

- Bodaly R.A., Rudd J.W.M., Fudge R.J.P. et al. Mercury concentrations in fish related to size of remote Canadian Shield lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. V. 50. P. 980–987.
- Cabana G., Rasmussen J.B. Modeling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes // Nature. 1994. V. 372. P. 255–257.
- Greenfield B.K., Hrabik T.R., Harvey C. J. et al. Predicting mercury levels in yellow perch: use of water chemistry, trophic ecology and spatial taints // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2001. № 58. P. 1419–1429.
- Haines T.A., Komov V.T., Jagoe C.H. Lake acidity and mercury content of fish in Darwin National Reserve, Russia // Environ. Pollut. 1992. V. 78, P. 107–112.
- Joiris Claude R., Holsbeek Ludo, Moatemri Nejib Laroussi. Total and methylmercury in sardines *Sardinella aurita* and *Sardina pilchardus* from Tunisia / Marr. Pollut. Bull. 1999. V.38. №3. P.188–192.
- Rider Steven J., Adams Douglas H. Mercury concentrations in spotted seatrout (*Cynoscion nebulosus*) from northwest Florida / Gulf. Mex. Sci. 2000. V.18, №2, P. 97–103.
- Verta M., Rekolainen S., Kinnunen K. Causes of increased fish mercury levels in Finnish reservoirs // Publications of the Water Research Institute, National Board of Waters, Finland. 1986. V. 65. P. 44–58.
- Watras C.J., Back R.C., Halvorsen S. Bioaccumulation of mercury in pelagic fresh water food webs // Sci. Total Environ. 1998. V. 219. P. 183–208.

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ НЕКОТОРЫХ КАРПОВЫХ РЫБ В ПРЕДНЕРЕСТОВЫЙ ПЕРИОД

Н.И. Комова

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

Важнейшим условием существования особей в популяции является их разнокачественность, обеспечивающая стабильность популяции в целом. Изучение распределения и изменчивости содержания липидов и отдельных липидных компонентов в различных органах и тканях рыб имеет большое значение для выявления их роли в адаптационных механизмах организма (Сидоров, Шатуновский, 1983), сохранения биоразнообразия водоемов (Шатуновский, 1998), а также для решения задач воспроизводства рыбных запасов. По достижении половозрелости все обменные процессы, происходящие в организме самок связаны со значительными затратами пластических и энергетических веществ на созревание ооцитов, тогда как у самцов затраты на генеративный обмен значительно ниже.

Цель данной работы состояла в сравнении изменчивости биохимических показателей органов и тканей карповых рыб перед нерестом. Исследования проведены на трех основных промысловых видах карповых рыб Рыбинского водохранилища – леще *Abramis brama*, плотве *Rutilus rutilus* и синце *Abramis ballerus*.

Материал и методика

Материал собирали в течение двух лет в конце апреля – начале мая на речных и устьевых нерестилищах р. Сить, впадающей в Рыбинское водохранилище. Все рыбы имели гонады на IV стадии зрелости. Сравнивали выборки, состоящие из особей наиболее массовых размерно-возрастных групп, составляющих основу нерестового стада. Так, длина тела самок леща 330–420 мм и возраст 11–16 лет, а самцов – 300–400 мм и 10–16 лет, самок плотвы – 140–300 мм и 5–11 лет, а самцов – 130–210 мм и 5–9 лет, самок синца – 230–300 мм и 7–11 лет, самцов – 230–270 мм и 7–10 лет, соответственно. Анализ содержания белка, воды, суммарных липидов и их фракций проводили по общепринятым методикам. Коэффициенты вариации рассчитывали отдельно для каждой выборки с разных нерестилищ в разные годы. Всего обработано 488 экз. рыб, проведен биохимический анализ 1064 проб.

Результаты

Наиболее стабильным, по сравнению с другими тканями, оказался биохимический состав головного мозга (табл. 1). Для него отмечена самая низкая вариабельность общих липидов. Мозг особенно богат фосфолипидами, это наименее изменчивый компонент не только в мозге, но и во всех

исследованных тканях. Коэффициенты вариации белка, общих липидов, воды и фосфолипидов составили менее 10%. Довольно высокими в мозге оказались коэффициенты вариации лишь эфиров холестерина, хотя в других тканях содержание этого запасного компонента варьировало в значительно большей степени.

