

**МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО  
ОБРАЗОВАНИЯ УССР  
ХАРЬКОВСКИЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
И ОРДЕНА ДРУЖБЫ НАРОДОВ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ИМЕНИ А.М.ГОРЬКОГО**

---

*На правах рукописи*

**БОГДАН ВАЛЕНТИНА ВАСИЛЬевна**

**УДК 577.115+597.554.3+574.3+574.2+591.2**

**ЛИПИДЫ МОЛОДИ КАРПА В ПРОЦЕССЕ ЗИМОВКИ**

**03.00.04 - биологическая химия**

**А В Т О Р Е Ф Е Р А Т**

**диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук**

**ХАРЬКОВ 1986**

Работа выполнена в лаборатории биохимии Института биологии Карельского филиала АН СССР (г.Петрозаводск).

Научный руководитель: кандидат биологических наук  
старший научный сотрудник  
В.С.СИДОРОВ

Официальные оппоненты: доктор медицинских наук,  
профессор БЕЛОУС А.М.  
(НИИ проблем криобиологии и  
криомедицины АН УССР, г.Харьков)

доктор биологических наук,  
профессор ШУЛЬМАН Г.Е.  
(Институт биологии южных морей  
АН СССР, г.Севастополь)

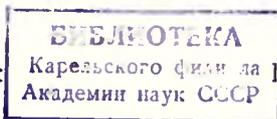
Ведущая организация: Институт биологии внутренних вод  
АН СССР (г.Борок Ярославской  
области).

Защита состоится "....." \_\_\_\_\_ 1986 года  
в 15час.15 мин. на заседании специализированного совета  
К 068.31.04 в Харьковском государственном университете  
имени А.М.Горького (310077, Харьков, пл.Дзержинского,4  
биофак, ауд. 111-15).

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной науч-  
ной библиотеке Харьковского госуниверситета.

Автореферат разослан "....." \_\_\_\_\_ 1986 года.

Ученый секретарь  
специализированного совета  
кандидат биологических наук



Маковоз Р.К.

Актуальность проблемы. Липиды играют важную физиологическую роль на всех этапах жизненного цикла рыб и чрезвычайно чувствительны к экологическим факторам, что позволяет использовать их характеристики в качестве индикаторов состояния рыб при различных условиях обитания. Эколого-физиологические исследования липидного статуса рыб успешно развиваются в разных направлениях: в связи с проблемами годовых и жизненных циклов, возрастной изменчивости, адаптации к различным факторам биогенного и абиогенного характера. К настоящему времени как в отечественной, так и в зарубежной литературе по биохимии и физиологии рыб накоплен и в значительной мере осмыслен огромный материал по липидам (Шульман, 1972; Хочачка, Сомеро, 1977; Шатуновский, 1980; Крепе, 1981; Сидоров, 1983; Love, 1970).

Все эти достижения открывают перспективу в использовании показателей липидного обмена для понимания функциональных нарушений в жизнедеятельности отдельных видов рыб, имеющих важное практическое значение. В Проекте Основных направлений экономического и социального развития СССР на 1986-1990 годы и на период до 2000 года поставлена задача "расширить работы по созданию прудовых рыбных хозяйств, повсеместно использовать их возможности для увеличения рыбных ресурсов", что невозможно без изучения биохимических особенностей адаптации рыб. В частности, это касается проблемы сохранения молоди карпа в зимний период. Имеются основания считать, что именно нарушения в липидном обмене являются одной из причин, вызывающих высокую смертность молоди в зимовальных прудах. В пользу важности такого подхода говорят исследования по липидам молоди карпа при разных типах кормления и плотностях посадки (Ляпкратова, 1972; Ананьев, 1973).

Большой интерес представляют также исследования взаимосвязи между содержанием мембранных липидов и уровнем циклических нуклеотидов у молоди карпа, как показателя резистентности рыб к действию неблагоприятных факторов или нарушения биохимических механизмов адаптации.

Таким образом, чтобы дополнить наметившийся теоретический пробел в изучении липидного обмена у молоди карпа и приблизиться к решению практически важного вопроса о причинах

низкой выживаемости рыб и задумана настоящая диссертационная работа, являющаяся самостоятельным разделом двух научно-исследовательских тем лаборатории биохимии Института биологии Карельского филиала АН СССР, включенных в КИП "Пруд": "Биохимические аспекты зимовки карпа" и "Влияние экологических факторов на биохимический статус рыб".

