

УДК 577.1:597.552.5

СВЯЗЬ СОДЕРЖАНИЯ ПОЛИНЕНАСЫЩЕННЫХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ С ДЛИТЕЛЬНОСТЬЮ ЭМБРИОГЕНЕЗА ЛОСОСЕВИДНЫХ РЫБ (SALMONOIDEI)

© 2020 г. В. С. Артамонова^{1, 2}, А. А. Махров^{1, 2,*}, Н. Н. Сушик^{2, 3},
член-корреспондент РАН М. И. Гладышев^{2, 3}, академик РАН Ю. Ю. Дгебуадзе^{1, 2}

Поступило 06.02.2020 г.

После доработки 06.02.2020 г.

Принято к публикации 06.02.2020 г.

В работе выдвинута и обоснована гипотеза о связи суммарного содержания эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК, 20:5n-3) и докозагексаеновой кислоты (ДГК, 22:6n-3) в мышечной ткани рыб с видо-специфичной (таксонспецифичной) длительностью эмбриогенеза. На примере рыб, относящихся к семействам Coregonidae и Salmonidae, методом мета-анализа собственных и литературных данных показано, что у представителей видов с длительным эмбриогенезом, который наблюдается при низких температурах, среднее содержание ЭПК + ДГК в мышцах значимо выше, чем у представителей тех же семейств с коротким эмбриогенезом. Вероятно, выявленная связь обусловлена тем, что при низких температурах у эмбриона образуется больше клеток на единицу объема ткани, что требует большего удельного количества клеточных мембран, для построения которых необходимо большее количество ЭПК и ДГК.

Ключевые слова: лососевые рыбы, семейства Coregonidae и Salmonidae, полиненасыщенные жирные кислоты, эйкозапентаеновая кислота (ЭПК), докозагексаеновая кислота (ДГК), эмбриогенез

DOI: 10.31857/S2686738920020055

Как известно, длинноцепочечные полиненасыщенные жирные кислоты семейства омега-3 (ПНЖК), такие как эйкозапентаеновая кислота (ЭПК, 20:5n-3) и докозагексаеновая кислота (ДГК, 22:6n-3), являются незаменимыми компонентами питания человека. Основным пищевым источником ЭПК и ДГК служит рыба. Однако, содержание этих ПНЖК в съедобной биомассе (мышечной ткани) различных видов рыб различается почти в 300 раз, и причины данных различий выявлены далеко не полностью [1].

Имеются основания полагать, что для нормального функционирования мышечной ткани рыб требуется относительно небольшое видоспецифичное количество ПНЖК, которые являются

важным компонентом клеточных мембран и определяют активность мембран-связанных белков [2].

Одной из причин накопления ПНЖК в мышечной ткани выше порогового уровня, обеспечивающего функционирование самих мышц, очевидно, является необходимость снабдить этими незаменимыми веществами развивающуюся икру и молоки [3]. Действительно, доля ПНЖК в общей сумме жирных кислот икры, например, лососевых рыб, очень высока [3–5], и дефицит ПНЖК в пище производителей вызывает значительные нарушения эмбриогенеза у потомков [6, 7].

Если запасание ПНЖК в мышечной ткани действительно служит в основном для того, чтобы транспортировать затем эти вещества в половые продукты, то логично предположить, что содержание ЭПК и ДГК в мышечной ткани рыб должно быть тем выше, чем больше этих кислот требуется для нормального развития икры и предличинок.

Таким образом, содержание ПНЖК в мышцах должно напрямую зависеть от длительности эмбриогенеза у данного вида рыб. Для проверки этого предположения нами был выполнен мета-анализ литературных и собственных данных о содержании суммы ЭПК + ДГК (мг г⁻¹ сырой мас-

¹ ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

² Институт биофизики Федерального исследовательского центра “Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской Академии наук”, Академгородок, 50/50, Красноярск, 660036, Россия

³ Сибирский федеральный университет, Красноярск, 660041, Россия

*e-mail: makhrov12@mail.ru

Таблица 1. Содержание ЭПК+ДГК (мг г^{-1} сырой массы \pm стандартная ошибка SE) и длительность эмбриогенеза в сутках у сиговых рыб; (n – число проб или переменных при мета-анализе)

