих фосфолипидов (ФЛ) с помощью препаративной тонкослойной хроматографии (ТСХ) с использованием пластин, покрытых силикагелем толщиной 0,25 мм (Merck, Darmstadt, Германия). После метилирования жирных кислот их метиловые эфиры (FAME) анализировали на газовом хроматографе Varian 3700 (Varian, Пало-Альто, США). Для анализа использовали капиллярную колонку из плавленого кварца BPX 70 (SGE, Остин,

Техас, США) длиной 50 м, с внутренним диаметром 0,22 мм и толщиной пленки 0,25 мкм. Анализ проводили в газовом хроматографе при 160 °С в течение 5 мин, затем температуру повышали до 220 °С со скоростью 2 °С/мин и выдерживали при конечной температуре в течение 5 мин. Пики определяли путем сравнения относительного времени удерживания стандарта образца FAME. Для проверки изменения отклика детектора на разные FAME использовали две эталонные смеси образцов FAME; 20 А и GLC-68 А (Nu-Chek Prep, Elysian, США). Каждую пробу анализировали в двух повторностях, в табл. 2 приведены средние значения.

Для оценки роста и выживаемости вылупившихся из опытных партий икры личинок до начала питания (возраст 0–1 суток) рассаживали поштучно в два экспериментальных прямооточных лотка с фактическим объемом воды 34 л и плотностью посадки 615 экз./лоток (18 экз./л). К подкармливанию предличинок приступали в день посадки, в качестве корма использовали искусственный экспериментальный корм рецептуры ГосНИОРХ. Личинок кормили каждый час с 8 до 22 ч.

Ввиду того что вылупление диких и заводских предличинок происходило в разные сроки, температурные условия их выращивания были отличными. Для диких личинок средняя температура воды в первые три недели опыта составляла 7,2 °С, в последующие три недели – 11,4 °С, для заводской молоди – 8,4 и 13,1 °С соответственно.

В ходе проведения исследования для контроля над ростом делали регулярные обловы молоди по 15 экз., в конце опыта количество личинок в пробе составляло не менее 30 экз.

Статистическую обработку материала проводили с использованием прикладной программы Stadia (версия 8.0). В качестве статистического критерия при сравнении двух выборок применяли критерий Пирсона (хи-квадрат). Различия считались значимыми при уровне $p \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика размерно-массовых показателей и липидного состава икры. Икра муксуна, полученная от производителей из природы, характеризовалась достовер-

но меньшими размерами и массой, чем икра культивируемых в промышленных условиях рыб. Средние диаметр и масса диких икринок составляли $2,86 \pm 0,01$ мм и $11,02 \pm 0,7$ мг против $3,07 \pm 0,02$ мм и $13,01 \pm 0,3$ мг у заводских соответственно.

Результаты исследований общего содержания липидов в икре, а также их фракционного и жирнокислотного состава приведены в табл. 2.

Дикая икра по сравнению с заводской характеризовалась достоверно меньшим содержанием фосфолипидов (на 30 %). Жирность дикой и заводской икры, как и уровни содержания МАГ, ДАГ и ТАГ, имела близкие значения, не имеющие достоверных отличий (см. табл. 2).

Жирнокислотный состав липидов дикой и заводской икры имел близкие значения по содержанию насыщенных жирных кислот (НЖК), занимающих наименьшую долю в составе общих липидов – 19,46 и 16,13 % соответственно, и мононенасыщенных (МНЖК), выступающих доминирующей группой ЖК – 41,01 и 39,74 % суммы ЖК соответственно. Среди НЖК дикой и заводской икры муксуна преобладала пальмитиновая кислота (16:0) – 14,39 и 12,51 % суммы ЖК, у МНЖК – олеиновая (18:1n-9), которой было достоверно больше в икре аквакультурного происхождения – 23,81 и 33,71 % суммы ЖК соответственно. Также существенную долю в МНЖК дикой икры занимала пальмитолеиновая кислота (16:1n-7), составляющая 10,29 % суммы ЖК, что более чем в 3 раза превышает аналогичное значение в заводской икре – 3,26 % суммы ЖК.