Цели и задачи работы. Целью настоящей работы являлось изучение липидного и жирнокислотного состава печени и мышц молоди карпа в различных эколого-физиологических ситуациях при зимовке в Центральных и Северо-западных районах страны.

Основные задачи работы заключались в следующем:

1. Выяснить закономерности сезонной динамики запасных и мембранных липидов и их жирнокислотных спектров у карпа.
2. Исследовать влияние на липидный и жирнокислотный состав рыб неблагоприятных факторов зимовки, таких как предельно низкие температуры, травмирование, инвазионные болезни, вызываемые простейшими.
3. Определить уровень циклических нуклеотидов в тканях молоди карпа при указанных воздействиях и сопоставить изменения в циклазной системе с изменениями в липидах.

Научная новизна. Впервые изучена динамика содержания запасных и мембранных липидов в печени и мышцах и их жирнокислотных спектров в процессе зимовки карпа. Показано адаптивное значение уменьшения уровня докозагексаеновой и арахидоновой жирных кислот в фосфолипидах и коэффициента ненасыщенности при низких температурах, что коррелирует с уменьшением активности рыб. Обнаружена четкая зависимость между уровнем полиеновых жирных кислот в фосфолипидах печени и мышц и физиологическим состоянием годовиков карпа в конце зимовки. Получены новые данные об изменении липидного статуса молоди карпа при критически низких температурах ( $0-0,2^{\circ}$ ) как в природных условиях, так и в модельном эксперименте, которое при хроническом воздействии фактора приводит к нарушению структурной организации биомембран. Впервые изучено влияние травмирования и протозойных инвазий на липидный комплекс печени и мышц. Установлена взаимосвязь между уровнем фосфолипидов и содержанием циклических нуклеотидов в тканях годовиков карпа при действии неблагоприятных факторов зимовки.

Практическое значение. Полученные результаты позволили уточнить нижний допустимый предел температур в водоеме (не ниже  $1^{\circ}$ ), при котором молодь карпа может зимовать без патологических нарушений в обмене веществ, и могут служить основой для оптимизации технологического процесса искусственного выращивания рыбопосадочного материала.

Характеристика тканевых липидов позволит оценивать физиологическое состояние молоди карпа в период зимовки. Определение в тканях лизофосфатидилхолина может быть использовано для оценки степени биохимических нарушений при различных неблагоприятных воздействиях в зимний период.

Апробация работы. Материалы диссертационной работы были доложены на VI Всесоюзной конференции по экологической физиологии (Сыктывкар, 1982), V и VI Всесоюзных конференциях по экологической физиологии и биохимии рыб (Севастополь, 1982; Вильнюс, 1985), совместном совещании Советского и ГДР биохимических обществ "Современные проблемы биохимии и биотехнологии" (Рига, 1985), V Всесоюзной конференции по биохимии мышц (Телави, 1985).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 5 статей и 7 тезисов.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, описания методов исследования, изложения результатов и их обсуждения, выводов и списка литературы. Работа изложена на 206 страницах машинописного текста, содержит 23 таблицы, 23 рисунка и 7 таблиц в приложении. Список литературы включает 294 названия, в том числе 183 работы отечественных и 114 зарубежных авторов.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования служили сеголетки и годовики карпа *Surginus carpio L.* из экспериментальных прудов БИМИПРХа (Московская обл.) и Сямозерского рыбопроизводного завода (Карельская АССР). Для анализа липидов брали сборные навески печени и мышц и фиксировали смесью хлороформа с метанолом. Липиды экстрагировали по методу Фолча (Folch et al., 1957). Разделение общих липидов на фракции проводили методом одномерной тонкослойной хроматографии на пластинках "Силуфол", используя систему растворителей: петролейный эфир-серный

эфир-уксусная кислота (90:10:2, по объему). Количественное определение общих фосфолипидов, триацилглицеринов и эфиров холестерина проводили гидроксаматным методом (Сидоров и др., 1972). Холестерин определяли по реакции с окрашивающим реагентом (Engelbrecht et al., 1974). Фосфолипиды разделяли на пластинках с силикагелем в системе растворителей: хлороформ-метанол-вода (65:25:4, по объему). Содержание индивидуальных фосфолипидов определяли по фосфору (Rouser et al., 1966).

