

УДК 577.125:597.553.2:591.3

ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ЛИПИДОВ В РАННЕМ РАЗВИТИИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* L.

Н. Н. Немова, З. А. Нефедова, С. А. Мурзина

Институт биологии Карельского научного центра РАН

На основе обзора собственных и литературных данных показана важная и незаменимая роль липидов в процессе онтогенеза лосося, особенно на ранних стадиях развития, когда развивающаяся икринка представляет собой закрытую систему, периодически обменивающуюся компонентами метаболизма со средой. При этом липиды используются и как важные структурные элементы для построения новых тканей личинки, и для ее энергетических нужд. Установлено, что уровень и характер распределения липидов в икре и личинках являются важными показателями жизнеспособности потомства, они обеспечивают включение адаптационных биохимических механизмов в изменяющихся условиях среды.

К л ю ч е в ы е с л о в а: атлантический лосось, раннее развитие, липиды, жирные кислоты, Северо-Запад России.

N. N. Nemova, Z. A. Nefyodova, S. A. Murzina. LIPID PATTERNS EARLY IN ATLANTIC SALMON, *SALMO SALAR* L., ONTOGENY

A review of the authors' own and published data proves lipids play an essential and critical role throughout salmon ontogeny, especially at its early stages, when an embryo is a closed system, occasionally exchanging the products of its metabolism with the environment. Lipids are both important structural components in building up larval tissues and utilized for its energy needs. It was shown that the level and the distribution of lipids in eggs and larvae are important indicators of the offspring viability, they ensure the activation of biochemical adaptation mechanisms in a changing environment.

K e y w o r d s: Atlantic salmon, early development, lipids, fatty acids, North-West Russia.

Введение

Известно, что популяционный фонд атлантического лосося России представляет существенную часть мировых запасов вида, а его пресноводная форма сосредоточена главным образом в Карелии [Kazakov, Veselov, 1998]. В северо-западных водоемах России проходная форма атлантического лосося называется сем-

гой. Особенность лососевых рыб Европейского Севера заключается в длительном периоде речного развития – от 2 до 6 лет и в образовании в зависимости от экологических условий фенотипических групп. Жизненный цикл лососевых рыб включает необычайно интересные и разнообразные этапы развития со сложной системой адаптаций. Период онтогенеза лососевых рыб, проходящий в речных условиях,

характеризуется существенными морфологическими и функциональными преобразованиями, которые сопровождаются кардинальными перестройками клеточного метаболизма, изменением регуляции скоростей и взаимодействием различных путей обмена. Это способствует формированию фенотипических групп, лабильной стратегии поведения и выживания в подвижной среде обитания [Veselov et al., 1998; Веселов, Калюжин, 2001; Павлов и др., 2010]. В целом дифференциацию смолтов из одной генерации по возрасту следует рассматривать как один из механизмов формирования в крупных нерестовых реках сложной возрастной структуры популяций (по сочетанию количества прожитых лет в реке и море) [Зубченко и др., 2002]. Однако предпосылки дифференциации смолтов наблюдаются намного раньше – на стадии эмбрионального развития и последующего расселения личинок и мальков лосося, когда в разных микробиотопах по условиям обитания возникают фенотипические группы. Изучение эколого-биохимических механизмов созревания и развития этих рыб наряду со значением для выявления особенностей развития вида представляет несомненный интерес для решения общих проблем биологии индивидуального развития организмов.

Липидный статус, как один из интегральных показателей уровня обмена веществ, может служить биохимическим индикатором состояния организма рыб и отражать процессы внутрипопуляционной дифференцировки и развития. Одним из основных биохимических критериев зрелости икры и готовности ее к оплодотворению является содержание в ней липидов, в том числе жирных кислот, а уровень и соотношение отдельных липидных фракций и ЖК являются показателями жизнеспособности потомства [Крыжановский, 1960; Tocher, 2003]. У молоди лососевых (*Salmonidae*), как и у ряда других рыб, существует дифференциация на группы по морфологическим и физиолого-биохимическим показателям [Павлов и др., 2007, 2008, 2010, 2012]. Одна из предпосылок образования групп, по-видимому, связана с изначальной разнокачественностью икры по биохимическим показателям, например, по липидному статусу [Нефедова и др., 2010]. Известно также, что икринки лососевых рыб, и в частности атлантического лосося, отличаются друг от друга по размерам, массе и объему запасенных веществ, таких как ТАГ, и в том числе соотношением концентраций ключевых в метаболическом отношении ЖК – пальмитиновой, олеиновой, линолевой, линоленовой [Сидоров и др., 1996]. Эта разнокачественность икры

в последующем сказывается на интенсивности роста и развитии ранней молоди. Она влияет и на результаты первичного расселения сега-леток атлантического лосося из нерестовых гнезд [Веселов, Калюжин, 2001].

