

ЯРОСЛАВСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ  
ЖИВОТНОВОДСТВА И КОРМОПРОИЗВОДСТВА – ФИЛИАЛ  
ФЕДЕРАЛЬНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО БЮДЖЕТНОГО НАУЧНОГО  
УЧРЕЖДЕНИЯ «ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР  
КОРМОПРОИЗВОДСТВА И АГРОЭКОЛОГИИ ИМЕНИ В.Р. ВИЛЬЯМСА»

На правах рукописи



Паюта Александра Александровна

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

03.02.10 – гидробиология

Диссертация на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель

кандидат биологических наук, доцент

Флёрова Екатерина Александровна

Ярославль, 2021

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	13
2.1. Биохимические показатели как индикаторы физиологического состояния рыб.....	13
2.2 Влияние различных факторов (экзогенных и эндогенных) на содержание биохимических компонентов в организме рыб.....	20
2.3 Динамика содержания липидов, белков, углеводов, минеральных веществ и воды в организме рыб в зависимости от периода годового цикла.....	25
2.4 Влияние загрязняющих веществ на физиолого-биохимические показатели гидробионтов.....	29
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	34
2.1 Характеристика районов исследования.....	34
2.2 Характеристика объектов исследования.....	43
2.3 Период и условия отбора проб.....	47
2.4 Методы исследований.....	49
2.5 Расчет коэффициентов и статистическая обработка материала.....	52
ГЛАВА 3. ОСОБЕННОСТИ СОДЕРЖАНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БИОХИМИЧЕСКИХ КОМПОНЕНТОВ В МЫШЦАХ, ПЕЧЕНИ И ГОНАДАХ РЫБ РАЗНЫХ ТРОФИЧЕСКИХ ГРУПП (ЛЕЩА, ЧЕХОНИ И СУДАКА) ИЗ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.....	54
3.1 Показатели роста леща, чехони и судака и содержание биохимических компонентов в их мышцах, печени и гонадах.....	54
3.2 Биохимические показатели мышц, печени и гонад леща, чехони и судака в зависимости от пола и стадии зрелости гонад.....	59
3.3 Биохимические показатели мышц и печени у разных возрастных групп леща, судака и чехони.....	68

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).....	80
4.1 Показатели роста леща, обитающего в различных водоемах, и биохимические показатели в его мышцах, печени и гонадах.....	80
4.2 Биохимические показатели мышц, печени и гонад лещей, отличающихся по полу и стадии зрелости гонад.....	85
4.3 Биохимические показатели мышц, печени и гонад леща разных возрастных групп.....	96
ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ СОДЕРЖАНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БИОХИМИЧЕСКИХ КОМПОНЕНТОВ В МЫШЦАХ, ПЕЧЕНИ И ГОНАДАХ ЛЕЩА В РАЗЛИЧНЫЕ ПЕРИОДЫ ГОДОВОГО ЦИКЛА....	112
ГЛАВА 6. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЛЕЩА ИЗ РАЗНЫХ ПО СТЕПЕНИ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ УЧАСТКОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.....	124
ВЫВОДЫ.....	135
ПЕРЕЧЕНЬ СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ.....	137
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	138

## ВВЕДЕНИЕ

**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 выборок, 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.

## ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### 2.1 Биохимические показатели как индикаторы физиологического состояния рыб

В организме животных, в том числе рыб, идет непрерывный процесс обмена веществ, при котором различные по природе химические вещества синтезируются и распадаются. Представление о соотношении синтеза и распада можно получить путем определения содержания органических и минеральных веществ, необходимого для жизнедеятельности и построения клеток тела, и количества, которое откладывается в организме, а затем выводится в виде конечных продуктов метаболизма за определенный период времени (Кизеветтер, 1973; Маляревская, 1979). В норме в клетках организма преобладают процессы синтеза. Под действием различных факторов скорость этих процессов может быть разной. Изучение сдвигов в накоплении биохимических компонентов в тканях, органах и теле гидробионтов может служить в качестве индикатора экологического состояния отдельных особей, популяций рыб, а также среды, в которой они обитают (Шульман, 1978а; Shearer, 1994; Ahmed, Sheikh, 2017).

Значительная роль в обменных процессах принадлежит воде, составляющей наибольшую часть биомассы живых организмов (Маляревская, 1979; Somvansh, 1983; Байдалинова, Яржомбек, 2011). В теле рыб она участвует во многих химических и физико-химических реакциях, и для нормального функционирования клеток и тканей ее содержание поддерживается на стабильных уровнях, изменение которых может быть связано с неблагоприятными условиями местообитания (Строганов, 1962; Martemyanov, 2015). Ослабление и истощение организма рыб сопровождается изменениями содержания воды в теле, так как рыбы постоянно тратят значительное количество энергии на поддержание осмотического баланса с водной средой (Борисов, Шатуновский, 1973). Вся вода в биологических образцах представляет собой общую концентрацию и состоит из свободной и

связанной воды. Часть воды находится в свободном состоянии, заполняя пространство между гидратированными коллоидными системами или ионами, окруженными гидратными оболочками, и растворяет осмотически активные вещества, другая – связана с ионами в виде гидратной оболочки. Разность между общей и связанной водой составляет фракцию свободной воды, без существования которой невозможны обменные процессы в клетках (Байдалинова, Яржомбек, 2011; Martemyanov, 2015). Считается, что количество воды отражает содержание сухого вещества, в том числе белка, липидов и золы в организме гидробионтов (Маляревская, 1979; Yeannes, Almandos, 2003; Hartman, Margraf, 2008). Имеются сведения, что в тканях многих рыб существует обратная зависимость между содержанием липидов и долей воды (Кривобок, Тарковская, 1970; Vano, 1977; Kailasam et al., 2015; Varghese, Mathew, 2016).

Липиды, белки и углеводы – основные материальные субстраты, количественные изменения которых в тканях животных характеризует соотношение пластического и энергетического обменов (Маляревская, 1979).

Содержание липидов и их динамика в организме гидробионтов являются важными показателями здоровья, как самих особей, так и их потомства (Lloret et al., 2014).

Многими авторами изучается фракционный состав липидов. По функциям липиды разделяют на структурные и запасные (энергетические), к которым, главным образом, относятся триацилглицерины (Мурзина и др., 2010). Их уровень определяется в первую очередь потребностями самого организма и спецификой его обмена. Увеличение содержания триглицеридов отражает степень обеспеченности пищей рыб, может свидетельствовать о качестве и количестве кормовой базы, определяет создание энергетических резервов (Немова и др., 2015; Нефедова и др., 2017; 2019).

Триглицериды с полярными липидами, перенесенные в гонады, в желтке ооцита служат эндогенным источником энергии для питания и развития эмбриона, а также влияют на выживаемость личинок после

вылупления (Wiegand, 1996; Adams, 1999). Запасные липиды могут использоваться в качестве источника энергии у постличинок в зимний период при ограниченном питании, а их повышение может служить индикатором возобновления питания особей. Показано, что количество структурных липидов у рыб не меняется в зависимости от сезона (Murzina et al., 2020). Доказана связь между содержанием липидов в рыбе, в том числе триглицеридов, и их выживанием в периоды голодания, из-за которого организм особей ослабляется и может быть восприимчив к заболеваниям, паразитам, хищникам и другим стрессовым факторам (Henderson, Tocher, 1987; Adams, 1999; Tocher, 2003).

Отмечают изменения в содержании запасных липидов в печени и жабрах рыб, обитающих в условиях повышенной антропогенной нагрузки. Сделан вывод, что данные показатели могут служить критерием оценки состояния рыб в условиях токсического воздействия (Васильева и др., 2018). Триацилглицерины являются основным источником высокоэффективных энергетических веществ (жирных кислот), которые выполняют важные физические и метаболические роли в клетках и необходимы для их нормального функционирования (Parrish, 1999; Ткач, 2007). Накопление полиненасыщенных жирных кислот в мышцах рыб выше порогового уровня необходимо для снабжения ими развивающиеся половые железы особей (Артамонова и др., 2020). Кроме того, они могут использоваться в качестве биомаркеров трофических отношений между видами и для оценки состояния кормовой базы рыб (Napolitano, 1999; Kalachova et al., 2011; Gladyshev et al., 2012; Никольский и др., 2016).

Выбор определенной стратегии распределения и хранения жировых запасов позволяет каждому виду рыб адаптироваться в изменяющихся условиях местообитания и успешно конкурировать с другими особями, так как основой такой адаптации служит энергетический баланс (Adams, 1999; Grande et al., 2016; Murzina et al., 2020). Поэтому изучение содержания запасных липидов имеет большое значение для решения ряда

гидробиологических задач, связанных с влиянием факторов среды на гидробионтов.

Белки являются основным органическим соединением в рыбе, составляющим до 75% от всех веществ в пересчете на сухую массу, и выполняют важнейшие функции в организме: структурную, сократительную, каталитическую, регуляторную, транспортную, защитную и другие (Marshall et al., 2007; Байдалинова, Яржомбек, 2011; Ángeles Esteban, 2012). Белок играет важную роль, как в пластическом, так и в энергетическом обмене. С синтезом белка связаны процессы роста, развития рыб, созревания их половых желез (Houlihan, 1991; Houlihan et al., 1994; Carter, Houlihan, 2001). При гидролизе белка освободившиеся нуклеиновые кислоты распределяются и используются организмом для создания новых белков при росте и размножении, для поддержания и функционирования организма при обновлении и перестройки существующих белков, а избыток нуклеиновых кислот используется как источник энергии. При этом недостаток белка в рационе рыб, или иные негативные факторы приводят к снижению или прекращению роста и потери массы рыбы, так как для поддержания функций тканей и органов возникает интенсивный расход собственных белков (Кизеветтер, 1973; Vano, 1977; Winfree, Stickney, 1981; Ravichandran et al., 2011; Байдалинова, Яржомбек, 2011). Тем не менее, относительное содержание белка в организме рыб наиболее постоянно по сравнению с количеством остальных компонентов (Wassef, Shehata, 1991; Shearer, 1994; Grigorakis et al., 2002; Смирнов, 2005; Lloret et al., 2014).

Минеральные элементы, их ионы и соединения являются неотъемлемой частью организма гидробионтов. Основные минеральные элементы формируют скелет, поддерживают коллоидные системы (осмотическое давление, вязкость, диффузию) и регулируют кислотно-щелочное равновесие. Они являются важными компонентами гормонов, ферментов и активаторов ферментов (Lall, 2003; Байдалинова, Яржомбек, 2011; Янович, Янович, 2014). Многие элементы участвуют в метаболических



процессах и являются незаменимыми в организме (Fawole et al., 2007; Njinkoue et al., 2016). Недостаток, как и избыток макро- и микроэлементов может негативно сказываться на здоровье рыб, нарушая физиологические функции в их организме (Янович, Янович, 2014). Содержание зольных веществ в теле рыб изменяется в узких пределах, наибольшее количество золы содержится в скелете рыб, меньше – в мышцах и печени (Wassef, Shehata, 1991; Shearer, 1994; Njinkoue et al., 2016). Стоит отметить, что минеральные вещества, в том числе тяжелые металлы (ТМ), не только накапливаются и удерживаются в рыбе и других водных организмах из окружающей среды, но и переносятся по пищевым цепям. Некоторые из них токсичны и представляют опасность здоровью не только гидробионтам, но и человеку (Будников, 1998; Lall, 2003; Зотина и др., 2013; Янович, Янович, 2014).

Углеводы являются одними из наиболее лабильных и легко мобилизуемых энергетических веществ, используемых организмом позвоночных, как в аэробных, так и в анаэробных условиях (Шульман, 1978b). Основным углеводом в рыбе считается гликоген, который накапливается, прежде всего, в печени, меньше в мышцах, и используется рыбой для производства энергии в виде АТФ. Образовавшаяся энергия расходуется на механическую работу мышц, биосинтез, секреторную деятельность, а часть ее рассеивается в виде тепла (Кизеветтер, 1973; Dabrowski, Guderley, 2003; Lloret et al., 2014). Процессы углеводного обмена в клетках и тканях животных происходят непрерывно, биосинтез углеводов осуществляется из глюкозы, присутствующей в составе углеводов пищи. В целом, углеводы выполняют энергетическую, резервную, структурную, защитную, специфическую функции (Кизеветтер, 1973; Байдалинова, Яржомбек, 2011).

