

На правах рукописи



ПАЮТА АЛЕКСАНДРА АЛЕКСАНДРОВНА

**СОДЕРЖАНИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИПИДОВ, БЕЛКА, УГЛЕВОДОВ,
МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ И ВОДЫ В ТКАНЯХ РЫБ ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ
ВОЛГИ**

Специальность 03.02.10 – гидробиология

**АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук**

ЯРОСЛАВЛЬ, 2021

Работа выполнена в Ярославском научно-исследовательском институте животноводства и кормопроизводства – филиале Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр кормопроизводства и агроэкологии имени В.Р. Вильямса».

- Научный руководитель:** **Флёрова Екатерина Александровна,** кандидат биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник отдела технологий животноводства, заместитель директора по научной работе Ярославского научно-исследовательского института животноводства и кормопроизводства – филиала Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр кормопроизводства и агроэкологии имени В.Р. Вильямса»
- Официальные оппоненты:** **Солдатов Александр Александрович,** доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, заведующий отделом физиологии животных и биохимии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН»
- Гарина Дарина Владимировна,** кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологической биохимии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук
- Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Астраханский государственный университет»

Защита состоится «18» октября 2021 года в 10:00 часов на заседании диссертационного совета Д 002.036.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, по адресу: 152742, Ярославская область, Некоузский район, пос. Борок, д. 109. Тел.: +7 (48547) 24042, e-mail: dissovet@ibiw.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: пос. Борок, Ярославская область, Некоузский район, д. 109 и на сайте ИБВВ РАН <http://www.ibiw.ru>, с авторефератом – в сети интернет на сайтах ВАК РФ (<https://vak.minobrnauki.gov.ru/main>) и ИБВВ РАН (<http://www.ibiw.ru>).

Автореферат разослан « ____ » _____ 2021 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Л.Г. Корнева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Одна из центральных проблем гидробиологии – влияние факторов водной среды на гидробионтов. Для того чтобы проанализировать ответные реакции организма на действие факторов используются биомаркеры, среди которых наиболее удачными признаны физиолого-биохимические показатели, т.к. их изменение подвержено влиянию различных факторов водной среды – колебания температуры воды, рН, кислорода, гидрологических режимов, наличия потенциальных кормовых объектов (Маляревская, 1979; Шайдуллина, 2009; Berge et al., 2009; Lund et al., 2011; Collier et al., 2013; Filippov et al., 2017). Данная способность организма выработана в процессе эволюции для выживания в изменяющихся условиях. Отмечается высокая чувствительность гидробионтов к антропогенному воздействию, в то же время в отличие от природных факторов, организм рыб не может подготовиться к воздействию токсикантов (Жиденко, Кривопиша, 2009; Сухаренко и др., 2015). Динамика содержания воды, липидов, белков, углеводов и минеральных веществ в организме гидробионтов, различается при воздействии разных видов загрязняющих веществ (ЗВ) и их концентраций (Golovanova, 2008; Шайдуллина, 2009). Истощение энергетических запасов с течением времени из-за стресс-факторов может привести к нарушениям физиологических процессов и гибели особей (Маляревская, 1979; Путинцев, 1981; Adams, 1999; Шайдуллина, 2009).

Данные по особенностям содержания биохимических компонентов в организме рыб представляют собой основу для понимания механизмов адаптаций особей к изменяющимся условиям среды обитания. Т.к. рыбы широко распространены и мобильны, различаются спектром питания, легко идентифицируются, живут дольше, чем другие гидробионты, сведения о динамике биохимических показателей рыб удобно использовать в качестве дополнительного критерия при мониторинге водных экосистем. Причем анализировать физиолого-биохимические изменения можно как на уровне всего организма, так и в отдельных органах и тканях.

В связи с огромным промысловым значением костистых рыб, интенсивным морским промыслом и возникшей вследствие этого необходимостью решения задачи по охране и рациональному использованию морских биологических ресурсов, появилась потребность изучения обмена веществ морских рыб. В качестве самостоятельной области исследования данное направление в нашей стране выделилось в 30-е годы XX века (Шульман, 1967). Большой объем работ по обменным процессам в организме морских рыб выполняли Г.Е. Шульман и М.И. Шатуновский с коллегами (Шульман, 1963; Шульман и др., 1970; Кривобок, Шатуновский, 1971; Борисов, Шатуновский, 1973; Шатуновский и др., 1975; Беляев и др., 1983; Карамушко, Шатуновский, 2009). У морских рыб отмечают изменения содержания биохимических компонентов в зависимости от условий местообитания (Person-Le Ruyet et al., 2004), вида (Karakoltsidis et al., 1995), пола и возраста (Rijnsdorp, Ibelings, 1989; Stankus, 2001), сезона (Шульман, 1972; Nisa, Asadullah, 2011; Boran, Karaçam, 2011), антропогенной нагрузки (Залевская и др., 2005). Существуют комплексные работы по оценке состояния морских рыб на основании биохимических показателей (Шатуновский, 1980; Добрусин, 1987; Shulman, Love, 1999; Lloret et al., 2014).

В отличие от морских рыб из-за гораздо меньших объемов вылова гидробионтов из внутренних водоемов (Болтачев, 2007; ФАО, 2018) подобных исследований на пресноводных рыбах, обитающих в естественных условиях, проведено значительно меньше, они разрознены и рассматривают динамику отдельных биохимических показателей (Курант, 1984; Козловская и др., 1990; Комова, 2005; Шайдуллина, 2009; Das, Das, 2015). Биохимический анализ проводится преимущественно для уточнения пищевой и энергетической ценности мяса пресноводных промысловых рыб (Keremah, Amakiri, 2013; Teame et al., 2016). Влияние различных факторов на биохимические показатели чаще рассматриваются либо на уровне целого организма, либо только в мышцах рыб (Craig, 1977; Ali et al., 2006; Hussain et al., 2016;

Ganguly et al., 2017; Desta et al., 2019). Исследования по воздействию токсикантов на содержание биохимических компонентов в тканях пресноводных рыб проводятся в основном в лабораторных экспериментах (Мусаев и др., 2009; Габибов и др., 2009; Li et al., 2019).

Нет данных о комплексном влиянии широкого диапазона факторов на биохимические показатели в тканях пресноводных рыб для выявления закономерностей и механизмов адаптаций, обеспечивающих выживание особей в изменяющихся условиях. Волго-Каспийский бассейн представляет собой уникальную гидрологическую систему, объединяющую водохранилища, отличающиеся морфологическими, морфометрическими особенностями, условиями обитания гидробионтов, антропогенным воздействием. Учитывая эту специфику, водохранилища Верхней Волги могут быть удобной моделью для исследований влияния факторов водной среды на гидробионтов. В связи с этим изучение биохимических показателей мышц, печени и гонад разных трофических и систематических групп рыб, обитающих в условиях водохранилищ Верхней Волги, представляет большой интерес для решения ряда задач области гидробиологии.

Цели и задачи исследования. Цель работы – изучить межвидовые и внутривидовые особенности содержания биохимических компонентов (липидов, белка, углеводов, минеральных веществ и воды) в мышцах, печени и гонадах рыб разных трофических групп, обитающих в водохранилищах Верхней Волги.

В задачи исследований входило:

1) изучить уровни содержания биохимических компонентов и их распределение в мышцах, печени и гонадах рыб разных трофических групп (типичного бентофага леща *Abramis brama*, факультативного планктофага-ихтиофага чехони *Pelecus cultratus* и ихтиофага судака *Sander lucioperca*);

2) выявить закономерности содержания и распределения биохимических компонентов в мышцах, печени и гонадах вида в зависимости от условий местообитания (на примере леща);

3) изучить особенности содержания и распределения биохимических компонентов в мышцах, печени и гонадах леща в разные периоды годового цикла (преднерестовый, нерестовый, посленерестовый и нагульный);

4) оценить физиологические показатели в организме леща из разных по степени антропогенного воздействия участков Рыбинского водохранилища.

Научная новизна. Для пресноводных экосистем установлено, что вне зависимости от систематического положения в печени чехони и судака – рыб со схожим спектром рыбного питания, возрастные изменения содержания липидов и углеводов имели схожую направленность: жировые запасы сокращались, углеводные – увеличивались до пятилетнего возраста, затем уменьшались, у типичного бентофага леща была выявлена противоположная тенденция.

Впервые на примере леща из разных водохранилищ Верхней Волги показано, что условия местообитания оказывают большее влияние на содержание биохимических компонентов в мышцах, печени и гонадах пресноводных рыб, чем пол, стадия зрелости гонад и возраст особей.

Выявлен половой диморфизм в содержании биохимических компонентов в мышцах, печени и гонадах леща в зависимости от периода годового цикла (преднерестового, нерестового, посленерестового и нагульного). У самцов и самок леща установлены различия в интенсивности метаболических процессов при созревании гонад.

Впервые для леща обнаружена связь интенсивности потребления корма и содержания биохимических компонентов в мышцах и печени с кормовыми условиями и уровнем загрязнения на различных участках водоема.

Теоретическая и практическая значимость. Проведенные исследования расширяют представление об особенностях и закономерностях динамики биохимических показателей пресноводных костистых рыб в связи с систематическим положением, типом питания, полом,

возрастом, стадией зрелости гонад, условиями местообитания, сезоном и антропогенной нагрузкой. Полученные данные могут применяться для экологического мониторинга водных объектов, при разработке природоохранных мероприятий, для составления прогнозов изменений физиологического состояния гидробионтов и сроков вылова рыб с целью рациональной организации промысла. Новые знания могут быть использованы при контроле параметров среды объектов рыбоводства в условиях высокоэффективного типа ведения хозяйства. Материалы работы могут быть включены в учебные курсы вузов по направлению подготовки «Экология и рациональное природопользование».

Методология и методы исследования. Теоретической основой исследований послужили научные работы отечественных и зарубежных ученых в области гидробиологии, ихтиологии, экологии и биохимии. Исследования проводились с помощью гидробиологических, ихтиологических, биохимических и статистических методов, которые обеспечили достоверность и обоснованность полученных результатов.

Основные положения, выносимые на защиту.

Средние значения липидов и белка в мышцах и печени чехони больше, чем у леща и судака. В печени чехони и судака выявлена общая закономерность содержания липидов и углеводов в зависимости от пола и возраста.

В мышцах и печени леща, обитающего в условиях повышенных температур и низких концентраций кислорода происходит снижение содержания сухого вещества, в том числе белка и минеральных веществ. Продолжительное локальное антропогенное воздействие изменяет интенсивность потребления корма леща и оказывает влияние, главным образом, на накопление продуктов липидного и минерального обмена в мышцах и печени.

Обмен веществ у самцов и самок леща в период нагула и созревания гонад протекает с разной интенсивностью: у самцов энергетические затраты в мышцах более выражены после зимовки, в гонадах и печени во время нереста, у самок – во время и после нереста.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов определяется выбором общепринятых методов исследований и статистической обработкой данных, достаточным объемом выборки, необходимым количеством повторностей.

Апробация результатов. Результаты диссертационной работы были представлены и обсуждены на XVI, XVII, XX Международных научно-практических конференциях аспирантов и молодых ученых «Инновационные направления развития АПК и повышение конкурентоспособности предприятий, отраслей и комплексов – вклад молодых ученых» (Ярославль, 2013, 2014, 2017); III Всероссийской конференции молодых ученых «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы» (Улан-Удэ, 2013); Всероссийском молодежном научном форуме «Наука, инновации и бизнес в АПК» (Новосибирск, 2013); V Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы биологии, нанотехнологий и медицины» (Ростов-на-Дону, 2013); XV Школе-конференции молодых ученых «Биология внутренних вод» (Борок, 2013); 9th International scientific conference «Biotechnology and Quality of Raw Materials and Foodstuffs» (Nitra, Slovak Republic, 2014); XXI Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2014); XI съезде Гидробиологического общества при РАН (Красноярск, 2014); VII Международной ихтиологической научно-практической конференции «Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології» (Мелитополь-Бердянск, Украина 2014); Международной конференции, посвященной 100-летию ГосНИОРХ «Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования» (Санкт-Петербург, 2014); Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 85-летию Татарского отделения ГОСНИОРХ «Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования» (Казань, 2016); Всероссийской молодежной гидробиологической конференции «Перспективы и проблемы современной гидробиологии» (Борок, 2016); Всероссийской научно-практической

конференции «Экология и рациональное природопользование» (Ярославль, 2017); Научных чтениях, посвященных 110-летию со дня рождения д.б.н., профессора Виктора Сергеевича Ивлева (1907–1964) и 100-летию со дня рождения д.б.н. Ирины Викторовны Ивлевой (1917–1992) «Перспективы и направления развития экологии водоемов» (Севастополь, 2017); III и IV Международных научно-практических конференциях «Повышение уровня и качества биогенного потенциала в животноводстве» (Ярославль, 2017; 2018); XXV международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (Москва, 2018); Национальной научно-практической конференции «Технология переработки сельскохозяйственного сырья» (Ярославль, 2018); IV и V международных научно-практических конференциях «Биология: взгляд в будущее» (Ставрополь, 2018, 2019); Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Интеграция науки и высшего образования, как основа инновационного развития аграрного производства» (Ярославль, 2019); II Всероссийской конференции с международным участием «Физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптаций гидробионтов» (Борок, 2020).