Жирнокислотный состав фосфолипидов и триацилглицеринов изучали с помощью газожидкостной хроматографии. Метилловые эфиры жирных кислот получали прямым метилированием в абсолютном метаноле, содержащем 8% хлористого ацетила (Цыганов, 1971). Полученные пробы анализировали на хроматографе "Хром-41" с ионизационно-пламенным детектором со стеклянными колонками длиной 2,4 м и внутренним диаметром 3 мм, заполненными 15%-ным диэтиленгликольсукцинатом на хромосорбе W-AW, I20-I40 меш. Скорость газа-носителя гелия—60 мл/мин., температура термостата колонок 170°. Относительное содержание индивидуальных жирных кислот высчитывали по площади под пиками на хроматограмме триангуляционным методом.

Циклические нуклеотиды определяли протеин-сатурационным методом с последующим осаждением нуклеотид-белкового комплекса сульфатом аммония (Gilman, 1970).

Для статистической обработки данных использовали общепринятые методы (Плюхинский, 1970).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

I. Сезонная динамика липидов молоди карпа. Исследование сезонной динамики содержания липидов у молоди карпа из экспериментальных прудов ВНИПРХа показало, что количество общих липидов перед зимовкой составляло в среднем 3,6% в печени и 2,9% в мышцах к сырой массе, что соответствует нормативным показателям (Белобородова, Бурлаков, 1984). В ходе зимовки происходило уменьшение содержания триацилглицеринов в печени и мышцах (табл. I), что отмечено многими авторами в периоды зимовки, нереста и миграции у рыб, то есть состояниях, требующих энергетических затрат (Шульман, 1972; Комарова, 1980; Сидоров, 1983). Содержание фосфолипидов в печени в процессе зимовки увеличилось, а в мышцах оставалось примерно на одном уровне.

Таблица I.

Сезонные изменения липидного состава печени и мышц молоди карпа ( в % к сухой массе )

липидные фракции	ноябрь	январь	апрель	июль
<b>П Е Ч Е Н Ь</b>				
Общие липиды	12,6±0,4	13,3±0,3	12,8±0,4	16,5±0,5
Фосфолипиды	7,6±0,3	9,5±0,5	10,4±0,4	9,9±0,3
Триацилглицерины	3,4±0,3	2,7±0,1	1,7±0,1	5,4±0,2
Эфиры холестерина	1,2±0,1	0,7±0,1	0,3±0,03	0,8±0,08
Холестерин	0,4±0,05	0,4±0,04	0,4±0,07	0,4±0,03
<b>М Ы Ш Ц Ы</b>				
Общие липиды	12,1±0,4	9,2±0,3	8,7±0,3	9,3±0,3
Фосфолипиды	7,4±0,3	7,0±0,2	7,2±0,4	6,3±0,3
Триацилглицерины	4,3±0,3	1,7±0,1	1,1±0,1	2,5±0,2
Эфиры холестерина	0,2±0,05	0,2±0,03	0,1±0,03	0,3±0,07
Холестерин	0,2±0,03	0,3±0,08	0,3±0,04	0,2±0,03

При переходе годовиков в летний период на активное питание количество триацилглицеринов (особенно в печени) увеличилось, а концентрация фосфолипидов с повышением температуры воды несколько снизилась.

Исследование жирнокислотного пула запасных и мембранных липидов показало, что фосфолипиды тканей молоди карпа отличаются от триацилглицеринов более высоким уровнем тетра-, пента- и гексаеновых кислот. Наблюдалась также тканевая специфичность в количественном распределении жирных кислот.

Обнаружено, что по сравнению с началом зимовки содержание полиеновых жирных кислот при низких ( $1-2^{\circ}$ ) температурах в январе-марте снизилось за счет, главным образом, доли докозагексаеновой и арахидоновой кислот (на 9 и 3 % соответственно) с одновременным повышением уровня насыщенных жирных кислот: пальмитиновой и стеариновой. В конце зимовки уменьшение в печени относительного содержания насыщенных жирных кислот сопровождалось увеличением доли докозагексаеновой и арахидоновой кислот. При достаточно высоком уровне этих кислот в печени происходила их транспортировка в мышечную ткань, в фосфолипидах которой уровень докозагексаеновой кислоты повысился с 7,9 % в марте до 17,7 % в апреле.