Таблица 1

Пределы колебаний коэффициентов вариации (CV%) биохимических показателей мозга и печени у леща из разных преднерестовых скоплений в разные годы (n – число рыб)

Показатели	Мозг				Печень			
	самки	n	самцы	n	самки	n	самцы	n
% от сырой массы ткани								
Общие липиды	9–10	33	3–6	15	10–11	22	12–20	24
Белок	5–9	33	2–5	15	6–9	22	9–12	24
Вода	1–3	33	0.6–1	15	2	22	2	24
% от сухой массы ткани								
Общие липиды	3–4	33	2–3	15	6–8	22	13–16	24
Белок	3–4	33	1–3	15	2	22	3–4	24
Фосфолипиды	9–10	18	5–8	10	6–10	18	6–10	10
Холестерин	14–31	18	8–13	10	45–55	18	18–30	10
Триацилглицерины	14–31	18	8–13	10	16–31	18	27–31	10
Эфиры холестерина	37–42	18	28–48	10	46–65	18	36–63	10

В преднерестовый период в печени самок и самцов вариабельность фосфолипидов была близка и не превышала 10%, триацилглицеринов – у самок несколько ниже, тогда как вариабельность холестерина была значительно выше по сравнению с самцами (табл. 1).

Изучение возрастной изменчивости липидного состава мышц и гонад показало, что у леща максимальные значения коэффициентов вариации липидных фракций (39–41%) отмечены для гонад самых крупных и старших самок 17 лет (за исключением холестерина), при этом в их мышцах, а также мышцах самцов того же возраста коэффициенты вариации минимальны (5–17% для самок и 2–12% для самцов). У плотвы более высокая вариабельность всех фракций и особенно общих липидов (14–17% для мышц и 6% для гонад) и триацилглицеринов (82–94% и 42–45%, соответственно) отмечены у самок 6 и 7 лет.

На уровне выборок коэффициенты вариации общего биохимического состава мышц у исследованных рыб не очень велики (табл. 2). Содержание липидов наиболее изменчивым оказалось у леща и самцов синца, минимальная вариабельность отмечена у самцов плотвы. Для мышц самок леща и плотвы характерна более высокая изменчивость общих липидов, фосфолипидов, холестерина и особенно триацилглицеринов по сравнению с самцами, только у синца вариабельность общих липидов выше у самцов. Триацилглицерины, накопление и использование которых зависит от множества факторов, являются очень вариабельным компонентом в тканях (табл. 2). Доля еще одного запасного компонента – эфиров холестерина невелика, но изменчивость его в мышцах и гонадах высокая.

Вариабельность содержания общих липидов в гонадах самок всех изученных видов значительно меньше по сравнению с их мышцами, а также мышцами и гонадами самцов. Для яичников в преднерестовый период характерна также минимальная изменчивость всех липидных фракций (табл. 2). Хотя коэффициенты вариации холестерина в целом у плотвы ниже, чем у леща, однако у каждого вида изменчивость содержания этого компонента в гонадах самок меньше, чем в мышцах рыб обоих полов и семенниках. Для яичников леща в основном характерны более высокие, чем у плотвы и синца, коэффициенты вариации исследованных биохимических показателей за исключением лишь запасных липидов (табл. 2).

Обсуждение

Невысокие коэффициенты вариации биохимического состава головного мозга леща в весенний период (табл. 1) свидетельствуют о незначительной изменчивости и постоянстве содержания белка, липидов и их отдельных фракций, что способствует сохранению нормальной жизнедеятельности одного из наиболее важных органов. Так, известно, что липидный состав пищи практически не сказывается на составе липидов мозговых мембран (Крепс, 1979, 1981), а при голодании у рыб в первую очередь истощаются печень и мышцы, тогда как жировой запас в мозге практически не меняется (Лав, 1976).

Печень имеет очень высокий уровень метаболической активности. Здесь реэстерифицируются липиды пищи, откуда разносятся кровью в другие ткани и жировые депо, мобилизующиеся из депо липиды вновь переносятся в печень – основное место их окисления и синтеза (Лапин, Шатуновский, 1981; Загорских, Кирсипуу, 1990; Шатуновский, 2004). Судя по нашим данным, коэффициенты вариации наиболее значимого запасного компонента – триацилглицеринов в печени достигают 31%. Высокая вариабельность холестерина и его эфиров перед нерестом, скорее всего, связана с участием печени в синтезе различных соединений, поступающих в созревающие ооциты, а также с высокой ролью печени в обмене холестерина (Сидоров, 1983; Макеева, 1992).

Общий биохимический состав и фракционный состав липидов оказались более изменчивыми в мышцах и гонадах.