Соответствие паспорту научной специальности. Результаты работы соответствуют специальности 03.02.10 – гидробиология: пункту 1 «Исследование влияния факторов водной среды на гидробионтов в природных и лабораторных условиях с целью установления пределов толерантности и оценки устойчивости водных организмов в условиях изменяющихся физико-химических свойств природных вод (в частности, при антропогенном воздействии)», 2 «Исследование экологических основ жизнедеятельности гидробионтов – их питания, водно-солевого и энергетического обмена, закономерностей роста и развития, особенностей жизненных циклов».

Личный вклад автора. Автор участвовал в сборе материала и отборе проб в научно-исследовательских экспедициях, принимал участие в проведении биологического анализа рыб, самостоятельно осуществлял химический анализ мышц, печени и гонад рыб, проводил статистическую обработку полученных данных и их интерпретацию, подготавливал доклады и публикации по теме диссертации.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 32 научных работы, в том числе 6 публикаций в журналах, рекомендованных ВАК РФ (3 из которых индексируются в системах Web of Science и Scopus), 4 работы, индексируемые в РИНЦ, 3 объекта интеллектуальной собственности – базы данных.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка сокращений, списка использованной литературы, включающего 452 источника, из них 232 на иностранных языках. Материал диссертационной работы изложен на 188 страницах, содержит 26 таблиц, 20 рисунков.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю к.б.н., доценту Е.А. Флёровой за ценные советы, поддержку и всестороннюю помощь при подготовке диссертации. Особая благодарность выражается д.б.н., профессору Герасимову Ю.В., к.б.н. Карабанову Д.П., к.б.н. Базарову М.И., к.б.н. Болотовскому А.А., Павлову Д.Д., Малину М.И., экипажу НИС «Академик Топчиев», сотрудникам лаборатории экологии водных беспозвоночных за помощь в сборе и обработке материала. Искреннюю признательность автор выражает сотрудникам лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН им. И.Д. Папанина за помощь в определении возраста рыб. Автор выражает благодарность за ценные советы к.с.-х.н. Богдановой А.А., к.б.н. Пряничниковой Е.Г., к.б.н. Юрченко В.В.

Работа выполнялась при поддержке грантов Фонда содействия инновациям (проекты 502ГУ1/2013; 6014ГУ2/2015; 2055ГС2/22771; 1249ГС1/22771), Государственного задания НИР № 0856-2020-0008 Министерства науки и высшего образования РФ на период 2020-2022 годов; по инициативной научной теме № АААА-А18-118082390025-7.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

В главе описываются функции и значимость биохимических компонентов (воды, липидов, белка, минеральных веществ, углеводов) в разных тканях рыб. Рассмотрено воздействие абиотических и биотических факторов на динамику биохимических показателей в организме гидробионтов. Приведены изменения содержания биохимических компонентов в разные периоды годового цикла рыб и в зависимости от антропогенных факторов среды.

Глава 2. Материалы и методы исследования

Исследование проводили на водохранилищах Верхней Волги (рис. 1). Горьковское водохранилище (станции Г1-Г12) делится на речную и озерную части, является умеренно-эвтрофным водоемом, в составе бентоса преобладают олигохеты и хирономиды (Mineeva, Makarova, 2018). Вблизи г. Волгореченск расположена Костромская ГРЭС, откуда сбрасывают подогретые воды. Средняя температура воды в период исследований 11,4-13,2°C. В водоеме обнаружены локальные участки с повышенным содержанием тяжелых металлов (ТМ) и стойкими органическими загрязнителями (СОЗ) в воде и донных отложениях (ДО): прибрежные зоны у городов, зоны перехода речной части в озерно-речную и озерно-речной в озерную.

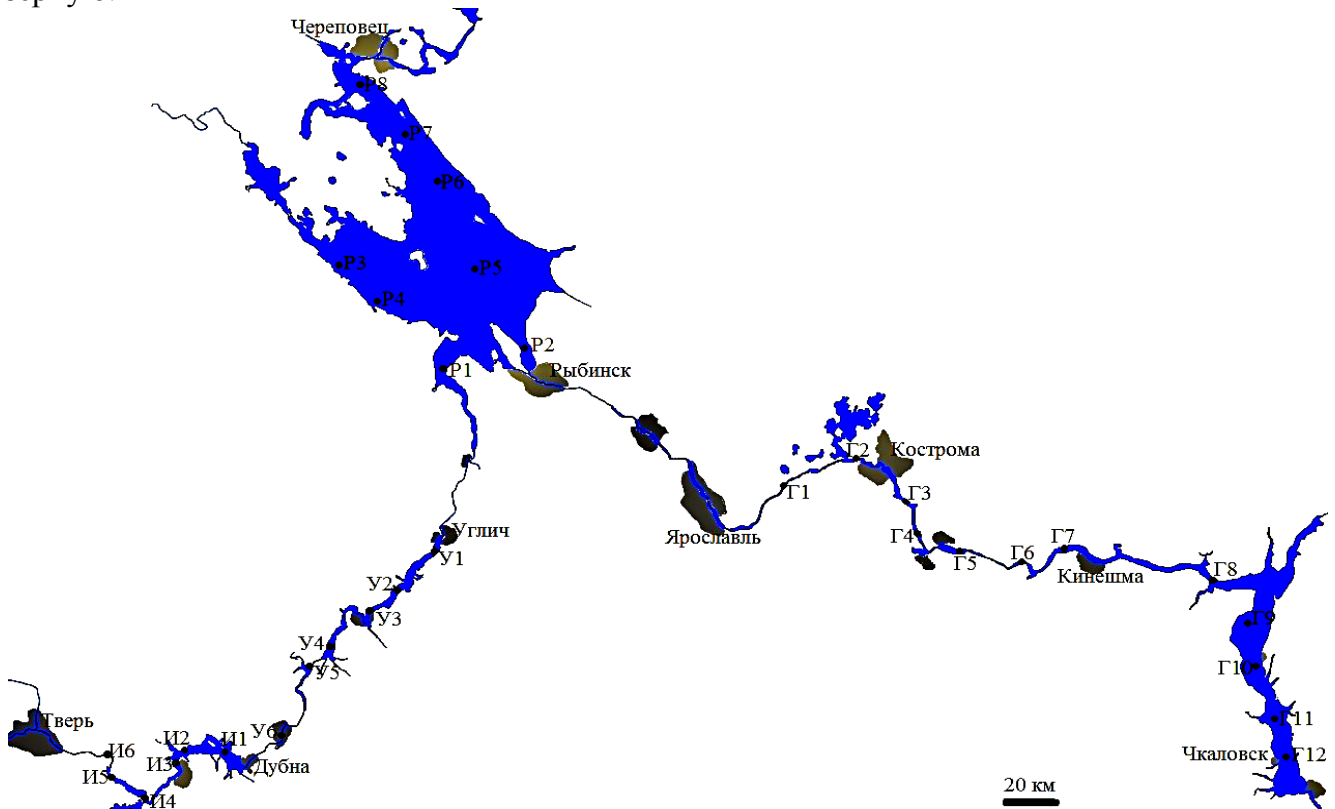


Рис. 1. Схема района исследования, станции отбора проб

Рыбинское водохранилище – эвтрофный водоем озерного типа, в котором выделяют четыре плеса: Волжский, Моложский, Главный, Шекнинский (Mineeva, Makarova, 2018). Макрозообентос профундали представлен олигохетно-хирономидным комплексом. Средняя температура воды в исследуемый период составляла 7,7°C. Наибольшее содержание ЗВ отмечено в устьях рек у г. Череповец, при этом их концентрация снижается по мере удаления от этой области (станции Р8-Р6) (рис. 1). Вблизи п. Брейтово (ст. Р4) и в центре главного плеса (ст. Р5) выявлены локальные очаги повышенного содержания СОЗ и ТМ. Наименьшая величина степени загрязнения ДО по ТМ и содержания СОЗ обнаружена на ст. Р3 (Гапеева, 2012; 2013; Томилина и др., 2018; Чуйко, Подгорная, 2018).

Угличское водохранилище (станции У1-У6) – эвтрофный водоем руслового типа (Mineeva, 2019). Представители донной фауны: хирономиды, олигохеты и моллюски. В воде и ДО

водохранилища отмечены высокие концентрации ТМ. В исследуемый период выявлен высокий процент встречаемости дефицита O_2 (менее 5 и 2 мг/л) и повышенные температуры воды (20,4-21,3°C), негативно влияющие на состояние гидробионтов (Лазарева и др., 2018).

Иваньковское водохранилище (станции И1-И6) – водоем долинного типа с озеровидными плесами, эвтрофный с высокими величинами бентоса, который представлен олигохетами, полихетами и хирономидами (Щербина, 2002; Лазарева, Жданова, 2014). Загрязненность ДО оценивается как допустимая. Главный источник теплового загрязнения – Конаковская ГРЭС. Летом вблизи нее выявлены значения температуры воды, превышающие нормы, негативно воздействующие на развитие макрозообентоса (Ривьер и др., 2001). Шлейф повышенной температуры отмечают по всей толще воды на 5 км вниз по течению. В исследуемый период в водоеме выявлены высокие температуры воды (19,9-20,6°C) и опасно низкие для гидробионтов значения O_2 (менее 5 и 2 мг/л) (Лазарева и др., 2018).

В основу работы положены результаты исследований, выполненных с 2012 по 2017 гг.

Объекты исследования – особи леща, судака, чехони разного пола, возраста, стадии зрелости гонад. Материал для химического анализа – образцы мышц, печени и гонад. В нагульный период в водохранилищах рыб вылавливали тралом с НИС «Академик Топчиев» в ходе совместных экспедиций с ИБВВ РАН (табл. 1). В Горьковском водохранилище исключали материал, отобранный на участках с высоким уровнем загрязнения. Для выявления содержания биохимических компонентов в организме леща в разные периоды годового цикла особей вылавливали неводом на контрольно-наблюдательном пункте «Красный ручей» (Волжский плес Рыбинского водохранилища) и использовали данные от лещей, выловленных в экспедиции на Рыбинском водохранилище. Для решения задач №2-4 в качестве модельного объекта был

Табл. 1. Материал для исследований

Объект исследований	Количество особей/проб	Период отбора
Горьковское водохранилище		
Лещ от 3+ до 10+	104	сентябрь-октябрь 2012-2013 гг.
Чехонь от 2+ до 8+	49	
Судак от 3+ до 8+	27	
Рыбинское водохранилище		
Лещ от 5+ до 12+	80	сентябрь-октябрь 2013 г.
Макрозообентос	8	
Пищевой комок из кишечника леща	80	
Угличское водохранилище		
Лещ от 2+ до 11+	46	август 2013-2014 гг.
Иваньковское водохранилище		
Лещ от 5+ до 12+	79	август 2013-2014 гг.
КНП «Красный ручей»		
Лещ от 9+ до 13+	72	март-июнь 2013-2015 гг.

использован лещ, т.к. он является массовым и в отличие от чехони и судака на нем можно получить репрезентативную выборку особей, отличающихся по полу, возрасту и стадии зрелости гонад (Герасимов и др., 2018). Т.к. лещ – бентофаг, он более подвержен влиянию ЗВ, поэтому лучше подходит для исследований, проведенных в гл. 6 (Olgunoğlu et al., 2015).