Таким образом, при температурах зимовки 1-2° уменьшалась ненасыщенность мембранных липидов печени и мышц молоди карпа (рис.1,2).

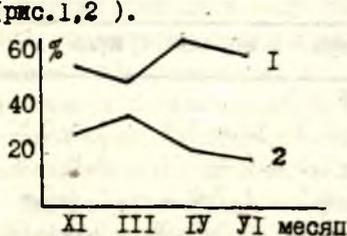


Рис.1.Сезонные изменения содержания полиеновых (I) и насыщенных (2) жирных кислот в фосфолипидах печени.

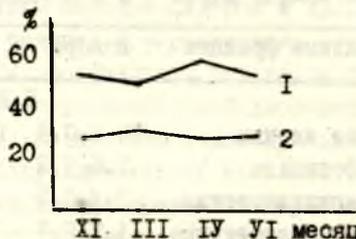


Рис.2.Сезонные изменения содержания полиеновых (I) и насыщенных (2) жирных кислот в фосфолипидах мышц.

Эта закономерность сохраняется и для тканевых фосфолипидов молоди карпа, зимующей в прудах Сямозерского рыбозавода, где зимние температуры близки к нулевой.

Значительное снижение степени ненасыщенности мембранных липидов при низких температурах зимовки расходится с общепринятым положением об обратной зависимости между содержанием полиеновых жирных кислот и температурой, установленной для многих морских и пресноводных пойкилотермов. Специфичность в характере изменчивости жирнокислотного состава на протяжении годового цикла, определяется, по-видимому, эколого-физиологическими и генетическими особенностями рыб. У большинства исследованных видов увеличение ненасыщенности мембранных липидов при понижении температуры позволяет поддерживать активность ферментов на достаточно высоком уровне и вести подвижный образ жизни. Карп при низких температурах становится малоподвижным и в состоянии полуанабиоза проводит всю зиму, что подтверждается исследованиями дыхания и деятельности сердца у молоди в период зимовки (Дьяконов, Бабаев, 1985). Это коррелирует с установленным нами уменьшением уровня полиеновых жирных кислот, особенно джжзагексаеновой. Аналогичную динамику этой кислоты отмечали у шпрота Т.В.Кнева и М.А.Чеботарева (1985). В настоящее время известно, что одним из важных факторов, влияющих на уровень полиеновых жирных кислот является естественная подвижность рыб (Шульман, Яковлева, 1983). Действие этого фактора выражено

даже сильнее, чем влияние температуры. По-видимому, снижение двигательной активности и метаболизма в целом у молоди карпа при низких зимних температурах и определяет характер изменчивости докозагексаеновой и арахидоновой кислот в мембранных липидах. Следует отметить, что компенсаторные сдвиги в жирнокислотном составе липидов не только поддерживают оптимальную жидкость, но могут и модулировать активность мембранных ферментов. Так, сукцинатдегидрогеназа, АТФ-аза, многие из ферментов цепи переноса электронов активируются полиеновыми жирными кислотами (Nasel, 1972; Kimmelberg, Parahadjapoulos, 1974; Sekizu et al., 1963), которые могут выступать в качестве регуляторов функционального состояния мембран в период зимовки, что служит, вероятно, метаболической основой адаптации молоди карпа к низким температурам.

Данные по изменению жирнокислотного состава триацилглицеринов показали, что четкой избирательной утилизации отдельных жирных кислот в ходе зимовки не происходило, но предпочтительнее использовались ненасыщенные жирные кислоты. Несмотря на уменьшение количества незаменимых жирных кислот, при зимнем голодании расходование их до критических значений не происходило, о чем свидетельствует повышение уровня их длинноцепочечных ненасыщенных производных в фосфолипидах печени и мышц в конце зимовки.