1. Роль липидов в процессе созревания яйца. Содержание липидов в зрелых яйцах лососевых и их значение для развития эмбриона и личинки

Среди костистых рыб лососевые обладают одними из наиболее богатых по количеству липидов яйцами. У разных видов лососевых рыб икра к моменту оплодотворения содержит 12–30 % липидов от сухой массы, или 2,0–16,0 % от сырой массы [Крыжановский, 1960; Лизенко, 1980; Сидоров, 1983; Нефедова, 1989]. Яйца медленно развивающихся видов (в их числе лососевые) содержат много липидов, тогда как у быстро развивающихся видов их содержание меньше [Лапин, Мацук, 1979; Kaitaranta, Ackman, 1981; Нефедова, 1994]. Высокое содержание липидов в икре лососевых рыб ряд исследователей объясняют экологическими причинами, в результате которых в процессе эволюции они приобрели адаптивное значение [Крыжановский, 1960; Сидоров, 1983; Нефедова, 1989]. Длительный инкубационный период, продолжающийся для многих лососевых 6–7 месяцев (с октября по апрель), и недостаток кормовых объектов в период перехода лососевых личинок к активному питанию, по-видимому, благоприятствовали выработке у них в процессе эволюции способности накапливать такие богатые энергией вещества, как липиды [Сидоров, 1983]. Кроме того, личинки могут находиться без экзогенной пищи несколько суток, что повышает их выживаемость в довольно суровых условиях. К началу нереста основная масса всех необходимых для роста и развития зародыша веществ сосредоточена в виде желточных включений.

Желток составляет свыше 98 % объема яиц лососевых, а цитоплазма образует лишь тонкий слой у поверхности клетки, утолщающийся у анимального полюса, где находится клеточное ядро. Степень накопления желтка в процессе вителлогенеза имеет важное значение для последующего развития, так как он является единственным источником энергетических и структурных субстратов для роста зародышей до перехода их на внешнее питание. Желток представляет собой сложную смесь соединений различной природы: фосфопротеидов, липопротеидов, гликопротеидов, гликогена, фосфолипидов, жирных кислот, триглицеридов и

др.; часть его компонентов имеет эндогенное происхождение, а другая часть – экзогенное. Желток лососевых имеет жидкую консистенцию и содержит жировую каплю [Озернюк, 1985]. Липиды в составе желтка находятся в связанной с протеинами форме в виде жировых капель и желточных глобул. Содержание триацилглицеринов в жировых каплях лосося наиболее высоко и составляет 94,5 %, затем следуют свободные жирные кислоты, эфиры холестерина и моноглицериды и свободный холестерин, в незначительных количествах встречаются гликолипиды [Нефедова, 1989; Jalabert, 2005; Johnson, 2009]. Жировые капли – источник энергетических веществ в критические периоды, например, когда задерживается выклев личинки, но прежде всего они выполняют гидростатическую функцию, что позволяет эмбрионам и личинкам изменять ориентацию своего тела в течение развития [Каева, 1983; Nissling, Westin, 1991]. Для метаболических процессов жировые капли начинают расходоваться на более поздних стадиях развития эмбриона. В желточных глобулах высоко содержание фосфолипидов – 56,5 % (от общей суммы липидов). Основную часть липидов яиц лососевых рыб, а также других яйцекладущих животных – земноводных, иглокожих, пресмыкающихся и птиц – составляют фосфолипиды и триацилглицерины, доля холестерина и эфиров холестерина несколько ниже [Kozhina et al., 1978; Шатуновский, 1980; Ryusaki, 1981].

Таким образом, созревшие, но еще не оплодотворенные яйца представляют собой специализированные клетки для осуществления дальнейшего развития. Как правило, строение и состав зрелого яйца отражает потребности будущего эмбриона, которые определяются в первую очередь экологическими особенностями развития икры.

1.1. Содержание фосфолипидов в икре атлантического лосося

Преднерестовая икра лососевых рыб (лосось, радужная форель) содержит от 32 до 57 % фосфолипидов от общих липидов [Лизенко и др., 1980]. Преобладание фосфолипидов отмечается и для молок, концентрация их колеблется от 69 до 93 %. В молоках они выполняют не только структурную роль, но и энергетическую, используются для движения сперматозоидов, а также – стабилизирующую, предохраняя сперматозоиды от разрушения при движении их в холодной воде [Лизенко и др., 1983; Нефедова, 1994; Юровицкий и др., 1996].