Сравнивая спектры предельноненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) икры муксуна, можно констатировать пониженное содержание в дикой икре, относительно заводской, как суммарных ПНЖК (23,17 против 33,31 % суммы ЖК соответственно), так и ПНЖК n-3 (19,24 против 23,43 % суммы ЖК) и n-6 семейств (3,93 против 9,88 % суммы ЖК). В случае с кислотами n-3 ряда дикая икра уступала заводской по содержанию незаменимой материнской α -линоленовой (18:3n-3 (АЛК)) – 0,70 против 2,69 %, и докозагексаеновой кислоты (22:6n-3 (ДГК)) – 7,21 против 12,89 % суммы ЖК. Доля эйкозапентаеновой кислоты (20:5n-3 (ЭПК)) была больше в дикой икре, чем

Общее содержание жира (в сыром в-ве), фракционный и жирнокислотный состав липидов икры дикого и заводского муксуна, % от суммы

Показатель		Место вылова производителей		Корм	
		р. Парабель	Садки рыбоводного хозяйства ООО "Форват"	Коммерческий Emo-silver 5 (Raisio Agro)	Рачки рода <i>Limnocalanus</i> по [Hirche et al., 2003]
Общий жир		1,86 ± 0,12	1,62 ± 0,09	21,4 ± 2,01	До 67
Фракционный состав					
Фосфолипиды		14,4 ± 0,42*	20,7 ± 0,76*	—	—
МАГ		11,4 ± 0,40	11,9 ± 0,59	—	—
ДАГ		6,9 ± 0,90	4,6 ± 0,61	—	—
ТАГ		67,3 ± 1,32	62,8 ± 1,21	—	—
Жирнокислотный состав					
НЖК	14:0	1,76 ± 0,09	1,12 ± 0,10	5,03 ± 0,22	0,8 ± 0,2
	16:0	14,39 ± 0,37*	12,51 ± 0,31*	16,65 ± 0,36	4,3 ± 0,9
	17:0	0,28 ± 0,01	0,37 ± 0,01	0,31 ± 0,02	—
	18:0	2,34 ± 0,12	1,63 ± 0,11	2,81 ± 0,12	0,5 ± 0,3
	20:0	0,10 ± 0,01	—	0,14 ± 0,01	—
	22:0	0,59 ± 0,02	0,45 ± 0,02	0,21 ± 0,01	—
	Σ	19,46 ± 0,73	16,13 ± 0,57	26,15 ± 0,88	5,6 ± 1,22
МНЖК	14:1	0,45 ± 0,03*	0,06 ± 0,01*	—	—
	16:1n-7	10,29 ± 0,41*	3,26 ± 0,15*	5,47 ± 0,20	19,6 ± 1,9
	17:1	—	0,13 ± 0,01	—	—
	18:1n-7	5,55 ± 0,20	—	3,40 ± 0,15	12,6 ± 1,1
	18:1n-9	23,81 ± 0,51*	33,71 ± 1,18*	16,05 ± 0,41	16,2 ± 1,6
	20:1n-7	0,33 ± 0,02*	0,14 ± 0,01*	—	1,4 ± 0,2
	20:1n-9	0,58 ± 0,02*	2,01 ± 0,11*	3,33 ± 0,18	4,2 ± 0,4
	22:1n-9	—	0,21 ± 0,01	0,76 ± 0,02	0,6 ± 0,3
	22:1n-11	—	0,22 ± 0,01	—	0,5 ± 0,4
	Σ	41,01 ± 1,12	39,74 ± 1,07	30,72 ± 1,09	55,1 ± 3,05
ПНЖК	18:3n-3 (АЛК)	0,70 ± 0,05*	2,69 ± 0,14*	1,67 ± 0,08	1,1 ± 0,2
	18:4n-3	0,59 ± 0,04*	1,14 ± 0,10*	0,20 ± 0,01	2,3 ± 0,2
	20:3n-3	0,16 ± 0,01*	0,48 ± 0,04*	—	—
	20:4n-3	0,16 ± 0,01*	0,85 ± 0,06*	—	3,8 ± 0,2
	20:5n-3 (ЭПК)	5,61 ± 0,14	3,71 ± 0,12	4,46 ± 0,15	12,9 ± 2,3
	21:5n-3	1,33 ± 0,11	0,99 ± 0,08	0,23 ± 0,01	—
	22:5n-3	3,48 ± 0,31*	0,68 ± 0,05*	0,97 ± 0,02	2,4 ± 0,3
	22:6n-3 (ДГК)	7,21 ± 0,83	12,89 ± 1,16	11,04 ± 1,03	10,7 ± 1,8
	n3 всего	19,24 ± 1,86	23,43 ± 1,67	19,58 ± 1,56	33,2 ± 2,03
	18:2n-6 (ЛК)	1,20 ± 0,09*	8,52 ± 0,21*	12,35 ± 0,53	2,2 ± 0,5
	20:2n-6	0,15 ± 0,01*	0,74 ± 0,05*	—	—
	20:4n-6 (АРК)	2,58 ± 0,14*	0,62 ± 0,05*	0,07 ± 0,01	1,4 ± 0,1
	22:2n-6	—	—	4,02 ± 0,11	—
	n6 всего	3,93 ± 0,41*	9,88 ± 1,11*	18,44 ± 0,69	3,6 ± 0,40
	Σ ПНЖК	23,17 ± 0,14*	33,31 ± 1,87*	38,02 ± 1,24	36,8 ± 1,61
Неучтенные		16,36 ± 0,73	10,85 ± 0,41	10,11 ± 0,39	2,5
Σ n-3/ Σ n-6 ПНЖК		4,90	2,37	1,06	9,2
22:6n-3/20:5n-3		1,29	3,47	2,48	0,8
18:3n-3/18:2n-6		0,58	0,32	0,13	0,5
16:0/18:1n-9		0,60	0,37	1,02	0,3