## 2. Зависимость между липидным составом и физиологическим состоянием годовиков карпа после зимовки.

В конце зимовки годовиков карпа делили на две условные группы: "сильных" и "слабых" с помощью метода электростимуляции и регистрации мышечных сокращений (Яржомбек, Лысенко, 1984). Сравнительное изучение липидов показало, что в печени и мышцах "сильных" рыб содержание суммарных липидов, триацилглицеринов и фосфолипидов выше, чем у "слабых" (табл. 2). Уменьшение содержания фосфолипидов у "слабых" годовиков связано, по-видимому, с использованием их на энергетические нужды, что отмечается и другими авторами у рыб при крайне неблагоприятных условиях (Лысенко и др., 1972; Шульман, 1978; Яржомбек, Пинчуков, 1979). Происходило это за счет уменьшения фосфатидилхолина и фосфатидилэтаноламина, в то время как уровень диэфосфатидилхолина несколько повысился.

Таблица 2.

Липидный состав у разных по физиологическому состоянию годовиков карпа ( в % к сухой массе).

Липидные фракции	П Е Ч Е Н Ь		М Ы Ш Ц Ы	
	сильных	слабых	сильных	слабых
Общие липиды	13,0±0,5	10,8±0,3	11,1±0,4	9,2±0,2
Фосфолипиды	10,0±0,2	8,8±0,1	9,0±0,1	7,7±0,1
Триацилглицерины	1,8±0,07	1,1±0,1	0,9±0,1	0,7±0,1
Лизофосфатидилхолин	0,3±0,03	0,4±0,02	0,1±0,01	0,2±0,02
Фосфатидилхолин	5,2±0,1	4,9±0,2	5,0±0,2	4,3±0,1
Фосфатидилэтаноламин	2,3±0,2	2,1±0,1	2,6±0,1	2,0±0,1
Сфингомиелин	1,4±0,05	1,3±0,04	1,2±0,04	1,1±0,03
Кардиолипин	0,1±0,01	0,1±0,01	следы	следы

У разных по физиологическому состоянию рыб обнаружены различия в количественном соотношении жирных кислот (табл.3). В фосфолипидах печени у "сильных" рыб отмечено более высокое содержание докозагексаеновой и арахидоновой жирных кислот и одновременное уменьшение доли пальмитиновой и стеариновой. В мышцах у плохо перенесших зимовку особей происходило почти трехкратное снижение уровня докозагексаеновой кислоты в мембранных липидах и соответствующее увеличение пальмитиновой, олеиновой и линолевой. Аналогичное уменьшение доли полиеновых кислот показано для молоди карпа, зимовавшей при высоких плотностях посадки (Панкратова, 1972).

Таблица 3.

Жирнокислотный состав тканевых фосфолипидов у разных по физиологическому состоянию рыб (в % от суммы кислот).

Жирные кислоты	П Е Ч Е Н Ь		М Ы Ш Ц Ы	
	сильных	слабых	сильных	слабых
16:0	22,6±0,8	29,6±1,0	28,5±0,9	36,5±1,1
18:0	8,1±0,4	10,3±0,5	8,9±0,6	8,8±0,5
18:1	11,8±0,7	12,5±0,6	12,4±0,4	15,7±0,6
18:2	3,3±0,4	2,7±0,3	3,9±0,3	6,7±0,4
20:4	6 12,3±0,4	9,4±0,3	8,4±0,5	8,3±0,4
22:6	3 23,2±0,7	18,6±0,5	17,3±0,7	5,4±0,4

Полученные результаты подтверждают связь между уровнем докозагексаеновой кислоты в фосфолипидах и двигательной ак-

тивность молодки карпа. Повышенное содержание гексаеновой кислоты должно обеспечивать увеличение метаболической и функциональной активности биомембран у годовиков карпа, что необходимо для нормальной жизнедеятельности рыб при повышении температуры в конце зимовки.

В триацилглицеринах печени и мышц у "слабых" особей уровень незаменимых жирных кислот меньше, чем у "сильных", что связано либо с меньшим запасом их перед зимовкой, либо с большей скоростью утилизации в период эндогенного питания.

### 3. Влияние предельно низких температур на липидный статус рыб.

А. Липидный состав печени и мышц у зимовавших при разной температуре годовиков карпа изучали у рыб из различных климатических зон: прудов ВНИИРХа ( $1-2^{\circ}$ ), Сямозерского рыбозавода ( $0,2^{\circ}$ ) и из садков, установленных в оз. Сямозеро ( $0,5-1^{\circ}$ ). Результаты анализа показали, что при близкой к нулевой температуре, которая держалась в течение 5 месяцев в зимовальных прудах Сямозерского рыбозавода, в печени молодки карпа происходило резкое снижение содержания фосфолипидов (ФЛ) по сравнению с годовиками, зимующими при  $0,5-2,0^{\circ}$  (рис.3).