Каждую особь измеряли для биологического анализа (Правдин, 1966), отбирали чешую для определения возраста по ее зонам роста. На хладагенте отделяли кожу от мышц, вдоль позвоночника иссекали пробу мышечной ткани, из внутренней полости у половозрелых рыб иссекали печень и гонады. Пробы взвешивали, замораживали при -18°C и хранили до анализов. Биохимические компоненты определяли в тканях мышц, печени и гонад в 3-х повторностях. Количество воды и сухого вещества получали двухступенчатым методом определения влаги (Флерова, 2014). Для определения количества липидов использовали модифицированный для рыб метод обезжиренного остатка в аппарате Сокслета. В качестве неполярного растворителя использовали петролейный эфир (ГОСТ 13496.15-97; Min, Ellefson, 2010). Полученный таким методом «сырой жир» состоит в основном из запасных энергетических веществ – триацилглицеринов, а также из небольшого количества других липидов (Сидоров, 1983; Parrish, 1999). В тексте для описания динамики этого показателя использовали термин «липиды». Для определения количества протеина использовали принцип метода Кьельдаля (Kjeldahl, 1883).

Содержание азота получали с помощью полуавтоматической перегонной установки UDK 139 (Velp Scientifica, Италия, 2011 г.), затем его умножали на коэффициент пересчета 6,25 (Chang, 2010). Содержание минеральных веществ получали гравиметрическим методом ($t=550^{\circ}\text{C}$) (Marshall, 2010), углеводов – расчетным путем, вычитая из 100% суммы процентов воды, протеина, липидов, золы (Флерова, 2014).

Сбор, хранение, полевую и цифровую обработку материала по питанию леща проводили согласно существующей методике (Боруцкий, 1974) с некоторыми дополнениями. Пищевой комок каждой особи просушивали на фильтровальной бумаге, взвешивали на торсионных весах, с помощью бинокля МБС-1 при увеличении $\times 2$ определяли, измеряли и подсчитывали все организмы. Массу хирономид восстанавливали по ширине головной капсулы у личинок или ширине анального сегмента у куколок, массу остальных донных макробеспозвоночных – по таковой из бентосных проб, собранных одновременно с материалом по питанию рыб (Мордухай-Болтовской, 1954). Длину потребленной дрейссены восстанавливали по размеру уголка раковины, сырую и сухую массы съеденной дрейссены – по таблице зависимости массы раковины от ее длины (Львова, 1990). Частный индекс потребления (ЧИП) рассчитывали как отношение восстановленной массы отдельных кормовых объектов к массе рыбы, общий индекс потребления (ОИП) – суммируя все индексы потребления и деля их на число исследованных рыб, при этом исключали рыб с пустыми кишечниками (Баканов и др., 1980).

На каждой станции в местах вылова леща было собрано по одной пробе макрозообентоса для изучения кормовой базы. Бентос отбирали дночерпателями ДАК-100 и ДАК-250 по два подъема на каждой станции. Сбор и камеральную обработку проб макрозообентоса проводили по стандартной методике (Мордухай-Болтовской, 1975).

У всех особей определяли индексы физиологического состояния по Фультону и Кларк; у лещей, отобранных в различные периоды годового цикла, рассчитывали гонадосоматический (ГСИ) и гепатосоматический индексы (ГПИ).

Статистическая обработка производилась в программе MS Excel 2007 и с помощью программы анализа данных AtteStat. Данные представлены в виде средних значений и их стандартных ошибок ($M \pm m$). Исследуемые показатели были протестированы на соблюдение условий нормальности распределения (критерий Шапиро-Уилка). Для парных сравнений использовали критерий Стьюдента или критерий U-Манна-Уитни, для множественных сравнений – метод Шеффе или критерии Краскела-Уоллеса и Данна. Различия между сравниваемыми показателями считали статистически значимыми при $p \leq 0,05$.

Глава 3. Особенности содержания и распределения биохимических компонентов в мышцах, печени и гонадах рыб разных трофических групп (леща, чехони и судака) из Горьковского водохранилища

3.1 Показатели роста леща, чехони и судака и содержание биохимических компонентов в их мышцах, печени и гонадах

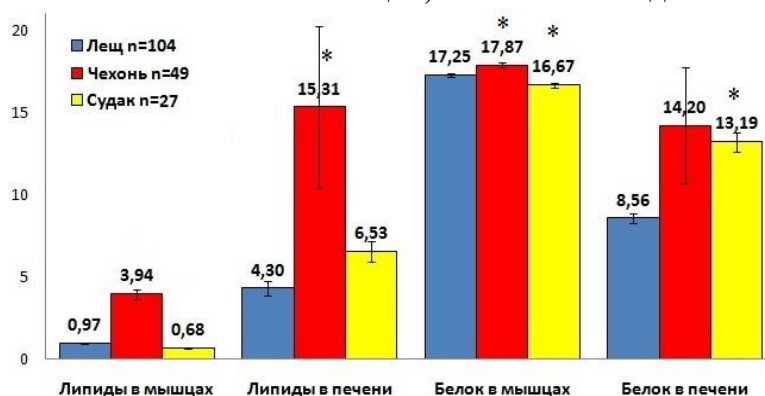


Рис. 2. Биохимические показатели (%) мышц и печени леща, чехони и судака. Даны средние и их стандартные ошибки ($M \pm m$); * – отличия от леща достоверны (критерии Краскела-Уоллеса и Данна, $p \leq 0,05$)

В мышцах и печени чехони содержалось сухого вещества, липидов и белка больше, чем у леща и судака (рис. 2). Печень судака содержала больше углеводов, чем у чехони. В гонадах карповых обнаружено больше липидов, но меньше белка и золы, чем у судака. Известно, что мышцы планктоядных рыб более богаты полиненасыщенными жирными кислотами, т. к. зоопланктон, которым они питаются, является промежуточным звеном трофической цепи при передаче полиненасыщенных

жирных кислот (Гладышев, 2012). Вероятно, с этим связан факт большего содержания липидов в мышцах и печени чехони, чем у леща и судака. Несмотря на это, по индексам физиологического состояния чехонь уступала лещу и судаку. В мышцах подвижных пловцов чехони и судака доля углеводов оказалась меньше, чем у менее активного леща, а в печени, особенно у судака, – больше. Такая особенность может быть связана с повышенным использованием энергии из-за резких мышечных усилий (рывков), которые у малоподвижных форм по мощности могут превосходить усилия некоторых активных рыб (Щепкин, Шульман, 1978; Беляев и др., 1983).

3.2 Биохимические показатели мышц, печени и гонад леща, чехони и судака в зависимости от пола и стадии зрелости гонад

В мышцах рыб разного пола содержание биохимических компонентов оказалось близко. Вне зависимости от вида и типа питания мышцы ювенильных особей были более обводнены, содержали больше белка и меньше липидов, чем у половозрелых особей. В мышцах самок содержалось больше белка и меньше углеводов, чем у самцов (рис. 3).

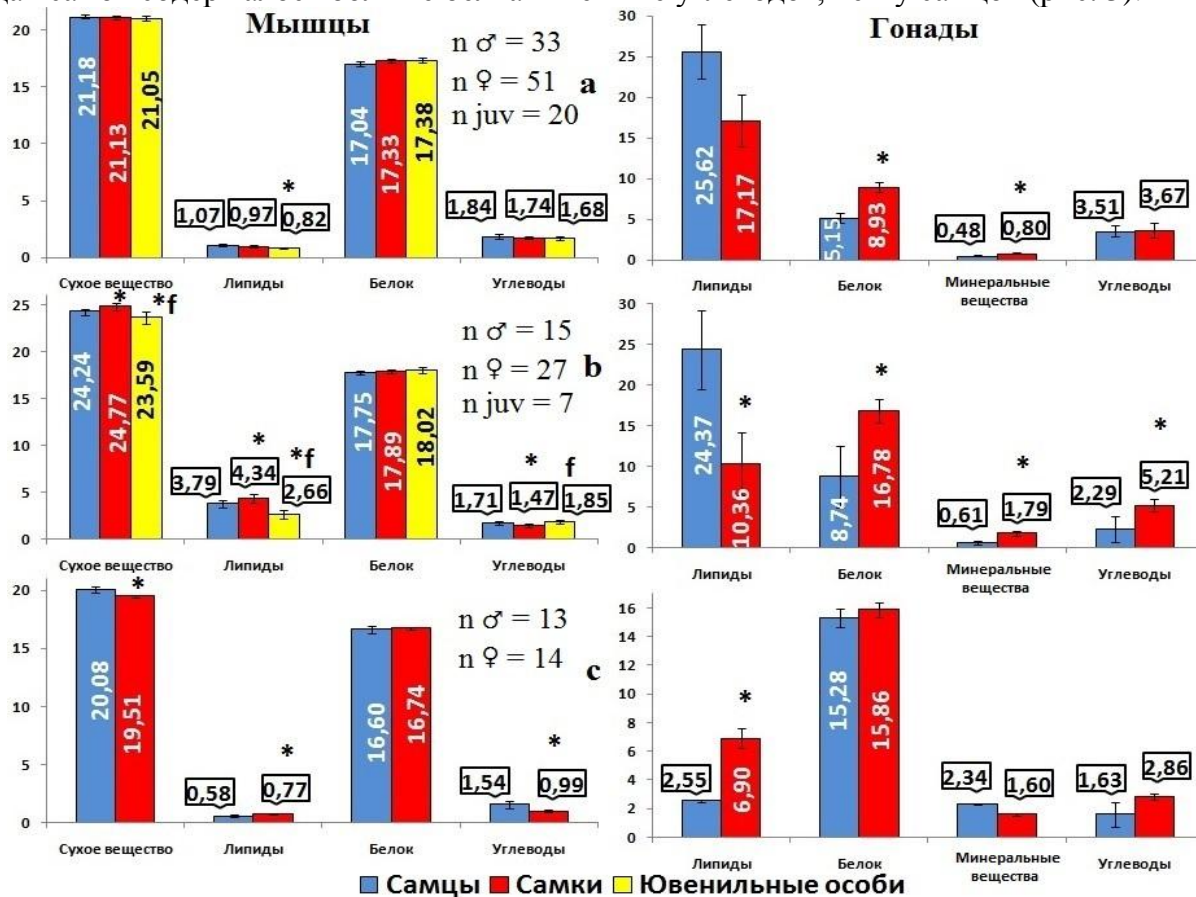


Рис. 3. Биохимические показатели (%) мышц и гонад леща (а), чехони (б) и судака (в) разного пола. Даны средние и их стандартные ошибки ($M \pm m$); * и **f** – статистически значимые отличия соответственно от самцов и от самок (критерии Краскела-Уоллеса и Данна; U-Манна-Уитни; t-test, $p \leq 0,05$)

В печени самцов чехони и судака содержалось больше органических веществ, чем у самок. Яичники исследованных видов содержали больше белка и углеводов, чем семенники. В яичниках судака обнаружено больше липидов и меньше золы, чем у самцов, у карповых выявлена обратная тенденция (рис. 3).

В процессе созревания гонад у чехони и леща сокращалось количество сухого вещества и липидов, при этом в яичниках возрастало количество углеводов, в семенниках – белка и золы. У судака, напротив, в процессе созревания яичников увеличивалась доля сухого вещества и липидов. Имеются данные о большем содержании белка и меньшем липидов в мышцах неполовозрелых пресноводных карповых, чем у половозрелых (Khawaja, 1966). В нагульный период в мышцах самок карповых белок накапливается чуть интенсивнее, чем у

самцов, из-за необходимости формирования яичников (Панов, 1982; Lloret et al, 2014). В ряде исследований отмечают более высокие энергетические затраты в организме рыб на развитие яичников, чем семенников (Diana, MacKay, 1979; Adams et al., 1982; Wootton, 1985). Вероятно, по этой причине содержание белка и углеводов в гонадах самок исследуемых видов рыб больше, чем в гонадах самцов.