| Вид | Содержание ЭПК + ДГК | SE | n | Длительность эмбриогенеза |
|--|----------------------|------------|-----------|---------------------------|
| Омуль, <i>Coregonus autumnalis</i> | 17.60 | 3.36 | 7 | 190–210 |
| Сибирская ряпушка, <i>Coregonus sardinella</i> | 7.34 | 1.20 | 15 | 220–240 |
| Нельма, <i>Stenodus leucichthys</i> | 6.40 | 1.39 | 5 | 250–260 |
| В среднем в группе с длительным эмбриогенезом | 10.4 | 3.6 | 3* | 190–260 |
| Муксун, <i>Coregonus muksun</i> | 5.97 | 1.21 | 13 | 150–180 |
| Тугун, <i>Coregonus tugun</i> | 5.63 | 0.28 | 15 | 183 |
| Обыкновенный сиг, <i>Coregonus lavaretus</i> | 4.74 | 0.65 | 67 | 169–186.5 |
| Чир, <i>Coregonus nasus</i> | 4.27 | 0.64 | 23 | 80–170 |
| Европейская ряпушка, <i>Coregonus albula</i> | 3.31 | 0.27 | 6 | 171.7 |
| Пелядь, <i>Coregonus peled</i> | 3.25 | 0.26 | 7 | 150–170 |
| В среднем в группе с коротким эмбриогенезом | 3.9 | 0.4 | 6* | 80–186.5 |

* По правилам проведения мета-анализа, каждый вид должен быть представлен в общей (групповой) средней одной переменной (частной средней), что необходимо для обеспечения равного вклада каждого из видов в общую среднюю и нивелирования различий в объемах выборок [Gladyshev et al., 2018].

Таблица 2. Содержание ЭПК+ДГК (мг г^{-1} сырой массы \pm SE) и длительность эмбриогенеза в сутках у лососевых рыб

| Вид | Содержание ЭПК + ДГК | SE | n | Длительность эмбриогенеза |
|--|----------------------|------------|-----------|---------------------------|
| Кета, <i>Oncorhynchus keta</i> | 10.0 | 0.7 | 2 | 70–100 (45–196) |
| Кижуч, <i>Oncorhynchus kisutch</i> | 8.31 | 1.13 | 9 | 86–100 (34–158) |
| Чавыча, <i>Oncorhynchus tshawytscha</i> | 6.96 | 3.35 | 10 | 36–150 |
| Горбуша, <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> | 6.43 | 1.63 | 23 | 64–70 |
| Нерка, <i>Oncorhynchus nerka</i> | 6.01 | 1.70 | 18 | 50–150 (62–177) |
| В среднем в группе с длительным эмбриогенезом | 7.5 | 0.7 | 5* | 34–196 |
| Микижа, <i>Parasalmo mykiss</i> | 5.65 | 2.02 | 10 | 21–35 |
| Кумжа, <i>Salmo trutta</i> | 4.4 | 1.0 | 3 | 42–56 |
| Ленок, <i>Brachymystax lenok</i> | 3.03 | 0.39 | 3 | 15–49 |
| Сибирский таймень, <i>Hucho taimen</i> | 1.94 | 0.19 | 2 | 28–38 |
| В среднем в группе с коротким эмбриогенезом | 3.8 | 0.8 | 4* | 15–56 |

* см. примечание к табл. 1.

сы) в мышечной ткани представителей двух семейств отр. Salmoniformes: лососевых (Salmonidae) и сиговых (Coregonidae).

Литературные данные взяты из работ [1, 2, 8]. Собственные неопубликованные ранее данные

получены с применением методики, которая описана в процитированных выше работах. Систематическая принадлежность рыб указана в соответствии со сводкой [9]. Сведения о длительности эмбриогенеза взяты из сводок по пресноводным рыбам России [9–11].

Из данных, представленных в табл. 1, следует, что для сиговых среднее содержание ЭПК + ДГК почти в 2.7 раза выше в группе, куда входят виды с длительным эмбриогенезом, по сравнению с группой, образуемой видами рыб с коротким эмбриогенезом.

При этом оценки, сделанные на основании непараметрического теста Уалда–Вольфовица, показывают, что различия между группами статистически достоверны ($Z = 2.06$, $p = 0.0392$). Аналогичные данные получены для лососевых рыб (табл. 2): среднее содержание ЭПК+ДГК достоверно выше в группе, образованной видами с длительным эмбриогенезом ($Z = 2.49$, $p = 0.0128$).

В то же время, описанные в литературе эксперименты, где скорость эмбриогенеза регулировали, меняя температуру инкубации икры, показали, что чем ниже температура (и чем медленнее идет развитие), тем большее число ядер клеток приходится на единицу объема мышечной ткани у предличинок обыкновенного сига, и тем больше число мышечных волокон на единицу площади среза [12]. Аналогичная закономерность – увеличение числа клеток в глазу и в грудном плавнике на момент выклева – отмечена у кумжи, развивавшейся при низкой температуре; в этих условиях у кумжи также удлинялся эмбриогенез [13]. Судя по всему, тенденция к увеличению числа миомеров при низких температурах эмбриогенеза, описанная у многих рыб, в том числе лососевидных (обзор [14]), – следствие той же самой закономерности.

Иными словами, при низкой температуре (и замедленном развитии) из питательных веществ, аккумулялированных в икринке, образуется много мелких клеток, в то время как при высокой температуре (и ускоренном развитии) – меньшее число более крупных. Это означает, в свою очередь, что эмбрионам с длительным периодом развития требуется больше ПНЖК для синтеза клеточных мембран.