Основную массу фосфолипидов в икре рыб составляет фосфатидилхолин (ФХ) – от 46 до 80 % от суммы фосфолипидов [Лизенко и др.,

1980, 1983]. ФХ известен как наиболее распространенный липид, преобладающий не только в целых органах и тканях, но и в субклеточных структурах; он является главным компонентом в яйцах рыб и других животных. Значительное количество ФХ связано со специфическим белком яиц – липовителлином, который под действием половых гормонов синтезируется в печени, транспортируется кровью в ооциты и откладывается в них в составе желтка, в небольших количествах он синтезируется в самих ооцитах. Липовителлин представляет собой основное резервное вещество яйца, обеспечивающее эмбрионы энергетическими и структурными веществами в процессе эмбрионального и личиночного развития [Лизенко и др., 1983; Нефедова, 1989].

Фосфатидилэтаноламин (ФЭА) – второй важный компонент биомембран и второй после ФХ по количественному содержанию в яйцах рыб и других животных. В соединении с белками они создают основной каркас биологических мембран, где распространены более или менее равномерно [Кольман, Рем, 2000]. В зрелых яйцах лосося он составляет до 25 % от общих липидов, в молоках его содержание колеблется от 28 до 30 % [Лизенко и др., 1983].

Минорные фосфолипиды – сфингомиелин (СФМ), фосфатидилсерин (ФС), фосфатидилинозитол (ФИ), лизофосфатидилхолин (ЛФХ), кардиолипин и фосфатидная кислота – в яйце находятся в незначительных количествах, но в сумме могут составлять до 20 %. Такое содержание может иметь определенное адаптивное значение, связанное с экологическими и физиологическими особенностями жизни лосося и других рыб.

Лизофосфатидилхолин (ЛФХ) – продукт метаболизма фосфатидилхолина, основного компонента фосфолипидов большинства клеточных биомембран. В малых количествах он выступает как активатор, в больших – как ингибитор ферментативных реакций, оказывая сильное гемолитическое действие [Антонов, 1982]. Накопление лизофосфатидилхолина повышает проницаемость биомембран для ионов и молекул [Грибанов, 1991; Осадчая и др., 2004], что отмечалось в зрелой икре перед оплодотворением [Сидоров, 1983]. Физиологическое значение повышения уровня ЛФХ в мышечных тканях связывают с его влиянием на сократительную и расслабляющую функцию мускулатуры [Проказова и др., 1998].

Сфингомиелин (СФМ) и кардиолипин количественно преобладают в молоках исследуемых рыб. Зрелые спермии рыб в средней своей части содержат крупные митохондрии, по-

этому кардиолипид (специфический липид митохондрий) обнаруживается в половых продуктах самцов в большей концентрации, чем в яйцах. Содержание СФМ в молоках лосося составляет до 17 % от суммы фосфолипидов, тогда как у самок в икре – до 8 %, кардиолипидна в молоках – до 12 %, а в икре 2–3 % от суммы фосфолипидов, ЛФХ в икре лосося составляет 3 % от суммы фосфолипидов [Лизенко и др., 1983; Сидоров, 1983].

Фосфатидилсерин является минорным фосфолипидом как в зрелой икре рыб перед нерестом, так и в процессе эмбрионального развития. Накопление этого ненасыщенного фосфолипида индуцирует активность мембранных ферментов, например комплекс Na/K-АТФазы, связанный с осморегуляцией, что имеет значение при смене среды обитания рыб [Schuurmans Stekhoven, Bonting, 1981; Болдырев и др., 2006].

1.2. Роль холестерина в половых гаметах атлантического лосося

Холестерин – один из важнейших липидов мембран наряду с фосфолипидами и гликолипидами. Присутствие холестерина в клеточных мембранах регулирует не только морфологическую стабильность, но и проницаемость мембран по отношению к растворимым веществам за счет своей возможности переходить с одной стороны мембраны на другую [Кольман, Рем, 2000], а также устраняет ингибирующее влияние образующихся в мембране гидроперекисей [Финагин, 1980]. Кроме того, холестерин является метаболическим предшественником желчных кислот и стероидных гормонов. Известно, что холестерин и другие липиды являются одними из основных соединений для стероидогенеза в семенниках и яичниках [Лопухин и др., 1985]. Холестерин синтезируется из ацетил-КоА гепатоцитами печени и клетками эпителия кишечника, в то время как остальные клетки получают его из крови. Холестерин и его эфиры транспортируются с током крови в форме комплексов – липопротеинов. Такое многообразие функций холестерина делает его важным компонентом для развивающихся организмов. Содержание его в липидах икры сильно варьирует – 0,6–38,0 % от общих липидов – как у разных видов в одном водоеме, так и у одних и тех же в разных водоемах. В икре атлантического лосося содержание холестерина составляет 4,3 %, наименьшее содержание – в икре окуня и налима – 0,6–0,7 %, относительно большое содержание отмечалось в преднерестовой икре атлантической сельди – 8,6 % от общих липидов [Лизенко и др., 1983; Tocher et al., 1985; Tocher, 2003],

а у сайды – до 38 % [Сторожук, 1980]. Содержание холестерина в ткани созревающих семенников рыб увеличивается под влиянием гонадотропинов. У производителей атлантического лосося холестерин наряду с ФЛ составляет одну из основных фракций липидов зрелых гонад. Большая вариабельность холестерина в зрелых яичниках разных видов рыб связана, по всей вероятности, не только с физиолого-биохимическими особенностями, но и с условиями их обитания.

