

## Биохимическая разнокачественность по липидному статусу преднерестовой икры горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum 1792) (р. Варзуга, бассейн Белого моря)

З. А. НЕФЕДОВА, С. А. МУРЗИНА, С. Н. ПЕККОЕВА, Т. Р. РУОКОЛАЙНЕН, Н. Н. НЕМОВА

Институт биологии, обособленное подразделение ФИЦ «КарНЦ РАН»  
185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11  
E-mail: murzina.svetlana@gmail.com

Статья поступила 18.10.2017

Принята к печати 11.12.2017

### АННОТАЦИЯ

Проведена сравнительная оценка содержания липидов и жирных кислот в отдельных порциях преднерестовой икры из головной, центральной и хвостовой частей яичников у горбуши *Oncorhynchus gorbusha*. Установлена разнокачественность по липидному статусу икры в разных частях яичника: в головной – повышен уровень физиологически значимых эйкозапентаеновой 20:5(n-3) и докозагексаеновой 22:6(n-3) кислот, который совпадает с повышенной интенсивностью обмена липидов, о чем свидетельствует более высокое значение показателя 16:0/18:1(n-9); в центральной – понижен уровень общих липидов за счет фосфолипидов (в том числе фосфатидилхолина, фосфатидилэтаноламина, сфингомиелина) и холестерина; в хвостовой – увеличен уровень отдельных фосфолипидов (фосфатидилхолина, фосфатидилэтаноламина, лизофосфатидилхолина, сфингомиелина, фосфатидилинозитола). Выявленная разнокачественность икры указывает на асинхронность биохимических процессов в ооцитах определенных частей гонад, что может отразиться на способности к оплодотворению, росте и развитии зародышей и дальнейшей дифференциации молоди.

**Ключевые слова:** лососевые рыбы, горбуша, гонады, онтогенез, липиды, жирные кислоты.

Горбуша *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum 1792) является наиболее пластичным видом дальневосточных лососей, успешно интегрированных в пресноводные реки Кольского полуострова, в частности, в р. Варзуга.

Этот вид характеризуется специализированным жизненным циклом и адаптивными возможностями, проявляющимися, прежде всего, в репродуктивный период и в раннем онтогенезе. Среди тихоокеанских лососевых рыб горбуша имеет самый короткий (2-летний) жизненный цикл, отличается высоким

темпом роста, а также у этого вида отсутствуют пресноводные формы [Дорофеева и др., 2005]. Ранее в исследованиях Г. М. Персова [1975] отмечена уникальность горбуши – быстрое развитие гонад, которые первоначально у всех особей формируются как яичники. Передифференцировка пола завершается перед выходом личинок из гнезда.

В конце августа, при снижении температуры до 10–11 °С, горбуша мигрирует к нерестилищам рек (в том числе, в р. Варзуга). Нерест происходит в начале осени на участ-

ках реки с грунтами, представленными сплошным галечником, в местах с наибольшей скоростью течения (иногда свыше 1,0 м/с), поэтому личинки горбуши могут перейти в миграционное состояние сразу после выхода из нерестовых гнезд, расположенных, как правило, на перекатах, где течение не менее 0,7 м/с (Веселов, личн. сообщ.). Следует отметить, что каждый вид рыб имеет оптимальный режим скоростей течения и соответствующий фракционный состав речного грунта. Данные характеристики имеют особенное значение именно в нерестовый период. Кроме того, у горбуши практически отсутствует система морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций к речным условиям обитания и уже на стадии личинки она может успешно мигрировать в море.

Изучение особенностей биохимических механизмов созревания и развития этого вида тихоокеанских лососей представляет интерес для решения как общих проблем биологии индивидуального развития организмов, так и некоторых практических задач в связи с искусственным разведением их для целей воспроизводства в реках бассейна Белого моря.