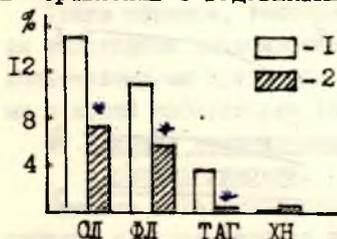


Рис.3. Липидный состав печени при температурах зимовки  $0,2^{\circ}$  в прудах (1) и  $0,5-1,0^{\circ}$  в садках (2).

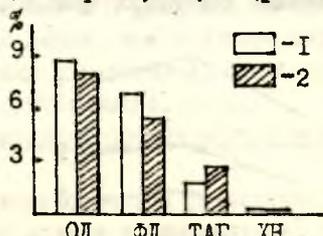


Рис.4. Липидный состав мышц при температурах зимовки  $0,2^{\circ}$  в прудах (1) и  $0,5-1,0^{\circ}$  в садках (2).

В мышцах уменьшение концентрации фосфолипидов выражено в меньшей степени (рис.4). При разных температурах зимовки отмечены изменения в содержании запасных липидов, причем характер их изменчивости в печени и мышцах различен. При близких к  $0^{\circ}$  температурах интенсивнее расходовались триацилглицерины (ТАГ) печени, в то время как в мышцах их количество оказалось выше, чем при более высоких температурах, что, вероятно, свя-

зано с нарушением их утилизации из мышц-основных депо запасных липидов у молоди карпа.

Б. Модельные эксперименты по температурной акклимации карпа к 0°, 1° и 7°, при исходной температуре 1° проводили в течение трех недель. У рыб, акклимированных к 7° по сравнению с особями, содержащимися при 1°, отмечено снижение уровня фосфолипидов в печени за счет фосфатидилхолина и фосфатидилэтаноламина (рис.5), что отмечается разными исследователями при изучении температурных адаптаций у рыб (Крепс, 1981; Caldwell, Vernberg, 1970; Hasel, 1979). В мышцах изменение липидного статуса менее выражено.

При акклимации к нулевой температуре происходило нарушение механизмов адаптации, что выразилось в снижении уровня фосфолипидов с одновременным уменьшением концентрации фосфатидилхолина и фосфатидилэтаноламина в печени. Следует отметить увеличение содержания лизофосфатидилхолина (8,3% от общих липидов), которое обычно присутствует в тканях в незначительных количествах и появляется при неблагоприятных воздействиях вследствие активации фосфолипазы A<sub>2</sub>. В мышцах рыб, акклимированных к 0° в составе фосфолипидов наблюдались менее выраженные изменения (рис.6).

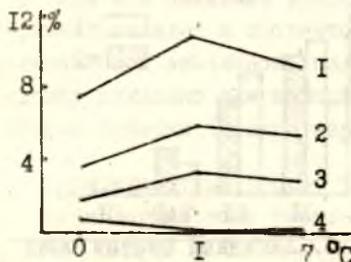


Рис.5. Фосфолипидный состав печени при температурных акклимациях (1-общие фосфолипиды, 2-фосфатидилхолин, 3-фосфатидилэтаноламин, 4-лизофосфатидилхолин).

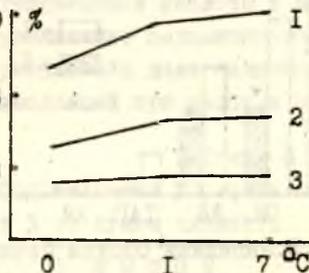


Рис.6. Фосфолипидный состав мышц при температурных акклимациях (1-общие фосфолипиды, 2-фосфатидилхолин, 3-фосфатидилэтаноламин).

Уменьшение количества фосфатидилхолина и фосфатидилэтаноламина при близких к нулевой температурах могло значительно снижать скорости тех реакций, для которых эти фосфолипиды

являются эффекторами. Это относится и к действию лизофосфатидилхолина, который в повышенных концентрациях выступает как ингибитор некоторых мембраносвязанных ферментов (Бурлакова и др., 1982). Достоверных изменений в соотношении отдельных жирных кислот при разных температурах акклимации не обнаружено.