Количество фосфолипидов в тканях, по сравнению с другими фракциями, в меньшей степени связано с физиологическим состоянием рыб. Оно не зависит от особенностей питания, в частности, при голодании у радужной форели фосфолипиды мобилизовались из мышц и печени в последнюю очередь, после триацилглицеринов (Henderson, Almatar, 1989), во время нерестовой миграции у кеты количество мышечных фосфолипидов оставалось постоянным (Henderson, Tocher, 1987). Ранее нами (Комова, 2001) было показано, что на фоне сезонных колебаний липидов фосфолипидам присущи лишь незначительные изменения, так у леща сезонный размах колебаний коэффициентов вариации фосфолипидов в октябре – мае в мышцах самок составлял 10–22%, а у самцов 13–18%, в гонадах – 7–33% и 4–15%, соответственно. Перед нерестом вариабельность фосфолипидов во всех тканях также невелика, в основном она не превышала 18%, единственным исключением оказались мышцы самок леща, в которых максимальное значение CV=23% (табл. 1, 2).

Содержание еще одного структурного компонента – холестерина в тканях изменялось в течение года в большей степени, чем фосфолипидов. Значения коэффициентов вариации холестерина для мышц леща в разные месяцы составляли у самок от 6 до 63% и от 57 до 61% у самцов, а для гонад – от 15 до 51% у самок и от 22 до 24% у самцов (Комова, 2001). Использование этого липида в процессах биосинтеза, а также в регуляции проницаемости мембран является причиной его более высокой, по сравнению с фосфолипидами, изменчивости в мышцах не только в процессе созревания гонад, но и в преднерестовый период (табл. 2).

Таблица 2

Пределы колебаний коэффициентов вариации (CV%) биохимических показателей мышц (над чертой) и гонад (под чертой) у леща, плотвы и синца из разных преднерестовых скоплений в разные годы (n – число рыб)

Показатели	Лещ		Плотва		Синец	
	самки (n = 111)	самцы (n = 108)	самки (n = 125)	самцы (n = 114)	самки (n = 16)	самцы (n = 14)
% от сырой массы ткани						
Общие липиды	<u>13–35</u> 5–18	<u>12–27</u> 8–35	<u>8–16</u> 7–10	<u>9–13</u> 9–26	<u>8–15</u> 7–8	<u>10–27</u> 15–21
Белок	<u>3–6</u> 3–6	<u>3–6</u> 4–10	<u>3–4</u> 2–4	<u>3–4</u> 9–19	<u>2–6</u> 4–5	<u>2–3</u> 7–10
Вода	<u>0.6–1</u> 1–4	<u>0.8–1</u> 0.5–1	<u>0.6–0.9</u> 1–2	<u>0.8</u> 1–2	<u>0.4–1</u> 2–3	<u>0.5–0.7</u> 1–2
% от сухой массы ткани						
Общие липиды	<u>10–30</u> 4–14	<u>11–25</u> 8–27	<u>8–13</u> 5–8	<u>7–12</u> 6–18	<u>7–18</u> 3–4	<u>8–29</u> 10–14
Белок	<u>0.4–1</u> 1–3	<u>0.5–1</u> 1–5	<u>0.8–0.5</u> 1–2	<u>0.3–0.5</u> 1–4	<u>0.3–0.9</u> 0.8–1	<u>0.4–1</u> 3–4
Фосфолипиды	<u>12–23</u> 7–18	<u>9–18</u> 7–14	<u>9–16</u> 7–10	<u>7–10</u> 8–14	–	–
Холестерин	<u>23–65</u> 25–	<u>28–64</u> 19–67	<u>16–38</u> 11–24	<u>15–30</u> 15–24	–	–
Триацилглицерины	<u>25–66</u> 19–32	<u>23–56</u> 28–74	<u>44–76</u> 18–45	<u>39–59</u> 39–54	–	–
Эфиры холестерина	<u>38–61</u> 39–53	<u>37–70</u> 30–50	<u>67–71</u> 32–91	<u>54–78</u> 58–79	–	–