В рамках данного предположения находит свое объяснение, например, тот факт, что при развитии икры, полученной от производителей, в корме которых имелся дефицит ПНЖК, отмечено нарушение нормального деления клеток (cleavage disorders) [6].

Таким образом, в работе впервые выдвинута гипотеза о связи содержания ЭПК и ДГК в мышечной ткани рыб с видоспецифичной (таксон-специфичной) длительностью эмбриогенеза. Гипотеза находит подтверждение на примере рыб, принадлежащих к семействам Coregonidae и Salmonidae. Предположения о причинах и механизмах данной связи, высказанные в настоящей работе, заслуживают дальнейшей проверки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Н.В. Бардукову и Л.С. Осецкому за обсуждение затронутых в работе проблем.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Выполнение работы поддержано грантом Российского Научного Фонда № 16-14-10001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Tolomeev A.P., Dgebuadze Y.Y. // Rev. Fish Biol. Fisher. 2018. V. 28. P. 277–299.
2. Gladyshev M.I., Glushchenko L.A., Makhutova O.N., Rudchenko A.E., Shulepina S.P., et al. // Contemp. Probl. Ecol. 2018. V. 11. P. 297–308.
3. Sushchik N.N., Gladyshev M.I., Kalachova G.S. // Food Chem. 2007. V. 104. P. 1353–1358.
4. Юровицкий Ю.Г., Нефедова З.А., Сидоров В.С. // Онтогенез. 1997. Т. 28. № 4. С. 271–278.
5. Мурзина С.А., Нефедова З.А., Рунатти П.О., Немова Н.Н., Маркова Л.В. // Онтогенез. 2012. Т. 43. № 2. С. 154–160. (Murzina S.A., Nefedova Z.A., Ripatti P.O., Nemova N.N., Markova L.V. // Russian Journal of Developmental Biology. 2012. V. 43. P. 131–136.)
6. Leray C., Nonnotte G., Roubaud P., Léger C. // Reproduction Nutrition Développement. 1985. V. 25. P. 567–581.
7. Юнева Т.В., Шульман Г.Е., Чебанов Н.А., Шенкина А.М., Виленская Н.И., Маркевич Н.Б. // Биологические науки. 1990. № 10. С. 85–89.
8. Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Makhutova O.N., Glushchenko L.A., Rudchenko A.E., et al. // Lipids. 2017. V. 52. P. 1033–1044.
9. Атлас пресноводных рыб России. В 2-х т. Москва: Наука. 2003. Т. 1. 379 с.
10. Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ. 1975. 336 с.
11. Черняев Ж.А. Воспроизводство сиговых рыб. Эколого-физиологические особенности размножения и развития. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2017. 329 с.
12. Steinbacher P., Wanzenböck J., Brandauer M., Holper R., Landertshammer J., Mayr M., Platzl C., Stoiber W. // PLoS ONE 2017. V. 12: e0185384
13. Любичкая А.И. // Изв. ест.-научн. ин-та им. П.Ф. Лесгафта. 1952. Т. 25. С. 97–112.
14. Павлов Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб. М.: ГЕОС, 2007. 264 с.

**POLYUNSATURATED FATTY ACID CONTENT IN MUSCLE TISSUE
IS ASSOCIATED WITH THE DURATION OF EMBRYO DEVELOPMENT
IN SALMONOID FISHES (SALMONOIDEI)**

**V. S. Artamonova^{a,b}, A. A. Makhrov^{a,b,#}, Corresponding Member of the RAS M. I. Gladyshev^{b,c},
N. N. Sushchik^{b,c}, and Academician Y. Y. Dgebuadze^{a,b}**

^a *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky prospect 33, Moscow, 119071, Russia*

^b *Institute of Biophysics of Siberian Branch of Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center" of Russian Academy of Sciences, Akademgorodok, 50/50, Krasnoyarsk, 660036, Russia*

^c *Institute of Biophysics of Siberian Branch of Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center" of Russian Academy of Sciences, Akademgorodok, 50/50, Krasnoyarsk, 660036, Russia*

[#]*e-mail: makhrov12@mail.ru*

A hypothesis was advanced and grounded that the total content of eicosapentaenoic (EPA, 20:5n – 3) and docosahexaenoic (DHA, 22:6n – 3) acids in fish muscle tissue is associated with the species-specific (taxon-specific) duration of embryo development. A meta-analysis of the original and published data was performed using fishes of the families Coregonidae and Salmonidae as an example. Fishes with longer embryo development times, which are observed at lower temperatures, were found to have significantly higher EPA + DHA contents in muscles as compared with species that belong to the same families, but have shorter embryo development times. The association was explained by the fact that more cells per unit tissue volume form in an embryo at lower temperatures, requiring a greater specific amount of cell membranes and, therefore, greater amounts of EPA and DHA to produce them.