Среди биохимических критериев, характеризующих зрелость икры и готовность ее к оплодотворению, особое внимание уделяется качественному и количественному содержанию в ней липидов и жирнокислотных компонентов, а их определенный уровень и соотношения являются индикаторами жизнеспособности потомства [Крыжановский, 1960; Шульман, 2001; Tocher, 2003]. Высокий уровень структурных и запасных липидов (от 12,0 до 30,0 % сухой массы), обеспечивающий нормальное развитие эмбриона, установлен к началу нереста в икре разных видов лососевых [Сидоров, 1983; Wiegand, 1996]. При этом, чем выше стартовый уровень липидов в преднерестовой икре, тем выше потенциальная возможность для выживания личинок после выклева [Coweay et al., 1985; Юнева и др., 1990; Sejas et al., 2004; Мурзина и др., 2009; Нефедова и др., 2014; Немова и др., 2015].

Настоящая работа является начальным этапом биохимического исследования липидного, в том числе жирнокислотного статуса, преднерестовой икры (в разных частях гонад – головная, средняя и хвостовая) интродуцированного в северные реки вида лосо-

севых рыб – горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum 1792) от Магаданской нечетной линии. Имеются немногочисленные ихтиологические (визуальные) работы о степени зрелости гонад горбуши.

В данном исследовании проведена сравнительная оценка содержания липидных и жирнокислотных компонентов отдельных порций преднерестовой икры из разных частей яичника (гонад) – головной, центральной и хвостовой у горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum 1792). Работ подобного характера по данному виду рыбы в условиях Европейского Севера ранее не проводилось.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В первую декаду августа 2016 г. на рыбоучетном заграждении р. Варзуга (бассейн Белого моря) за неделю до нереста отбирали классическими ихтиологическими методами [Никольский, 1950] индивидуальные пробы преднерестовой икры горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum 1792). Каждая порция икры сцеживалась из ястыка отдельной самки ( $n = 5$ ).

Оценку липидных и жирнокислотных спектров проводили по содержанию общих липидов (ОЛ), триацилглицеринов (ТАГ), холестерина (ХС), эфиров холестерина (ЭХС), общих фосфолипидов (ФЛ) и их отдельных классов: фосфатидилхолина (ФХ), фосфатидилэтаноламина (ФЭА), фосфатидилсерина (ФС), фосфатидилинозитола (ФИ), сфингомиелина (СФМ), лизофосфатидилхолина (ЛФХ), а также жирных кислот (ЖК) общих липидов, в том числе насыщенных (НЖК), мононенасыщенных (МНЖК) и полиненасыщенных (ПНЖК).

В полевых условиях каждую из проб фиксировали небольшим количеством этилового спирта (96 %) с добавлением 0,001 % антиоксиданта ионола и тщательно измельчали, затем доливали смесь хлороформ : метанол (2 : 1, по объему) и хранили до анализа на холоде. Липиды экстрагировали по методу Фолча [Folch et al., 1957]. Выделенные общие липиды (ОЛ) сушили до постоянного веса в эксикаторе над фосфорным ангидридом ( $P_2O_5$ ) в холодильной камере (до +4 °С). Обезжиренный остаток (ОО), включающий белки,

углеводы, нуклеиновые кислоты, аминокислоты и микроэлементы сушили до постоянного веса при комнатной температуре. Общие липиды разделяли на тонкослойных хроматографических пластинках “Silufol” (Kavalier, Чехия) в системе растворителей – петролейный эфир : серный эфир : уксусная кислота (90 : 10 : 1) на липидные фракции: фосфолипиды (ФЛ), триацилглицерины (ТАГ), холестерин (ХС), эфиры холестерина (ЭХС). Содержание фосфолипидов, триацилглицеринов и эфиров холестерина определяли гидроксаматным методом [Сидоров и др., 1972], холестерина – по реакции с окрашенным реагентом [Engelbrecht et al., 1974] и выражали в процентах от массы сухого вещества пробы (ОЛ + ОО).

