

amphipodes *Gammarus lacustris*, and this phenomenon may be connected to adaptation of energy metabolism and reproductive function for extreme conditions of existence. In the tundra lakes the majority of pikes have reddish meat, and the level of total carotenoids content on the average in 2–3 times exceeds these parameters for fishes from forest-tundra lakes. Besides the differences in accumulation power substrates in a liver both muscles, and series of biochemical parameters of blood serum are found.

ВЛИЯНИЕ РАЗНОЙ СОЛЕННОСТИ НА ЛИПИДЫ АМФИПОД БЕЛОГО МОРЯ

В.В. Богдан¹, Г.А. Шкляревич², Т.Р. Руоколайнен¹, Л.В. Маркова¹

¹ Учреждение Российской академии наук Институт биологии Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск, Россия

² Петрозаводский Государственный университет, г. Петрозаводск
e-mail: gash@psu.karelia.ru

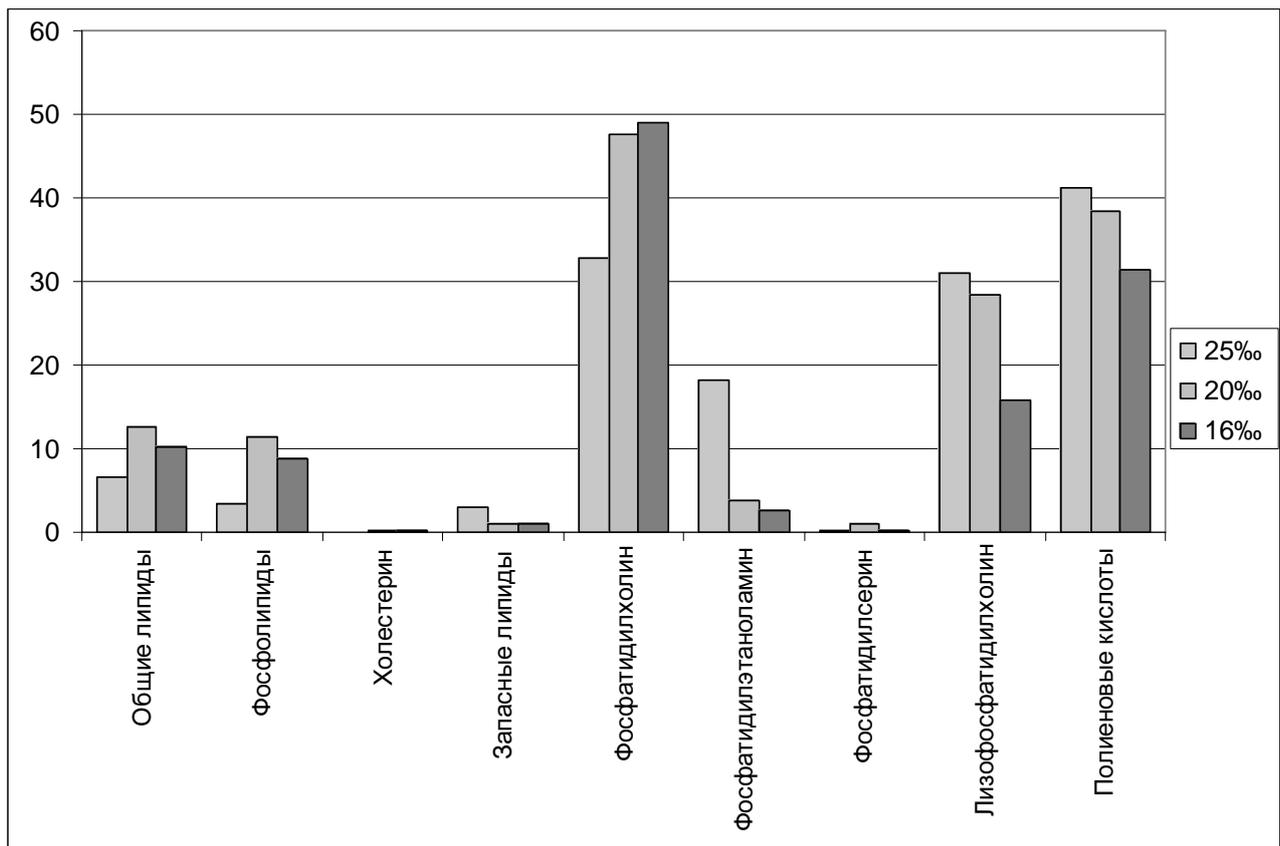
Соленость является одним из важнейших факторов в экологии гидробионтов (Хлебович, 1981). Средняя соленость вод Белого моря составляет 24,3‰. В районах, прилегающих к устьям рек, соленость снижается до 15‰ и ниже, у берегов колеблется в пределах 20–24‰, а в открытом море доходит до 26‰. Весной в период таяния льда и снега соленость воды на поверхности резко снижается. В кутовой части Кандалакшского залива распреснение происходит весной также и в результате массивных холостых сбросов воды из водохранилища (оз. Имандра) каскада Нивских ГЭС по руслу реки Нива.