1.3. Триацилглицерины и эфиры холестерина – запасные липиды яиц

Триацилглицерины (ТАГ) и эфиры холестерина (ЭХС) – это одна из основных форм запасных веществ в организме, в том числе в икре [Сидоров, 1983]. В состав молекулы ЭХС входят холестерин и жирная кислота, которые могут быть использованы клеткой при многих метаболических процессах. При гидролизе этой группы липидов, например в процессе развития зародыша, освобождаются жирные кислоты, которые могут быть утилизированы зародышем для энергетических нужд или при биосинтезе собственных липидов, тогда как холестерин может служить источником стероидных гормонов и желчных кислот, а также компонентом для построения биомембран [Мурзина и др., 2009]. В соотношении двух основных липидных фракций (ФЛ и ТАГ) прослеживается четкая закономерность: чем больше в липидах икры содержится ФЛ, тем меньше в них сосредоточено ТАГ. Содержание запасных липидов в икре сильно зависит от экологических факторов: наиболее высокая концентрация их у рыб, инкубационный период икры которых более 6 месяцев, и наоборот, икра с небольшим инкубационным периодом содержит мало ТАГ и ЭХС [Лизенко и др., 1983].

Анализ работ по исследованию содержания разных групп липидов в преднерестовой икре некоторых видов рыб показывает, что икра лососевых рыб, как правило, содержит относительно большое количество ТАГ – от 40 до 65 % от общих липидов, приблизительно равное таковому ФЛ. Содержание ТАГ в икре атлантического лосося составляет около 24–27 %, а ЭХС – до 7 % от общих липидов [Лизенко и др., 1983; Сидоров, 1983; Нефедова, 1989; Мурзина и др., 2009, 2012]. Следует отметить, что в отличие от икры в половых продуктах самцов значительно снижена концентрация запасных липидов – ТАГ и ЭХС, но увеличено содержание мембранных фосфолипидов, составляющих в сумме от 80 до 90 % [Нефедова и др., 1994; Мурзина и др., 2009, 2012].

2. Динамика содержания липидов в процессе раннего развития рыб

2.1. Динамика общих липидов на начальных этапах эмбрионального развития

Все обменные процессы в развивающемся организме взаимосвязаны и направлены на оптимизацию и адаптацию роста и развития организма. Использование лососем в качестве основных источников энергии углеводов, а затем жиров имеет глубокий экологический смысл. Развитие икры лососевых происходит в грунте, где условия водообмена и газообмена значительно хуже, чем у представителей других экологических групп. Получение энергии за счет белков могло бы в некоторой степени вызвать ухудшение условий водоснабжения, дефицита кислорода вследствие токсичности метаболитов белкового обмена и в конечном итоге привести к гибели икры. Использование углеводов и жиров в качестве источников энергии позволяет избежать загрязнения воды большим количеством отходов, поскольку конечными продуктами окисления являются вода и углекислый газ.

В начальный период эмбрионального развития у разных видов рыб уменьшение суммарных липидов происходило за счет изменения уровня триацилглицеринов, фосфатидилхолина, фосфатидилэтаноламина, свободных жирных кислот, холестерина и его эфиров [Гойда и др., 1975; Нефедова, 1989; Мурзина и др., 2009, 2012]. В работах, выполненных на лососе, было показано, что содержание общих липидов после оплодотворения остается стабильным, содержание фосфолипидов через два часа после оплодотворения уменьшалось за счет ФХ, а доля ТАГ повышалась; такие же изменения отмечены и для икры атлантической сельди и радужной форели [Takama et al., 1969; Tocher et al., 1985]. Снижение уровня ФХ (в процентах от сухой массы) на начальных этапах эмбрионального развития атлантической сельди коррелировало с подъемом содержания другого мембранного липида – ФЭА, хотя эти изменения не адекватны по величине [Tocher et al., 1985]. У вьюна, например, в начальный период эмбриогенеза отмечены противоположные изменения липидных фракций: доля фосфолипидов увеличивалась, а триацилглицеринов – уменьшилась [Takama et al., 1969; Гойда и др., 1975]. По всей вероятности, происходящее снижение содержания липидов на этапе дробления можно связать с использованием их как структурных компонентов (в основном фосфолипидов) для образования новых мембран дифференцированных клеток (при этом в результате их модификации часть запасенных

в желтке фосфолипидов уменьшается) и как энергетических веществ (главным образом триацилглицеринов и свободных жирных кислот) [Нефедова, 1989; Мурзина и др., 2009].