П р и м е ч а н и е. МАГ, ДАГ и ТАГ – моно-, ди- и триацилглицерины соответственно; НЖК, МНЖК, ПНЖК – насыщенные, моновенасыщенные и полиненасыщенные жирные кислоты соответственно; “—” – менее 0,05 %; * – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) между дикой и заводской икрой.

в икре индустриального происхождения, – 5,61 и 3,71 % суммы ЖК соответственно. Материнская кислота n-6 семейства – линолевая (18:2n-6 (ЛК)) в дикой икре была представлена в существенно меньшем количестве, чем в заводской, – 1,20 против 8,52 % суммы ЖК, а ее метаболическая производная – арахидоновая (20:4-n6 (АРК)), одна из наиболее значимых кислот в период раннего развития рыб, преобладала в дикой икре – 2,58 против 0,62 % суммы ЖК в икре индустриального происхождения, и составляла основу n-6 кислот икры из природы.

Краткая характеристика предличинок и результаты выращивания. На момент вылупления предличинки муксуна разного происхождения находились на одной стадии онтогенетического развития, отличительной особенностью которой является формирование и развитие жаберных лепестков на жаберных дугах. Данная стадия, в соответствии с описанием И. И. Смольянова [1966], является заключительной, 11-й, стадией эмбриогенеза муксуна. Сравнение морфометрических параметров установило достоверные различия (для $p \leq 0,05$) только по показателям массы тела и размерам желточного мешка предличинок. Средняя масса тела заводских предличинок на этапе вылупления составила $7,20 \pm 0,16$ мг, диких – $6,53 \pm 0,10$ мг, длина и высота желточного мешка для заводских предличинок – $1,85 \pm 0,03$ и $1,08 \pm 0,02$ мм, для диких – $1,40 \pm 0,04$ и $0,90 \pm 0,02$ мм соответственно.

Поведение культивируемых предличинок соответствовало поведению диких и характеризовалось активным плаванием в толще воды с положительной реакцией на свет. Питание личинок разного происхождения отмечено в одинаковом возрасте – около 1 сут после вылупления.

Трехнедельное выращивание личинок показало тенденцию к более быстрому набору массы дикого муксуна, чья средняя масса по итогам периода составила $23,6 \pm 0,42$ мг против $21,9 \pm 1,73$ мг у заводских личинок. В последующий трехнедельный период выращивания лучшим ростом характеризовалась индустриальная молодь, достигшая средней массы $180,0 \pm 5,18$ мг, у личинок природного происхождения этот показатель составил $144,3 \pm 2,30$ мг.

Смертность заводского муксуна за период выращивания была выше, чем у одновозрастной дикой молоди, – 4,6 % против 1,0 % соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на более крупные размеры и больший возраст диких производителей муксуна (см. табл. 1) относительно заводских рыб, их икра характеризовалась меньшими размерно-массовыми показателями, чем аквакультурная икра. По нашему мнению, подобные различия связаны с условиями нагула производителей – стабильное кормление, калорийные диеты, отсутствие продолжительных нерестовых и кормовых миграций у культивируемых рыб способствуют увеличению размеров икры по сравнению с икрой диких производителей. Напротив, нарастающее антропогенное воздействие на р. Обь и, как следствие, загрязнение ее соровой системы – основного места нагула сиговых, негативно сказываются на кормовой базе, а последняя – на темпе роста и воспроизводительной способности муксуна в природе, что выражается в снижении плодовитости и уменьшении размеров икринок у производителей [Гундризер и др., 1990].