Суммарные фосфолипиды разделяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии [Arduini et al., 1996] на хроматографе “Стайер” (Аквилон, Россия). Для идентификации использовали стандартные ФЛ (Sigma-Aldrich, США). В качестве элюента использовали систему органических растворителей ацетонитрил : метанол : гексан : фосфорная кислота (918 : 30 : 30 : 17,5 по объему). Соотношение между фосфолипидны-

ми компонентами оценивали по величинам площадей пиков на хроматограмме.

Содержание жирных кислот общих липидов определяли методом газожидкостной хроматографии в виде метиловых эфиров после прямой эстерификации в метаноле [Цыганов, 1971]. Разделение проводили на хроматографах “Кристалл 5000.2” с автосамплером (ЗАО “Хроматек”, Йошкар-Ола, Россия) с пламенно-ионизационным детектором в капиллярной колонке ZB-FFAP длиной 50 м, с внутренним диаметром 0,32 мм и толщиной слоя жидкой фазы 0,50 мкм. В качестве внутреннего стандарта использовали бегеновую кислоту (22:0) [Новак, 1978].

Достоверность различий оценивали с помощью непараметрического *U*-критерия различий Уилкоксона – Манна – Уитни [Гублер, Генкин, 1969].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты проведенных исследований представлены в табл. 1. При исследовании липидного спектра икры из разных частей (головной, центральной и хвостовой) яичников горбуши перед нерестом установлено, что

Т а б л и ц а 1

Содержание общих липидов и их отдельных классов (% сухой массы) в преднерестовой икре из разных частей гонад горбуши

Показатель	Порции преднерестовой икры		
	головная	центральная	хвостовая
<i>n</i>	5	5	5
Липиды			
ОЛ	14,52 ± 1,03 <sup>A</sup>	9,63 ± 0,85 <sup>B</sup>	16,84 ± 1,23 <sup>A</sup>
ФЛ	8,84 ± 0,73 <sup>A</sup>	5,65 ± 0,42 <sup>B</sup>	10,73 ± 0,95 <sup>A</sup>
ФИ	0,06 ± 0,01 <sup>A</sup>	0,05 ± 0,01 <sup>A</sup>	0,13 ± 0,03 <sup>B</sup>
ФС	0,01 ± 0,00 <sup>A</sup>	0,01 ± 0,00 <sup>A</sup>	0,02 ± 0,00 <sup>B</sup>
ФЭА	0,68 ± 0,08 <sup>A</sup>	0,39 ± 0,08 <sup>B</sup>	0,70 ± 0,08 <sup>A</sup>
ФХ	7,88 ± 1,54 <sup>A</sup>	5,06 ± 0,81 <sup>B</sup>	9,61 ± 0,63 <sup>A</sup>
ЛФХ	0,08 ± 0,01 <sup>A</sup>	0,08 ± 0,01 <sup>A</sup>	0,12 ± 0,01 <sup>A</sup>
СФМ	0,12 ± 0,04 <sup>A</sup>	0,07 ± 0,01 <sup>B</sup>	0,13 ± 0,01 <sup>A</sup>
ТАГ	2,60 ± 0,78 <sup>A</sup>	1,98 ± 0,72 <sup>A</sup>	2,65 ± 0,74 <sup>A</sup>
ЭХС	0,46 ± 0,09 <sup>A</sup>	0,37 ± 0,15 <sup>A</sup>	0,52 ± 0,16 <sup>A</sup>
ХС	2,62 ± 0,31 <sup>A</sup>	1,63 ± 0,21 <sup>B</sup>	2,94 ± 0,15 <sup>A</sup>
ТАГ + ЭХС/ФЛ + ХС	0,27 ± 0,05 <sup>A</sup>	0,32 ± 0,03 <sup>B</sup>	0,23 ± 0,09 <sup>A</sup>

П р и м е ч а н и е. ОЛ – общие липиды, ФЛ – фосфолипиды, ТАГ – триацилглицерины, ЭХС – эфиры холестерина, ХС – холестерин, ФИ – фосфатидилинозитол, ФС – фосфатидилсерин, ФЭА – фосфатидилэтаноламин, ФХ – фосфатидилхолин, ЛФХ – лизофосфатидилхолин, СФМ – сфингомиелин. Значения в одной линии с разными надстрочными буквами различаются.