2.2. Динамика общих липидов и их классов от стадии органогенеза до выклева личинки

В период от стадии органогенеза до выклева в икринке происходят структурно-морфологические изменения, которые влияют на обменные процессы и реакции организма. На этих стадиях наблюдается дифференцировка отделов головного мозга, зачатков глазных пузырей, образование подкишечно-желточной системы кровообращения, формирование плавников, видна пульсация сердца, развитие печеночно-желточной системы кровообращения и ее функционирование, оформление органов дыхания и ряд других преобразований. Результатом этих изменений является образование малой личинки и дальнейшая ее подготовка к вылуплению. К моменту выклева абсолютное содержание жира и белка в икре незначительно уменьшается. Анализ качественного состава липидов показал, что в это время происходит уменьшение абсолютного содержания глицеридов, холестерина и увеличение фосфолипидов [Мурзина и др., 2009, 2012].

В некоторых работах [Tocher et al., 1985, 2003] показано, что при развитии от органогенеза до выклева личинок лосося и других костистых рыб общее содержание липидов мало изменяется или чуть снижается по сравнению с содержанием в зрелой икре до оплодотворения, однако авторы других работ [Сидоров, 1983; Cowey et al., 1985] отмечают постепенное уменьшение общего содержания липидов до выклева личинок (в процентах от сырой и сухой массы), что связано со снижением уровня ФХ, который находится в своеобразной запасной форме липовителлина в желтке. В результате гидролиза ФХ развивающийся организм может получать жирные кислоты (для энергетического обмена и новообразования структурных липидов), неорганический фосфат (для промежуточного обмена, включающего синтез нуклеиновых кислот), холин (для образования новых фосфолипидов и как источник метильных групп) [Нефедова, 1989; Кольман, Рем, 2000].

К концу эмбрионального развития уровень ТАГ остается тем же и сохраняется в желточном мешке до стадии выклева, после чего они становятся важным источником энергии до перехода личинки на внешнее питание, обеспечивая после выклева ее жизнедеятельность [Tocher et al., 1985; Мурзина и др., 2009].

Таким образом, для атлантического лосося в период развития от этапа органогенеза и до выклева личинки характерно снижение уровня ФХ при сохранении содержания запасных ТАГ почти на одном уровне.

2.3. Выклев личинки и связанные с ним изменения уровня липидов до перехода на смешанное питание

В ходе эмбрионального развития лосося происходит уменьшение массы желтка. На этапе гастрюляции масса желтка составляет более 80 % от его массы на стадии дробления. На последующих этапах развития наблюдается увеличение скорости утилизации желтка. На этапе пигментации глаз масса желтка составляла 15,8 % от его массы на этапе хвостовой почки, а у 4-суточной личинки – 16,3 % от его массы на стадии пигментации глаз. За это время в желтке происходило непрерывное снижение содержания общих липидов: от 6,5–7,3 мг на этапе дробления до 3,7–4,3 мг у 4-суточной личинки в расчете на одно яйцо, один организм [Юровицкий и др., 1996]. Наши ранние исследования показали, что в процессе эмбрионально-личиночного развития лосося в желтке наблюдались изменения в уровне липидов. Так, от стадии дробления до 4-суточной личинки содержание ФЛ, являющихся основным материалом для синтеза биомембран, снижалось в 1,6 раза, а уровень ТАГ, обеспечивающих энергетику развивающегося организма, уменьшался в 2,6 раза [Сидоров и др., 1996].

У разных видов рыб утилизация отдельных классов липидов протекает с неодинаковой скоростью: у лосося эта скорость постоянна. Жировые капли желточного мешка лосося на стадии дробления на 94,6 % состояли из ТАГ. В ходе эмбрионально-личиночного развития происходило существенное снижение доли этой липидной фракции. У 4-суточной личинки она составляла 62 % от ее уровня на этапе дробления. Более половины содержимого жировой капли желточного мешка сохраняется до поздних стадий личиночного развития, выполняя в том числе и гидростатическую функцию вплоть до появления плавательного пузыря [Нефедова, 1989; Сидоров и др., 1996].

Установлена определенная динамика липидов в желтке и теле развивающейся личинки лосося. В первый день после выклева отмечается относительно высокий уровень ЛФХ и свободных жирных кислот в липидах желточного мешка (9,3 и 21,2 %) по сравнению с личинкой (тело), где их содержание в три раза ниже, что можно связать с усилением деградации ТАГ и ФХ в этот период [Нефедова, 1989; Tocher et al., 1985].