Соленость влияет на обитателей различными способами: общей концентрацией, относительным содержанием солей, коэффициентом абсорбции и насыщения растворенных газов, плотностью, вязкостью и др. Кроме величины изменения солености важное значение имеет продолжительность влияния этого фактора. Подавляющее большинство работ по влиянию солености на беспозвоночных посвящено изучению физиологического воздействия и толерантного диапазона. Амфиподы *Gammarus oceanicus* являются эвригалинным видом, выдерживающим колебания солености воды в наиболее широком диапазоне. Это предполагает наличие эффективных механизмов биохимической адаптации, связанных с липидами и белками (Карпевич, 1983).

Нами был изучен липидный и жирнокислотный состав литоральных *Gammarus oceanicus* в районах Белого моря с разной соленостью воды (25, 20 и 16‰). Для анализа липидов применяли общепринятые методы липидологии с использованием тонкослойной, газожидкостной и высокоэффективной жидкостной хроматографии.

Результаты исследования показали (рис), что в условиях более низкой солености у амфипод происходит повышение количества общих липидов. При сравнении фракционного состава отмечено значительное изменение уровня структурных компонентов мембран – фосфолипидов (ФЛ) и холестерина (ХЛ). Наблюдалось увеличение содержания фосфолипидов при опреснении относительно 25‰, однако четкой корреляции при снижении солености не наблюдалось. Между тем в отношении холестерина отмечалось увеличение его содержания по мере уменьшения солености воды. При этом величина Х/ФЛ при 20‰ не отличалась от 25‰, но оказалась почти вдвое выше при 16‰. Как показано ранее, молярное соотношение холестерина к фосфолипидам является показателем микровязкости биологических мембран, обеспечивающим оптимальные межклеточные взаимодействия (Лопухин и др., 1985). Увеличение этого коэффициента при более низкой солености должно приводить к повышению вязкости и снижению проницаемости клеточной мембраны.

В соотношениях индивидуальных фосфолипидов у амфипод (Рис.) по мере снижения солености обнаружено повышение уровня фосфатидилхолина (ФХ) и уменьшение лизофосфатидилхолина (ЛФХ), особенно выраженное при 16‰. В условиях пониженной солености отмечалось также уменьшение концентрации фосфатидилэтаноламина (ФЭА) и фосфатидилсерина. Изменения состава ФЛ, их упорядоченности и упаковки в бислое играют важнейшую роль в процессах адаптации клеток к условиям окружающей среды. Однако при этом важное значение имеет сохранение стабильности в соотношениях отдельных фосфолипидных фракций, определяющих проницаемость мембран. При опреснении величина ФХ/ФЭА у амфипод оказалась значительно ниже.



Изменение состава липидов у амфипод (в % к контролю) при разной солености.

В запуске адаптационных механизмов ведущая роль отводится физическому состоянию мембран, зависящему от состава жирных кислот в липидах. Сравнительное изучение жирнокислотных спектров при разной солености показало отличия в соотношении отдельных и сгруппированных по степени насыщенности кислот в липидах амфипод. В условиях более низкой солености отмечалось прогрессирующее снижение доли насыщенных кислот (22,8%, 18,5%, 9,0%), в основном пальмитиновой, и увеличение уровня моноеновых кислот, особенно 16:1 и 18:1. В результате перестроек жирнокислотного состава при снижении солености концентрация полиеновых кислот в липидах амфипод уменьшалась. При этом в равной степени происходило снижение эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК) на 23% по сравнению с контрольной соленостью. Для мидий также было характерно снижение именно этой кислоты при уменьшении солености в аквариальном эксперименте (Нефедова и др., 2005). Изменение ЭПК в фосфолипидах отмечено при различных стрессовых воздействиях (Правдина, 1975). Это может свидетельствовать о ее определяющей роли в развитии тканевой и иммунологической устойчивости беспозвоночных, что продемонстрировано нами у осенних и летних амфипод (Богдан, Шкляревич, 2008). Величина отношения докозагксаеновой (ДГК) к эйкозапентаеновой кислоте монотонно уменьшалась по мере снижения солености (0,43; 0,41 и 0,39). При 20‰ и 16‰ наблюдалось также уменьшение доли арахидоновой кислоты в 1,2 и 2,2 раза относительно 25‰.