Есть сведения, что более крупная икра обеспечивает преимущество потомству за счет большего запаса желтка [Brooks et al., 1997], который у костистых рыб состоит в основном из белков и липидов и обеспечивает эмбрион и ранних личинок (до экзогенного питания) структурным материалом, энергией и питательными микроэлементами [Wiegand, 1996; Pickova et al., 1997; Johnson, 2009]. Принимая во внимание тот факт, что липидный профиль икры и тканей рыб в целом находится под большим влиянием пищи [Alasalvar et al., 2002; Sargent et al., 1993], можно заключить, что подбор кормов, соответствующих потребностям производителей, имеет первостепенное значение в современном рыбоводстве. В настоящее время одним из наиболее отрицательных факторов при балансировании липидного состава искусственных диет является введение в корма большого количества альтернативных рыбьему жиру и рыбной муке компонентов растительного происхождения, жирнокислотный статус которых

не соответствует потребностям водных животных [Turchini et al., 2009]. Например, в широко используемом западными производителями кормов рапсовом масле более 60 % суммы ЖК приходится на 18:1n-9 и около 20 % суммы ЖК на 18:2n-6 [Остриков и др., 2016]. По всей видимости, использование рапсового масла привело к повышению долей этих кислот в коммерческом искусственном экструдированном корме для производителей муксуна до 33,7 и 8,5 % суммы ЖК соответственно и поспособствовало увеличению в заводской икре как 18:1n-9 – до 85 % суммы МНЖК, так и 18:2n-6 – 86 % суммы n-6 ПНЖК.

Для сравнения, в дикой икре 85 % суммы МНЖК распределено между 16:1n-7 и 18:1n-9 кислотами в соотношении 1:2. Более чем трехкратное преобладание доли 16:1n-7 в икре дикого муксуна относительно заводского может быть связано с высоким содержанием пальмитолеиновой кислоты в одном из основных кормовых объектов производителей в природе – рачках рода *Limnocalanus* [Степанова, Степанов, 2005], процентное содержание 16:1n-7 у которого превышает 19 % суммы ЖК [Hirche et al., 2003] при значительной жирности тела, которая к концу лета достигает 67 % сухого веса [Vanderploeg et al., 1998], тогда как содержание этой кислоты в корме культивируемых производителей составляет 5,5 % суммы ЖК. ЛК в икре из природы занимает около трети суммы n-6 ПНЖК, остальная ее часть практически полностью приходится на ее метаболическую производную – АРК – 66 % суммы n-6 ПНЖК и 2,58 % суммы ЖК. В заводской икре АРК занимает значительно меньшую долю – 6 % суммы n-6 ПНЖК и 0,62 % суммы ЖК.

Исследования, проведенные на различных видах рыб, преимущественно морских, показали, что АРК благоприятно влияет на качество потомства (икру и ранних личинок) и может направленно концентрироваться в гонадах рыб, что подтверждает высокую биологическую активность этой кислоты в репродуктивных процессах [Bell, Sargent, 2003]. Стоит полагать, что перечисленные выше физиологические свойства 20:4n-6 ЖК, определяющие ее незаменимость в раннем онтогенезе рыб, характерны и для муксуна, в дикой икре которого содержится относительно высокое значение АРК – 2,58 % суммы ЖК. Сла-

бое присутствие АРК в заводской икре можно связать с ее незначительным количеством в корме для производителей – 0,07 % суммы ЖК, а также с низкой интенсивностью преобразования АРК из ЛК в организме культивируемых рыб.

Присутствие в большом количестве 18:1n-9 и 18:2n-6 ЖК в заводской икре муксуна, относительно икры диких рыб, существенно понизило индексы соотношения суммарных ПНЖК двух семейств n-3/n-6 (4,90 в икре диких рыб против 2,37 в икре культивируемых производителей) и наиболее представительных насыщенных и мононенасыщенных ЖК 16:0/18:1n-9 (0,60, против 0,37 соответственно). Приведенные выше индексы характеризуют в том числе ход, направленность реакций и интенсивность процессов липидного обмена организма [Нефедова и др., 2020]. Индекс соотношения материнских ЖК 18:3n-3/18:2n-6, отражающий качество икры, в частности ее оплодотворяющую способность [Meinelt et al., 1999], в дикой икре равнялся 0,58, в заводской – 0,32. Индекс соотношения эссенциальных ПНЖК 22:6n-3/20:5n-3 был в 2,7 раза больше в заводской икре (3,47), чем в дикой (1,29), что в какой-то мере отражает показатели соотношения этих кислот в кормах производителей – 2,48 для коммерческого корма и 0,83 для естественного, содержание 22:6n-3 и 20:5n-3 в котором достаточно высокое – 10,7 и 12,9 % суммы ЖК соответственно [Hirche et al., 2003].

В целом процентное содержание отдельных жирных кислот и их соотношений в дикой и заводской икре муксуна отражает липидный состав пищи производителей. Статистический анализ жирнокислотного состава заводской икры устанавливает корреляционную зависимость (r) от искусственных кормов, равную 0,97. Для дикой икры и кормовых организмов из мест нагула природных популяций муксуна это значение составляет 0,87.