Сопоставление результатов, полученных в аквариальных и природных условиях показало, что общее количество фосфолипидов уменьшается пропорционально времени действия нулевой температуры и коррелирует с выживаемостью рыб. Изменение уровня фосфолипидов влияло на концентрацию ЦАМФ в печени, что связано с функциональным контактом аденилатциклазы с фосфолипидным компонентом биомембран (Саатов, 1981). Повышение содержания ЦАМФ в трехнедельном эксперименте являлось первоначальной реакцией организма в ответ на любое экстремальное воздействие (Кожмякин и др., 1979). При хроническом действии близких к нулевой температур значительное снижение уровня ЦАМФ не сопровождалось соответствующим увеличением содержания ЦМФ, адаптации к экстремальным температурам не происходило, что приводило к отходу почти 90% рыб.

Таким образом, температуры, близкие к  $0^{\circ}$ , выходят за пределы адаптивных возможностей молоди карпа, что подтверждается исследованиями других биохимических показателей, проведенными в нашей лаборатории (Крупнова, 1985; Немова, 1985).

#### 4. Влияние травмирования на липидный состав молоди карпа в период зимовки.

Зимовка сеголетков карпа при искусственном разведении связана с пересадкой из выростных прудов в зимовальные, что неизбежно приводит к травмированию определенного числа рыб.

Сравнительное изучение липидного статуса травмированных и здоровых особей показало, что этот фактор вызывает значительные изменения в составе структурных липидов. В мышцах происходило уменьшение содержания фосфолипидов за счет снижения концентрации фосфатидилхолина. В печени эти различия проявлялись менее четко. Одновременно в тканях повысился уровень лизофосфатидилхолина, который можно считать индикатором стрессового состояния рыб (Сидоров и др., 1976). Наряду с уменьшением содержания фосфолипидов в мышцах отмечено

некоторое повышение уровня холестерина, в результате чего у травмированных рыб значительно увеличилось соотношение холестерина/фосфолипиды, что свидетельствует о лабильности мембран и нарушении проницаемости (Cooper et al., 1967). У травмированных особей показано увеличение степени ненасыщенности мембранных липидов за счет кислот линоленового ряда. Перестройка состава жирных кислот в триацилглицеринах печени и мышц происходила путем увеличения содержания линолевой и линоленовой кислот и уменьшения доли насыщенных кислот. Эффект травмирования сказался на уровне циклических нуклеотидов в соответствующих тканях.

#### 5. Липидный состав молоди карпа при протозойных инвазиях.

В конце зимовки проводили сравнительное изучение здоровых и зараженных ресничными инфузориями (апиозома, триходина, хилодонелла) рыб. У зараженных особей отмечено увеличение содержания фосфолипидов в печени, что свидетельствует об усилении их синтеза в связи с развитием патологических процессов, происходящих в организме рыб при инвазиях, на что указывает повышенная концентрация лизофосфатидилхолина. Различия в соотношении жирных кислот мембранных липидов у сравниваемых групп обусловлены, главным образом, уменьшением доли полиеновых жирных кислот у зараженных годовиков карпа. Так, в фосфолипидах мышц наблюдалось почти 5-кратное снижение уровня докозагексаеновой кислоты. Одновременное уменьшение концентрации ПАМФ и ЦГМФ свидетельствует о нарушении механизмов адаптации при протозойных инвазиях.

#### ВЫВОДЫ

1. При изучении сезонной динамики липидного статуса молоди карпа установлены своеобразные адаптивные изменения в жирнокислотном составе мембранных липидов печени и мышц в период зимовки. При низких температурах ( $1-2^{\circ}$ ) происходило уменьшение доли докозагексаеновой и арахидоновой жирных кислот в фосфолипидах, что коррелировало со снижением уровня метаболизма и двигательной активности рыб.
2. Показано, что в процессе зимовки интенсивно расходовались триацилглицерины печени и мышц, причем существовала избирательная утилизация ненасыщенных жирных кислот в печени рыб.
3. Обнаружена четкая зависимость между уровнем длинноцепо-

чечных жирных кислот в фосфолипидах печени и мышц и физиологическим состоянием годовиков карпа в конце зимовки. Более жизнестойкими оказались особи с повышенным содержанием докозагексаеновой и арахидоновой жирных кислот.