На 4-й день после выклева у личинок атлантического лосося наблюдалось снижение в желточном мешке содержания ФХ, холестерина и повышение их содержания в теле личинки, в то время как уровень ТАГ в желтке повышался [Нефедова, 1989]. Эти изменения можно объяснить, во-первых, тем, что личинка в этот период начинает использовать ТАГ, синтезированные *de novo* печенью, которая к этому времени уже функционирует, во-вторых, повышение содержания ТАГ может быть связано с усилением использования личинкой других компонентов желтка в данный период, например белка [Нефедова, 1989].

Переход личинок лосося на внешнее питание начинается в то время, когда остаток желточного мешка составляет 17–20 % от исходного; выйдя из бугра, личинки начинают активно питаться. Количество и качество корма сильно влияет на скорость резорбции желточного мешка. При активном питании личинок происходит быстрая резорбция желтка, причем остаток его трансформируется в жир и откладывается в виде тяжей вдоль кишечника. При недостатке корма или при голодании резорбция желтка происходит медленно, рост задерживается [Крыжановский, 1960]. Молодь лососевых питается в основном организмами бентоса и «воздушным кормом», который зачастую играет очень большую роль в питании [Смирнов, 1979; Шустов, 1983, 1995].

Таким образом, собственные и литературные данные свидетельствуют о важной и незаменимой роли липидов в процессе развития лосося, особенно на ранних стадиях, когда развивающаяся икринка представляет собой закрытую систему, периодически обменивающуюся компонентами метаболизма со средой. При этом липиды используются и как важные структурные элементы для построения новых тканей личинки, и для ее энергетических нужд.

Заключение

Наши результаты и данные литературы свидетельствуют о высоком стабильном уровне общих липидов в икре атлантического лосося, независимо от стадии эмбрионального развития, что подтверждает большую функциональную значимость липидов для зародыша и существование генетических механизмов, регулирующих их содержание. Установлено, что в развивающейся икре лосося наиболее вариабельной составляющей являются запасные липиды – триацилглицерины. Сохранение их содержания к моменту выклева необходимо для выживания личинки после выклева при ограниченном питании в течение

некоторого времени до перехода на активное питание. Основные изменения индивидуальных фосфолипидов установлены на стадиях органогенеза, пигментации глаз и перед выклевом предличинки. Модификации фосфолипидных спектров направлены на снижение вязкости биомембран, изменение активности мембраносвязанных ферментов, связаны с подготовкой личинок к выклеву. Развивающаяся икринка в процессе эмбриогенеза постоянно обменивается продуктами метаболизма с окружающей средой, поэтому необходимая степень вязкости биомембран регулируется и изменением липидного спектра. Результаты исследований роли липидов в процессе раннего развития пресноводного лосося *Salmo salar* L. свидетельствуют о том, что уровень и характер распределения липидов в развивающейся икре является важным показателем жизнеспособности потомства, они обеспечивают включение адаптационных биохимических механизмов в изменяющихся условиях среды. Данные об особенностях расходования и трансформации липидов в эмбриогенезе *Salmo salar* L. могут служить основой для понимания их функциональной роли в развитии организма при оценке качества икры.

Остаются неисследованными вопросы о связи метаболических изменений (в том числе и на уровне липидного обмена) у лососевых рыб, рост и развитие которых происходит в условиях высоких широт, в сочетании с комплексом территориальных, физических и климатических факторов среды, с механизмами формирования их возрастной и субпопуляционной структуры. Для этого необходимо проведение комплексных исследований с использованием методов ихтиологии, гидробиологии, морфологии, биохимии, физиологии, молекулярной биологии.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 14-24-00102.