Несмотря на попытки кормопроизводителей разнообразить жирнокислотный состав искусственных диет за счет использования различных источников липидов, в том числе растительных масел, исследованная нами икра заводского муксуна характеризовалась слабым количественным распределением ЖК – 68 % общих липидов приходится на 16:0, 18:1n-9, 22:6n-3 и 18:2n-6.

В дикой икре сумма указанных ЖК составляет 47 % общих липидов. Схожее содержание долей жирных кислот в икре разного происхождения свойственно и для других сиговых, например, в липидах аквакультурной икры пеляди выявлено повышенное содержание 18:1n-9, 18:2n-6, 22:6n-3 и пониженное 16:1n-7 и 20:5n-3 по сравнению с дикой икрой [Лютиков, 2018].

Подводя итог проведенным исследованиям, можно заключить, что икра, полученная от индустриального маточного стада муксуна, в сравнении с дикой икрой этого вида характеризуется крупными размерами и массой, а также несбалансированным липидным составом. Объективной качественной оценкой установленных размерно-массовых и биохимических особенностей аквакультурной икры может являться исследование роста и выживаемости рыб в ранний постэмбриональный период развития.

Исследование предличинок сразу после вылупления показало, что, несмотря на крупные размеры заводской икры, размеры тела предличинок разного происхождения не имели достоверных отличий, однако аквакультурные предличинки имели больший питательный запас в виде желточного мешка и, соответственно, большую массу.

Несмотря на подобные особенности заводских предличинок, более быстрый рост в первые три недели выращивания демонстрировал дикий муксун, при том что его рост проходил в относительно холодных температурных условиях, связанных с вылуплением в ранние календарные сроки (см. табл. 1).

Принимая во внимание тот факт, что на этапе вылупления предличинки муксуна разного происхождения были одинаково сформированными и готовыми потреблять предлагаемые диеты, влияние на рост мог оказывать качественный состав собственного питательного резерва – желточного мешка. Известно, что именно качество запасных питательных элементов икринки имеет большее влияние на жизнестойкость и адаптивные свойства потомства, чем, к примеру, размеры икры [Fuiman, Ojanguren, 2011].

С расходом эндогенного запаса, который у сиговых рыб происходит в период 14–20 сут жизни вне оболочки [Борисов, Крыжановский, 1955; Смольянов, 1966; Лебедева,

1981; Костюничев, 1986; Loewe, Eckmann, 1988; Лютиков, 2016], наиболее существенным и определяющим рост фактором выступает температурный режим, который, будучи более благоприятным для аквакультурных личинок, определил их лучший рост в последующий период исследований.

На более быстрый набор массы индустриального муксуна, помимо благоприятных для роста температурных условий, мог повлиять фактор одомашнивания – стадо индустриального муксуна, от которого были получены подопытные предличинки, культивируется в искусственных условиях в 7–8-м поколении. При выращивании в условиях рыбоводного хозяйства молоди других видов рыб, в частности близкородственных сигам лососевых, полученной от диких и культивируемых производителей, преимущество в росте, как правило, имели “фермерские” рыбы [Einum, Fleming, 1997; O’Flynn et al., 1999; Thodesen et al., 1999; Handeland et al., 2003; Glover et al., 2006].

Вероятно, одной из причин лучшего роста заводской молоди муксуна после полного расходования эндогенного запаса является соответствие липидного состава желтка искусственным диетам, тогда как дикой молоди после полной резорбции желточного мешка может требоваться адаптация к жирнокислотному профилю искусственного корма, несвойственному таковому у природного зоопланктона – естественной пище личинок.

Напротив, в первые три недели после вылупления в период смешанного питания лучшие рост и выживаемость демонстрировали личинки, полученные из икры диких производителей, несмотря на меньший эндогенный запас и относительно холодные условия выращивания, что может указывать на большее соответствие липидного состава желтка, отражающего липидный профиль естественного корма производителей, потребностям ранних личинок муксуна.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований икры диких и заводских производителей обского муксуна установлены значительные отличия в размерно-массовых и биохимических показателях – общего содержания липидов

в икре, а также их фракционного и ЖК состава. Дикая икра характеризуется достоверно меньшими размерами (на 7 %) и массой (на 15 %), а также меньшим содержанием фосфолипидов (на 30 %).