Считается, что с содержанием биохимических компонентов связаны показатели роста и индексы физиологического состояния, определяемые отношением длины рыбы к ее массе по уравнениям Фультона и Кларк

(Никольский, 1963). Эти индексы являются как показателем условий местообитания, в том числе наличия пищи, так и индикатором состояния гидробионтов. В ряде исследований отмечается положительная корреляция между индексом физиологического состояния и жировыми запасами в теле рыб (Salam, Davies, 1994; McPherson et al., 2011; Pradhan et al., 2015; Ahmed, Sheikh, 2017).

Начало изучения содержания биохимических показателей в теле рыб было положено с конца XIX века. Ранние исследования были посвящены установлению химического состава тканей рыб (Atwater, 1881; Lichtenfel, 1904). Позднее проводились определения содержания липидов, белков, углеводов и минеральных веществ в теле гидробионтов в зависимости от различных факторов (Milroy, 1908; Bruce, 1924). В России одним из первых опубликованных исследований химического состава рыбы являлся анализ пищевой ценности российских рыбных продуктов, выполненный Костычевым П.А. в лаборатории Сельскохозяйственной химической станции Лесного института в 1883г (Лоскутова, Федотова, 2014). Изучение обмена веществ гидробионтов как область исследования возникла в Советском Союзе в 30-е годы XX века, и за небольшой срок начала бурно развиваться. Количество работ по данной тематике резко увеличилось с середины 50-х годов, сопровождаясь тесной связью с исследованиями в смежных областях – гидробиологии, физиологии, биохимии, ихтиологии эмбриологии и других (Шульман, 1967).

Изучение показателей, характеризующих метаболизм, проводилось как в целых рыбах, так и в их органах и тканях. Большой объем исследований по обменным процессам в организме морских рыб выполняли Г.Е. Шульман и М.И. Шатуновский с коллегами (Шульман, 1963; 1972; 1978b; Шульман, Кокоз, 1968; Шульман и др., 1970; Кривобок, Шатуновский, 1971; Борисов, Шатуновский, 1973; Шатуновский и др., 1975; Беляев и др., 1983; Шатуновский, 1980; Shulman, Love, 1999; Карамушко, Шатуновский, 2009; Lloret et al., 2014). Существенное количество трудов опубликовано по

определению содержания некоторых биохимических показателей в мышцах, печени и гонадах гидробионтов (Plack et al., 1971; Яковлева, Шульман, 1976; Щепкин, Шульман, 1978; Tharakan, Inasu, 2009; Позднякова и др., 2018).

Мышцы, являющиеся основной тканью в организме, разделяются на белые и красные (Панов, 1982; Курант, 1984; Houlihan et al., 1994; Nemova et al., 2016). Они неоднородны по структуре и характеру выполняемых функций, в том числе основной – сократительной, необходимой для осуществления движения рыб (Беляев и др., 1983; Вавилкин и др., 1985). Белые мышцы, составляющие основную массу скелетной мускулатуры, отличаются большой скоростью сокращения и расслабления, более коротким латентным периодом по сравнению с красными, которые обеспечивают медленную, но продолжительную работу (Щепкин, Шульман, 1978; Иванов, 2003). В мышцах уровень обменных процессов ниже, чем в печени (Беляев и др., 1983).

Печень считается основным органом обмена веществ и наиболее метаболически активной тканью (Щепкин, Шульман, 1978; Беляев и др., 1983; Carter, Houlihan, 2001). Она поддерживает уровень питательных веществ в крови на постоянном уровне, синтезирует белки плазмы, незаменимые аминокислоты, гликоген и гормоны, а также является основным органом липидного обмена (Lall, 2010). Обменные процессы в печени характеризуются значительной специализацией и высокой интенсивностью (Беляев и др., 1983; Васильева и др., 2018). Печень является основным органом детоксикации: в ней накапливаются и обезвреживаются ксенобиотики (Габибов и др., 2009; Дорохова и др., 2012). Так как одной из главных функций печени является обеспечение половых клеток энергетическим материалом, наибольшие метаболические изменения в ней связаны с созреванием гонад в годовом цикле (Беляев и др., 1983; Рабазанов, Курбанов, 2015).

Основными функциями половых желез (гонад) рыб является продуцирование пригодных для оплодотворения гамет (яиц и

сперматозоидов), которые образуются из первичных половых клеток, а также синтез и секреция стероидных гормонов (Nagahama, 1983; Тыхеев, Томитова, 2016). Образование и развитие половых клеток в организме рыб происходит в результате генеративного обмена, который у одних видов осуществляется благодаря интенсивному питанию, у других – за счет запасных веществ в организме (Кизеветтер, 1973). Именно в период гаметогенеза в половых клетках накапливается запас питательных веществ и морфогенетической информации, которые будут определять последующее развитие организма, при этом в нем происходят значительные физиологические перестройки (Тыхеев, Томитова, 2016). Развитие и функционирование репродуктивной системы гидробионтов может выступать в качестве индикатора состояния и степени благополучия популяции, так как репродуктивная система рыб чутко реагирует на изменения условий местообитания (Рабазанов, 2010).

Воздействия факторов внешней среды: колебаний температуры воды, рН, кислорода, гидрологических режимов, загрязняющих веществ и других, являются неизбежным аспектом жизни рыб, как пойкилотермных животных (Курант, 1984; Adams, 1999; Ali et al., 2005). Различные экологические факторы влияют на биомолекулярные, биохимические и физиологические процессы в организме гидробионтов. Они могут сопровождаться реакциями по распределению энергии и изменению метаболизма, включая отклонения в динамике биохимических показателей в клетках, тканях и органах рыб. Данная способность организма животных, в том числе рыб, выработана в процессе эволюции для выживания в изменяющихся условиях. Истощение энергетических запасов в организме с течением времени из-за стресс-факторов могут привести к нарушениям физиологических процессов (Маляревская, 1979; Adams, 1999; Schreck et al., 2001; Шайдуллина, 2009).

## **2.2 Влияние различных факторов (экзогенных и эндогенных) на содержание биохимических компонентов в организме рыб**

Интенсивность обменных процессов зависит от многих факторов как экзогенных, так и эндогенных. Во многих работах, направленных на изучение питательной ценности гидробионтов, отмечено, что в теле, мышцах и органах различных видов рыб биохимические компоненты накапливаются в разном количестве (Kinsella et al., 1977; Lazos et al., 1989; Teame et al., 2016; Vasilyeva et al., 2016). Рядом исследователей выявлена различная скорость метаболизма у донных и пелагических видов гидробионтов (Drazen, Seibel, 2007), рыб из разных широт (Clarke, Johnston, 1999), рыб с разной двигательной активностью и образом жизни (Карамушко, Шатуновский, 2009; Ravichandran et al., 2011; Мурзина и др., 2020). Запасы липидов могут депонироваться в различных областях (мышцах, печени, на внутренних органах) в зависимости от вида рыб (Karakoltsidis et al., 1995).

На накопление питательных веществ в организме гидробионтов оказывает влияние тип питания вида. У рыб, отличающихся спектром питания, содержание воды, липидов, белка, минеральных веществ и углеводов значительно различается (Keremah, Amakiri, 2013). Растительноядные рыбы усваивают углеводы из пищи более эффективно, чем хищники (Dabrowski, Guderley, 2003), а у всеядных форм накопление липидов происходит наиболее интенсивно (Hussain et al., 2016). Содержание липидов и минеральных веществ в мышечной ткани растительноядных рыб значительно выше, чем у хищников (Ashraf et al., 2011). Выявлено, что растительная высокоуглеводная пища негативно воздействует на продуктивность хищников (Pratoomyot et al., 2011).

На ассимиляцию основных питательных веществ в организме рыб оказывает влияние совокупность параметров, решающим из которых является качественный состав протеина и липидов кормов, их концентрация и соотношение (Мухина, 2003; Колмакова и др., 2015). Избыток белка в питании может снижать рост рыб из-за энергетических трат на выведение азота (Winfrey, Stickney, 1981). Так как масштабы липогенеза у рыб ограничены, особенности обмена липидов, и их содержание в теле рыб

зависит, главным образом, от качественного и количественного состава липидов из пищи (Шайдуллина, 2009). Известно, что когда пища достаточно богата незаменимыми жирными кислотами, рыбе не нужно тратить энергию на их биосинтез, а отсутствие таких кислот в пище рыб может привести к различным патологиям их организма (Bandarra et al., 2001; Махутова, Гладышев, 2020). Повышение в рационе углеводов способствует увеличению содержания белка в мышцах гидробионтов (Umer et al., 2011). Кроме того, на обменные процессы в рыбах влияет обилие кормления. Обеспеченность пищей, определяемая состоянием кормовой базы, потребностью гидробионтов в пище и условиями, при которых удовлетворяются эти потребности, является одним из основных факторов, влияющих на интенсивность метаболизма, изменения уровня накопления липидов и белка в теле рыб (Шульман, 1978а; Шершнева, Коваль, 2004; Нефедова и др., 2017).

Жизненно важной функцией гидробионтов является способность их организма приспосабливаться к постоянно меняющимся условиям среды с помощью определенных адаптационных механизмов, направленных на поддержание гомеостаза (Reynolds, Casterlin, 1980; Шайдуллина, 2009). Одним из таких механизмов является содержание биохимических компонентов, которое может существенно различаться в теле рыб одного вида, живущих в разных условиях среды обитания (Ali et al., 2006; Паюта и др., 2018; 2019; Desta et al., 2019). Так, показана связь между соотношением липидного и белкового обменов в организме черноморских рыб и условиями местообитания их популяций (Шульман, Кокоз, 1968).

Одним из важнейших факторов, влияющих на направленность метаболизма у рыб, является температура (Шульман, 1978а). Она влияет на такие свойства веществ как вязкость, текучесть, переход от твердого состояния к жидкому и газообразному, воздействует на скорость химических реакций в клетках и тканях (Reynolds, Casterlin, 1980; Карамушко, 2016). Поэтому обмен веществ, являющийся основным физико-химическим процессом живых организмов, значительно зависит от температуры.

Обнаружено, что скорость роста и метаболических процессов у арктических видов рыб ниже, чем у умеренных и тропических видов (Карамушко, 2016). Выявлено, что в теле большеротого окуня *Micropterus salmoides* наиболее чувствительным к изменению температуры оказалось содержание воды и липидов, а уровни белка и золы практически не менялись, при этом в печени данного вида при высоких температурах обнаружено повышенное содержание липидов (Niimi, Beamish, 1974; Tidwell et al., 2003). Более низкие температуры приводили к увеличению содержания белка в теле толстоголового гольяна *Pimephales notatus* и липидов в теле лаврака *Dicentrarchus labrax* (Gill, Weatherley, 1984; Person-Le Ruyet et al., 2004).

Стоит отметить воздействие теплового загрязнения на состояние водоемов и их обитателей. Так, выявлено, что стоки горячей воды из ядерного реактора вызывают сезонные количественные изменения зоопланктона, которые в свою очередь влияют на численность и структуру рыбного населения и физиологическое состояние рыб в сети водоемов Южной Каролины (Janssen, Giesy, 1984). Отмечается повышенный уровень метаболизма, высокий уровень кортизола, являющийся показателем стресса, общее истощение организма и низкий индекс физиологического состояния большеротого окуня, обитающего на участках с тепловым загрязнением, по сравнению с сородичами из более прохладных участков водохранилища Пар Понд (Gibbons et al., 1978; Gibbons, Sharitz, 1981).

Помимо перечисленных выше факторов на метаболизм рыб оказывают влияние другие факторы среды: концентрация кислорода, освещенность, соленость, pH, давление и прочие и их комплексное воздействие (Мартемьянов, 1990; Shearer, 1994; Carter, Houlihan, 2001; Ali et al., 2006; Lloret et al., 2014; Немова и др., 2016; Чурова и др., 2017). Стоит отметить, что процесс приспособления гидробионтов к факторам абиотической среды вызывает не только количественные изменения тех или иных показателей, но и нарушение специфики или качества обмена, которые могут стать причиной смерти от негативных условий местообитания рыб (Путинцев, 1981).