3.3 Биохимические показатели мышц и печени у разных возрастных групп леща, судака и чехони

Вне зависимости от вида рыб и их типа питания в мышцах исследованных особей с возрастом содержание воды уменьшалось (рис. 4). В печени выявлена тенденция возрастного увеличения воды. С возрастом в мышцах карповых увеличивалось количество липидов, у судака – сокращалось. Доля углеводов у леща и чехони характеризовалась тенденцией к снижению, у судака неравномерно увеличивалась. В печени чехони и судака возрастные изменения содержания липидов и углеводов имели схожую направленность: количество липидов сокращалось, углеводов – увеличивалось на протяжении первых пяти лет жизни, затем уменьшалось, у леща содержание липидов в органе увеличивалось. Сокращение доли воды с возрастом в мышцах отмечалось у многих рыб вне зависимости от вида и типа питания (Hanna, 1984; Naem, Ishtiaq, 2011). Схожая возрастная динамика содержания липидов и углеводов в печени чехони и судака может свидетельствовать о том, что с возрастом питание чехони становится более разнообразным, а спектр по рыбному питанию начинает совпадать с судаком (Поддубный, 1955; Specziár, Rezsű, 2009). В пользу данного утверждения говорит факт увеличения белка в мышцах пятилетней чехони, когда особи переходят на хищное питание, благодаря чему у них резко возрастает интенсивность обмена (Шульман, 1972).

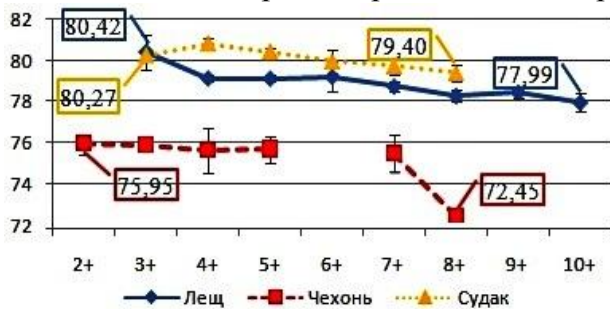


Рис. 4. Содержание воды (%) в мышечной ткани исследуемых видов рыб разного возраста

Т.о., межвидовые различия биохимических показателей тканей леща, чехони и судака из Горьковского водохранилища в большей степени обусловлены спектром питания рыб, чем систематическим положением вида. Большая доля липидов и белка в мышцах и печени чехони связана с потреблением планктона. В печени чехони и судака проявляется схожая половая и возрастная динамика липидов и углеводов, т.к. спектр рыбного питания чехони с возрастом начинает совпадать с судаком. Повышенное содержание белка в мышцах ювенильных особей карповых по сравнению с половозрелыми рыбами свидетельствует о более интенсивных процессах анаболизма, связанных с синтезом белка, необходимого для их дальнейшего роста и развития. Вне зависимости от систематического положения и экологической группы исследованных рыб мышцы самок характеризовалась большим количеством белка, чем у самцов, что обусловлено необходимостью формирования яичников, в которых накопление протеина происходило интенсивнее, чем в семенниках.

Глава 4. Особенности содержания и распределения биохимических компонентов в мышцах, печени и гонадах вида в зависимости от условий местообитания (на примере леща Горьковского, Угличского и Иваньковского водохранилищ)

В главе рассмотрено влияние факторов водной среды (температуры, концентрации O_2 , содержания ЗВ в воде и ДО) на разные половозрастные группы леща.

4.1 Показатели роста леща, обитающего в различных водоемах, и биохимические показатели в его мышцах, печени и гонадах

В Горьковском и Угличском водохранилищах индексы физиологического состояния леща различалась незначительно, но были ниже, чем у лещей из Иваньковского водохранилища. В среднем, содержание биохимических компонентов в мышцах исследованных лещей было близко (табл. 2). Однако содержание сухого вещества, белка и золы у особей леща из Горьковского

водохранилища превосходило содержание показателей у сородичей из исследованных водоемов, а количество липидов и углеводов было меньше, чем у лещей из Угличского водохранилища.

Табл. 2. Биохимические показатели мышц, печени и гонад исследованных особей

Водохранилище	n	Содержание, %					
		воды	сухого вещества	липидов	белка	минеральных веществ	углеводов
Мышечная ткань							
Горьковское	104	78,87±0,11 ^a	21,13±0,11 ^a	0,97±0,05 ^a	17,25±0,12 ^a	1,16±0,02 ^a	1,75±0,10 ^a
Угличское	42	80,85±0,18 ^a	19,15±0,18 ^a	1,10±0,05 ^b	15,37±0,26 ^{a,b}	1,05±0,03 ^b	1,85±0,03 ^{a,b}
Иваньковское	43	80,93±0,21 ^a	19,07±0,21 ^a	1,04±0,07 ^{a,b}	15,87±0,23 ^b	1,11±0,04 ^{a,b}	1,05±0,12 ^b
Печень							
Горьковское	84	79,56±0,46 ^a	20,44±0,46 ^a	4,30±0,44 ^a	8,56±0,26 ^a	0,77±0,06 ^a	6,81±0,32 ^a
Угличское	46	81,22±0,53 ^b	17,87±0,53 ^b	6,43±0,48 ^b	8,49±0,16 ^a	0,75±0,03 ^a	3,11±0,14 ^a
Иваньковское	79	83,24±0,51 ^c	16,76±0,51 ^c	4,90±0,30 ^a	7,93±0,21 ^a	0,74±0,03 ^a	3,19±0,13 ^a
Семенники*							
Горьковское	33	66,37±2,60 ^a	33,63±2,60 ^a	24,43±2,94 ^a	5,06±0,51 ^a	0,73±0,19 ^a	3,40±0,56 ^a
Угличское	16	68,07±1,64 ^a	31,93±1,64 ^a	18,00±2,18 ^a	8,57±1,52 ^{a,b}	1,26±0,21 ^b	4,09±1,29 ^a
Иваньковское	16	66,33±3,46 ^a	33,67±3,46 ^a	22,16±3,05 ^a	7,80±0,56 ^b	0,95±0,06 ^{a,b}	2,76±1,09 ^a
Яичники*							
Горьковское	51	71,45±2,71 ^a	28,55±2,71 ^a	15,35±2,96 ^a	8,54±0,63 ^a	1,21±0,31 ^a	3,45±0,73 ^a
Угличское	27	76,75±0,79 ^a	23,25±0,79 ^a	5,21±0,64 ^b	14,21±0,64 ^b	0,90±0,09 ^a	2,93±0,39 ^a
Иваньковское	59	73,24±1,20 ^a	26,76±1,20 ^a	11,36±1,13 ^a	12,12±0,47 ^c	1,22±0,09 ^a	2,07±0,36 ^a

Примечание. *Гонады рыб на II и III стадии зрелости. Результаты представлены в виде средних и их стандартных ошибок ($M \pm m$); статистически значимые различия (метод Шеффе и критерии Краскела-Уоллеса и Данна) между показателями в столбце для отдельных тканей отмечены разными надстрочными буквенными индексами, $p \leq 0,05$.

Несмотря на повышенные индексы физиологического состояния, мышцы лещей из Иваньковского водохранилища были наиболее обводнены. В печени лещей из Горьковского водохранилища содержалось больше сухого вещества, белка, золы и углеводов, из Угличского водохранилища – липидов. В гонадах лещей из Горьковского водохранилища содержалось наибольшее количество липидов, Угличского водохранилища – белка (табл.2).

Угличское и Иваньковское водохранилища ранее характеризовались повышенной продуктивностью донных сообществ (Житенева, 1998). Однако в исследуемый период в водохранилищах отмечались температуры воды, превышающие нормы, и опасно низкие для гидробионтов концентрации O_2 . Дефицит O_2 в придонном слое этих водоемов сократил видовое богатство и численность донных животных, в то время как Горьковское водохранилище, отличалось высокими значениями биомассы макрозообентоса (Лазарева и др., 2018; Перова и др., 2018). Вызванное высокой температурой воды снижение растворимости O_2 , возможно, могло привести к угнетению питания рыб. Отмечают негативное воздействие повышенных температур воды в комплексе с различными токсикантами, содержащимися в ней и в ДО, на состояние гидробионтов (Габибов и др., 2011; Golovanov, 2013; Лазарева и др., 2018). У рыб, подверженных длительному влиянию повышенных температур, усиливается образование липидов, особенно триглицеридов по сравнению с белками (Лукьяненко и др., 1983). Повышение уровня запасных липидов может быть связано со снижением скорости их метаболизма при тепловой акклимации (Смирнов, 2005). Вероятно, по этим причинам в мышцах и печени лещей из Горьковского водохранилища содержалось меньше липидов, но больше белка, чем у сородичей из Угличского и Иваньковского водохранилищ. Несмотря на схожие кормовые условия в Угличском и Иваньковском водохранилищах (Перова и др., 2018), в печени лещей выявлены существенные различия биохимических показателей. Вероятно, это связано с комплексным воздействием высокой температуры воды и повышенным содержанием ЗВ в воде и ДО Угличского водохранилища, по сравнению с Иваньковским (Герман, Козловская, 2001; Крючков, Шайдуллина, 2007; Гапеева, Законнов, 2016; Коломийцев и др., 2016; Толкачев и др., 2017). Липиды печени, выполняющие защитную роль, концентрируют и предотвращают

распространение ЗВ (Adams, 1999). Сокращение содержания белка и золы в мышцах лещей Угличского водохранилища могло произойти также из-за неблагоприятных условий обитания вида в водоеме (Лазарева, 2016; Гапеева, Законнов, 2016; Корженевский и др., 2016).

Более низкое содержание липидов в половых железах лещей из Угличского и Ивановского водохранилищ, по сравнению с Горьковским водохранилищем, вероятно, связано с энергозатратными механизмами синтеза белковых продуктов в гонадах для их восстановления в неблагоприятных условиях местообитания.

4.2 Биохимические показатели мышц, печени и гонад лещей, отличающихся по полу и стадии зрелости гонад

Вне зависимости от водохранилища в мышцах самцов выявлено меньше белка и больше углеводов, чем у самок и ювенильных особей, у самок обнаружено пониженное содержание воды. Схожее накопление белка и углеводов в мышцах самцов морских и пресноводных видов рыб, в том числе карповых, было показано ранее (Панов, 1982; Nargis, 2006; Mustafa, 2016; Паюта и др., 2019).

Если для половозрелых лещей характерно преобладание накопления липидов над синтезом белка, то ювенильная стадия характеризуется обратной зависимостью. Такая динамика у молодых особей связана с более интенсивным энергетическим обменом из-за их большей подвижности и затратами энергии для соматического роста до наступления половой зрелости, чтобы иметь возможность избегать хищников, эффективно находить пищу, развивать репродуктивную систему для размножения (Shulman, Love, 1999; Комова, 2005; Lloret et al, 2014).

Обнаружены различия в содержании биохимических компонентов в печени самцов и самок леща, но их направленность в водохранилищах неодинакова (табл. 3). Вероятно, на биохимические показатели в печени рыб особенности среды местообитания оказывают большее воздействие, чем пол.

В гонадах половой диморфизм биохимического состава был выражен сильнее, чем воздействие факторов среды: содержание липидов в семенниках оказалось выше, белка – достоверно ниже, чем в яичниках (рис. 5).