Литература

- Антонов В. Ф. Липиды и ионная проницаемость мембран. М.: Наука, 1982. 150 с.
- Болдырев А. А., Кяйвярайнен Е. И., Илюха В. А. Биомембранология. Петрозаводск, 2006. 225 с.
- Веселов А. Е., Калюжин С. М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.
- Гойда О. А., Кусень С. Й., Мукалов И. О. Исследование фосфолипидов в эмбриогенезе вьюна (*Misgurnus fossilis* (L.)) // Укр. биохим. журн. 1975. Т. 47. С. 370–373.
- Грибанов Г. А. Особенности структуры и биологическая роль лизофосфолипидов // Вопр. мед. химии. 1991. Т. 37, № 4. С. 2–16.
- Зубченко А. В., Веселов А. Е., Калюжин С. М. Биологические основы управления запасами семги в реке Варзуге и Варзугском рыбопромысловом районе // Практические рекомендации. 2002. УОП ООО «Остленд». Петрозаводск; Мурманск. 77 с.
- Каева В. Е. Положение жировой капли в желточных мешках как показатель пространственной ориентации молоди горбуши // В кн.: Марикультура на Дальнем Востоке. Владивосток, 1983. С. 85–88.
- Кольман Я., Рем К.-Г. Наглядная биохимия / Ред. Я. Кольман, К.-Г. Рем. М.: Мир, 2000. 469 с.
- Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов / Ред. Е. М. Крепс. Л.: Наука, 1981. 339 с.
- Крыжановский С. Г. О значении жировых отложений в яйцах рыб // Зоол. журн. 1960. Т. 39. С. 111–123.
- Лапин В. И., Мацук В. Е. Утилизация желтка и изменение биохимического состава икры наваги *Eleginus navaga* (Pall) в процессе развития // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19. С. 341–346.
- Лизенко Е. И., Нефедова З. А., Титова В. Ф., Стерлигова О. П. Липидный состав и биологическая роль различных липидов в икре и молоках пресноводных рыб // Сравнительная биохимия водных животных. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. С. 28–42.
- Лизенко Е. И., Сидоров В. С., Нефедова З. А. Экологическая характеристика липидного состава икры некоторых видов рыб // Биохимия пресноводных рыб Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1980. С. 6–15.
- Лопухин Ю. М., Арчаков А. И., Владимиров Ю. А., Коган Э. М. Холестериноз. М.: Медицина, 1985. 350 с.
- Мурзина С. А., Нефедова З. А., Руоколайнен Т. Р., Васильева О. Б., Немова Н. Н. Динамика содержания липидов в процессе раннего развития пресноводного лосося *Salmo salar* L. // Онтогенез. 2009. Т. 40, № 3. С. 208–214.
- Мурзина С. А., Нефедова З. А., Рипатти П. О., Немова Н. Н. Динамика жирнокислотного состава липидов в процессе эмбрионального развития атлантического лосося *Salmo salar* L. // Онтогенез. 2012. Т. 43, № 2. С. 154–160.
- Нефедова З. А. Липидный статус лосося на ранних этапах онтогенеза // Автореф. дис. Харьков, 1989. 16 с.
- Нефедова З. А. Эколого-физиологическое значение липидов в процессе раннего онтогенеза рыб // Теоретические аспекты экологической биохимии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1994. С. 55–73.
- Нефедова З. А., Сидоров В. С., Юровицкий Ю. Г. Липидный состав зрелых яиц костистых рыб // Онтогенез. 1994. Т. 25. С. 53–59.
- Нефедова З. А., Мурзина С. А., Руоколайнен Т. Р., Рипатти П. О., Немова Н. Н. Липидный состав разных порций текучей икры атлантического лосося *Salmo salar* L. // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Т.1. Экологическая физиология и биохимия водных организмов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. С. 215–218.

Озернюк Н. Д. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. М.: Наука, 1985. 173 с.

Осадчая Л. М., Галкина О. В., Ещенко Н. Д. Влияние коразола на активность Na^+ , K^+ -АТФазы и интенсивность ПОЛ в нейронах и нейроглии // Биохимические и молекулярно-биологические основы физиологических функций. 2004. Вып. 37. С. 220–226.

Павлов Д. С., Мещерякова О. В., Веселов А. Е., Немова Н. Н., Лупандин А. И. Показатели энергетического обмена у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.), обитающей в главном русле и притоке реки Варзуга (Кольский п-ов) // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47, № 6. С. 819–826.

Павлов Д. С., Нефедова З. А., Веселов А. Е., Немова Н. Н., Руоколайнен Т. Р., Васильева О. Б., Рипатти П. О. Липидный статус сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* L. из разных микробиотопов реки Варзуга // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48, № 5. С. 679–685.

Павлов Д. С., Немова Н. Н., Нефедова З. А., Руоколайнен Т. Р., Васильева О. Б., Кириллов П. И., Кириллова Е. А. Липидный статус сеголеток микижи *Parasalmo mykiss* и кужуча *Oncorhynchus kisutch* // Вопросы ихтиологии. 2010. Т. 50, № 1. С. 120–129.

Павлов Д. С., Немова Н. Н., Кириллова Е. А., Кириллов П. И., Нефедова З. А., Мурзина С. А. Содержание липидов у сеголетков нерки *Oncorhynchus nerka* в период нагульной миграции (р. Озерная, Камчатка) // Доклады АН. 2012. Т. 445, № 1. С. 114–117.

Полякова Э. Д. Регуляция содержания холестерина в клетке // Биохимия липидов и их роль в обмене веществ. М.: Наука, 1981. С. 120–127.

Проказова Н. В., Звездина Н. Д., Коротаева А. А. Влияние лизофосфатидилхолина на передачу трансмембранного сигнала внутрь клетки // Биохимия. 1998. Т. 63, вып. 1. С. 38–46.