содержание общих липидов находилось в пределах 9,63–16,84 % сухой массы с более высокой долей в хвостовой и головной частях и пониженной – в центральной части за счет структурных липидов – ФЛ и ХС (см. табл. 1). Достоверных различий по содержанию запасных липидов (ТАГ и ЭХС) в разных частях яичника горбуши не обнаружено, однако показатель отношения суммы запасных липидов к структурным (ТАГ + ЭХС/ФЛ + ХС) достоверно выше в икре центральной части яичника. Повышенный уровень ФЛ в преднерестовой икре из двух частей яичника (головной и хвостовой) обусловлен сравнительно большей долей в них отдельных

классов ФЛ – ФХ, ФЭА, СФМ и ФИ (только в хвостовой).

Анализ жирнокислотного состава общих липидов отдельных порций преднерестовой икры горбуши показал значительную долю в них ПНЖК (от 38,48 до 44,00 % суммы ЖК), в основном семейства (n-3), в которых доминировали докозагексаеновая 22:6(n-3) и эйкозапентаеновая 20:5(n-3) кислоты (табл. 2). В яйцеклетках головной части гонад установлен наиболее высокий уровень суммарных ПНЖК, в основном семейства (n-3) – длинноцепочечные 20:5(n-3) и 22:6(n-3) кислоты, а также повышенный индекс отношения ПНЖК семейств n-3/n-6. При этом в икре

Т а б л и ц а 2

Содержание отдельных жирных кислот ( % суммы ЖК) в преднерестовой икре из разных частей гонад горбуши

Показатель	Порции преднерестовой икры		
	головная	центральная	хвостовая
n	5	5	5
<b>Жирные кислоты</b>			
14:0	3,05 ± 0,45 <sup>A</sup>	2,85 ± 0,19 <sup>A</sup>	3,21 ± 0,33 <sup>A</sup>
16:0	12,29 ± 1,23 <sup>A</sup>	12,04 ± 0,42 <sup>A</sup>	13,23 ± 0,64 <sup>B</sup>
18:0	4,12 ± 0,42 <sup>A</sup>	4,20 ± 0,33 <sup>A</sup>	4,51 ± 0,34 <sup>A</sup>
ΣНЖК	21,15 ± 2,41 <sup>A</sup>	20,66 ± 2,65 <sup>A</sup>	22,26 ± 2,74 <sup>A</sup>
16:1(n-7)	6,83 ± 1,02 <sup>A</sup>	6,98 ± 1,21 <sup>A</sup>	6,95 ± 1,14 <sup>A</sup>
18:1(n-9)	19,16 ± 0,81 <sup>B</sup>	21,84 ± 1,15 <sup>A</sup>	22,54 ± 1,23 <sup>A</sup>
18:1(n-7)	4,47 ± 0,35 <sup>A</sup>	4,97 ± 0,29 <sup>A</sup>	4,79 ± 0,24 <sup>A</sup>
20:1(n-9)	1,85 ± 0,12 <sup>A</sup>	1,77 ± 0,09 <sup>A</sup>	2,08 ± 0,08 <sup>B</sup>
ΣМНЖК	34,85 ± 1,33 <sup>A</sup>	38,10 ± 1,24 <sup>B</sup>	39,25 ± 1,59 <sup>B</sup>
18:2(n-6)	1,52 ± 0,12 <sup>A</sup>	1,57 ± 0,11 <sup>A</sup>	1,75 ± 0,09 <sup>B</sup>
20:4(n-6)	0,97 ± 0,06 <sup>A</sup>	0,95 ± 0,03 <sup>A</sup>	0,87 ± 0,07 <sup>A</sup>
(n-6) ПНЖК	4,13 ± 0,31 <sup>A</sup>	4,18 ± 0,28 <sup>A</sup>	4,13 ± 0,36 <sup>A</sup>
18:3(n-3)	1,06 ± 0,08 <sup>A</sup>	0,93 ± 0,13 <sup>A</sup>	0,98 ± 0,12 <sup>A</sup>
18:4(n-3)	1,40 ± 0,08 <sup>A</sup>	1,02 ± 0,09 <sup>B</sup>	1,11 ± 0,16 <sup>B</sup>
20:4(n-3)	2,38 ± 0,31 <sup>A</sup>	2,14 ± 0,25 <sup>A</sup>	2,05 ± 0,39 <sup>A</sup>
20:5(n-3)	16,05 ± 0,42 <sup>A</sup>	15,09 ± 0,36 <sup>A</sup>	13,22 ± 0,22 <sup>B</sup>
22:6(n-3)	14,80 ± 0,78 <sup>A</sup>	13,36 ± 0,33 <sup>B</sup>	12,74 ± 0,54 <sup>B</sup>
(n-3) ПНЖК	39,19 ± 1,15 <sup>A</sup>	36,34 ± 1,28 <sup>B</sup>	33,59 ± 1,69 <sup>C</sup>
ΣПНЖК	44,00 ± 2,01 <sup>A</sup>	41,24 ± 1,16 <sup>B</sup>	38,48 ± 1,03 <sup>C</sup>
Σ(n-3)ПНЖК/Σ(n-6)ПНЖК	9,5 ± 0,41 <sup>A</sup>	8,7 ± 0,31 <sup>B</sup>	8,1 ± 0,28 <sup>B</sup>
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0,69 ± 0,11 <sup>A</sup>	0,60 ± 0,09 <sup>A</sup>	0,56 ± 0,08 <sup>B</sup>
16:0/18:1(n-9)	0,64 ± 0,02 <sup>A</sup>	0,55 ± 0,04 <sup>B</sup>	0,59 ± 0,02 <sup>B</sup>