Одновременно с факторами среды на биохимические показатели в организме рыб воздействуют пол, возраст особей, стадия зрелости гонад. В мышцах ювенильных особей накапливается меньше липидов, но чуть больше протеина, чем у половозрелых рыб (Khawaja, 1966; Rijnsdorp, Ibelings, 1989; Паюта и др., 2019). Жирность печени самцов различных видов рыб выше, чем у самок (Козлов, 1972; Домашенко и др., 1975; Vinogradov, 1985; Sutharshiny, Sivashanthini, 2011). Однако для тюрбо *Psetta maxima* подобной тенденции не отмечено (Stankus, 2001). В печени самок скумбрии *Scomber scombrus* и тюрбо накапливается больше белка, чем у самцов, в то время как у самок мраморной нототении *Notothenia rossi* – меньше (Козлов, 1972; Домашенко и др., 1975; Stankus, 2001). В яичниках разных видов рыб интенсивнее аккумулируются липиды и белок по сравнению с семенниками (Козлов, 1972; Домашенко и др., 1975; Stankus, 2001; Sutharshiny, Sivashanthini, 2011).

Способность отвечать на стресс у животных, так или иначе, определяется возрастными особенностями организма, поэтому содержание органических и минеральных компонентов в тканях рыб зависит от возраста или размера тела (Подунай и др., 2009; Naeem, Ishtiaq, 2011). Многие авторы отмечали сокращение воды в теле морских и пресноводных рыб с увеличением возраста (Касинова, 1959; Marais, Erasmus, 1977; Reinitz et al., 1979). В теле личинок *Galeichthys feliceps* содержится значительно меньше биохимических компонентов по сравнению с взрослыми особями (Marais, Venter, 1991). С возрастом в мышцах и теле разных видов рыб, в том числе карповых, выявлено повышение содержания липидов (Касинова, 1959; Marais, Erasmus, 1977; Shearer, 1994; Naeem, Ishtiaq, 2011; Das, Das, 2015). В мышцах сомов *Rita rita* и индийской тенуалозы *Tenualosa ilisha* среднего размера содержалось наибольшее количество белка, у крупных особей – липидов, по сравнению с другими размерными группами (Mitra et al., 2017; Ganguly et al., 2017). В печени самок пунктирной чанны *Channa punctata* обнаружено увеличение белка с возрастом, у самцов – увеличение до



определенного возраста с последующим снижением (Rath, Patnaik, 1981). У некоторых рыб снижается эффективность использования белка из пищи, и, соответственно, скорость синтеза протеина с увеличением размера и возраста (Gerking, 1971; Houlihan, 1991). Не выявлено существенных нарушений углеводного обмена у стареющих рыб (Patnaik et al., 1994). В гонадах карповых не обнаружено стабильной и однонаправленной возрастной динамики содержания воды, белка и липидов, что свидетельствует о сложном характере возрастных изменений биохимических показателей, связанных как с особенностями индивидуального развития особей в течение жизни, так и экологией вида в целом (Комова, 2005).

### **2.3 Динамика содержания липидов, белков, углеводов, минеральных веществ и воды в организме рыб в зависимости от периода годового цикла**

Условия среды обитания, характерные для умеренной зоны, предполагают значительные сезонные изменения, связанные с колебаниями температуры, солености, длинной светового дня, обеспеченностью пищей рыб (Чеснокова, 2017). Кроме того, на протяжении года популяции животных, в том числе рыб, проходят через качественно своеобразные, устойчивые состояния, называемые периодами годового цикла (Шульман, 1972). На наступление того или иного периода годового цикла оказывают влияние факторы внешней среды. Так в умеренных и широких зонах наступление нереста зависит, главным образом, от продолжительности светового дня и температуры, в тропических и субтропических зонах, где фотопериод и температура определены менее четко, сроки нереста в большей степени связаны с наступлением сухого или влажного сезона, влияющих на обилие пищи рыб (Wootton, Smith, 2015).

Особенности состояния рыб в различные периоды годового репродуктивного цикла проявляются в закономерной динамике физиолого-биохимических показателей, определяемых направленностью метаболизма –

изменением биохимического состава всего тела, а также отдельных систем органов на разных этапах развития и созревания гонад (Pradhan et al., 2015). К периоду достижения половой зрелости в организме рыб происходят процессы интенсивного накопления резервных веществ, позволяющих включить в систему общего обмена генеративный, обеспечивающий накопление питательных веществ в половых клетках (Wootton, Smith, 2015). Созревание гонад гидробионтов и нерест являются сложными физиологическими процессами, тесно связанными с метаболизмом (Шульман, 1972; Шатуновский, 1980; Козлов, 1972; Dawson, Grimm, 1980; Pawar, Sonawane, 2014).

Следовательно, сезонная динамика биохимических показателей в организме рыб связана с развитием гонад и наступлением нереста, которые в свою очередь зависят от факторов среды, главным образом, температуры и условий кормления в каждый период. Период откорма, наступающий после нереста, характеризуется увеличением биохимических показателей в организме рыб. Так, в теле обыкновенной ставриды *Trachurus trachurus* и европейского саргана *Belone belone* в ноябре и декабре увеличивалось содержание липидов и белка благодаря высокой концентрации планктона в Черном море в данный период (Boran, Karaçam, 2011). В печени морской рыбы *Sciaenops ocellatus* в нагульный период происходило интенсивное накопление липидов, которые впоследствии расходовались в процессе вителлогенеза и роста гонад (Craig et al., 2000). Увеличение содержания липидов в печени в период откорма также обнаружено у морской бентопелагической рыбы *Lutjanus Johni* (Pilla et al., 2014). Основным источником интенсивности синтеза белка в гонадах океанического шестиполосого групера *Epinephelus diacanthus* являлась пища (Rao, Krishnan, 2011).

От уровня энергетических запасов, накопленных во время нагульного периода, зависит потенциальное созревание икры и ее качество: неблагоприятные условия кормления сопровождаются недостаточным

поступлением липидов в развивающиеся яичники, что может снизить плодовитость и жизнеспособность потомства (Cerdá et al., 1994; Henderson et al., 2000). Кроме того, резервы энергетических веществ, накопленных рыбами в нагульный период, определяют исход зимовки (Meffe, Snelson, 1993; Кулаченко, Кулаченко, 2010). Так, в качестве дополнительного источника энергии в октябре в мышцах, печени и мозге карпа *Cyprinus carpio* происходит синтез кетоновых тел, заблаговременно подготавливая организм рыб к зимовке. Таким образом, в организме особей происходят физиологические адаптивные реакции на воздействие неблагоприятных абиотических факторов в зимний период: низкие температуры и голодание (Жиденко, Кривопиша, 2009).

В зимний период при снижении температуры до предельно минимальных значений у рыб замедляются обменные процессы. Кормовые ресурсы сокращаются, активность питания рыб уменьшается вплоть до его прекращения. При этом в теле рыб увеличивается содержание воды, снижаются запасы липидов, белка, гликогена (Валова, 2015). Так, в теле лосося *Salmo salar* и форели *Salmo trutta* в зимний период отмечено сокращение энергетических запасов, приводящее к истощению рыб (Berg, Bremset, 1998). В теле европейского саргана в январе наблюдалось увеличение воды и уменьшение липидов и белка, что связано с возможным голоданием из-за резкого снижения количества планктона в данный месяц (Boran, Karaçam, 2011). Низкие значения липидов в мышцах струйчатого сига *Siganus rivulatus* в период с октября по март отражают сокращение питания, связанного с пониженными температурами воды и изменением видов водорослей, доступных для рыбы (Patrick Saoud et al., 2008). Кроме зимовки снижение питания у большинства видов рыб наблюдается во время нерестовой миграции (Tzikas et al., 2007).

Стоит отметить, что во время зимнего периода и нерестовой миграции в гонадах рыб происходят биохимические изменения, связанные с их развитием. Созревание гонад балтийской трески *Gadus morhua* зимой

сопровождалось увеличением в них содержания липидов и белка (Шатуновский и др., 1975). Во время зимовки в семенниках половозрелого леща сокращалось количество белка и липидов, в яичниках доля белка увеличивалась, липидов – незначительно снижалась (Комова, 2005). Известно, что во время нерестовой миграции в организме самок рыб жировые запасы в значительной степени мобилизуются и переносятся в гонады (Zaboukas et al., 2006). Так, в яичниках скумбрии и тунца *Thunnus thynnus* перед нерестом происходит значительное накопление липидов (Домашенко и др., 1975; Mourente et al., 2001). Преодоление рыбами семейства лососевых (*Salmonidae*) больших расстояний во время нерестовой миграции, строительство гнезд на нерестилищах и нерест возможны благодаря большому энергетическому вкладу липидов, составляющему до 80-90% от общего содержания всего организма (Meffe, Snelson, 1993).

Для осуществления нереста необходимо существенное количество энергии, вследствие чего происходят значительные изменения в биохимическом составе рыб (Craig et al., 2000; Venkatesan et al., 2013; Grande et al., 2016). Сокращение биохимических компонентов в теле двупятнистого омпка *Ompok bimaculatus* во время нереста сопровождалось увеличением воды (Pal et al., 2017). Жировые запасы в организме радужной форели *Oncorhynchus mykiss* и южноазиатской скумбрии *Rastrelliger kanagurta* истощались в нерестовый период (Kandemir, Polat, 2007; Nisa, Asadullah, 2011). У желтополосой сардинеллы *Sardinella gibbosa* и угря *Monopterus albus*, напротив, во время нереста обнаружено интенсивное накопление липидов, связанное, вероятно, с обильным питанием перед нерестом (Bagthasingh et al., 2016; Kurbah, Bhuyan, 2018). Стадия зрелости гонад V-VI балтийской трески характеризуется крайним истощением особей и интенсивным уровнем обмена в их организме, когда начинаются восстановительные процессы (Вельтищева, Токарева, 1978). В нерестовый период у самцов леща энергия расходовалась главным образом из мышц, в то время как у самок – из печени (Шайдуллина, Крючков, 2007). В гонадах

самок и самцов *Mystus seenghala* при выметывании половых продуктов сокращалось содержание липидов (Tiwari, 2018).

Нерест, обеспечивающий размножение рыб, можно назвать конечным этапом биологического цикла. После него у гидробионтов начинается новый годовой цикл, в течение которого у особей восстанавливаются генеративные функции, происходит накопление питательных веществ (Варкентин, 2015). Так, в мышцах карпа происходило накопление белка благодаря тому, что его содержание не использовалось для созревания гонад (Sivakami et al., 1986). В яичниках речного окуня *Perca fluviatilis* после нереста наблюдалось резкое увеличение воды (Craig, 1977). В посленерестовый период, на стадии зрелости VI-II гонады рыб находятся в состоянии относительного покоя, в них увеличивается жирность и содержание белка. В печени при этом происходят значительные биохимические изменения, связанные с ее повышенной метаболической активностью (Сторожук, 1975).

Таким образом, изучение динамики накопления липидов, белков, углеводов и минеральных веществ в тканях рыб в разные периоды годового цикла позволяют расширить знания о процессах созревания гонад и размножения гидробионтов. Сезонная динамика некоторых биохимических компонентов в организме гидробионтов дает возможность прогнозировать плодовитость и продуктивность особей, сроки и продолжительность нереста и, соответственно, определять благоприятное время промысла (Кривобок, Тарковская, 1960; Craig et al., 2000; Jan et al., 2012).

#### **2.4 Влияние загрязняющих веществ на физиолого-биохимические показатели гидробионтов**

Наряду с естественными факторами среды гидробионты подвержены антропогенному воздействию, среди которого большую нагрузку на их физиологическое состояние оказывают загрязняющие вещества (Filiprov et al., 2017). В водоемах Волго-Каспийского бассейна самыми распространенными из загрязняющих веществ являются стойкие

органические загрязнители (СОЗ) – полихлорированные бифенилы (ПХБ) и полициклические ароматические углеводороды (ПАУ), а также ТМ (Герман, Козловская, 2001; Лобанова, 2008; Chuiko et al., 2010; Липатникова, Гричук, 2011; Толкачев и др., 2017).