Табл. 3. Биохимические показатели печени самцов и самок леща из разных водоемов

Содержание, %	Самцы	Самки
Горьковское водохранилище (n♂=33; n♀=51)		
воды	80,03±2,19	79,08±2,09
сухого вещества	19,97±2,19	20,92±2,09
липидов	4,73±2,22	4,73±0,94
белка	7,96±0,67	8,69±0,81
минеральных веществ	0,74±0,15	0,89±0,22
углеводов	6,54±0,53	6,61±0,91
Угличское водохранилище (n♂=16; n♀=27)		
воды	80,41±0,94	81,13±0,74
сухого вещества	19,59±0,94	18,87±0,74
липидов	7,04±1,18	6,50±0,62
белка	8,23±0,27	8,64±0,23
минеральных веществ	0,74±0,06	0,76±0,05
углеводов	3,58±0,40	2,97±0,16
Ивановское водохранилище (n♂=16; n♀=59)		
воды	82,54±0,50	83,37±0,75
сухого вещества	17,46±0,50	16,63±0,75
липидов	4,77±0,47	5,21±0,41
белка	8,27±0,39	7,66±0,27
минеральных веществ	0,68±0,02	0,72±0,03
углеводов	3,73±0,19	3,04±0,17*

Примечание. Индекс * в строке – отличия от самцов достоверны при $p \leq 0,05$ (критерий U-Манна-Уитни)

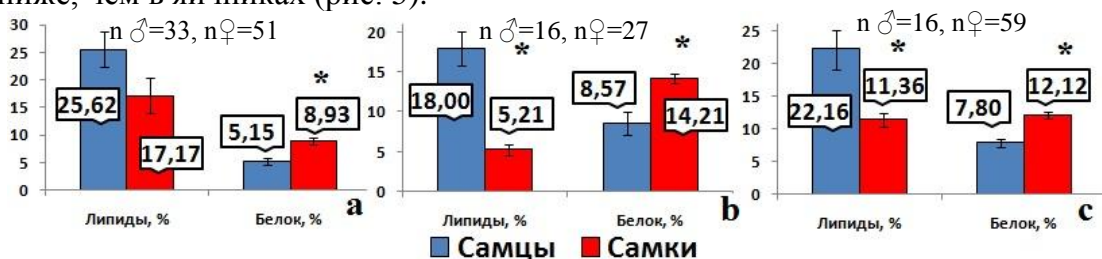


Рис. 5. Биохимические показатели (%) гонад леща разного пола из Горьковского (а), Угличского (б) и Ивановского (с) водохранилищ. Даны средние и их стандартные ошибки ($M \pm m$); * – статистически значимые отличия от самцов (U-критерий Манна-Уитни, t-test, $p \leq 0,05$)

При переходе гонад из II стадии зрелости в III в половых железах лещей из исследуемых водоемов обнаружены лишь схожие изменения в содержании сухого вещества и липидов. Большинство белков и липидов, поступающих в гонады в фазах II и III, происходят из пищи (Shulman, Love, 1999; Lloret et al, 2014). Вероятно, поэтому динамика накопления биохимических компонентов в половых железах лещей, обитающих в различных условиях, при созревании гонад неоднородна.

4.3 Биохимические показатели мышц, печени и гонад леща разных возрастных групп

Выявлено, что факторы среды влияют сильнее на биохимические показатели в тканях леща, чем возраст, т.к. не обнаружено общих возрастных закономерностей в динамике биохимических компонентов, за исключением печени, в которой наибольшее содержание органических веществ достигается у особей возраста 6-10 лет. В литературе подобной тенденции у особей одного вида, обитающих в различных условиях, не показано (Кривобок, Тарковская, 1964; Богоявленская, Вельтищева, 1972; Coban, Sen, 2011). В мышцах леща, обитающего в Горьковском и Угличском водохранилищах, обнаружена тенденция к сокращению содержания воды с возрастом, в Ивановском водохранилище – к увеличению, что может свидетельствовать о менее благоприятных условиях обитания вида в Ивановском водохранилище. Увеличение оводненности мышц рыб указывает на истощение особей, из-за которого возрастает вероятность их гибели под воздействием биотических и абиотических факторов (Борисов, Шатуновский, 1973). Благоприятные условия в зоне влияния подогретых вод в Ивановском водохранилище способствуют скоплению молоди леща. Вероятно, с увеличенным периодом нагула и лучшим развитием кормовой базы связана аккумуляция

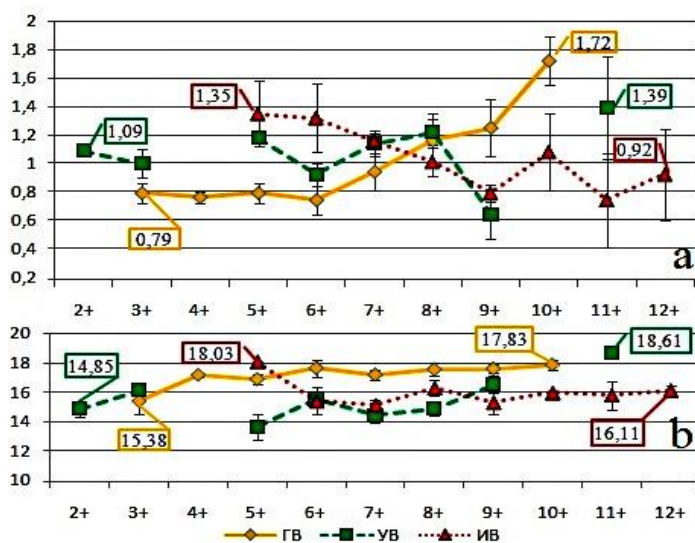


Рис. 6. Содержание (%) липидов (а) и белка (б) в мышцах леща разного возраста из Горьковского (ГВ), Угличского (УВ) и Ивановского (ИВ) водохранилищ

жировых и белковых запасов в мышцах пятилетних особей леща в Ивановском водохранилище, в то время как в Горьковском и Угличском водохранилищах наибольшее количество этих компонентов обнаружено в мышцах леща возраста 10+, 11+ (рис. 6) (Саппо, 1976; Hölker, 2006; Golovanov, 2013).

Т.о., содержание биохимических компонентов в мышцах, печени и гонадах леща, обитающих в разных водохранилищах Верхней Волги, в большей степени зависит от комплексного воздействия факторов водной среды, характерных для каждого водоема, чем от пола, стадии зрелости гонад и возраста особей. Больше содержание белка и минеральных веществ в мышцах и печени особей леща из Горьковского водохранилища связано с более благоприятными условиями обитания в нем по сравнению с Угличским и Ивановским водохранилищами, в которых отмечалась повышенная температура воды и низкая концентрация O_2 , сокращающая видовое богатство и численность донных животных, и негативно влияющая на аппетит рыб. Более высокое содержание липидов в печени леща из Угличского водохранилища может быть обусловлено совокупностью влияния высокой температуры воды и токсикантов в ней и ДО, т.к. липиды концентрируют ЗВ, предотвращая их распространение в организме. Для ювенильных особей леща водохранилищ Верхней Волги характерно преобладание белкового синтеза над аккумуляцией липидов, т.к. у них существует необходимость в энергии для соматического роста, чтобы иметь возможность избегать хищников, эффективно находить пищу и развивать

репродуктивную систему. Неоднородная динамика биохимических показателей в гонадах леща при их созревании обусловлена различными кормовыми условиями водохранилищ, т.к. большинство белков и липидов, поступающих в гонады в фазах II и III, происходят из пищи. В Ивановском водохранилище подогретые воды оказывают положительное воздействие на молодь леща благодаря увеличению периода нагула и лучшему развитию кормовой базы. Об этом свидетельствует повышенная аккумуляция биохимических компонентов у пятилетних лещей Ивановского водохранилища, в то время как в Горьковском и Угличском водохранилищах повышение показателей происходило в 10-11 лет.

Глава 5. Особенности содержания и распределения биохимических компонентов в мышцах, печени и гонадах леща в различные периоды годового цикла

Наименьшие индексы физиологического состояния выявлены у лещей во время нагула, наибольшие после нереста (табл. 4).

Табл. 4. Индексы физиологического состояния, ГСИ и ГПИ леща в различные периоды годового цикла

Стадия зрелости	n	Период	Время вылова	Индексы физиологического состояния по Кларк	ГСИ	ГПИ
Самцы						
III	12	Перед нерестом	Март, апрель	1,98±0,04 ^a	2,65±0,20 ^{a,c}	1,68±0,31 ^a
IV	12	Нерестовый	Май	2,03±0,06 ^a	9,14±0,29 ^a	8,34±0,48 ^b
VI-II	12	После нереста	Июнь	2,05±0,04 ^a	0,41±0,06 ^b	1,69±0,21 ^a
III	19	Нагульный	Сентябрь	1,54±0,02 ^b	1,09±0,24 ^{b,c}	1,67±0,26 ^a
Самки						
III	12	Перед нерестом	Март, апрель	1,93±0,02 ^a	5,60±0,78 ^b	2,17±0,21 ^{a,b}
IV	12	Нерестовый	Май	1,81±0,04 ^{a,b}	3,56±0,42 ^{a,b}	1,52±0,11 ^a
VI-II	12	После нереста	Июнь	1,97±0,05 ^a	1,58±0,12 ^a	1,60±0,11 ^a
III	17	Нагульный	Сентябрь	1,55±0,03 ^b	1,32±0,85 ^a	1,11±0,44 ^b

Примечание. Здесь и в табл. 5 результаты представлены в виде средних и их стандартных ошибок ($M \pm m$); статистически значимые различия (критерии Краскела-Уоллеса и Данна) между показателями в разные периоды годового цикла отмечены разными надстрочными буквенными индексами, $p \leq 0,05$.

Перед нерестом в мышцах леща разного пола содержание биохимических компонентов оказалось близко, в нерестовый период у самцов содержалось больше липидов (более чем в 2 раза) и белка, чем у самок (табл. 5). После нереста у самок интенсивнее накапливалась доля белка, золы и углеводов, чем у самцов, а в нагульный период их содержание у особей разного пола отличалось незначительно. После нереста и в нагульный период печень самцов накапливала больше белка и золы, чем у самок. Семенники за весь период содержали больше липидов, яичники – протеина и золы. В целом, половые различия биохимических показателей были более существенны в печени и гонадах леща, чем в мышцах. Стоит отметить, что биохимический состав мышц, печени и гонад самок леща характеризовался большей стабильностью, чем у самцов.

В мышцах самцов леща в преднерестовый период обнаружено наименьшее количество липидов и белка, у самок – сухого вещества и белка (табл. 5). По сравнению с периодом нагула доля липидов в исследованных тканях сократилась, в гонадах увеличилась доля белка. Увеличение количества золы в гонадах перед нерестом сопровождалось сокращением показателя в мышцах и печени. В данный период наблюдалось увеличение ГСИ (табл. 4). Снижение биохимических компонентов в мышцах леща может быть обусловлено как истощением особей после зимнего голодания, так и тратой энергии для созревания гонад и подготовки к нересту (Grigorakis et al., 2002; Комова, 2005). Белки и липиды в теле рыб к концу преднерестового периода расходуются на трофоплазматический рост ооцитов и развитие сперматогониев, когда в них накапливается запас питательных веществ и в результате этого гонады, особенно яичники, увеличиваются в размерах (Беляев и др., 1983, Тыхеев, Томитова, 2016, Комова et al., 2017). Лещ после зимнего голодания мобилизует белок как эндогенный источник энергии, при этом общее состояние особей снижается

(Шатуновский, 1980; Yeannes, Almandos, 2003; Zaboukas et al., 2006). Возможно, мышцы являются основным депо продуктов минерального обмена, которые необходимы для созревания гонад леща. Соединения фосфора участвуют в развитии яйцеклетки, некоторые минеральные вещества необходимы для живучести и подвижности спермиев (Шершенева, Городовская, 2010; Rao, Krishnan, 2011).