Летом во время нагула липиды запасаются в депо (мезентериальной ткани, печени, мышцах) преимущественно в виде триацилглицеринов (Сидоров, 1983; Sheridan, 1988; Нефедова и др., 2005). В конце нагульного периода для мышц леща мы отмечали большую степень изменчивости триацилглицеринов: коэффициенты вариации у самок с гонадами в разной степени зрелости оказались от 27% у впервые нерестящихся (II-III стадия зрелости) до 81% у неполовозрелых особей, а у самцов в этот период вариабельность составила 55%. После зимнего голодания карповые начинают питаться задолго до нереста (Лапина, 1978; Лапин, Лапина, 1982), от эффективности питания зависит степень накопления запасных липидов и их изменчивость в печени, мышцах и гонадах. В преднерестовый период очень высока интенсивность обменных процессов. Запасные липиды из жировых депо обеспечивают энергетические затраты в ходе нерестовой миграции, содержание их в депо значительно снижается (Kurita, 2003). Липиды и белки мышц у самок также используются в генеративном обмене на заключительной стадии созревания ооцитов, при этом наиболее активно утилизируются триацилглицерины (Henderson, Tocher, 1987; Jensen, Taylor, 2002). Показано, что у самок выше масштабы генеративного синтеза, на который они тратят больше энергии, чем самцы, тогда как у последних больше энергии расходуется на нерестовую активность (Шульман, 1972; Лапина, 1978; Шатуновский, 1980, 2004; Flath, Diana, 1985). Следовательно, высокие значения коэффициентов вариации триацилглицеринов в мышцах и значительно более низкие – в гонадах самок одинаковой стадии зрелости (в преднерестовом состоянии) (табл. 2) являются свидетельством того, что вариабельность запасных липидов в гонадах и в мышцах зависит не только от степени зрелости половых продуктов, поступления липидов с пищей, расходования их в процессах энергетического и генеративного обмена, но также и от перераспределения по органам и тканям с целью обеспечения оптимального для вида биохимического состава созревающих ооцитов.

Эфиры холестерина являются универсальными запасными веществами, предшественниками структурного элемента – холестерина и энергетических – жирных кислот (Сидоров и др., 1994). Вероятно, с этим и связана очень высокая степень их изменчивости во всех исследованных тканях в преднерестовый период, период активного энергетического и генеративного обмена.

Сравнение яичников леща и плотвы перед выметом икры показало более высокую вариабельность большинства биохимических показателей у леща (табл. 2). Полагаем, что это может быть связано с гетерогенностью физиологического состояния гонад, свойственной лещу. Ранее у рыбинского леща наблюдали тенденцию к порционности нереста (Леви, 1953), в дальнейшем такие самки в нерестовом стаде отсутствовали, уже много лет всем производителям леща свойственно единовременное икрометание (Володин, 1983). Однако Халько и Таликина (1993) все же отмечали асинхронность роста ооцитов старшей генерации у леща из р. Сить.

Высокие коэффициенты вариации липидов у плотвы 6–7 лет длиной от 170 до 217 мм скорее всего обусловлены тем, что в этой группе оказались как менее жирные растительноядные, так и более жирные моллюскоядные особи, поскольку по данным Касьянова и Изюмова (1997), именно в размерной группе 180–220 мм встречаются рыбы с разным типом питания.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что в преднерестовый период у самцов более высокие показатели изменчивости биохимического состава тканей. Минимальная изменчивость липидов гонад самок является следствием поддержания оптимального биохимического состава яичников за счет мышц, что не характерно для самцов, имеющих более стабильный состав мышц по сравнению с семенниками. Наблюдаемые различия вариабельности биохимического состава определяются физиологическими особенностями органов и тканей, функциональными особенностями липидных фракций, разной интенсивностью генеративных процессов у самок и самцов, видовой специфичностью гонадогенеза, экологическими особенностями видов в целом.

Литература

- Володин В.М. 1983. Некоторые особенности формирования и современное состояние структуры популяций леща *Abramis brama* (L.) волжских водохранилищ / Пресноводные гидробионты и их биология. Ред. А.В. Монаков. Л.: Наука. С. 170–184.
- Загорских О.М., Кирсипуу А.А. 1990. Сравнительная характеристика липидного состава мышц и печени лещей после зимовки и летнего нагула / Биохимия экто- и эндотермных организмов в норме и при патологии. Ред. В.С. Сидоров, Р.У. Высоцкая. Петрозаводск: Карельский научный центр АН СССР. С. 27–33.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. 1997. Изменчивость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище / Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ред. Н.П. Прокофьев. Ярославль. С. 132–152.