4. Показано, что предельно низкие (0-0,2°) температуры вызывают специфические изменения в составе структурных липидов: уменьшается количество общих фосфолипидов, снижается уровень фосфатидилхолина и фосфатидилэтаноламина, повышается концентрация лизофосфатидилхолина. Эти изменения выходят за рамки адаптивных возможностей молоди карпа, о чем судили по соотношению циклических нуклеотидов и низкой выживаемости рыб.

5. При действии протозойных инвазий обнаружено *увеличение* содержания фосфолипидов в печени годовиков карпа и снижение доли докозагексаеновой и арахидоновой жирных кислот в фосфолипидах мышц.

6. Показано, что травмирование *приводит* уменьшение содержания фосфолипидов в мышцах и *снижение* уровня полиеновых жирных кислот в фосфолипидах печени.

7. При всех изученных неблагоприятных воздействиях установлено увеличение концентрации лизофосфатидилхолина, что свидетельствует об активации фосфолипазы A<sub>2</sub> гидролизе фосфолипидов, и является показателем патологических изменений в тканях рыб. Исследование уровня циклических нуклеотидов показало, что указанные факторы являются стрессовыми и приводят к нарушению биохимического статуса рыб.

Список опубликованных работ по теме диссертации

1. Богдан В.В., Лысенко Л.В., Яржомбек А.А. Липидный состав печени и мышц сеголеток карпа после зимовки.- В кн.: Адаптация организмов к природным условиям: Тез. докл. Сыктывкар, 1982, с.16.

2. Богдан В.В., Рипатти П.О., Яржомбек А.А. Влияние низких температур на жирнокислотный состав липидных фракций печени сеголеток карпа.- В кн.: Экологическая физиология и биохимия рыб: Тез. докл., ч. I, Киев, 1982, с.22.

3. Богдан В.В., Яржомбек А.А. Изменение липидного состава печени и мышц сеголеток карпа при акклимации к низким температурам.- В кн.: Экологическая физиология и биохимия рыб:

Тез. докл., ч. I, Киев, с. 23-24.

4. Богдан В.В., Рипатти П.О., Яржомбек А.А. Липидный состав печени сеголеток карпа при низких температурах в период зимовки. - Материалы по сравнительной физиологии и адаптации животных к абзогенным факторам внешней среды. Ярославль, 1983, с. 24-27.

5. Богдова О.М., Богдан В.В., Рипатти П.О. Влияние температурного фактора на жирнокислотный состав рыб. - В кн.: Сравнительная биохимия водных животных. Петрозаводск, 1983, с. 52-61.

6. Богдан В.В., Лисенко П.В., Яржомбек А.А. Липидный состав печени и мышц годовиков карпа после зимовки. - В кн.: Сравнительная биохимия водных животных. Петрозаводск, 1983, с. 66-72.

7. Богдан В.В., Яржомбек А.А., Михайлова Н.В. Изменение липидного состава печени и мышц сеголетков карпа при зимовке. - Сб. научн. трудов. Физиология основных объектов рыбоводства, вып. 42, М., 1984, с. 81-86.

8. Михкеева В.С., Богдан В.В. Циклические нуклеотиды в регуляции состава мембранных липидов при температурных адаптациях карпа. - В кн.: Современные проблемы биохимии и биотехнологии: Тез. докл. совмест. совещ. Советского и ГДР биохим. обществ. Рига, 1985, с. 113-114.

9. Богдан В.В. Влияние травмирования на состав мембранных липидов печени и мышц годовиков карпа при зимовке. - В кн.: Экологическая физиология и биохимия рыб: Тез. докл. Вильнюс, 1985, с. 29.

10. Богдан В.В. Липидный состав печени и мышц годовиков карпа при адаптации к предельно низким температурам. - В кн.: Экологическая физиология и биохимия рыб: Тез. докл. Вильнюс, 1985, с. 30.

11. Богдан В.В., Михкеева В.С. Изменение взаимоотношения между липидами и циклическими нуклеотидами у травмированных годовиков карпа. - В кн.: Биохимия молодежи пресноводных рыб. Петрозаводск, 1985, с. 98-103.

12. Богдан В.В. Зависимость силы мышечного сокращения от степени ненасыщенности мембранных липидов мышц карпа. - В кн.: У Всес. конф. по биохимии мышц: Тез. докл. Телави, 1985, с. 22-23.