Сравнение ЖК статуса икры муксуна разного происхождения позволило определить в заводской икре значительную диспропорцию в соотношении отдельных жирных кислот и их семейств по сравнению с икрой диких рыб. В аквакультурной икре было в 1,8 и 7,1 раза больше ДГК и ЛК кислот и в 1,5 и 4,2 раза меньше ЭПК и АРК соответственно. Подобные изменения ЖК статуса привели к снижению индексов соотношения $n-3/n-6$ (на 52 %), $16:0/18:1n-9$ (на 32 %) и $18:3n-3/18:2n-6$ (на 45 %) и повышению $22:6n-3/20:5n-3$ (на 63 %). Кроме того, в икре заводского муксуна 68 % общих липидов приходилось на четыре кислоты – $16:0$, $18:1n-9$, $22:6n-3$ и $18:2n-6$, в дикой икре доля этих кислот составляла 47 %.

Установленные различия размерно-массовых параметров, общего содержания липидов и их фракционного и ЖК состава дикой и заводской икры обского муксуна, по всей видимости, связаны с различным рационом питания и условиями среды обитания производителей в неволе и природе. Несмотря на крупные размеры заводской икры, размеры тела предличинок разного происхождения не имели достоверных отличий, однако аквакультурные предличинки имели больший питательный запас в виде желточного мешка и большую массу.

Исследование роста и выживаемости муксуна в период раннего постэмбрионального развития указывает на большее соответствие липидного состава желточного мешка физиологическим потребностям у личинок, полученных от диких производителей, что выражается в более быстром наборе массы в период смешанного питания и лучшей выживаемости молоди, в сравнении с заводскими личинками.

Результаты настоящей работы определяют необходимость дальнейших физиолого-биохимических исследований икры диких популяций и аквакультурных стад сиговых рыб с целью выяснения потребностей сиговых в преднерестовый период, а также в период раннего онтогенетического развития, что имеет значение для повышения качества икры

и молоди, выпускаемой в природные условия для поддержания естественных популяций сиговых рыб и культивируемой в аквакультуре.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисов П. Г., Крыжановский С. Г. Развитие икры и личинок переславской ряпушки // Сб. тр. Мосрыбвтуза. 1955. Вып. 7. С. 25–35.
- Гундризер А. Н., Юракова Т. В., Петлина А. П. Промысловое и экологическое состояние муксуна Средней Оби // Природокомплекс Томской области (сб. науч. ст.). Томск, 1990. С. 114–117.
- Зайцев В. Ф., Егоров Е. В., Матковский А. К., Интересова Е. А., Шиповалов Л. А. Искусственное воспроизводство муксуна *Coregonus muksun* (Coregonidae) в бассейне реки Иртыш. Проблемы и перспективы // Вопр. рыболовства. 2019. Т. 20, № 3. С. 482–496.
- Костюничев В. В. Развитие пищеварительной системы личинок пеляди при использовании искусственных кормов // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1986. Вып. 246. С. 68–75.
- Костюничев В. В., Богданова В. А., Королев А. Е. Роль маточных стад в искусственном воспроизводстве ценных промысловых рыб // Современное состояние и перспективы развития аквакультуры: материалы докл. II Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Санкт-Петербург, 2–4 апреля 2018 г.). СПб., 2018. С. 554–558.
- Лебедева О. А. Развитие икры и личинок чудского сига *Coregonus lavaretus maraenoides* (Poljakow) // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1981. Вып. 167. С. 135–165.
- Лукина Ю. Н. Проблемы здоровья рыб в водных экосистемах европейской области палеарктики: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Петрозаводск, 2014. 37 с.
- Лютиков А. А. Биологические основы культивирования нельмы *Stenodus leucichthys nelma* в раннем онтогенезе: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 2016. 24 с.
- Лютиков А. А. Жирнокислотный состав липидов икры дикой и культивируемой пеляди *Coregonus peled* // Состояние и пути развития аквакультуры в Российской Федерации в свете импортозамещения и обеспечения продовольственной безопасности страны: материалы III Нац. науч.-практ. конф. (Казань, 3–5 октября 2018 г.). Саратов: Амирит, 2018. С. 189–193.
- Нефедова З. А., Мурзина С. А., Пеккоева С. Н., Воронин В. П., Немова Н. Н. Сравнительная характеристика жирно-кислотного состава липидов заводской и дикой молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. // Сиб. экол. журн. 2020. Т. 27, № 2. С. 197–204 [Nefedova Z. A., Murzina S. A., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Nemova N. N. Comparative Characteristics of the Fatty Acid Composition of Lipids in Factory and Wild Juveniles of Atlantic Salmon *Salmo salar* // Contemporary Problems of Ecology. 2020. Vol. 13, N 2. P. 156–161].
- Остриков А. Н., Горбатова А. В., Аникин А. А., Копылов М. В. Анализ жирнокислотного состава рапсового масла // Масложировая промышленность. 2016. № 6. С. 18–21.
- Смолянов И. И. Эмбриональное развитие муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) // Вопр. ихтиологии. 1966. Т. 6, вып. 1. С. 59–70.