ПХБ относятся к классу хлорорганических соединений и являются одной из самых распространенных групп СОЗ (Golovanova et al., 2011). ПХБ применялись в сельском хозяйстве и промышленности для защиты от влаги, герметизации, продления срока службы инсектицидов, антипиренов, чернил для принтеров, смазочных материалов, для улучшения химической устойчивости красок, синтетических смол и т.д. (Freeman, Idler, 1975). Несмотря на текущий запрет производства ПХБ, они продолжают циркулировать в водных экосистемах, в которые переносятся в основном из атмосферы (Юрченко, Морозов, 2015). Существует два механизма поглощения ПХБ рыбами: непосредственно из воды через жабры и в результате потребления загрязненной пищи (Cui et al., 2018).

В исследовании крови арктического гольца *Salvelinus alpinus*, находящегося под воздействием ПХБ, было выдвинуто предположение, что влияние ксенобиотиков в течение жизни может нарушить метаболические изменения, необходимые для преодоления стрессовых факторов, в результате чего снижается анаболическая способность организма (Gauthier et al., 2018). При питании кормом с ПХБ в мышцах радужной форели выявлено повышенное количество воды, в то время как в мышечной ткани кижуча *Oncorhynchus kisutch* подобной тенденции не обнаружено (Leatherland, Sonstegard, 1981). При той же диете в его теле наблюдалось снижение содержания липидов, в печени – значительное увеличение, по сравнению с контрольной группой (Leatherland et al., 1979). В исследовании метаболизма данио-рерио *Danio rerio* обнаружено, что влияние ПХБ на обмен липидов зависит от пола и их концентрации в организме. При этом выявлено, что ПХБ оказывают влияние как на липогенез, так и на катаболизм липидов, и

относительно низкие концентрации токсикантов в большей степени нарушают обмен веществ, чем более высокие (Li et al., 2019).

ПАУ – сложные химические вещества, относящиеся к СОЗ, содержат более 10000 возможных отдельных соединений, образованных двумя или более конденсированными ароматическими кольцами атомов углерода и водорода (Logan, 2007). Несмотря на то, что в окружающей среде имеются природные источники ПАУ, наиболее значимыми являются антропогенные как по величине, так и по распространению. Попадая в атмосферу в форме газа или частиц, ПАУ переносятся на большие расстояния (Vives et al., 2004). В водной среде существует два типа ПАУ в зависимости от их происхождения: нефтепродукты и частицы, образованные в результате неполного сгорания органического вещества (Recabarren-Villalón et al., 2019). Из-за своей гидрофобной природы в водной экосистеме ПАУ могут вначале накапливаться в мелкозернистых отложениях и взвешях, позднее становясь доступными для рыбы и других морских организмов через пищевую цепь (Zhao et al., 2014; Yurchenko, Morozov, 2017).

В теле ювенильных особей чавычи *Oncorhynchus tshawytscha*, питающихся кормом с высоким содержанием ПАУ, сокращалось содержание липидов, по сравнению с контрольной группой (Meador et al., 2006). В печени рыб из районов Черного моря, загрязненных нефтепродуктами, отмечаются повышенные уровни липидов (Залевская и др., 2005). Предполагается, что воздействие сублетальных уровней сырой нефти на рыб может увеличивать общую скорость метаболизма (энергетические затраты) из-за общего стресса и физико-химических процессов детоксикации (Christiansen et al., 2010). В комплексном исследовании речного угря *Anguilla anguilla*, отобранного из лагуны Ваккаре регионального природного парка Камарг (Франция), показано, что наибольшее количество белка в мышцах и печени содержалось у особей, в желчи которых выявлена наименьшая концентрация ПАУ. Зависимость содержания липидов и гликогена в исследованных тканях от концентрации ПАУ в желчи угря не обнаружена (Ribeiro et al., 2005).

ТМ, имеющие атомный вес больше 40, подразделяют на биогенные элементы, необходимые для жизнедеятельности организма, и ксенобиотики, приводящие к его отравлению или гибели (Amundsen et al., 1997; Будников, 1998). В целом, индивидуальная потребность животных в данных элементах очень мала, поэтому любое фоновое изменение содержания ТМ из-за избыточного поступления их из внешней среды приводит к различным токсическим воздействиям (Глазунова, 2007; Анищенко и др., 2009). ТМ могут попадать в окружающую среду, как естественным путем, так и в результате деятельности человека. В первом случае источником могут служить вулканические извержения, горные породы, во втором – промышленность, автотранспорт, сельскохозяйственное производство (Немова и др., 2014; Afshan et al., 2014; Гурин и др., 2017). ТМ способны образовывать соединения с органическими веществами и перемещаться на значительные расстояния в воздушной и водной средах (Гапеева и др., 2018). В организм рыб ТМ могут попадать и аккумулироваться путем хемосорбции, механического захвата взвешенных частиц, поглощения жабрами, тем не менее, основной способ накопления ксенобиотиков – процесс питания гидробионтов (Karim et al., 2019).

Даже при очень низких концентрациях некоторые ТМ могут нарушать обменные процессы в организме. Считается, что они замещают важные для жизнедеятельности минеральные вещества, тем самым блокируют их биологические функции (Abah et al., 2016). В печени и мышцах рыб отмечают увеличение содержания воды и снижение доли углеводов при воздействии смеси ТМ (Larsson et al., 1984). Накопление кадмия снижает выработку инсулина, который усиливает поглощение клетками аминокислот, в результате чего происходит нарушение белкового обмена (Larsson et al., 1985). Отмечено снижение белка в белых мышцах при хроническом воздействии не только кадмия, но и свинца (Мусаев и др., 2009; Габибов и др., 2009). Наблюдается уменьшение белка и липидов в мышцах и печени катлы *Catla catla*, находящейся под воздействием сублетальных доз кадмия



(Sobha et al., 2007). В организме особей нильской тилляпии *Oreochromis niloticus*, подвергшихся воздействию кадмия, напротив, выявлено значительное увеличение количества липидов, по сравнению с контрольной группой (Al-Asgah et al., 2015).

Таким образом, биохимические процессы в организме гидробионтов очень чувствительны к воздействию токсических веществ. При этом организм рыб не имеет возможности подготовиться к воздействию ксенобиотиков в отличие от влияния природных факторов (Жиденко, Кривопиша, 2009). В зависимости от концентрации и вида загрязняющих веществ их влияние на физиологические процессы различается: организм может компенсировать негативные токсические эффекты за счет изменений биохимических показателей, или изменения биохимических процессов могут провоцировать новые физиологические реакции в организме (Шайдуллина, 2009).

Анализ научной литературы, посвященный изучению обменных процессов в тканях гидробионтов, позволяет прийти к выводу, что исследования метаболизма и динамики содержания биохимических компонентов в зависимости от различных факторов актуальны. Однако, наиболее широко представлены работы, в которых изучаются морские рыбы. Исследования, в которых показано влияние различных факторов на биохимические показатели в организме пресноводных рыб, немногочисленны, разрозненны, рассматривают динамику отдельных биохимических компонентов. По обитателям водоемов Волго-Каспийского бассейна подобных исследований крайне мало. Это обуславливает необходимость более полного и комплексного изучения особенностей содержания липидов, белка, углеводов и минеральных веществ и воды в организме пресноводных рыб из водохранилищ Волго-Каспийского бассейна.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1 Характеристика районов исследования

Иваньковское, Угличское, Рыбинское и Горьковское водохранилища относятся к бассейну Верхней Волги, площади их водосборов расположены на северо-западе Российской Федерации. Климат области умеренный, характеризуется зимним периодом с устойчивой отрицательной температурой воздуха (с конца ноября до середины марта) и продолжительным периодом с положительными температурами, в которых отмечается чередование весной и осенью волн холода и тепла. Годовая сумма осадков варьируется в пределах от 550 до 700 мм, больше половины которых приходится на теплое время года. Максимальное количество осадков выявлено в районе Иваньковского и Угличского водохранилищ, минимальное – на западном побережье Рыбинского (Буторин и др., 1975; Литвинов и др., 2001; Корнева, 2015).

Основной приход водного баланса водохранилищ производится за счет поверхностного стока, составляющего от 94 до 99% суммы приходных компонентов (Литвинов и др., 2001; Корнева, 2015). Иваньковское, Угличское и Горьковское водохранилища имеют интенсивный водообмен, Рыбинское – умеренный. Вода в водохранилищах имеет средний  $\text{pH} \geq 6,6$ , поэтому их можно отнести к нейтральнощелочным водоемам. По величинам общей суммы ионов вода в водохранилищах среднеминерализована, относится к гидрокарбонатному классу кальциевой группы (Корнева, 2015).

**Горьковское водохранилище** основано в 1956 году, находится на границе Верхней и Средней Волги (рис. 2.1).

Площадь водоема составляет 1591 км<sup>2</sup>, длина 434 км, максимальная ширина 14 км, средняя глубина – 5,5 м, площадь водосбора 229000 км<sup>2</sup>. Территориально оно расположено между городами Рыбинск и Городец в пределах Ярославской, Костромской, Ивановской и Нижегородской областей (Лесникова, 1973; Литвинов и др., 2001; Постнов, 2013; Минин и др., 2014;

Корнева, 2015). Водохранилище подразделяется на четыре части: верхнюю, среднюю, нижнюю и Костромской разлив (Лесникова, 1973; Постнов, 2013). По характеру гидрологического режима и морфометрии водохранилище условно делится на речную (от г. Рыбинска до р. Елнать) и озерную (от р. Елнать до г. Городца) части (Перова, 2004).

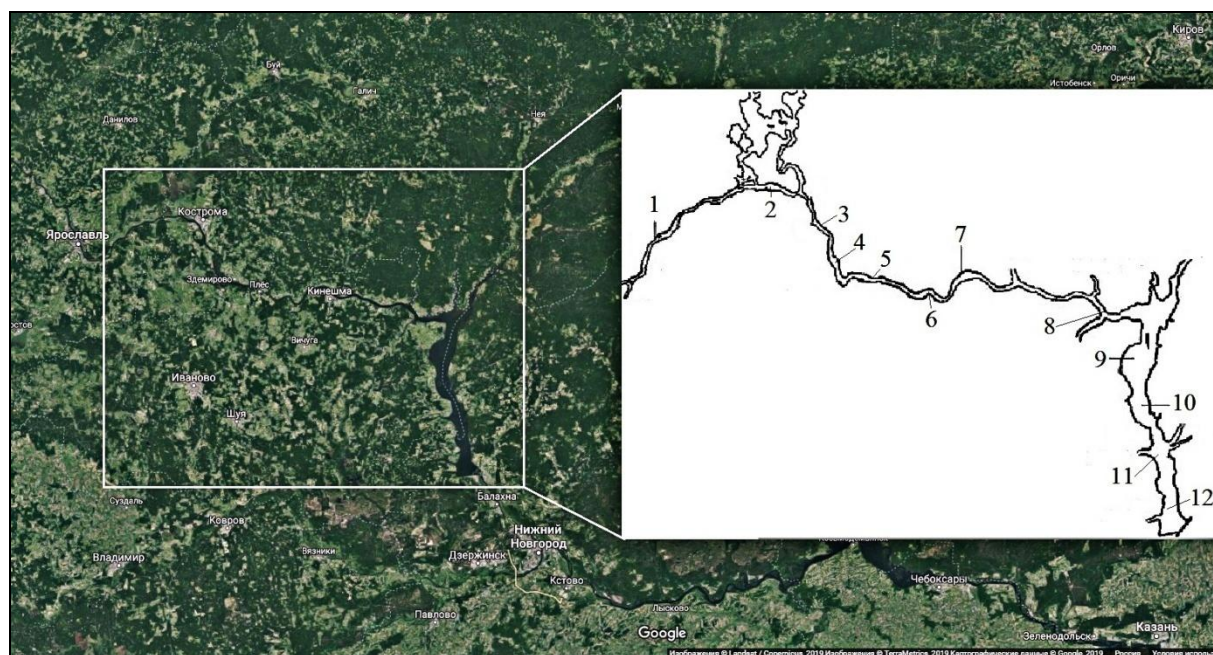


Рисунок 2.1 – Схема Горьковского водохранилища.