Полиненасыщенным жирным кислотам (ПНЖК) принадлежит важная роль в поддержании функционального состояния мембран. Наличие двойных связей в этих кислотах мешает плотной упаковке молекул в бислое, поэтому с уменьшением содержания ПНЖК в липидах их удельная плотность увеличивается, а текучесть и проницаемость бислоя, сформированного из таких липидов, снижается. Уменьшение доли ПНЖК в липидах амфипод при снижении солености воды обуславливает более высокую микровязкость мембран и, соответственно, их меньшую метаболическую и функциональную активность (Хочачка, Сомеро, 1977). В частности, изменение солености может вызывать угнетение двигательной активности организмов, относящихся к осмоконформной группе беспозвоночных животных (Горчаков, 1999). При опреснении в изучаемых нами пределах снижение доли полиеновых жирных кислот, связь которых с уровнем двигательной активности отмечалась у рыб (Шульман, Яковлева, 1983), может приводить к уменьшению подвижности амфипод.

Известно, что при изменении осмотических условий среды обитания у водных организмов интенсифицируются окислительные процессы, что приводит к усилению перекисного окисления липидов (Тарусов и др., 1969). У амфипод при более низкой солености об этом свидетельствует и нарастающее снижение уровня связанных с фосфолипидами полиненасыщенных жирных кислот.

Содержание запасных липидов у амфипод при пониженной солености оказалось существенно меньше, чем при 25‰. Однако изменения носили немонотонный характер и были несколько более выражены, особенно для триацилглицеринов, при 20‰, чем при 16‰. Наблюдаемый при меньшей солености расход энергоемких липидных компонентов в организме амфипод направлен на перестройку осморегляционной системы. Такой характер изменений считается защитной реакцией гидробионтов при различных стрессовых ситуациях, поскольку поддержание механизмов, обеспечивающих стабильность внутренней среды организма, вызывает необходимость повышения энергетических затрат.

Пониженная соленость сопряжена с возрастанием переноса ионов Na внутрь клетки, что вызывает у эвригаллиных организмов необходимость регулировать проницаемость мембран для ионов. У амфипод при снижении солености в изученных пределах (25–16‰) происходит увеличение микровязкости за счет структурных перестроек липидного бислоя с участием ФЭА, ЛФХ, Х., ПНЖК, что характеризует снижение пассивной проницаемости клеточных мембран. Однако ключевую роль в поддержании гомеостаза при изменении солености играет Na,K-АТФ-аза, которая представляет собой интегральный белок плазматической мембраны, обеспечивающий трансмембранный перенос ионов Na и K против электрохимического градиента за счет энергии АТФ. Известно, что активность Na,K-АТФ-азы зависит от содержания фосфатидилсерина (Болдырев, 1985). Отмеченное у амфипод в условиях более низкой солености уменьшение уровня этого фосфолипида обуславливает снижение активного транспорта ионов.

Альтерации мембранных липидов и их жирнокислотных радикалов обеспечивают возможность морским организмам приспособиться к колебаниям солености воды путем изменения физического состояния мембран. Основным содержанием указанных адаптивных преобразований является такое изменение обменных процессов и реактивности различных функциональных систем, которое приводит к формированию клеточной устойчивости. Между тем при солености, близкой к пределам физиологического диапазона, наблюдался несколько иной характер изменчивости показателей липидного обмена (Богдан, Шкляревич, 2008). Так, в зоне сильного опреснения (5–8‰) у амфипод наблюдалось двукратное повышение количества общих липидов при увеличении уровня запасных липидов. В соотношениях индивидуальных фосфолипидов при увеличенном уровне компонентов клеточных и субклеточных мембран, резко снижалась концентрация лизопродуктов. В структуре мембранных липидов также наблюдалось значительное (на 50%) уменьшение концентрации полиненасыщенных жирных кислот, что может определять нарушение механизмов осморегуляции у амфипод. Однако накопление токсических перекисей и переокисление липидов, по-видимому, регулируется антиоксидантной системой, удерживающей свободнорадикальные процессы на оптимальном уровне. Это, несмотря на значительное уменьшение уровня полиеновых радикалов в фосфолипидах и нарушение функциональных характеристик клеточных мембран, дает возможность части популяции выживать при критически низкой солености, хотя в этой зоне и наблюдалось ухудшение состояния гидробионтов и заморные явления (Корякин, Шкляревич, 2001).