- Комова Н.И. 2001. Динамика биохимического состава тканей леща *Abramis brama* (Cyprinidae) при созревании гонад // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 3. С. 408–415.
- Крепс Е.М. 1979. Клеточные липиды и их роль в адаптации водных организмов к условиям существования / Физиология и биохимия морских и пресноводных животных. Ред. Е.М.Крепс. Л.:Наука. С.3–21. – 1981. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. Л.: Наука. 339 с.
- Лав Р.М. 1976. Химическая биология рыб / Пер. с англ. М.: Пищ. пром-сть. 350с.
- Лапин В.И., Лапина Н.Н. 1982. Особенности динамики физиолого-биохимических показателей генеративного синтеза самок некоторых карповых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 2. С. 285–293.
- Лапин В.И., Шатуновский М.И. 1981. Особенности состава, физиологическое и экологическое значение липидов рыб // Успехи соврем. биологии. Т.92. Вып.3(6). С. 380–394.
- Лапина Н.Н. 1978. Сезонные изменения биохимического состава органов и тканей плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Можайского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т.18. Вып.6(113). С. 1099–1109.
- Леви Л.А. 1953. О некоторых особенностях полового цикла леща Рыбинского водохранилища // Изв. ВНИОРХ. Т. XXXIII. С. 54–65.
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ. 216 с.
- Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р., Васильева О.Б., Немова Н.Н., Кашулин Н.А. 2005. Некоторые показатели липидного обмена самок разновозрастной ряпушки *Coregonus albula* в период нагула из оз. Сямозеро (Карелия) и оз. Ковдор (Мурманская область) // Вопр. ихтиологии. Т.45. № 5. С. 689–694.
- Сидоров В.С. 1983. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л.: Наука. 240 с.
- Сидоров В.С., Шатуновский М.И. 1983. Теоретические и практические аспекты экологической биохимии рыб / Сравнительная биохимия водных животных. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 5–17.
- Сидоров В.С., Лизенко Е.И., Рипатти П.О. 1994. Эволюционные аспекты экологической биохимии липидов рыб / Теоретические аспекты экологической биохимии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 5–36.
- Халько В.В., Таликина М.Г. 1993. Сравнительная характеристика преднерестового состояния гонад репродуктивных изолятов фитофильных рыб Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 33. № 2. С. 241–247.
- Шатуновский М.И. 1980. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука. 288с. – 1998. Проблема снижения биоразнообразия пресноводных водоемов // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 441–444. – 2004. Некоторые биохимические показатели развития воспроизводительной системы рыб / Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Мат-лы междунар. конф. 6–9 сентября 2004. Петрозаводск. С. 148–149.
- Шульман Г.Е. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищевая пром-сть. 368 с.
- Flath L.E., Diana J.S. 1985. Seasonal energy dynamics of the alewife in southeastern lake Michigan // Trans. Amer. Fish. Soc. V.114. № 3. P. 328–337.
- Henderson R.J., Almatar S.M. 1989. Seasonal changes in the lipid composition of herring (*Clupea harengus*) in relation to gonad maturation // J. Mar. Biol. Assoc. V. 69. № 2. P. 323–334.
- Henderson R.J., Tocher D.R. 1987. The lipid composition and biochemistry of freshwater fish // Prog. Lipid Res. V. 26. P. 281–347.
- Jensen B.H., Taylor M.H. 2002. Lipid transport in female *Fundulus heteroclitus* during the reproductive season // Fish Physiol. and Biochem. V. 25. P. 141–151.
- Kurita Y. 2003. Energetics of reproduction and spawning migration for Pacific saury (*Cololabis saira*) // Fish Physiol. and Biochem. V. 28. P. 271–272.
- Sheridan M.A. 1988. Lipid dynamics in fish: aspects of absorption, transportation, deposition and mobilization // Comp. Biochem. Physiol. V.90B. № 4. P.679–690.

VARIABILITY OF BIOCHEMICAL INDICES OF CYPRINID FISHES DURING THE PRESPAWNING PERIOD

N. I. Komova

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok,
Yaroslavl obl., Russia, e-mail: komova@ibiw.yaroslavl.ru

The pattern of variability of the total biochemical composition and the fractional composition of lipids in the tissues of bream *Abramis brama*, roach *Rutilus rutilus* and blue bream *Abramis ballerus* during the prespawning period was studied. Neutral reserve lipids (triacylglycerols, cholesteryl esters) are found to be the most variable component in brain, liver, muscles and gonads. The variability of ovaries lipids was determined to be lower than one of muscles in fishes of both sexes and testes, being the consequence of maintenance of optimal oocyte biochemical composition before spawn. The differences in variability of tissue biochemical composition in the investigated species of fish were revealed. These differences are caused by the specific character of gonads maturation in the species, and also by the ecological characteristics of species.