- Степанова В. Б., Степанов С. И. Значение реликтовых ракообразных в питании сиговых рыб в подледный период // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень, 2005. Вып. 6. С. 142–145.
- Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 398 с.
- Alasalvar C., Taylor K. D., Zubcov E., Shahidi F., Alexis M. Differentiation of cultured and wild sea bass (*Dicentrarchus labrax*): total lipid content, fatty acid and trace mineral composition // Food Chem. 2002. Vol. 79, N 2. P. 145–150.
- Ashton H. J., Farkvam D. O., March B. E. Fatty acid composition of lipids in the eggs and alevins from wild and cultured chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Can. J. Fish Aquat. Sci. 1993. Vol. 50. P. 648–655.
- Bell G., Sargent J. R. Arachidonic acid in aquaculture feeds: current status and future opportunities // Aquaculture. 2003. Vol. 218, N 1–4. P. 491–499.
- Ben Khemis I., Hamza N., BenMessaoud N., BenRached S., M'Hetli M. Comparative study of pikeperch *Sander lucioperca* (Percidae; Linnaeus, 1758) eggs and larvae from wild females or from captive females fed chopped marine fish // Fish Physiol. Biochem. 2014. Vol. 40. P. 375–384.
- Brooks S., Tyler C. R., Sumpter J. P. Egg quality: what makes a good egg // Rev. Fish. Biol. Fish. 1997. Vol. 7. P. 387–416.
- Datsomor A. K., Zic N., Li K., Olsen R. E., Jin Y., Vik J. O., Edvardsen R. B., Grammes F., Wargelius A., Winge P. CRISPR/Cas9-mediated ablation of *elovl2* in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) inhibits elongation of polyunsaturated fatty acids and induces *Srebp-1* and target genes // Sci. Rep. 2019. Vol. 9. 7533 <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43862-8>
- Einum S., Fleming I. A. Genetic divergence and interactions in the wild among native, farmed and hybrid Atlantic salmon // J. Fish Biol. 1997. Vol. 50. P. 634–651.
- Fuiman L. A., Ojanguren A. F. Fatty acid content of eggs determines antipredator performance of fish larvae // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2011. Vol. 407, N 2. P. 155–165.
- Folch J., Lees M., Sloane-Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // J. Biol. Chem. 1957. Vol. 226, N 1. P. 497–509.
- Fuiman L. A., Faulk C. K. Batch spawning facilitates transfer of an essential nutrient from diet to eggs in a marine fish // Biol. Lett. 2013. Vol. 9, N 5. 20130593. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.0593>
- Glover K. A., Berg Ø., Rudra H., Skaala Ø. Juvenile growth and susceptibility to *Aeromonas salmonicida* subsp. *salmonicida* in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) of farmed, wild and hybrid parentage // Aquaculture. 2006. Vol. 254. P. 72–81.
- Handeland S. O., Björnsson B. Th., Arnesen A. M., Stefansson S. O. Seawater adaptation and growth of post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar*) of wild and farmed strains // Aquaculture. 2003. Vol. 220. P. 367–384.
- Hara A., Radin N. S. Lipid extraction of tissues with a low toxicity solvent // Anal. Biochem. 1978. Vol. 90. P. 420–426.
- Hirche H.-J., Fetzer I., Graeve M., Kattner G. Limnocalanus macrurus in the Kara Sea (Arctic Ocean): an opportunistic copepod as evident from distribution and lipid patterns // Polar Biol. 2003. Vol. 26. P. 720–726.
- Johnson R. B. Lipid deposition in oocytes of teleost fish during secondary oocyte growth // Rev. Fish. Sci. 2009. Vol. 17. P. 78–89.
- Kamler E. Resource allocation in yolk-feeding fish // Rev. Fish. Biol. Fish. 2007. Vol. 18, N 2. P. 143–200.
- Kjorsvik E., Mangor-Jensen A., Holmefjord I. Egg quality in fishes // Adv. Mar. Biol. 1990. Vol. 26. P. 71–113.
- Lasker R., Theilacker G. H. The fatty acids composition of the lipids of some Pacific sardine tissues in relation to ovarian maturation and diet // J. Lipid Res. 1962. Vol. 3. P. 60–64.
- Loewe H., Eckmann R. The ontogeny of the alimentary tract of coregonid larvae: normal development // J. Fish Biol. 1988. Vol. 33. P. 841–850.
- Meinelt T., Schulz C., Wirth M., Kürzinger H., Steinberg C. Dietary fatty acid composition influences the fertilization rate of zebrafish (*Danio rerio* Hamilton Buchanan) // J. Appl. Ichthyol. 1999. Vol. 15. P. 19–23.
- Migaud H., Bell G., Cabrita E., McAndrew B., Davie A., Bobe J., Herráez M. P., Carrillo M. Gamete quality and broodstock management in temperate fish // Rev. Aquac. 2013. Vol. 5. P. 194–223.
- O'Flynn F. M., Bailey J. K., Friars G. W. Responses to two generations of index selection in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Aquaculture. 1999. Vol. 173. P. 143–147.
- Pickova J., Dutta P. C., Larson P.-O., Kiessling A. Early embryonic cleavage pattern, hatching success, and egg-lipid fatty acid composition: comparison between two cod (*Gadus morhua*) stocks // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1997. Vol. 54, N 10. P. 2410–2416.
- Sargent J. R., Bell J. G., Bell M. V., Henderson R. J., Tocher D. R. The metabolism of phospholipids and polyunsaturated fatty acids in fish. In: B. Lahlou & P. Vitiello (eds.) Aquaculture: Fundamental and Applied Research. Coastal Estuarine Studies. 1993. Vol. 43. P. 103–124. American Geophysical Union (AGU), Washington, D C, USA.
- Silversand C., Norberg B., Haux C. Fatty-acid composition of ovulated eggs from wild and cultured turbot (*Scophthalmus maximus*) in relation to yolk and oil globule lipids // Mar. Biol. 1996. Vol. 125. P. 269–278.
- Thodesen J., Grisdale-Helland B., Helland S. J., Gjerde B. Feed intake and feed utilization of offspring from wild and selected Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Aquaculture. 1999. Vol. 180. P. 237–246.
- Tocher D. R. Fatty acid requirements in ontogeny of marine and freshwater fish // Aquac. Res. 2010. Vol. 41, N 5. P. 717–732.
- Turchini G. M., Torstensen B. E., Ng W. K. Fish oil replacement in finfish nutrition // Rev. Aquac. 2009. Vol. 1. P. 10–57.
- Vanderploeg H. A., Cavaletto J. F., Liebig J. R., Gardner W. S. *Limnocalanus macrurus* (Copepoda: Calanoida) retains a marine arctic lipid and life cycle strategy in Lake Michigan // J. Plankton Res. 1998. Vol. 20. P. 1581–1597.
- Wiegand M. D. Composition, accumulation and utilization of yolk lipids in teleost fish // Rev. Fish. Biol. Fish. 1996. Vol. 6. P. 259–286.