Табл. 5. Биохимические показатели мышц, печени и гонад самцов и самок леща в различные периоды годового цикла

Время вылова, стадия зрелости	Содержание (%):					
	воды	сухого вещества	липидов	белка	минеральных веществ	углеводов
Самцы						
Мышечная ткань						
Март-апрель, III	81,01±0,94 ^{a,b}	18,99±0,94 ^{a,b}	1,26±0,18 ^a	14,79±1,45 ^a	0,99±0,11 ^a	1,96±0,60 ^a
Май, IV	78,56±0,52 ^a	21,44±0,52 ^a	2,81±0,42 ^b	16,46±0,61 ^a	0,97±0,04 ^a	1,20±0,48 ^a
Май-июнь, VI	81,93±0,56 ^b	18,07±0,56 ^b	1,28±0,12 ^a	14,92±0,56 ^a	0,86±0,06 ^a	1,02±0,27 ^a
Сентябрь, III	78,84±0,28 ^a	21,16±0,28 ^a	1,68±0,14 ^{a,b}	16,92±0,38 ^a	1,13±0,09 ^a	1,43±0,32 ^a
Печень						
Март-апрель, III	85,76±2,49 ^{a,b}	14,24±2,49 ^{a,b}	3,29±0,64 ^{a,b}	7,38±1,34 ^{a,b}	0,82±0,19 ^a	2,76±1,36 ^{a,b}
Май, IV	96,87±0,17 ^a	3,13±0,17 ^a	0,71±0,11 ^a	1,65±0,16 ^a	0,13±0,01 ^b	0,64±0,08 ^a
Май-июнь, VI	81,37±1,13 ^{a,b}	18,63±1,13 ^{a,b}	5,52±0,72 ^b	9,26±0,62 ^b	0,55±0,08 ^{a,b}	3,30±0,25 ^{a,b}
Сентябрь, III	78,51±0,68 ^b	21,49±0,68 ^b	4,04±0,27 ^b	7,63±1,02 ^{a,b}	1,16±0,24 ^a	8,66±1,27 ^b
Гонады						
Март-апрель, III	82,01±2,60 ^{a,b}	17,99±2,60 ^{a,b}	5,03±1,28 ^{a,b}	10,73±1,06 ^a	1,14±0,23 ^a	1,09±0,26 ^{a,b}
Май, IV	94,41±0,47 ^a	5,59±0,47 ^a	3,28±0,42 ^a	1,59±0,15 ^b	0,25±0,03 ^a	0,46±0,09 ^a
Май-июнь, VI	69,83±8,22 ^{a,b}	30,17±8,22 ^{a,b}	22,35±6,42 ^{a,b}	4,91±0,98 ^{a,b}	0,39±0,15 ^a	2,53±1,35 ^{a,b}
Сентябрь, III	62,51±2,14 ^b	37,49±2,14 ^b	25,24±2,15 ^b	8,59±0,64 ^a	0,75±0,17 ^a	2,92±0,98 ^b
Самки						
Мышечная ткань						
Март-апрель, III	81,53±0,68 ^a	18,47±0,68 ^a	1,52±0,28 ^a	14,92±0,59 ^a	1,05±0,03 ^a	0,98±0,20 ^a
Май, IV	81,15±0,43 ^{a,b}	18,85±0,43 ^{a,b}	1,31±0,36 ^a	15,20±0,51 ^{a,b}	1,08±0,04 ^a	1,26±0,42 ^a
Май-июнь, VI	81,28±0,73 ^{a,b}	18,72±0,73 ^{a,b}	1,15±0,11 ^a	15,37±0,28 ^{a,b}	0,92±0,05 ^a	1,27±0,59 ^a
Сентябрь, III	79,14±0,41 ^b	20,86±0,41 ^b	1,73±0,22 ^a	16,61±0,26 ^b	1,29±0,11 ^a	1,23±0,21 ^a
Печень						
Март-апрель, III	85,44±0,59 ^{a,b}	14,56±0,59 ^{a,b}	2,36±0,69 ^{a,b}	8,68±0,36 ^a	0,93±0,10 ^a	2,59±0,31 ^a
Май, IV	87,99±0,48 ^a	12,01±0,48 ^a	1,41±0,22 ^b	7,87±0,36 ^a	0,68±0,04 ^{a,b}	2,04±0,44 ^a
Май-июнь, VI	80,99±1,74 ^{a,b}	19,01±1,74 ^{a,b}	5,72±1,80 ^a	9,05±0,63 ^a	0,42±0,05 ^b	3,83±0,42 ^{a,b}
Сентябрь, III	77,30±1,39 ^b	22,70±1,39 ^b	5,63±0,73 ^a	7,50±0,85 ^a	0,97±0,11 ^a	8,59±0,94 ^b
Гонады						
Март-апрель, III	68,70±3,41 ^a	31,30±3,41 ^a	1,11±0,32 ^a	16,72±5,63 ^a	1,60±0,25 ^a	11,87±7,35 ^a
Май, IV	90,08±1,17 ^b	9,92±1,17 ^b	1,57±0,94 ^a	6,70±0,79 ^a	0,94±0,14 ^a	0,71±0,23 ^b
Май-июнь, VI	81,08±0,97 ^{a,b}	18,92±0,97 ^{a,b}	6,71±1,03 ^{a,b}	10,14±0,16 ^a	1,06±0,10 ^a	1,00±0,22 ^{a,b}
Сентябрь, III	69,88±2,34 ^a	30,12±2,34 ^a	12,54±3,35 ^b	12,73±2,21 ^a	0,83±0,23 ^a	4,02±0,95 ^{a,b}

В нерестовый период в мышцах леща обоего пола возрастала доля белка; у самцов увеличивалось содержание липидов, углеводов – сокращалось, у самок выявлена обратная динамика (табл. 5). В печени показатели сокращались, причем у самцов интенсивнее, чем у самок. В гонадах уменьшалось значение показателей, за исключением липидов, содержание которых незначительно возрастало в яичниках. Увеличение мышечного белка может быть связано как с активным питанием леща с начала весны, так и с сокращением затрат протеина благодаря привлечению жировых резервов (Шатуновский, 1980; Komova et al., 2017). Выработка меньшего количества половых продуктов у самцов требует меньшего количества энергии, благодаря чему в их теле накапливаются жировые запасы, и улучшается подготовленность к нересту (Шульман, 1972; Rattan, 1994). Основные затраты углеводов у самцов в период нереста, вероятно, связаны с репродуктивным поведением и интенсивной

двигательной активностью (Poncin et al., 2011; Zaboukas, 2006; Matondo, 2009). В печени рыб синтезируется часть белков, которая переносится в гонады сывороткой крови для развития половых продуктов, возможно, поэтому у леща в пик нереста наблюдалось уменьшение белка в печени (Plack et al., 1971). Сокращение белка в гонадах может происходить по причине выметывания половых продуктов, состоящих в основном из протеина (Islam, Joadder, 2005; Verma et al., 2009; Jan et al., 2012). Кроме того, в яичниках рыб происходит гидролиз протеина и сокращение сухой массы ооцитов, в клетку проникает вода и неорганические ионы, способствующие окислению жирных кислот и облегчению нереста. При этом перенесенные из организма в гонады самок липиды и вода обеспечивают низкую плотность и плавучесть икры. Соответственно, ГСИ увеличивался из-за гидратации воды в икринках (табл. 4) (Wootton, 1974; Shreni, 1980; Assem et al., 2005; Булли, 2013; Sutharshiny et al., 2013; Lloret et al., 2014).

После нереста в мышцах леща сократилось количество липидов и золы. Доля белка у самцов уменьшилась, самок – незначительно увеличилась (табл. 5). В печени и гонадах леща обоего пола выявлено сокращение воды и увеличение органических веществ. Биохимические показатели в данный период показывают степень истощения организма особей разного пола после нереста и скорость его восстановления. Снижение доли липидов и белка в теле гидробионтов после нереста ранее отмечалось у пресноводных рыб (Somvansh, 1983; Dabhade et al., 2009). В мышцах самцов леща содержалось больше липидов, чем у самок, что указывает на меньшее истощение организма самцов (табл. 5). Накопление белка в мышцах самок, вероятно, связано с тем, что они, отнеся икру, отходят с нерестилищ и сразу начинают нагул, в то время как часть производителей остается на мелководьях (Никольский, 1963; Рыболовственный атлас, 1963; Ильмаст, 2005). Увеличение органических веществ в печени леща, сопровождающееся сокращением ГПИ и ГСИ (табл. 4), в посленерестовый период может быть связано с завершением нереста (Shankar, Kulkarni, 2006; Grande et al., 2016). Восполнение энергетических запасов печени, вероятно, связано с тем, что гонады находились в стадии покоя, и пища, потребляемая рыбой, могла использоваться для восстановления организма (Jan et al., 2012; Чеснокова, 2018). У самцов волжских лещей весной созревает лишь часть цист – скоплений сперматогониев под одной оболочкой, остальные дозревают во время нереста, что приводит к удлинению процесса сперматогенеза и выведения спермы до 1-1,5 месяцев (Турдаков, 1972). Увеличение липидов и белка в семенниках леща может быть сопряжено с продуцированием молок в мае-июне. В Рыбинском водохранилище встречаются самки леща с нарушением синхронного развития ооцитов из-за аномально высокой среднесуточной температурой воды: у них формируется вторая порция икры, которая созревает не полностью и со временем рассасывается (German, 2019). У карповых значительная часть липидов накапливается в межклеточной ткани гонад как энергетическое депо для процессов, связанных с генеративным синтезом (Шульман и др., 1970; Шайдуллина, 2009). Возможно, поэтому в яичниках леща после нереста происходило увеличение липидов.

В **нагульный период** в мышцах леща накапливались липиды, белок и зола; в печени вода, липиды и белок сокращались, доля золы и углеводов – увеличивалась (табл. 5). В гонадах повысилось количество органических веществ. Биохимические компоненты накапливаются в мышцах рыб за счет интенсивного кормления летом (Шатуновский, 1980; Aidos et al., 2002; Tzikas et al., 2007). Высокое содержание липидов в организме самок, накопленное в нагульный период, является энергетическим хранилищем, позволяющим особям быть готовыми к зимовке и нересту (Htun-Na, 1978; Tzikas et al., 2007). В печени сократилось содержание липидов и белка, а в гонадах увеличилось в связи с их созреванием (Craig et al., 2000; Verma, 2013). Увеличение уровня углеводов в печени может свидетельствовать о благоприятных условиях кормления: с притоком питательных веществ в органе накапливается гликоген (Viegas et al., 2012). Накопление липидов в гонадах может служить адаптивным процессом для оптимального развития потомства и повышения его выживаемости (Murzina et al., 2019). Стоит отметить, что индексы органов у самок в данный период оказались ниже, чем после

нереста (табл. 4). Сокращение ГСИ может быть связано с тем, что оставшаяся часть икринок претерпела жировое перерождение и рассосалась в полости, а снижение ГПИ – с транспортировкой органических веществ из печени в гонады (Правдин, 1966). Вероятно, масса печени леща и содержание в ней питательных веществ в большей степени связаны с развитием гонад, чем с интенсивностью кормления (Medford, Mackay, 1978).

Наибольшие индексы физиологического состояния выявлены в посленерестовый период, при этом в мышцах самцов и самок леща в это время обнаружены высокие значения воды и низкие липидов и белка (таблицы 4, 5). Чем выше количество воды в рыбе, тем меньше в ней содержится белка и липидов, которые она замещает при энергетических тратах организма во время нереста и после зимовки (Dawson, Grimm, 1980; Flath, Diana, 1985; Ali et al., 2005). Повышение обводненности мышц свидетельствует об ухудшении благополучия особей, несмотря на высокие значения индекса физиологического состояния (Мартемьянов, 2013; 2015).

Т.о., каждый период годового цикла леща характеризуется специфическими особенностями обмена веществ, связанными с состоянием особей. У самок и самцов выявлены различия в интенсивности метаболических процессов при созревании гонад: у самцов энергетические затраты в мышцах более выражены после зимовки, в гонадах и печени во время нереста, у самок – во время и после нереста.

Глава 6. Физиологические показатели леща из разных по степени антропогенного воздействия участков Рыбинского водохранилища

Как отмечалось выше, наибольшее загрязнение ДО Рыбинского водохранилища отмечено в районе промышленного Череповецкого комплекса (станции Р8-Р6), на станциях Р4 и Р5 обнаружены локальные очаги повышенного содержания ЗВ. Наименьшая степень загрязнения ДО выявлена на ст. Р3.

Наименьшие индексы физиологического состояния были у лещей со станций Р6 и Р8, находящихся в непосредственной близости от Череповца (рис. 1). Высокие значения индексов выявлены на условно чистой ст. Р3 и станциями с наличием ЗВ Р2, Р5 и Р7.

Повышенное количество воды выявлено в мышцах лещей Шекснинского (ст. Р8) и Волжского (ст. Р1) плесов; пониженное – в мышцах леща Главного (ст. Р2) и Моложского (ст. Р3) плесов (табл. 6).