П р и м е ч а н и е. В минорных количествах (менее 1 %) определены жирные кислоты – 15:0; 17:0; 20:0; 24:0; 14:1(n-5); 16:1(n-9); 16:1(n-5); 18:1(n-5); 20:1(n-11); 20:1(n-7); 22:1(n-11); 16:2(n-9); 22:1(n-9); 22:1(n-7); 16:2(n-6); 16:3(n-6); 18:3(n-6); 20:2(n-6); 20:3(n-6); 22:2(n-6); 22:3(n-6); 22:4(n-6); 22:5(n-6); 16:2(n-4); 18:2(n-4); 18:3(n-4); 16:3(n-3); 18:5(n-3); 20:3(n-3); 22:3(n-3); 22:4(n-3); 22:5(n-3). Значения в одной линии с разными надстрочными буквами различаются.

хвостовой части яичника этот показатель сравнительно ниже.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Накопление в организме рыб, в том числе в гонадах, достаточного уровня структурных (ФЛ и ХС) и запасных (ТАГ и ЭХС) липидов необходимо для наступления определенного физиологического состояния – готовности к нересту, обеспеченности нормальному ходу эмбрионального развития, выклева личинок и превращения их в пестряток.

В настоящей работе установлено различие в показателе отношения суммы запасных липидов к структурным (ТАГ + ЭХС/ФЛ + ХС), которое достоверно выше в икре центральной части яичника. Известно, что важное значение имеет не столько абсолютное содержание отдельных липидных классов, сколько сохранение стабильности в количественных соотношениях между ними [Бурлакова, 1981; Сергеева, Варфоломеева, 2006]. Причем по содержанию запасных липидов (ТАГ и ЭХС) в разных частях яичника горбуши различий не обнаружено. Уровень ТАГ в яичниках рыб (в том числе в отдельных икринках) характеризует процесс накопления энергетических резервов, которые отражают обеспеченность будущего зародыша питанием. Повышенный уровень ФЛ в преднерестовой икре из двух частей яичника (головной и хвостовой) обусловлен сравнительно большей долей в них отдельных классов ФЛ – ФХ, ФЭА, СФМ и ФИ (в хвостовой). Обнаруженные различия в содержании структурных липидов у молоди горбуши в дальнейшем могут повлиять на их рост и развитие, на формирование их фенотипической разнокачественности, которая является одним из механизмов, определяющих жизненную стратегию сеголеток после выклева [Павлов и др., 2010]. Известно, что ФХ наряду с ФЭА составляет основную массу ФЛ не только в яйцах лососевых, но и у других видов рыб [Cowey et al., 1985; Нефедова и др., 1994]. Значительное количество ФХ связано со специфическим белком яиц – липовителлином, который запасается в желтке ооцитов и обеспечивает зародыш в процессе эмбриогенеза и раннего постэмбрионального разви-

тия личинок после их выклева и до перехода на внешнее питание энергетическими и структурными компонентами [Cowey et al., 1985; Sejas et al., 2004]. Известно, что СФМ и ХС участвуют в механизмах регуляции проницаемости биомембран, которая влияет на функциональную активность клеточных рецепторов, скорость транспорта ионов, метаболитов и воды [Болдырев и др., 2006; Khe-lashvili et al., 2014]. В центральной части яичника преднерестовой икры горбуши обнаружен пониженный уровень СФМ (в основном содержащего насыщенные ЖК), а также пониженная концентрация ХС, что свидетельствует об изменении ригидности биомембран ооцитов.