Примечание. Координаты станций отбора проб: 1 ( $57^{\circ}46'$  с.ш.,  $40^{\circ}35'$  в.д.), 2 ( $57^{\circ}47'$  с.ш.,  $40^{\circ}40'$  в.д.), 3 ( $57^{\circ}38'$  с.ш.,  $41^{\circ}03'$  в.д.), 4 ( $57^{\circ}32'$  с.ш.,  $41^{\circ}07'$  в.д.), 5 ( $57^{\circ}30'$  с.ш.,  $41^{\circ}19'$  в.д.), 6 ( $57^{\circ}25'$  с.ш.,  $41^{\circ}47'$  в.д.), 7 ( $57^{\circ}28'$  с.ш.,  $41^{\circ}57'$  в.д.), 8 ( $57^{\circ}22'$  с.ш.,  $42^{\circ}52'$  в.д.), 9 ( $57^{\circ}18'$  с.ш.,  $43^{\circ}07'$  в.д.), 10 ( $57^{\circ}08'$  с.ш.,  $43^{\circ}08'$  в.д.), 11 ( $57^{\circ}60'$  с.ш.,  $43^{\circ}10'$  в.д.), 12 ( $56^{\circ}46'$  с.ш.,  $43^{\circ}16'$  в.д.)

По среднему содержанию хлорофилла Горьковское водохранилище относится к умеренно-эвтрофному водоему (Mineeva, Makarova, 2018). Видовой состав зоопланктона в нем сформирован совокупностью форм из коловраток и ракообразных, что типично для аналогичных водоемов (Лесникова, 1973; Постнов, 2013). В настоящее время донная фауна характеризуется повышенной продуктивностью, причем видовое богатство и

разнообразие донных сообществ, численность и биомасса макрозообентоса значительно выше в озерном участке водохранилища по сравнению с речным. Появление инвазионных видов рода *Dreissena* привели к улучшению кормовой базы бентосных рыб, в составе бентоса преобладают олигохеты и хирономиды (Лесникова, 1973; Щербина, 2002; Perova, 2010; Постнов, 2013).

На правом берегу Горьковского водохранилища вблизи г. Волгореченска расположена одна из крупнейших тепловых электростанций России и Европы Костромская ГРЭС. В устьевую часть р. Шачи и в русло Волги производится сброс подогретых вод с энергоблоков КГРЭС. Работа электростанции приводит к гибели и травмированию части рыбного населения из-за забора воды. Кроме того, сброс подогретых вод оказывает тепловое влияние на биомассу, зоопланктон и рыбу (Болдаков, 2003; Голованов и др., 2005). В зоне распределения теплых вод не выявлено негативного воздействия на условия обитания рыб, но подогретые воды вносят весомый вклад в развитие популяций рыб, обитающих в водохранилище (Поддубный и др., 1995; Голованов и др., 2005). На водную экосистему Горьковского водохранилища оказывают влияние бытовые и сельскохозяйственные отходы, недостаточно очищенные сточные воды Ярославля, Костромы и Кинешмы. Кроме того, в Костромской области широко развито ювелирное производство, в котором используются ТМ (Дзюбан и др., 2007; Лобанова, 2008). В водоеме обнаружены локальные участки с повышенным содержанием ТМ и СОЗ в воде и донных отложениях: прибрежные зоны возле крупных городов и зоны, где замедлена скорость течения при переходе речной части в озерно-речную и озерно-речной в озерную. По мере удаления от этих районов содержание загрязняющих веществ постепенно снижается и достигает фоновых значений. На участках водохранилища с повышенной концентрацией загрязняющих веществ у гидробионтов обнаружены морфологические изменения в тканях (Гапеева, Микрякова, 2001; Ривьер и др., 2001а; Барышев и др., 2006; Дзюбан и др., 2007; Лобанова, 2008; Чуйко и др., 2015).

В настоящее время рыбные запасы Горьковского водохранилища находятся на стабильно высоком уровне, поэтому водоем имеет высокое рыбопромысловое значение (Постнов, 2013). В промысловых запасах водохранилища преобладают лещ, плотва *Rutilus rutilus* и окунь. В меньших количествах встречаются виды, имеющие важное значение в составе рыбного населения: судак, щука *Esox lucius*, жерех *Aspius aspius*, чехонь, тюлька *Clupeonella cultriventris* и другие (Лесникова, 1973; Петухов, 2003; Базаров и др., 2008; Постнов, 2013; Минин и др., 2014).

**Рыбинское водохранилище** – один из крупнейших искусственных водоемов России, заполнявшийся с 1941 по 1947 годы (рис. 2.2). Его площадь составляет 4550 км<sup>2</sup>, наибольшая длина 250 км, ширина – 70 км, длина береговой линии при НПУ 2150 км, средняя глубина – 5,6 м, площадь водосбора 150500 км<sup>2</sup>. Расположено водохранилище в Ярославской, Тверской и Вологодской областях (Рыбинское водохранилище, 1972; Литвинов и др., 2001; Корнева, 2015). Водохранилище является водоемом озерного типа и в нем выделяют четыре плеса: Волжский, Моложский, Главный, Шекснинский (Рыбинское водохранилище, 1972; Козловская, Герман, 1997; Перова, 2004).

По трофическому статусу Рыбинское водохранилище можно отнести к эвтрофному водоему (Mineeva, Makarova, 2018). Зоопланктон в водохранилище неоднороден по его акватории и его распределение зависит от многих экологических факторов (Рыбопромысловый атлас, 1963; Рыбинское водохранилище, 1972; Ривьер, Столбунова, 2001). Макрозообентос профундали Рыбинского водохранилища представлен олигохетно-хирономидным комплексом, характерным для водоема. В среднем олигохеты и хирономиды суммарно формировали 94% численности и 75% биомассы (Perova, 2012). Численность и биомасса макрозообентоса в водохранилище значительно выше (в ~2,5-4 раза), чем в других водохранилищах Верхней Волги (Перова и др., 2018).

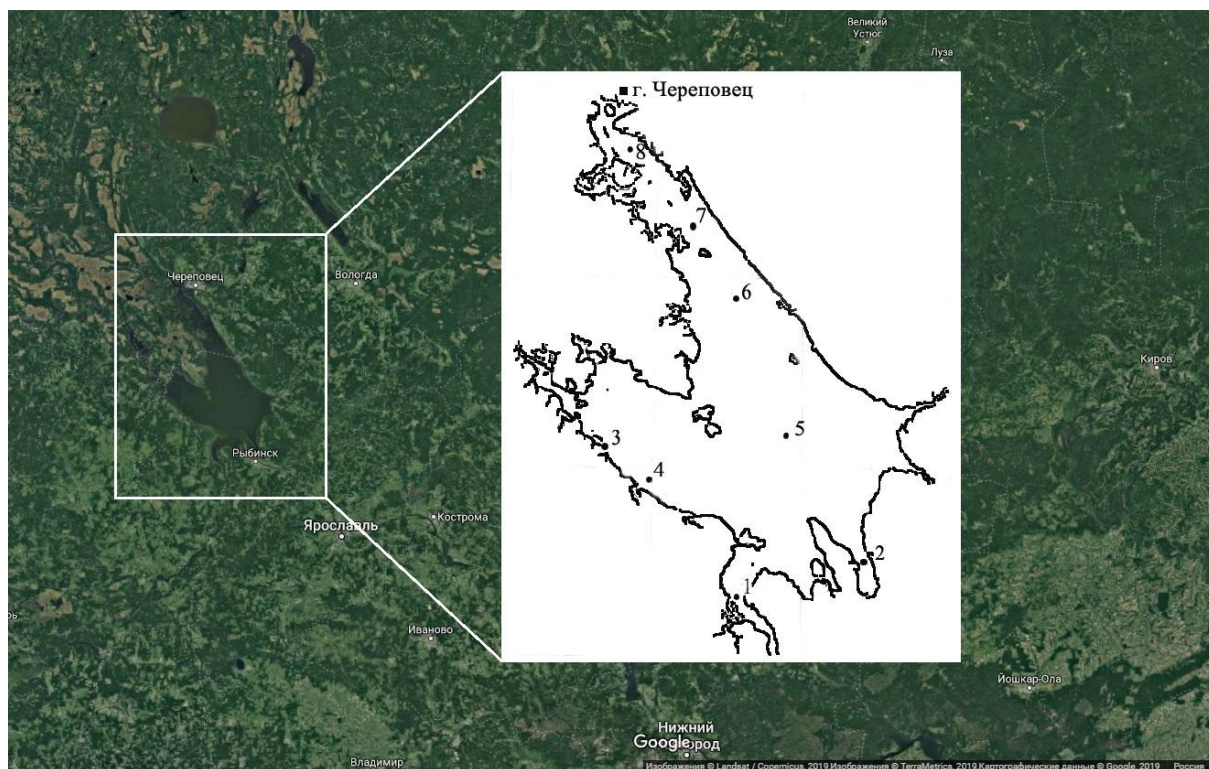


Рисунок 2.2 – Схема Рыбинского водохранилища

Примечание. Координаты станций отбора проб: 1 ( $58^{\circ}05'$  с.ш.,  $38^{\circ}17'$  в.д.), 2 ( $58^{\circ}09'$  с.ш.,  $38^{\circ}48'$  в.д.), 3 ( $58^{\circ}23'$  с.ш.,  $37^{\circ}45'$  в.д.), 4 ( $58^{\circ}19'$  с.ш.,  $37^{\circ}56'$  в.д.); 5 ( $58^{\circ}25'$  с.ш.,  $38^{\circ}29'$  в.д.), 6 ( $58^{\circ}43'$  с.ш.,  $38^{\circ}16'$  в.д.), 7 ( $58^{\circ}51'$  с.ш.,  $38^{\circ}06'$  в.д.), 8 ( $59^{\circ}01'$  с.ш.,  $37^{\circ}51'$  в.д.)

В северо-восточной части Рыбинского водохранилища находится промышленный Череповецкий комплекс – крупнейший индустриальный центр, в который входят предприятия химической промышленности и черной металлургии. В район Шекснинского плеса поступает наибольшее количество сточных вод с предприятий, поэтому данный участок считается самым загрязненным (Флеров и др., 2000; Chuiko et al., 2010; Герман и др., 2010; Заботкина, 2014). В донных отложениях Шекснинского плеса аккумулируются ТМ и СОЗ – ПХБ и ПАУ (Козловская, Герман, 1997; Флеров и др., 2000; Герман, Козловская, 2001; Chuiko et al., 2010). Загрязняющие вещества на станциях 6, 7, и 8 поступают непосредственно со стоками Череповецкого комплекса, при этом их концентрация снижается по мере удаления от этой области (рис. 2.2) (Козловская, Герман, 1997; Лапирова и

др., 2012). Вблизи п. Брейтово (ст. 4) и в центре главного плеса (ст. 5) выявлены локальные очаги повышенного содержания СОЗ и ТМ. Наименьшая величина степени загрязнения донных отложений по ТМ и содержания СОЗ обнаружена на ст. 3 (Гапеева, 2012; 2013; Томилина и др., 2018; Чуйко, Подгорная, 2018).

Рыбный промысел на Рыбинском водохранилище начался в первые годы после его заполнения и продолжается в настоящее время. В водоеме встречается более 30 видов рыб, но наиболее массовыми являются синец *Ballerus ballerus* и лещ (Рыбинское водохранилище, 1972; Герасимов, Карабанов, 2015; Герасимов, 2015а). В меньшем количестве в водохранилище представлены судак, берш *Sander volgensis*, чехонь, налим *Lota lota* и другие (Герасимов, Карабанов, 2015).

**Угличское водохранилище** было создано в 1940 году плотиной Угличской ГЭС (рис. 2.3). Площадь его зеркала составляет 249 км<sup>2</sup>, длина 143 км, максимальная ширина 5 км, средняя глубина 5,0 м, площадь водосбора 60020 км<sup>2</sup> (Литвинов и др., 2001; Корнева, 2015). Угличское водохранилище является водохранилищем руслового типа и расположено на территории Ярославской, Тверской и Московской областей (Григорьева, Лупанова, 2016; Гапеева, Законнов, 2016; Лазарева, 2016). Оно является водоемом комплексного назначения: его используют для транспорта, энергетики, рекреации, водоснабжения, сельского и рыбного хозяйства (Григорьева, Лупанова, 2016).