Comparative characteristics of the size-mass parameters and lipid composition of wild and cultured eggs of the muksun *Coregonus muksun* (Pallas, 1814)

A. A. LYUTIKOV

*Saint Petersburg Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (GosNIORKH named after L. S. Berg)
199053, Saint Petersburg, Makarov emb., 26
E-mail: tokmo@mail.ru*

Comparative analysis of the size-mass and biochemical parameters (total lipid content and their fractional and fatty acid composition) of eggs of wild and cultured producers of the Ob muksun showed significant differences between them. Wild eggs is characterized by smaller size (by 7 %) and weight (by 15 %), higher fat content (by 13 %) and the level of diacylglycerols (by 33 %), and lower phospholipid content (by 30 %) in comparison with factory eggs. At the same time, factory eggs differs from wild eggs by a higher level of physiologically significant docosahexaenoic 22:6n-3 (1.8 times) and linoleic 18:2n-6 (7.1 times) acids, but a relatively lower level of eicosapentaenoic 20:5n-3 (in 1.5 times) and arachidonic 20:4n-6 (4.2 times), respectively. Such changes in the fatty acid status led to a decrease in the commercial eggs of n-3/n-6 ratio (by 52 %), palmitic 16:0/ oleic 18:1n-9 (32 %) and α -linolenic 18:3n-3/18:2n-6 (by 45 %), and to an increase of 22:6n-3/20:5n-3 (by 63 %). In addition, in the eggs of factory muksun, 68 % of the total lipids are 4 acids – 16:0, 18:1n-9, 22:6n-3 and 18:2n-6, in wild eggs the share of these acids was 47 %. The established differences in the size-mass parameters, the total lipid content and their fractional and fatty acid composition of wild and hatchery eggs of the Ob muksun are most likely associated with a different diet and habitat conditions of the sexually mature fish in captivity and nature.

Key words: muksun, *Coregonus muksun*, eggs, fatty acid composition, natural populations, cultivated mature fish.