Табл. 6. Биохимические показатели мышц и печени леща из разных по степени антропогенного воздействия участков Рыбинского водохранилища

№ станции	n	Содержание (%):					
		воды	сухого вещества	липидов	белка	минеральных веществ	углеводов
Мышечная ткань							
P1	10	79,16±0,27 ^{b,f,h}	20,84±0,27 ^{b,f,h}	1,57±0,20 ^{a,b}	16,32±0,55 ^{a,c,e}	0,91±0,03 ^a	2,04±0,50 ^a
P2	10	77,31±0,21 ^a	22,69±0,21 ^a	2,11±0,24 ^a	17,67±0,36 ^{a,b,c,e}	1,81±0,29 ^b	1,10±0,34 ^a
P3	10	77,89±0,65 ^{a,b,g}	22,11±0,65 ^{a,b,g}	1,40±0,15 ^{a,b}	18,03±0,72 ^{b,d,i}	1,48±0,16 ^b	1,21±0,31 ^a
P4	10	78,70±0,21 ^{b,e,g}	21,30±0,21 ^{b,e,g}	1,70±0,30 ^{a,b}	17,21±0,17 ^{a,b,e}	1,33±0,11 ^b	1,07±0,21 ^a
P5	10	78,89±0,60 ^{b,c,e}	21,11±0,60 ^{b,c,e}	1,85±0,22 ^a	16,75±0,53 ^{a,b,d,e}	0,89±0,07 ^a	1,61±0,49 ^a
P6	10	79,05±0,35 ^{c,e,g}	20,95±0,35 ^{c,e,g}	1,36±0,16 ^{a,b}	17,05±0,40 ^{a,b,d}	1,41±0,12 ^b	1,14±0,19 ^a
P7	10	78,87±0,26 ^{d,g,h}	21,13±0,26 ^{d,g,h}	1,38±0,11 ^{a,b}	16,99±0,30 ^{e,f}	1,09±0,05 ^{a,b}	1,67±0,28 ^a
P8	10	79,60±0,21 ^{e,f,h}	20,40±0,21 ^{e,f,h}	0,92±0,09 ^b	17,24±0,19 ^{c,d,f}	1,05±0,03 ^{a,b}	1,20±0,23 ^a
Печень							
P1	10	81,60±0,44 ^a	18,40±0,44 ^a	7,33±1,17 ^a	6,44±2,04 ^a	0,48±0,01 ^a	4,16±0,41 ^a
P2	10	75,23±0,02 ^a	24,77±0,02 ^a	4,66±0,04 ^a	8,97±0,58 ^a	0,67±0,23 ^a	10,48±0,37 ^a
P3	10	81,98±0,37 ^a	18,02±0,37 ^a	3,98±1,08 ^a	8,28±0,04 ^a	0,82±0,06 ^a	4,94±0,73 ^a
P4	10	74,80±0,05 ^a	25,20±0,05 ^a	7,53±1,36 ^a	9,63±0,09 ^a	0,91±0,05 ^a	7,14±1,35 ^a
P5	10	83,64±0,03 ^a	16,36±0,03 ^a	3,60±0,03 ^a	5,53±1,46 ^a	0,52±0,10 ^a	6,71±1,55 ^a
P6	10	75,25±0,40 ^a	24,75±0,40 ^a	6,45±0,95 ^a	10,00±0,71 ^a	0,64±0,01 ^a	7,67±2,04 ^a
P7	10	76,51±0,16 ^a	23,49±0,16 ^a	2,79±0,13 ^a	11,13±0,9 ^a	0,85±0,01 ^a	8,74±0,19 ^a
P8	10	75,62±0,46 ^a	24,38±0,46 ^a	3,51±0,24 ^a	9,69±1,68 ^a	1,21±0,35 ^a	9,97±1,34 ^a

Примечание. Результаты представлены в виде средних и их стандартных ошибок ($M \pm m$); статистически значимые различия (метод Шеффе; критерии Краскела-Уоллеса и Данна) между показателями на разных станциях отмечены разными надстрочными буквенными индексами, $p \leq 0,05$.

Наибольшая доля липидов обнаружена на станциях P2 и P5, наименьшая – на станциях P6, P7 и P8. Максимальное содержание белка выявлено у лещей на станциях P2 и P3, минимум – на ст. P1. У лещей со станций P2 и P3 количество золы было наибольшим, на станциях P1 и P5 – наименьшим. Наибольшая доля углеводов выявлена в мышцах лещей со станций P1 и P7, наименьшая – P2, P4 и P6.

Наименьшее содержание сухого вещества и белка обнаружено в печени лещей со станций P1, P3, P5. Как в мышцах, так и в печени наименьшее количество липидов выявлено у особей со станций P7 и P8, золы – со станций P1 и P5 (табл. 6). Максимальное количество углеводов обнаружено в печени со ст. P2, минимальное – со станций P1 и P3, в наиболее загрязненных участках показаны средние значения показателя.

Макрозообентос профундали Рыбинского водохранилища был представлен олигохетно-хириномидным комплексом, что соответствует результатам многолетних исследований, проводимых в ИБВВ РАН (Perova, 2012). В среднем олигохеты и хириномиды суммарно формировали $94 \pm 2\%$ численности и $75 \pm 14\%$ биомассы. На станциях P2, P5-P8, в которых отмечают существенные величины ТМ, выявлены наименьшие значения численности макрозообентоса (табл. 7).

Табл. 7. Основные характеристики макрозообентоса из разных участков Рыбинского водохранилища

Показатель	Номера станций							
	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8
Численность, тыс. экз./м ²	10,2	4,6	11,9	22,9	2,6	2,4	7,6	3,4
Биомасса, г/м ²	48,1	4,2	119,3	100,9	10,8	7,54	29,3	275,9
Биомасса без учета моллюсков, г/м ²	45,1	3,9	37,4	99,6	10,0	7,5	28,7	25,0
Доля хириномид от общей численности, %	20	24	22	16	0	6	18	31
Доля олигохет от общей численности, %	78	62	64	81	98	94	82	58
Доля хириномид от общей биомассы, %	73	26	20	84	0	23	80	8
Доля олигохет от общей биомассы, %	20	58	6	15	92	77	18	1
Доля хириномид от биомассы без учета моллюсков, %	78	29	64	85	0	23	82	89
Доля олигохет от биомассы без учета моллюсков, %	21	64	21	15	100	77	18	10

Станции P1, P3, P4, P7 и P8 можно отнести к весьма высококормным, станции P5 и P6 к высококормным, а ст. P2 к средnekормному участку (Пидгайко и др., 1968). Наибольшая общая биомасса макрозообентоса обнаружена на ст. P8, где обитает ценозообразующий моллюск *Dreissena polymorpha*, и обилие бентоса в формируемом им сообществе выше (Щербина, 2003; Пряничникова, 2015). Биоценоз дрейссены был выявлен также на ст. P3. По этой причине, вклад моллюсков в общую биомассу на станциях P3 и P8 был значительным и составил 69 и 91% соответственно.

В пищевом комке лещей доли объектов питания соответствовали распределению основных групп макробентоса в донных сообществах станций. Исключение – ст. P8, где хириномиды присутствовали в бентосе, но, судя по ЧИП, лещ практически ими не питался (табл. 8). С уменьшением ОИП снижались индексы физиологического состояния лещей и

Табл. 8. ЧИП и ОИП основных групп макробентоса для леща из разных участков Рыбинского водохранилища

Показатель	Номер станции							
	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8
ЧИП хириномид	19,81	30,39	36,41	36,05	0,22	0,36	25,65	1,75
ЧИП моллюсков	0,01	0,49	0,00	0,26	0,01	0,24	0,00	0,17
ЧИП олигохет	0,00	0,03	0,05	0,00	0,00	0,61	0,09	0,17
ОИП	19,82	30,91	36,46	36,31	0,23	1,21	25,74	2,09

сокращалась доля белка, липидов, золы в их мышцах. Об этом свидетельствует положительная корреляция между ОИП и количеством сухого вещества (0,67), золы (0,51), белка (0,49), липидов (0,35), индексом

физиологического состояния особей по Кларк (0,49). ЗВ на станциях P6-P8 поступают

непосредственно со стоками Череповецкого комплекса, а на ст. P5 преобладают продукты их трансформации (Козловская, Герман, 1997; Лапирова и др., 2012). Существует зависимость между накоплением CO₃ и ТМ в ДО и кормовых объектах бентосных рыб, что приводит к изменению структуры донного биоценоза и биомассы бентоса (Козловская и др., 2001; Зиновьев, Китаев, 2011; Голованова и др., 2014). Этот факт подтверждается исследованиями на Рыбинском водохранилище, где показано, что максимальное содержание полихлорированных бифенилов (ПХБ) в кормовых объектах леща наблюдалось на станциях P6-P8 (Козловская, Герман, 1997).

Обнаружено, что станции P2, P5-P7 характеризовались наименьшим количеством видов макрозообентоса и его обилием относительно более чистых станций P1 и P3. Это согласуется с работами на различных водоемах, где в условиях интенсивного загрязнения выявлено изменение структуры донного биоценоза и биомассы бентоса (Цурпало, 2009; Зиновьев, Китаев, 2011; Ключкова и др., 2016). При благоприятных условиях в конце нагульного периода хирономиды и олигохеты должны присутствовать в рационе леща примерно в равном количестве (Житенева, 1980). Возможно, именно с изменениями в качественном составе макрозообентоса, вызванными локальным хроническим загрязнением, связано значительное уменьшение потребления рыбой олигохет, тогда как хирономиды составляли основную часть рациона леща. Вероятно, вследствие этого, а также малой доли хирономид и большой доли моллюсков от общей биомассы на некоторых станциях, у лещей обнаружена отрицательная корреляционная зависимость индекса физиологического состояния по Кларк (-0,78), накопления сухого вещества (-0,39) и липидов (-0,72) в мышцах от общей биомассы макробентоса.

Несмотря на наличие кормовых объектов леща на станциях P5, P6 и P8, выявлены низкие значения ОИП корма, характеризующие интенсивность питания. Это может быть связано с уменьшением аппетита лещей из-за высокого уровня загрязнения на этих станциях. Наше предположение подтверждается работами ряда авторов о негативном влиянии ЗВ на пищевое поведение рыб, в том числе на уменьшение их аппетита, а в некоторых случаях и полного отказа от пищи (Флеров, 1989; Кузьмина и др., 2011; Weis, Candelmo, 2012; Sabullah et al., 2015). CO₃ и ионы ТМ приводят к нарушению функций сенсорных систем, изменяют пищевое поведение рыб, в результате чего снижается пищевая мотивация и проявляется анорексия, нарушается обмен веществ (Касумян, 2001; Golovanova, 2008; Khayatzadeh, Abbasi, 2010; Afshan et al., 2014).

В условиях хронического загрязнения у рыб наблюдается снижение усвояемости питательных веществ, что приводит к замедлению темпов роста, уменьшению индексов физиологического состояния и сокращением липидов в мышцах (Golovanova, 2008; Зиновьев, Китаев, 2011). У лещей на станциях P4 и P8, характеризующихся повышенным содержанием ЗВ, и ст. P1 с наличием ТМ в ДО, выявлен меньший индекс физиологического состояния, чем у сородичей из других районов водохранилища. Наименьшая доля липидов в мышцах леща отмечена на станциях, расположенных в непосредственной близости от Череповецкого комплекса (P6-P8).

Под действием ЗВ ухудшается эффективность ассимиляции пищи, происходит нарушение липидного и белкового обменов (Meador et al., 2006; Golovanova, 2008; Wiseman, Vijayan, 2011; Collier et al., 2013; Голованова и др., 2014). На станциях P6 и P8, имеющих высокую концентрацию ЗВ в ДО, в мышцах лещей выявлено наименьшее значение сухого вещества, являющегося результатом усвояемости пищи рыбами. На относительно загрязненной ТМ ст. P1, содержание сухого вещества также было низким. Наибольшие значения золы в мышцах лещей обнаружены на ст. P2, отличающейся высокой величиной степени загрязнения ДО ТМ (Гапеева, 2013), наименьшие – на станциях P5 и P1. Не выявлено снижения содержания белка от локального антропогенного воздействия: высокие значения показателя наблюдались в

мышцах особей как на условно-чистой ст. P3, так и на станциях с наличием ЗВ P2 и P8. Зависимости между углеводами в мышцах леща и местом обитания рыб не было обнаружено.

В печени леща выявлена схожая динамика воды, липидов и белка с печенью плотвы, отобранной в Шекснинском и Волжском плесах (Козловская и др., 1990). Отмечалось влияние ЗВ на липидный и углеводный обмен в печени морских и пресноводных рыб, которое могло привести к необратимым поражениям органа (Tulasi et al., 1992; Adams, 1999; Vijayan et al., 2006; Крючков и др., 2006; Golovanova, 2008). Вероятно, при высоких энергозатратах, связанных с адаптацией рыб к воздействию ЗВ, происходит активный перенос липидов из печени для поддержания жизненных систем.