Трофический статус, оцененный по биомассе фитопланктона позволяет отнести Угличское водохранилище к эвтрофному водоему (Mineeva, 2019). Видовой состав макрозообентоса водоема имеет высокую степень сходства с Ивановским водохранилищем. Основными группами донной фауны Угличского водохранилища являются хирономиды, олигохеты и моллюски (Щербина, 2002; Перова и др., 2018).

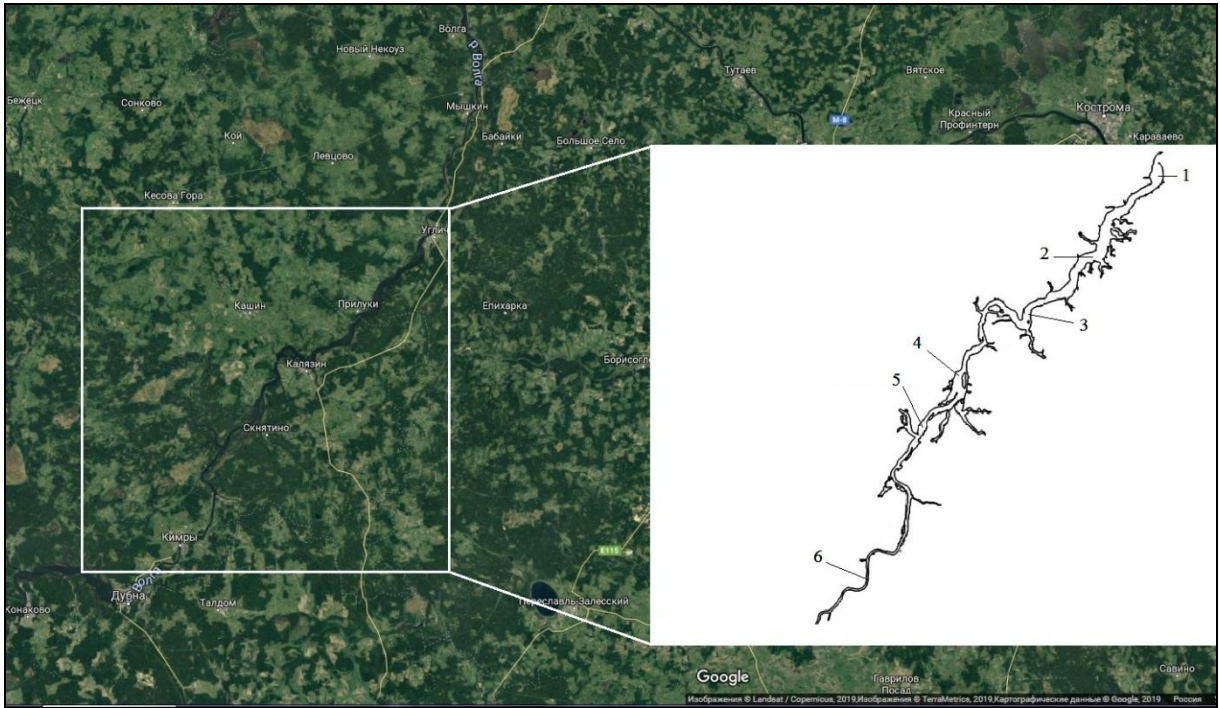


Рисунок 2.3 – Схема Угличского водохранилища

Примечание. Координаты станций отбора проб: 1 ( $57^{\circ}29'$  с.ш.,  $38^{\circ}17'$  в.д.), 2 ( $57^{\circ}22'$  с.ш.,  $38^{\circ}04'$  в.д.), 3 ( $57^{\circ}16'$  с.ш.,  $37^{\circ}53'$  в.д.), 4 ( $57^{\circ}09'$  с.ш.,  $37^{\circ}39'$  в.д.); 5 ( $57^{\circ}05'$  с.ш.,  $37^{\circ}32'$  в.д.), 6 ( $56^{\circ}48'$  с.ш.,  $37^{\circ}16'$  в.д.)

Одним из основных видов водопользования на Угличском водохранилище, оказывающим отрицательное влияние на качество воды, является сброс сточных вод (Григорьева, Лупанова, 2015; Григорьева и др., 2017). В воде и донных отложениях водохранилища отмечены высокие концентрации ТМ (Гапеева, Законнов, 2016; Корженевский и др., 2016; Толкачев и др., 2017). В целом вода в водоеме характеризуется как «загрязненная» - «грязная», IV-V класс качества (Григорьева, Лупанова, 2016; Лазарева, 2016). Необходимо добавить, что экологическое состояние водохранилища, в особенности его мелководных зон, значительно ухудшается в период маловодья (Григорьева, Лупанова, 2015).

В исследуемые годы выявлен высокий процент встречаемости дефицита кислорода (менее 5 и 2 мг/л) и повышенные температуры воды ( $20,4-21,3^{\circ}\text{C}$ ), негативно влияющие на состояние гидробионтов (Лазарева и др., 2018).



Среди водохранилищ Верхней Волги запасы рыб Угличского водохранилища изучены наиболее слабо. Видовой состав рыб представлен 13 видами. В наибольшем количестве присутствовали лещ, густера *Blicca bjoerkna* и тюлька. Кроме них в незначительном количестве в уловах обнаруживаются плотва, судак, чехонь, окунь и пескарь *Gobio gobio* (Базаров, Соломатин, 2013).

**Иваньковское** водохранилище является старейшим из водохранилищ Верхней Волги, оно было создано в 1937 году (рис. 2.4). Площадь акватории водоема составляет 327 км<sup>2</sup>, длина 120 км, максимальная ширина 8 км, средняя глубина 3,4 м, площадь водосбора – 41000 км<sup>2</sup>. Водоохранилище располагается на территории Тверской и Московской областей. Водоохранилище является водоемом долинного типа, обладающим озеровидными плесами: Иваньковским, Волжским, Шошинским (Иваньковское водохранилище, 1978; Литвинов и др., 2001; Шепелева, 2004; Корнева, 2015).

По уровню продуктивности Иваньковское водохранилище относится к эвтрофным водоемам (Лазарева, Жданова, 2014). Отличительная особенность водоема – высокие величины, характеризующие развитие планктона и бентоса, превышающие аналогичные показатели других водохранилищ Волги (Саппо, 1976; Иваньковское водохранилище, 1978; Житенева, 1998).

С 1990-х годов продуктивность глубоководной зоны водохранилища возросла за счет роста биомассы олигохет, полихет и хирономид. Существенное увеличение продуктивности макрозообентоса связывают с проникновением и массовым расселением в Иваньковском водохранилище вселенцев – моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.), полихеты *Hypania invalida* Grube и бокоплава *Gmelinoides fasciatus* Stebb (Щербина, 2002).

Иваньковское водохранилище используют с учетом интересов энергетики, судоходства, водоснабжения, рекреации и рыбного хозяйства (Ланцова, 2009).

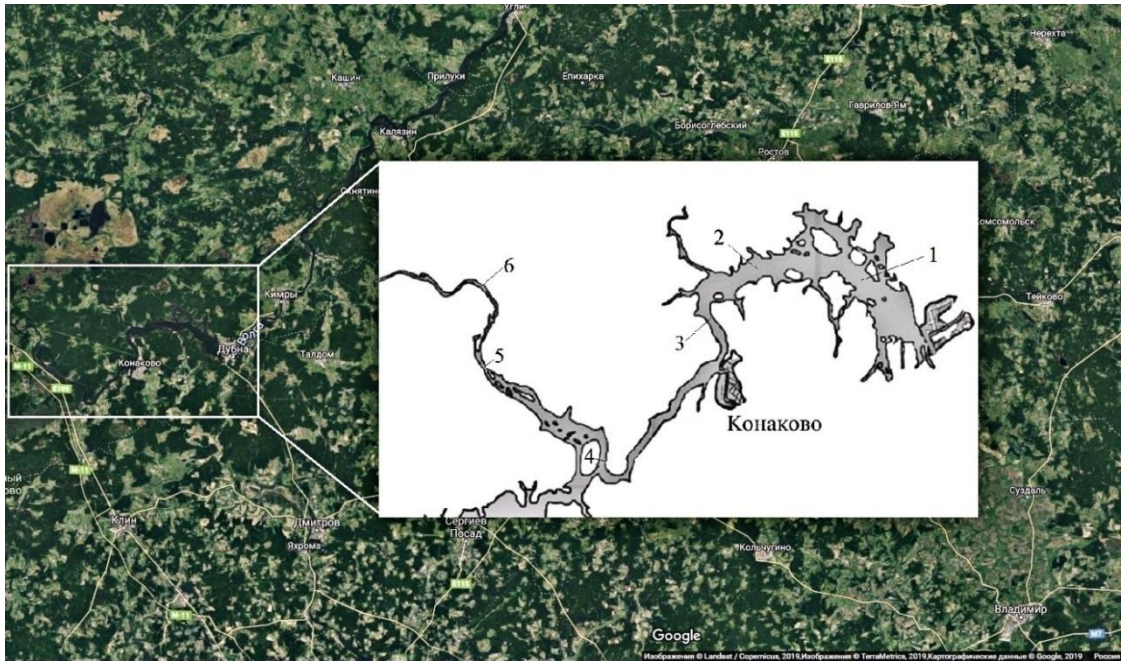


Рисунок 2.4 – Схема Иваньковского водохранилища

Примечание. Координаты станций отбора проб: 1 ( $56^{\circ}48'$  с.ш.,  $36^{\circ}56'$  в.д.), 2 ( $56^{\circ}47'$  с.ш.,  $36^{\circ}49'$  в.д.), 3 ( $56^{\circ}45'$  с.ш.,  $36^{\circ}44'$  в.д.), 4 ( $56^{\circ}38'$  с.ш.,  $36^{\circ}33'$  в.д.); 5 ( $56^{\circ}42'$  с.ш.,  $36^{\circ}20'$  в.д.), 6 ( $56^{\circ}46'$  с.ш.,  $36^{\circ}21'$  в.д.)

Водоем служит одним из основных источников питьевого водоснабжения Москвы, поэтому к качеству воды в водоеме предъявляются особые требования (Липатникова, Гричук, 2011). Однако на водосборной площади водохранилища расположены крупные города, сельскохозяйственные и промышленные предприятия, Конаковская ГРЭС, полигоны и свалки промышленных и бытовых отходов, которые оказывают серьезное антропогенное воздействие на водоем (Кирпичникова, 1992; Шепелева, 2004; Липатникова, Гричук, 2011). Несмотря на это, загрязненность донных отложений по суммарному показателю токсического загрязнения оценивается как допустимая (Коломийцев и др., 2016).

Главным источником теплового загрязнения водохранилища является Конаковская ГРЭС, перекачивающая для охлаждения своих агрегатов до трех объемов всего водоема в год. В зонах подогрева наблюдаются нарушения гидрологического и гидрохимического режима, что приводит к резким

изменениям кормовой базы рыб, численности молоди различных видов, как следствие, изменению видового состава рыбного населения, а также физиолого-биохимических показателей гидробионтов (Саппо, 1976; Голованов, 2001; Голованов и др., 2005). В исследуемые годы в водоеме выявлены высокие температуры воды (19,9-20,6°C) и опасно низкие для гидробионтов значения кислорода (менее 5 и 2 мг/л) (Лазарева и др., 2018).

Из рыбного населения в водохранилище наиболее богато семейство карповых, меньше – окуневых. В ихтиофауне водоема по численности и хозяйственному значению преобладают лещ, плотва, окунь и щука (Иваньковское водохранилище, 1978; Житенева, 1998; Solomatin, Bazarov, 2018). На подогреваемых Конаковской ГРЭС участках водоема увеличивается численность малоценных теплолюбивых рыб: красноперки *Scardinius erythrophthalmus*, густеры, уклеи *Alburnus alburnus*, плотвы (Голованов, 2001; Голованов и др., 2005).