Установленный в яйцеклетках головной части яичника наиболее высокий уровень физиологически значимых эйкозапентаеновой 20:5(n-3) и докозагексаеновой 22:6n-3 кислот, который совпадает с повышенной интенсивностью обмена липидов, о чем свидетельствует и более высокое значение показателя 16:0/18:1(n-9) [Архипов, 1980], а также повышенный индекс отношения ПНЖК семейств n-3/n-6 может быть связан с более высоким качеством икры. При этом в икре хвостовой части яичника этот показатель сравнительно ниже. В литературе имеются сведения о корреляции между содержанием 22:6(n-3) кислоты в липидах половых продуктов производителей и выживаемостью развивающейся икры и личинок рыб, в том числе горбуши [Kaitaranta, Linko, 1984; Юнева и др., 1990; Tocher, 2003; Villalta, 2008]. Более высокая выживаемость икры и личинок дальневосточного лосося *Oncorhynchus gorbusha* наблюдалась в тех случаях, когда у самок доля 22:6(n-3) кислоты являлась высокой [Юнева и др., 1990]. Адаптивные изменения мембран могут оперативно осуществляться путем изменения содержания ацилов ПНЖК (особенно докозагексаеновой кислоты, 22:6n-3) в составе липидного микроокружения интегральных белков. Механизм регуляторной роли ПНЖК представляется следующим: в ответ на изменение внешних условий, влияющих на активность ферментов, следует достаточно быстрое, измеряемое минутами, повышение концентрации ПНЖК в организме (особенно 22:6n-3) [Крепс, 1981; Рабинович, Рипатти, 1990].

Количественные изменения структурных липидов и их направленность могут определяться усилением физиологических функций, связанных с нерестом или подготовкой к данному процессу.

Следует отметить, что ранее была показана разновременность созревания икры в разных частях яичника у одних и тех же самок осетровых рыб, что используется на практике в осетроводстве. Асинхронность созревания икры в яичниках одних и тех же самок также установлена ихтиологическими методами для других видов рыб – сельдевых, карповых, окуневых, лососевых (кета, горбуша, радужная форель и т. д.) [Жукинский, 1981]. Выявленная разнокачественность по липидному статусу отдельных порций преднерестовой икры горбуши свидетельствует об асинхронности процессов ее созревания в разных частях гонад, что может отразиться на способности оплодотворяться, росте и развитии зародыша, а также дальнейшей дифференциации молоди.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлены биохимические различия по содержанию структурных липидов (фосфолипидов, их отдельных классов) и физиологически значимых жирных кислот в преднерестовой икре из разных частей яичника одних и тех же самок горбуши, что свидетельствует о разнокачественности по липидному статусу икры, асинхронности биохимических процессов в ооцитах и может служить причиной незавершенных процессов ее созревания в определенных участках гонад. Обнаруженные различия могут определять успех последующего оплодотворения, влиять на рост и развитие зародышей, а также на дальнейшую дифференциацию молоди и являться одним из механизмов определяющих жизненную стратегию сеголеток после выклева. При выращивании молоди горбуши в искусственных условиях следует учитывать разновременность созревания ооцитов в разных частях гонад.