Рыжков Л. П. Морфофизиологические закономерности и трансформации веществами энергии в раннем онтогенезе пресноводных лососевых рыб / Ред. Л. П. Рыжков. Петрозаводск: Карелия, 1976. 288 с.

Рыжков Л. П., Крупень И. М. Пресноводный лосось Онежского озера. Петрозаводск: ПетрГУ, 2004. 152 с.

Сидоров В. С. Экологическая биохимия рыб. Липиды / Ред. В. С. Сидоров. Л.: Наука, 1983. 240 с.

Сидоров В. С., Нефедова З. А., Юровицкий Ю. Г. Динамика фракционного состава липидов в желтке и жировых каплях в онтогенезе лосося // Онтогенез. 1996. Т. 27. С. 200–203.

Смирнов Ю. А. Пресноводный лосось (экология, воспроизводство, использование) / Ред. Ю. А. Смирнов. Л.: Наука, 1979. 156 с.

Сторожук А. Я. Некоторые особенности липидного обмена в онтогенезе сайды. Физиология морских рыб. М.: Пищевая промышленность, 1980. С. 7–19.

Финагин Л. К. Обмен холестерина и его регуляция. Киев, 1980. С. 11–16.

Шатуновский М. И. Экология размножения и развития. М.: Наука, 1980. 283 с.

Шустов Ю. А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 161 с.

Шустов Ю. А. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 1983. 152 с.

Юровицкий Ю. Г., Нефедова З. А., Сидоров В. С. Динамика содержания липидов в эмбриональном и личиночном развитии лосося // Онтогенез. 1996. Т. 27. С. 89–94.

Cowey C. B., Bell J. G., Knox D., Fraser A., Youngson A. Lipids and lipid antioxidant systems in developing eggs of salmon (*Salmo salar*) // Lipids. 1985. Vol. 20, N. 9. P. 567–572.

Jalabert B. Particularities of reproduction and oogenesis in teleost fish compared to mammals // Reprod. Nutr. Dev. 2005. Vol. 45. P. 261–279.

Johnson R. B. Lipid deposition in oocytes of Teleost fishes during secondary oocyte growth // Rev. Fish. Sci. 2009. Vol. 17, N 1. P. 78–89.

Kaitaranta J. K., Ackman R. G. Total lipid and classes of fish roe // Comp. Biochem. Physiol. B. 1981. Vol. 69. P. 725–729.

Kazakov R. V., Veselov A. Je. Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) catches in Russia // J. Appl. Ichthyol. 1998. Vol. 14. P. 65–68.

Kozhina V. P., Terekhova T. A., Svetashev V. I. Lipid composition of gametes and embryos of the sea urchin *Strongyloceprotus intermedius* at early stages of development // Develop. Biol. 1978. Vol. 62, N. 2. P. 512–517.

Nissling A. A., Westin L. Egg buoyancy of Baltic cod (*Gadus morhus*) and its implications for cod stock fluctuations in the Baltic // Mar. Biol. 1991. Vol. 111. P. 33–35.

Ryuzaki M. Studies on lipids in anurans. I. Changes in the composition of four kinds of lipids during development in *Rana nigromaculata* // Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol. 1981. Vol. 5. P. 167–183.

Schuurmans Stekhoven F., Bonting S. L. Transport adenosine triphosphatases // Physiol. Rev. 1981. Vol. 61. P. 1–76

Takama K., Zama K., Igarashi H. Change in the lipids during development of salmon eggs // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1969. Vol. 20. P. 118–126.

Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in Teleost fish // Rev. Fish. Sci. 2003. Vol. 12, N 2. P. 107–182.

Tocher D. R., Fraser J. R., Sargent A. J., Gamble J. C. Fatty acid composition of phospholipids and neutral lipids during embryonic and early larval development in Atlantic herring (*Clupea harengus*) // Lipids. 1985. Vol. 20, N 2. P. 69–74.

Veselov A. Je., Kazakov R. V., Sysoyeva M. I., Bahmet I. N. Ontogenesis of reotactic and optomotor responses of juvenile Atlantic salmon // Aquaculture. 1998. Vol. 168. P. 17–26.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Немова Нина Николаевна

директор, главный научный сотрудник лаб. экологической биохимии, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: nemova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 783615

Нефедова Зинаида Анатольевна

ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: znefed@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 571879

Мурзина Светлана Александровна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: murzina.svetlana@gmail.com
тел.: (8142) 571879

Nemova, Nina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: nemova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 783615

Nefyodova, Zinaida

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: znefed@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 571879

Murzina, Svetlana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: murzina.svetlana@gmail.com
tel.: (8142) 571879