## 2.2 Характеристика объектов исследования

**Лещ** – один из наиболее многочисленных видов в водохранилищах Волго-Каспийского бассейна семейства карповые (Cyprinidae). Вид занимает важное место в экосистеме водоемов и считается важным объектом коммерческого и любительского рыболовства (Слынько, Терещенко, 2014; Subbotkin, Subbotkina, 2016; Герасимов и др., 2018; Karabanov et al., 2018).

По типу питания лещ – типичный бентофаг. Особи имеют выдвижной рот, благодаря которому они могут добывать пищу из грунта на глубине до 5-10 см. Спектр питания леща широк: для молоди большое значение играет зоопланктон, крупные особи могут поедать молодь рыб, но основным видом пищи являются донные беспозвоночные – личинки насекомых, моллюски, черви, ракообразные и др. (Попков и др., 2008; Конькова, 2016).

В среднем лещ вступает в нерест в возрасте 7-8 лет, но в Рыбинском водохранилище массовое созревание лещей наступает в возрасте 5-8 лет. Ранние сроки полового созревания связаны с высокой промысловой

смертностью наиболее ценных средне- и старшевозрастных особей (Слынько, Терещенко, 2014; Герасимов и др., 2015а). Лещ нерестует в мае с единовременным икрометанием, при температуре воды 8-13°C. При благоприятных условиях (температура воды 12-13°C) нерест длится 2-3 дня, при похолодании может растягиваться до двух недель. В многоводные годы нерест происходит на мелководьях с глубиной 30-70 см, особи откладывают икру на залитую водой растительность. В условиях с низким уровнем воды, особи нерестятся вокруг плавучих и затопленных торфяников и древесном мусоре на глубине 0,5-8,0 м. Выклев личинок, зависящий от температуры воды, происходит через 5-10 дней (Рыбопромысловый атлас, 1963; Комова, 2009).

В Горьковском водохранилище выделяют три разнокачественных локальных стада лещей. Особи речного отдела водохранилища характеризуются пониженными показателями длины тела и массы, лещи нижней части водохранилища, напротив, имеют высокие показатели, их сородичи из Костромского разлива также отличаются от лещей первых двух группировок по длине и массе (Лесникова, 1973). В Рыбинском водохранилище лещ представляет собой единую популяцию, состоящую из локальных стад (группировок). Они различаются масштабами перемещения в процессе нереста и нагульного периода, и делятся на оседлых особей и мобильных, которые могут перемещаться в поисках пищи на большие расстояния, порой достигающих несколько километров (Gerasimov, 2006; 2012; Chuiko et al., 2010; Герасимов и др., 2015а). Угличское водохранилище является наиболее слабоизученным относительно рыбных запасов, поэтому данных по группировкам лещей в данном водоеме не обнаружено (Базаров, Соломатин, 2013). В Иваньковском водохранилище на основании морфо-биологических особенностей выделяют локальное стадо леща в тепловодной зоне. В наибольшем количестве лещ встречается в области слабого подогрева, где нагуливается, зимует и нерестится, лишь часть особей переходит в зону сильного подогрева для мечения (Саппо, 1976).

**Чехонь**, относящаяся к семейству карповых (Cyprinidae), является неизменным элементом промысла водохранилищ и входит в ядро пелагического комплекса ихтиоценозов (Яковлев и др., 2001). В настоящее время уловы чехони в водохранилищах возрастают по сравнению с 1980-ми годами, но вместе с тем повышается промысловая нагрузка на популяцию рыб (Герасимов, 2015b; Герасимов и др., 2018).

Чехонь является планктофагом-ихтиофагом, имеющим очень широкий спектр питания. Молодь питается преимущественно планктоном, в то время как пища взрослых особей многообразна. В ее кишечнике встречаются как планктон, так и бентосные личинки хирономид, наземные и водные насекомые. Значительную часть в питании чехони составляет рыбная пища: молодь судака, окуня, плотвы, тюльки и ерша *Gymnocephalus cernuus*. Состав пищи меняется в зависимости от обилия того или иного вида корма, причем зимой чехонь не питается (Рыболовский атлас, 1963; Поддубный, 1955; Tatrai, Herzig, 1995; Liu, Herzig, 1996; Яковлев и др., 2001; Герасимов, 2015b).

Чехонь по особенностям размножения и развития относят к речным пелагофилам (Герасимов, 2015b). Созревание рыб происходит в возрасте 3-4 лет, причем самцы созревают на год раньше самок (Поддубный, 1955; Яковлев и др., 2001). Нерест длится с конца мая и до середины июля при температуре воды 12-24°C. Места нереста чехони располагаются на значительном удалении от берегов, в зонах с постоянным течением и плотными грунтами – песком или грунтом, глубина нерестилищ варьирует от 1,5 до 6,0 м (Поддубный, 1955; Рыболовский атлас, 1963; Яковлев и др., 2001; Солдатенков и др., 2010; Герасимов, 2015b).

Пространственная популяционная структура чехони в Волжских водохранилищах схожа с лещом, представляет собой репродуктивно изолированные популяции, без внутривидовой подразделенности. В Рыбинском водохранилище обнаружено две независимые популяции, в остальных – по одной (Яковлев и др., 2001).

**Судак** – представитель семейства окуневые (Percidae), относится к основным промысловым видам рыб Волжских водохранилищ, но его доля в уловах значительно меньше, чем у леща (Слынько, Терещенко, 2014). В прошлом велся активный промысел судака, сейчас происходит сокращение уловов по причине естественных и антропогенных факторов, но вид по-прежнему остается одним из важнейших объектов коммерческого рыболовства (Кузнецов, 2010; Gerasimov et al., 2013; Герасимов и др., 2015b; Kusishchin et al., 2018).

Судак является крупным пелагическим хищником-мелиоратором, который питается с разной интенсивностью в зависимости от сезона мелкими видами рыб (Коновалов, 2004; Кузнецов, 2010; Kuzishchin et al., 2016). Молодь судака поедает планктон (рачков), после достижения размера 13-15 мм начинает хищничать и есть молодь других рыб. У взрослых особей разнообразие видового состава пищи велико и зависит от массовости и доступности тех или иных объектов питания в водоеме (Рыбопромысловый атлас, 1963; Яновская, 1976; Peltonen et al., 1996; Gerasimov, Strel'nikova, 2016; Самойлов, 2017).

Начало полового созревания у судака зависит от биологических особенностей особей и происходит в разном возрасте. Есть сведения как о раннем (двухлетнем), так и более позднем созревании судака, при этом массово судак созревает в 3-4 года (Кузьмин, 1958; Рыбопромысловый атлас, 1963; Коваленко и др., 2012; Шаповалов, 2018). Нерест судака происходит в апреле-мае при температуре воды 11-17°C в течение 2-3 недель, икрометание единовременное (Рыбопромысловый атлас, 1963; Kuzishchin et al., 2016; Самойлов, 2017). Нерестилища судака располагаются на глубине больше 1,5 м; самцы роют небольшие углубления, куда откладывается икра, после чего охраняют кладку и раннюю молодь (Рыбопромысловый атлас, 1963; Кузнецов, 2010; Gerasimov et al., 2013; Самойлов, 2017).

Для судака характерен тот же тип пространственной популяционной организации, что и для леща. В каждом водохранилище, кроме Рыбинского,

существует генетически-однородная группа, в Рыбинском – их две (Яковлев и др., 2001).

### 2.3 Период и условия отбора проб

В основу работы положены результаты биохимических исследований, выполненных в течение шести лет (с 2012 по 2017 гг.). Объектом исследования служили особи леща, судака, чехони, отличающиеся по полу, возрасту, стадии зрелости гонад. Материалом для биохимических анализов служили образцы мышц, печени и гонад (табл. 2.1).

Таблица 2.1 – Объем собранного и обработанного материала

Вид исследований	Объект исследований	Количество обработанных проб
Определение морфометрических и морфологических показателей	Лещ	403
	Чехонь	27
	Судак	49
Определение биохимических показателей мышц	Лещ	341
	Чехонь	49
	Судак	27
Определение биохимических показателей печени	Лещ	361
	Чехонь	42
	Судак	27
Определение биохимических показателей гонад	Лещ	310
	Чехонь	49
	Судак	27
Определение кормовой базы леща	Макрозообентос	8
Определение объектов питания	Пищевой комок из кишечника леща	80
Общее количество обработанного материала		1800

Гидробионтов вылавливали тралом с научно-исследовательского судна «Академик Топчиев» в ходе совместных экспедиций с ИБВВ РАН. В Горьковском водохранилище отбирали леща, судака и чехонь в конце нагульного периода (сентябрь – начало октября). Были исследованы особи, отобранные на стандартных станциях траления (рис. 2.1). Для проведения исследований мышечная ткань была отобрана от ювенильных и половозрелых особей леща в возрасте от 3+ до 10+, от 49 особей чехони в

возрасте от 2+ до 8+ и от 27 половозрелых особей судака в возрасте от 3+ до 8+. Гонады и печень были отобраны от половозрелых рыб. В Горьковском водохранилище исключали материал, отобранный на участках с высоким уровнем загрязнения.

В Рыбинском водохранилище в сентябре-октябре вылавливали по 10 особей леща возраста от 5+ до 12+ на стандартных станциях траления, отличающихся степенью антропогенной нагрузки (рис. 2.2). Выбор станций, где собирали материал, обусловлен многолетними исследованиями ряда авторов (Козловская, Герман, 1997; Герман, Козловская, 1999; Флеров и др., 2000; Герман, Козловская, 2001; Герман, Законнов, 2003; Chuiko et al., 2010; Лапирова и др., 2012).

В Угличском водохранилище отлов леща производился в августе (нагульный период) со стандартных станций вылова (рис. 2.3). Были исследованы ювенильные и половозрелые особи леща в возрасте от 2+ до 11+. Гонады и печень отбирали от половозрелых лещей.

В Иваньковском водохранилище леща отбирали в августе (нагульный период) на стандартных станциях траления (рис. 2.4). Мышцы и органы исследовали от половозрелых особей леща возраста от 5+ до 12+.

За одно траление пробы отбирали от одной до пятнадцати особей, в зависимости от общего количества рыб в трале. Выбор сроков отбора проб из водохранилищ был обусловлен необходимостью исключения периодов нереста, которые сопровождаются сдвигами биохимических показателей мышц, печени и гонад рыб.

Для выявления особенностей биохимических показателей в организме леща в зависимости от периода годового цикла, особей вылавливали неводом на контрольно-наблюдательном пункте «Красный ручей» (Волжский плес Рыбинского водохранилища) в весенне-летний период (март-июнь). Мышцы и органы отбирали от особей леща разного пола и стадии зрелости гонад в возрасте от 9+ до 13+, чтобы сократить изменения содержания биохимических компонентов, связанные с возрастом рыб. Кроме этого,



использовали результаты химического анализа леща из Рыбинского водохранилища для определения биохимических показателей рыб в нагульный период. Так как во время нагула и нереста лещи могут совершать миграции на большие расстояния (Флеров, 1990; Gerasimov, 2006; 2012; Chuiko et al., 2010; Герасимов и др., 2015а), то исследовали мышцы и органы самцов и самок возраста 9+–12+ вне зависимости от участков их обитания в водоеме.

## 2.4 Методы исследований

После поимки рыба находилась в контейнерах с речной водой, где проходила акклимацию. Затем у каждой особи проводили измерения для биологического анализа, производили отбор чешуи, после чего на хладагенте отделяли кожу от костных мышц, вдоль позвоночника иссекали пробу мышечной ткани, из внутренней полости иссекали печень, гонады. Все пробы взвешивали и замораживали при температуре  $-18^{\circ}\text{C}$  до проведения анализов. Биологический анализ проводили по стандартной методике (Правдин, 1966). Возраст рыб определяли по зонам роста на чешуе.