Работа проведена на базе лаборатории экологической биохимии с использованием научного «КарНЦ РАН».

Авторы работы выражают благодарность сотрудникам лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных ИБ КарНЦ РАН – д-ру биол. наук, проф. А. Е. Веселову, канд. биол. наук Д. А. Ефремову за сбор материала для исследования.

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

#### ЛИТЕРАТУРА

- Архипов А. В. Изменение обмена липидов у кур в онтогенезе // Сельскохозяйств. биол. 1980. Т. 15, № 5. С. 756–761.
- Болдырев А. А., Кляйваряйнен Е. И., Илюха В. А. Биомембранология: учеб. пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 226 с.
- Бурлакова Е. Б. Роль липидов в процессе передачи информации в клетке // Биохимия липидов и их роль в обмене веществ. М.: Наука, 1981. С. 23–34.
- Гублер Е. В., Генкин А. А. Применение критериев непараметрической статистики для оценки различий двух групп наблюдений в медико-биологических исследованиях. М.: Медицина, 1969. 29 с.
- Дорофеева Е. А., Алексеев А. П., Кулачкова В. Г., Зеленников О. В., Иванова Т. С. Актуальные проблемы акклиматизации горбуши в Белом море // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря: мат-лы IX Междунар. конф. 11–14 октября 2004 г., Петрозаводск, Карелия, Россия. Петрозаводск, 2005. С. 105–109.
- Жукинский В. Н. Субпорционность созревания, перематывания и выметывания икры у рыб в связи с исследованием ее разнокачественности // Разнокачественность онтогенеза у рыб. Киев: Наук. думка, 1981. С. 7–36.
- Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. СПб.: Наука, 1981. 339 с.
- Крыжановский С. Г. О значении жировых отложений в яйцах рыб // Зоол. журн. 1960. Т. 39. С. 111–123.
- 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. 165–170.
- Немова Н. Н., Нефедова З. А., Мурзина С. А., Веселов А. Е., Рипатти П. О., Павлов Д. С. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Экология. 2015. № 3. С. 206–211.
- 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., Веселов А. Е., Рипатти П. О., Немова Н. Н. Разнокачественность липидных и жирнокислотных спектров у сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* L., различающихся размерно-весовыми характеристиками // Сиб. экол. журн. 2014. № 4. С. 639–645.
- Никольский Г. В. Частная ихтиология. М.: Сов. наука, 1950. 436 с.