Полученные результаты свидетельствуют о наличии у *Lagunogammarus oceanicus* определенных осморегуляторных механизмов на уровне липидов, которые позволяют отдельным популяциям этого вида обитать как в условиях с пониженной соленостью, так и переносить резкие приливно-отливные колебания солености воды в устьях рек.

Литература

Богдан В.В., Шкляревич Г.А. 2008. Оценка состояния прибрежных экосистем Белого моря по эколого-биологическим и биохимическим показателям у амфипод // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. № 1.С. 61–73.

Болдырев А.А. 1985. Биологические мембраны и транспорт ионов. М.:МГУ. 205 с.

Горчаков И.А. 1999. Анализ двигательной активности *Asterias rubens* из Белого и Баренцева морей при различной солености // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. Петрозаводск. С. 75–76.

Карпевич В.А. 1983. Реакция гидробионтов на загрязнение. М.: Наука. 185 с.

Корякин А.С., Шкляревич Г.А. 2001. Влияние опреснения на литоральные сообщества в кутовом участке Кандалакшского залива // Проблемы изучения рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск, С. 81–83.

Лопухин Ю.М., Арчаков А.И., Владимиров Ю.А., Коган Э.М. 1985. Холестеринос. М.: Медицина. 351 с.

Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р., Алексеева Н.Н., Васильева О.Б., Рипатти П.О. и др. 2005. Последствия влияния опреснения воды на липидный и жирнокислотный состав мидий Белого моря. // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Петрозаводск. С. 148–154.

Правдина Н.И. 1975. Значение жирнокислотных радикалов в структурной гетерогенности и метаболизме фосфолипидов // Успехи совр. биологии. Т.79. №2. С.205–224.

Тарусов Б.Н., Доскоч Я.Е., Козлов Ю.П. и др. 1969. О факторах, определяющих энергетику организмов при адаптации к осмотическим условиям. Ж. Биофизика. Т.14. Вып. 2. Хлебович В.В. 1981. Акклимация животных организмов. Л.: Наука, 136 с.

Хочачка П., Сомеро Д. 1977. Биохимическая адаптация. М.: Мир. 568 с.

Шульман Г.Е., Яковлева К.К. 1983. Гексаеновая кислота и естественная подвижность рыб // Журн. общ. биол. Т.44. № 4. С. 529–540.

EFFECT OF SALINITY OF WHITE SEA ON LIPIDS COMPOSITION OF AMPHIPODS

V.V. Bogdan¹, G.A. Schkljarevitch², T.R. Ruokolainen¹, L.V. Markova¹

¹ Institute of Biology of Karelian Research Centre
of Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

² Petrozavodsk State University, Department of Ecology and Biology, Petrozavodsk
e-mail: gash@psu.karelia.ru

The effect of salinity on lipids, phospholipids and fatty acid composition of White Sea amphipods was investigated.

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ГЕМОГЛОБИНА *CHIRONOMUS PLUMOSUS* (L.)

В.В. Большаков, А.М. Андреева

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок, Ярославская обл., Россия
e-mail: victorb@ibiw.yaroslavl.ru

Внеклеточные гемоглобины беспозвоночных, растворенные непосредственно в гемолимфе, как правило, имеют высокие величины молекулярной массы, достигающие 6000 kDa и выше, в отличие от внутриклеточных гемоглобинов, имеющих низкие величины молекулярной массы (Проссер, 1977; Уайт и др., 1982).. Исключением из этой закономерности является гемоглобин мотыля: его низкомолекулярный гемоглобин является внеклеточным белком, который растворен непосредственно в гемолимфе (Алякринская, 1979). У разных видов хирономид обнаружено более 10 фракций гемоглобинов. Согласно литературным сведениям гемоглобин хирономид представлен, в основном, мономерными (белки, состоящие из одной полипептидной цепи) и димерными (белки, состоящие из двух полипептидных цепей) формами (Schmidt, 1988). По некоторым данным (Tichy, 1975, 1981) гемоглобин мотыля из рода *Camptochironomus* имеет молекулярную массу около 16 kDa и представлен 12-ю фракциями. По данным других авторов (Rishi, 1996) у гемоглобинов *Ch. Ramosus* описано 11 фракций, из которых три приходится на мономеры, семь – на димеры и один гемоглобин является мономерным белком, способным к образованию димеров. Согласно данным Вебера (Weber, 1980) гемоглобин хирономид представлен не только мономерами и димерами, но и тетрамерами, находящимися в гемолимфе в свободном состоянии. Соотношение структурных форм может быть обусловлено рядом факторов, среди которых рН гемолимфы: в ще-