Интересно, что у лещей, отобранных на ст. P5, с относительно высоким содержанием липидов и белка в мышцах, выявлен низкий ОИП макрозообентоса. При этом значение ЧИП хирономид равно 0,22, а их доля от общей биомассы макробентоса равнялась нулю. Неоднородность распределения биохимических показателей в мышцах и печени леща из разных участков Рыбинского водохранилища может быть связана с подвижностью особей и их способностью совершать миграции на большие расстояния (Gerasimov, 2006; Chuiko et al., 2010; Gerasimov, 2012; Герасимов и др., 2015). Т.о., в одной выборке могли находиться как рыбы, обитающие в загрязненных районах, так и особи, приплывающие из более благополучных по экологическому состоянию участков.

Т.о., у особей леща, обитающих в районах Рыбинского водохранилища с высоким уровнем антропогенной нагрузки, выявлены более низкие индексы физиологического состояния, связанные как со снижением ОИП корма, так и уменьшением усвояемости питательных веществ. Локальное антропогенное воздействие послужило нарушением липидного и минерального обмена в мышечной ткани и печени леща.

Выводы

1. Межвидовые различия средних значений биохимических показателей тканей леща, чехони и судака в большей степени обусловлены их типом питания, чем систематическим положением: большая доля липидов и белка в мышцах и печени чехони, по сравнению с лещом и судаком связана с потреблением более разнообразного корма, в том числе питательного зоопланктона. В печени чехони и судака выявлена общая закономерность содержания липидов и углеводов в зависимости от пола и возраста, т.к. спектр по рыбному питанию чехони с возрастом начинает совпадать с судаком.

2. Вне зависимости от типа питания и систематического положения в мышцах ювенильных особей леща, чехони и судака выявлено большее содержание белка по сравнению с половозрелыми особями. В мышцах самок белок накапливается интенсивнее, чем у самцов.

3. Факторы водной среды (повышенная температура, низкая концентрация кислорода) сокращают содержание сухого вещества, белка, минеральных веществ в мышцах и печени леща. Комплексное воздействие высоких температур воды и повышенного содержания загрязняющих веществ в воде и донных отложениях значительно увеличивает содержание липидов в печени леща.

4. У леща разного пола энергетические затраты при созревании гонад различны: у самцов низкие значения биохимических показателей в мышцах выявлены после зимовки, в гонадах и печени во время нереста, у самок – во время и после нереста.

5. Вне зависимости от систематической принадлежности, типа питания леща, чехони и судака, условий местообитания, годового цикла леща содержание белка в яичниках больше, чем в семенниках.

6. У леща из участков Рыбинского водохранилища с высоким уровнем антропогенной нагрузки выявлены более низкие значения индексов физиологического состояния, связанные со снижением общего индекса потребления корма. Локальное антропогенное воздействие послужило причиной нарушения липидного и минерального обмена в мышечной ткани и печени леща.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в изданиях, включенных в перечень ВАК РФ, Web of Science и Scopus

1. **Костылева А.А.**, Флёрова Е.А. Особенности химического состава мышечной ткани леща *Abramis brama* Горьковского водохранилища // Вопросы рыболовства. 2015. Т. 16. № 4. С. 412-418.
2. **Паюта А.А.**, Флёрова Е.А. Особенности химического состава скелетных мышц, печени и гонад у лещей *Abramis brama* L. разного возраста // Проблемы биологии продуктивных животных. 2017. № 2. С. 38-50.
3. **Payuta A.A.**, Pryanichnikova E.G., Shcherbina G.Kh., Perova S.N., Flerova E.A. Physiological Parameters of Bream (*Abramis brama* L.) in Parts of the Rybinsk Reservoir of Different Types // Inland Water Biology. 2019. V. 12. № 2. P. 217-224. DOI: 10.1134/S1995082919020123
4. **Payuta A.A.**, Flerova E.A. Some Indicators of Metabolism in the Muscles, Liver, and Gonads of Pike-Perch *Sander lucioperca* and Sichel *Pelecus cultratus* from the Gorky Reservoir // Journal of Ichthyology. 2019. V 59. № 2. P. 255-262. DOI: 10.1134/S0032945219020152
5. **Паюта А.А.** Особенности обмена веществ в мышечной ткани лещей из Ивановского водохранилища // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2019. № 2. С. 72-79. DOI: 10.24143/2073-5529-2019-2-72-79
6. **Payuta A.A.**, Flerova E.A. Dynamics of indices of metabolism in muscle tissue, liver and gonads of *Abramis brama* in different periods of the annual cycle // Biosystems Diversity. 2020. V. 28. № 2. P. 146-153. DOI: 10.15421/012020

Публикации в иных периодических изданиях

7. Flerova E., **Kostyleva A.** The content of components of metabolism in muscle of bream *Abramis Brama* (L.) // Journal of Microbiology Biotechnology Food Sciences. 2014. № 3. P. 308-310.
8. **Паюта А.А.** Анализ показателей обмена веществ карповых рыб, как одного из способов оценки загрязнений водных экосистем // Сетевой научный журнал Орел ГАУ. 2016. № 2 (7). С. 22-28.
9. **Паюта А.А.**, Флёрова Е.А. Особенности накопления продуктов обмена веществ в мышечной ткани различных половозрастных групп леща *Abramis brama* L. Рыбинского водохранилища // Вестник АПК Верхневолжья. 2017. № 1 (37). С. 23-28.
10. **Паюта А.А.**, Флёрова Е.А. Калорийность и упитанность промысловых рыб Горьковского водохранилища // Многофункциональное адаптивное кормопроизводство: сборник научных трудов. 2018. Вып. 20(68). С. 130-135.

Результаты интеллектуальной деятельности:

11. **Паюта А.А.** База данных «Особенности биологических показателей и химического состава мышечной ткани лещей Горьковского водохранилища, отобранных в 2012-2013гг., в зависимости от пола и возраста» (Свидетельство ФИПС № 2016620578 от 10.05.2016 г.).
12. Юрченко В.В., **Паюта А.А.**, Флёрова Е.А., Морозов А.А. База данных «Экотоксикологическое обследование леща из участков Рыбинского водохранилища с разной степенью антропогенной нагрузки» (Свидетельство ФИПС № 2018621482 от 12.09.2018 г.).
13. **Паюта А.А.**, Флёрова Е.А. «Особенности биологических и биохимических показателей леща *Abramis brama* (L.) из Рыбинского водохранилища в разные периоды годового цикла» (Свидетельство ФИПС № 2020622248 от 12.11.2020 г.).

Материалы конференций

14. **Костылева А.А.**, Флёрова Е.А. Содержание воды в мышечной ткани леща *Abramis brama* (L.) Горьковского водохранилища // Материалы XVI международной научно-практической конференции аспирантов и молодых ученых «Инновационные направления развития АПК и повышение конкурентоспособности предприятий, отраслей и комплексов – вклад молодых ученых». Ярославль. 2013. С.82-88.
15. **Костылева А.А.**, Флёрова Е.А. Содержание воды и жира в мышечной ткани леща *Abramis brama* (L.) Горьковского водохранилища // Актуальные проблемы биологии, нанотехнологий и

медицины. Материалы V Международной научно-практической конференции. Ростов-на-Дону. 2013. С. 391-392.

16. **Костылева А.А.**, Флёрва Е.А. Содержание некоторых компонентов обмена веществ в мышечной ткани леща *Abramis brama* (L.) Горьковского водохранилища // Биология внутренних вод. Материалы XV Школы-конференции молодых ученых. Борок. 2013. С. 208-211.

17. **Костылева А.А.**, Флёрва Е.А. Соотношение воды, простых липидов и некоторых компонентов обмена веществ в мышечной ткани леща *Abramis brama* (L.) Горьковского водохранилища // Молодежь в аграрной науке и образовании – инновационный потенциал будущего: материалы Всероссийской научно-практической конференции. Новосибирск. 2013. С. 31-35.

18. **Костылева А.А.**, Флёрва Е.А. Содержание жира в мышечной ткани леща *Abramis brama* (L.) Горьковского водохранилища // Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы. Материалы Всероссийской конференции молодых ученых. Улан-Удэ. 2013. С.188-189.

19. **Костылева А.А.**, Флёрва Е.А. Соотношение воды, сухого вещества и жира в мышечной ткани леща *Abramis brama* (L.) Горьковского водохранилища // Материалы XVII международной научно-практической конференции аспирантов и молодых ученых «Инновационные направления развития АПК и повышение конкурентоспособности предприятий, отраслей и комплексов – вклад молодых ученых». Ярославль. 2014. С. 85-88.

20. **Костылева А.А.**, Флёрва Е.А. Содержание белка в мышечной ткани леща *Abramis Brama* L. Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы биологии и экологии (посвященная 70-летию А.И. Таскаева). Материалы докладов. Сыктывкар. 2014. С. 124-127.

21. Флёрва Е.А., **Костылева А.А.** Содержание некоторых компонентов обмена веществ в мышечной ткани леща *Abramis brama* (L.) // XI съезд Гидробиологического общества при Российской академии наук: тезисы докладов. Красноярск. 2014. С. 171-172.

22. **Костылева А.А.** Содержание белка в мышечной ткани леща *Abramis brama* (L.) Горьковского водохранилища // Материалы международной научной конференции, посвященной 100-летию ГосНИОРХ «Рыбохозяйственные водоёмы России: фундаментальные и прикладные исследования». Санкт-Петербург. 2014. С. 430-435.

23. **Костылева А.А.** Содержание белка в мышечной ткани леща *Abramis Brama*(L) Горьковского водохранилища // Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології: матеріали VII Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції. Мелітополь-Бердянськ. 2014. С 129-131.

24. **Паюта А.А.** Некоторые показатели обмена веществ мышечной ткани леща Рыбинского водохранилища // Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов и пути их рационального использования: Материалы докладов Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 85-летию Татарского отделения ГОСНИОРХ. Казань. 2016. С. 835-841.

25. **Паюта А.А.** Химический состав мышечной ткани леща *Abramis Brama*(L) Рыбинского водохранилища // Материалы Всероссийской молодежной гидробиологической конференции «Перспективы и проблемы современной гидробиологии». Борок. 2016. С. 187-190.

26. **Паюта А.А.**, Флёрва Е.А. Особенности химического состава мышечной ткани леща *Abramis brama* Рыбинского водохранилища // Материалы XX Международной научно-практической конференции «Инновационные направления развития АПК и повышение конкурентоспособности предприятий, отраслей и комплексов - вклад молодых ученых». Ярославль. 2017. С. 138-142.

27. **Паюта А.А.** Особенности химического состава мышечной ткани, печени и гонад судака и чехони Горьковского водохранилища // Материалы XXV международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов», Секция зоология позвоночных. Москва. 2018. С. 1-2.

28. Паюта А.А. Содержание воды и сухого вещества в мышцах чехони *Pelecus cultratus* Горьковского водохранилища // Материалы Национальной научно-практической конференции «Технология переработки сельскохозяйственного сырья». Ярославль. 2018. С. 39-42.
29. Паюта А.А., Флёрова Е.А. Особенности химического состава скелетных мышц лещей Угличского водохранилища // Биология: взгляд в будущее: Материалы IV международной научно-практической конференции. Ставрополь. 2018. С. 231-238.
30. Паюта А.А. Половозрастная динамика общей воды и сухого вещества в мышечной ткани лещей из Ивановского водохранилища // Биология: взгляд в будущее: Материалы V международной научно-практической конференции. Ставрополь. 2019. С. 233-235.
31. Паюта А.А., Флёрова Е.А. Сезонные изменения показателей обмена веществ в мышцах лещей из Рыбинского водохранилища // Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Интеграция науки и высшего образования, как основа инновационного развития аграрного производства». Ярославль. 2019. С. 114-116.
32. Паюта А.А., Флёрова Е.А. Особенности обмена веществ в мышцах и органах леща из разных водоемов (на примере Горьковского, Угличского и Ивановского водохранилищ) // Физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптаций гидробионтов: тезисы докладов Второй Всероссийской конференции с международным участием. Борок. 2020. С 43-44.