- Новак И. Количественный анализ методом газовой хроматографии. М.: Мир, 1978. 180 с.
- Персов Г. М. Дифференцировка пола у рыб. Л.: Ленингр. гос. ун-т, 1975. 148 с.
- Рабинович А. Л., Рипатти П. О. О конформационных свойствах и функциях докозагексаеновой кислоты // ДАН СССР. 1990. Т. 314, № 3. С. 752–756.
- Сергеева М. Г., Варфоломеева А. Т. Каскад арахидоновой кислоты. М.: Народное образование, 2006. 255 с.
- Сидоров В. С. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л.: Наука, 1983. 240 с.
- Сидоров В. С., Лизенко Е. И., Болгова О. М., Нефедова З. А. Липиды рыб. 1. Методы анализа. Тканевая специфичность липидов ряпушки *Coregonus albula* L. // Лососевые (Salmonidae) Карелии: сб. науч. тр. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1972. С. 150–163.
- Цыганов Э. П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагеля // Лабораторное дело. 1971. № 8. С. 490–493.
- Шульман Г. Е. Экологическая физиология и биохимия черноморских гидробионтов в начале XXI века // Экология моря. 2001. Вып. 57. С. 68–74.
- Юнева Т. В., Шульман Г. Е., Чебанов Н. А., Щепкина А. М., Виленская Н. И., Маркевич Н. Б. Связь содержания докозагексаеновой кислоты в теле производителей с выживаемостью икры и предличинок горбуши // Биол. науки. 1990. № 10. С. 85–89.
- Arduini A., Pescechera A., Dottori S., Sciarroni A. F., Serafini F., Calvani M. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // J. Lipid Res. 1996. Vol. 37. P. 684–689.
- Cejas J. R., Almansa E., Jerez S., Bolanos A., Felipe B., Lorenzo A. Changes in lipid class and fatty acid composition during development in white seabream (*Diplodus sargus*) eggs and larvae // Compar. Biochem. Physiol. B. 2004. Vol. 139, N 2. P. 209–216.
- 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.
- Engelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // South African Med. Journ. 1974. Vol. 48, N 7. P. 250–356.
- Folch J., Lees M., Sloane Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // J. Biol. Chem. 1957. Vol. 226, N 5. P. 497–509.
- Kaitaranta J. K., Linko R. R. Fatty acids in the roe lipids of common food fishes // Comp. Biochem. Physiol. 1984. Vol. B79, N 3. P. 331–334.
- Khelashvili G., Johner N., Zhao J., Harries D., Scott H. L. Molecular origins of bending rigidity in lipids with in isolated and conjugated double bonds: The effect of cholesterol // Chem. Phys. Lipids. 2014. Vol. 178. P. 18–26.
- Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // Rev. Fish. Sci. 2003. Vol. 11, N 2. P. 107–184.
- Villalta M., Estevez A., Bransden M. P., Bell J. G. Effects of dietary eicosapentaenoic acid on growth, survival, pigmentation and fatty acid composition in Senegal sole (*Solea senegalensis*) larvae during the Artemia feeding period // Aquac. Nutr. 2008. Vol. 14 (4). P. 232–241.
- Wiegand M. D. Composition, accumulation and utilization of yolk lipids in teleost fish // Rev. Fish Biol. Fish. 1996. N 6. P. 259–286.

## **Biochemical Heterogeneity on Lipid Status of Female Gonads of Prespawning Pink Salmon *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum 1792) (the Varzuga River, White Sea Basin)**

Z. A. NEFEDOVA, S. A. MURZINA, S. N. PEKKOEVA, T. R. RUOKOLAINEN, N. N. NEMOVA

*Institute of Biology of Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences  
185910, Petrozavodsk, Pushkinskaya str., 11  
E-mail: murzina.svetlana@gmail.com*

A comparative analysis of lipid and fatty acids contents in certain portions of female gonads – front, central and tail – of prespawning pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* was made. The heterogeneity of eggs was determined on the lipid status of certain portions of ovaries: in front portion – high level of physiologically important eicosapentaenoic 20:5 (n-3) and docosahexaenoic 22:6 (n-3) fatty acids, which coincided with higher intensity of lipid metabolism as evidenced higher ratio of 16:0/18:1(n-9); in central portion – low level of the general lipids due to phospholipids (including phosphatidylcholine, phosphatidylethanolamine, sphingomyelin) and cholesterol; and in tail portion – high amount of certain phospholipids (phosphatidylcholine, phosphatidylethanolamine, lysophosphatidylcholine, sphingomyelin, phosphatidylinositol). Heterogeneity found in certain portions of ovaries indicated asynchronism in biochemical processes in oocytes of these portions that might affect the ability of fertilization, growth and development of embryos and further differentiation of young fish.

**Key words:** salmonids, pink salmon, gonads, ontogenesis, lipids, fatty acids.