В мышцах, печени и гонадах определяли содержание воды, сухого вещества, липидов, белка, золы, углеводов в трех повторностях. Для определения количества воды и сухого вещества использовали двухступенчатый метод определения воды. Количество свободной воды получали путем высушивания навесок при температуре  $60^{\circ}\text{C}$  до достижения их постоянной массы. После этого пробу измельчали в лабораторной мельнице и высушивали при температуре  $105^{\circ}\text{C}$  до достижения постоянной массы навески. Количество воды и сухого вещества определяли расчетным путем (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 триацилглицеринов, а также из небольшого количества других липидов (фосфолипидов, стероидов, каротиноидов, жирорастворимых витаминов и др.). При этом использование петролейного эфира позволяет извлечь именно липидные составляющие, в отличие от смеси полярных растворителей (хлороформ-метанола), которые могут удалять значительное количество нелипидных компонентов, включая белки (Dobush et al., 1985; Elliott et al., 2017). Неполярные липиды, полученные с помощью разрушения эфиром ван-дер-ваальсового взаимодействия липидов с белками и другими веществами в клетке, являются, главным образом, запасными энергетическими веществами (Сидоров, 1983; Parrish, 1999). Реакции организма на стресс, связанный как с физиологическими изменениями (нерест), так и с неблагоприятными условиями местообитания, сопровождаются истощением энергетических запасов, в которых триглицериды используются в качестве основного источника энергии (Шульман, Кокос, 1968; Parrish, 1999; Wang et al., 2015). В ряде современных гидробиологических исследований, посвященных изучению физиологического состояния рыб, авторы использовали такой метод экстракции липидов (Корчунов и др., 2017; Sahraei et al., 2019; Guo et al., 2020). В связи с этим мы заключили, что данный метод подходит для решения поставленных нами задач. Так как в ходе анализа мы получали смесь липидных фракций, основу которых составляли триглицериды, в тексте диссертации 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.). Полученное процентное количество азота в пробе умножали на эмпирический коэффициент преобразования белка 6,25 и выявляли показатель сырого протеина, который представляет собой сумму различных

азотистых веществ, основу которой составляют белки (Chang, 2010; Байдалинова, Яржомбек, 2011).

Минеральные вещества получали, используя гравиметрический метод сжигания навески в муфельной печи до белого цвета золы при температуре 550°C (Marshall, 2010).

Количество углеводов определяли расчетным путем, вычитая из 100% сумму процентов воды, протеина, липидов, золы (Флерова, 2014).

Сбор, хранение, полевую и цифровую обработку материала по питанию леща проводили согласно существующей методике (Борущкий, 1974) с некоторыми дополнениями. Материал фиксировали 4%-ным раствором формалина. Для извлечения содержимого кишечника, его вскрывали ножницами по всей длине. Содержимое кишечника извлекали шпателем и пинцетом. Пищевой комок каждой особи просушивали на фильтровальной бумаге, взвешивали на торсионных весах, просматривали под биноклем и микроскопом целиком (определяли, измеряли и подсчитывали все организмы). Массу хирономид восстанавливали по ширине головной капсулы (личинки) или ширине анального сегмента (куколки), массу остальных донных макробеспозвоночных восстанавливали по таковой из бентосных проб, собранных одновременно с материалом по питанию рыб (Мордухай-Болтовской, 1954). Длину потребленной дрейссены восстанавливали по размеру уголка раковины, который хорошо сохраняется после дробления моллюска глоточными зубами. Для определения длины раковины была составлена таблица зависимости между длиной раковины и минимальным размером примакушечного уголка раковины, на котором расположен передний аддуктор. Сырую и сухую массу съеденной дрейссены восстанавливали по таблице зависимости массы раковины от ее длины (Львова, 1980). Частный индекс потребления (ЧИП) рассчитывали, как отношение восстановленной массы отдельных кормовых объектов к массе рыбы. Общий индекс потребления (ОИП) определяли, суммируя все индексы потребления и деля их на число исследованных рыб. При расчете среднего и

частного индекса потребления были исключены рыбы с пустыми кишечниками (Баканов и др., 1980).

На каждой станции в местах вылова рыбы было собрано по одной пробе макрозообентоса для изучения кормовой базы. Бентос отбирали дночерпателями ДАК-100 и ДАК-250 по два подъема на каждой станции. Глубина отбора проб варьировала от 10-13 м на всех станциях, за исключением ст. 2 (18 м). На большинстве станций донные отложения были представлены серым илом, на станциях 2, 3, 8 – заиленным ракушечником. Температура воды в придонном слое составляла 6,4-7,8°C, содержание растворенного кислорода в придонном слое было нормальным и составляло не менее 8-9 мг/л. Сбор и камеральную обработку проб макробентоса проводили по стандартной методике (Мордухай-Болтовской, 1975).

## 2.5 Расчет коэффициентов и статистическая обработка материала

Индекс физиологического состояния по Фультону рассчитывали по формуле  $K\Phi C(\Phi) = w \cdot 100 / l^3$ , в которой  $K\Phi C(\Phi)$  – индекс физиологического состояния по Фультону,  $w$  – масса рыбы в граммах,  $l$  – длина тела рыбы в см.

Индекс физиологического состояния по Кларк рассчитывали по формуле  $K\Phi C(K) = w_1 \cdot 100 / l^3$ , где  $K\Phi C(K)$  – индекс физиологического состояния по Кларк,  $w_1$  – масса порки в граммах,  $l$  – длина тела рыбы в см.

Гонадосоматический индекс (ГСИ) находили по формуле:  $ГСИ = g \cdot 100 / w_1$ , где  $ГСИ$  – гонадосоматический индекс,  $g$  – масса гонад в граммах,  $w_1$  – масса порки в граммах.

Гепатосоматический индекс (ГПИ) находили по формуле:  $ГПИ = p \cdot 100 / w_1$ , где  $ГПИ$  – гепатосоматический индекс,  $p$  – масса печени в граммах,  $w_1$  – масса порки в граммах.

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). Если нормальность была соблюдена, то оценку достоверности различий между средними значениями проводили при помощи критерия Стьюдента для парных сравнений или при помощи дисперсионного анализа для множественных сравнений (метод Шеффе). При несоблюдении нормального распределения данных для оценки достоверности различий между средними значениями применяли непараметрический критерий U-Манна-Уитни для парных сравнений или критерии Краскела-Уоллеса и Данна для множественных сравнений. Различия между сравниваемыми показателями считали достоверными и статистически значимыми при  $p \leq 0,05$ . Для измерения связей между показателями использовали корреляционный анализ.

**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**

В результате исследований было выявлено, что индекс физиологического состояния по Фультону лещей изменялся в диапазоне 1,57-2,52, по Кларк – от 1,40 до 2,12. У чехони индекс физиологического состояния по Фультону варьировал от 0,76 до 1,29, по Кларк – от 0,73 до 1,18. Индекс физиологического состояния по Фультону судака изменялся в пределах 1,19-1,52, по Кларк изменялся в пределах 1,08-1,36. Обнаружено, что данный показатель у леща выше, чем у чехони и судака (табл. 3.1).

Таблица 3.1 – Размеры тела, масса и индексы физиологического состояния леща, чехони и судака из Горьковского водохранилища

Вид рыб	n, экз.	Длина (SL), см	Масса рыбы, г	Индекс физиологического состояния	
				по Фультону	по Кларк
Лещ	104	26,7±0,6	440±26	2,06±0,02	1,82±0,02
Чехонь	27	23,3±0,7	147±16	0,99±0,02	0,87±0,02
Судак	49	39,8±1,2	999±104	1,38±0,02*	1,26±0,02*

Примечание: \* – отличия от чехони достоверны (критерии Краскела-Уоллеса и Данна,  $p \leq 0,05$ ).

Индекс физиологического состояния рыб зависит от многих экологических факторов (Кулаченко и др., 2011; Коваленко, 2015; Паюта и др., 2018; Мирошниченко, Флерова, 2018). Так, по Фультону он варьирует у лещей в пределах от 1,39 до 2,27 (Лесникова, 1973; Кожабаева, 2008; Маренков и др., 2013), по Кларк – от 1,2 до 2,73 (Кожабаева, 2008; Шайдуллина, 2009). Индекс физиологического состояния по Фультону у чехони может варьировать в пределах 0,60-0,97, по Кларк – 0,50-0,70

(Кожабаева, 2008; Кузнецов, 2011). У судака индекс физиологического состояния по Фультону может изменяться от 1,04 до 2,41, по Кларк – от 0,65 до 1,70 (Ландышевская, Живонкина, 1977; Кулаченко и др., 2011; Попов, 2013). Индекс физиологического состояния лещей и судака из Горьковского водохранилища соответствовал этим значениям, у чехони показатель оказался выше, чем у особей из других водоемов.

В мышечной ткани чехони содержалось сухого вещества, в том числе липидов и белка больше, чем в мышцах леща и судака. В среднем печень у судака содержала больше углеводов, но меньше липидов, чем у чехони. В гонадах леща и чехони обнаружено больше сухого вещества, в том числе липидов, но меньше белка и минеральных веществ, чем у судака (табл. 3.2).

Таблица 3.2 – Биохимические показатели мышц, печени и гонад леща, чехони и судака из Горьковского водохранилища

Вид рыб	Содержание (%):					
	воды	сухого вещества	липидов	белка	зола	углеводов
Мышцы						
Лещ	78,87±0,11 <sup>a</sup>	21,13±0,11 <sup>a</sup>	0,97±0,05 <sup>a</sup>	17,25±0,12 <sup>a</sup>	1,16±0,02 <sup>a</sup>	1,75±0,10 <sup>a</sup>
Чехонь	75,55±0,26 <sup>a,b</sup>	24,45±0,26 <sup>a,b</sup>	3,94±0,28 <sup>a</sup>	17,87±0,15 <sup>b</sup>	1,04±0,03 <sup>b</sup>	1,60±0,13 <sup>a,b</sup>
Судак	80,21±0,14 <sup>b</sup>	19,79±0,14 <sup>b</sup>	0,68±0,05 <sup>a</sup>	16,67±0,15 <sup>b</sup>	1,18±0,08 <sup>a,b</sup>	1,25±0,16 <sup>b</sup>
Печень						
Лещ	79,56±0,46 <sup>a</sup>	20,44±0,46 <sup>a</sup>	4,30±0,44 <sup>a</sup>	8,56±0,26 <sup>a</sup>	0,77±0,06 <sup>a</sup>	6,81±0,32 <sup>a,b</sup>
Чехонь	65,33±9,64 <sup>a,b</sup>	34,67±9,64 <sup>a,b</sup>	15,31±4,93 <sup>b</sup>	14,20±3,53 <sup>a,b</sup>	1,35±0,10 <sup>b</sup>	3,81±1,16 <sup>a</sup>
Судак	69,00±1,74 <sup>b</sup>	31,00±1,74 <sup>b</sup>	6,53±0,64 <sup>a,b</sup>	13,19±0,62 <sup>b</sup>	1,44±0,18 <sup>b</sup>	9,84±0,86 <sup>b</sup>
Семенники*						
Лещ	66,37±2,60 <sup>a</sup>	33,63±2,60 <sup>a</sup>	24,43±2,94 <sup>a</sup>	5,06±0,51 <sup>a</sup>	0,73±0,19 <sup>a</sup>	3,40±0,56 <sup>a</sup>
Чехонь	64,00±2,30 <sup>a</sup>	36,00±2,30 <sup>a</sup>	24,37±4,82 <sup>a</sup>	8,74±3,76 <sup>a</sup>	0,61±0,28 <sup>a</sup>	2,29±1,66 <sup>a</sup>
Судак	78,21±0,03 <sup>a</sup>	21,79±0,03 <sup>a</sup>	2,55±0,12 <sup>a</sup>	15,28±0,66 <sup>a</sup>	2,34±0,04 <sup>a</sup>	1,63±0,85 <sup>a</sup>
Яичники*						
Лещ	71,45±2,71 <sup>a,b</sup>	28,55±2,71 <sup>a,b</sup>	15,35±2,96 <sup>a</sup>	8,54±0,63 <sup>a</sup>	1,21±0,31 <sup>a</sup>	3,45±0,73 <sup>a</sup>
Чехонь	63,35±2,24 <sup>a</sup>	36,35±2,24 <sup>a</sup>	16,14±5,32 <sup>a,b</sup>	14,66±10,94 <sup>b</sup>	1,38±0,38 <sup>a,b</sup>	4,48±1,16 <sup>a,b</sup>
Судак	72,79±0,30 <sup>b</sup>	27,21±0,30 <sup>b</sup>	6,90±0,69 <sup>b</sup>	15,86±0,48 <sup>b</sup>	1,60±0,08 <sup>b</sup>	2,86±0,23 <sup>b</sup>

Примечание. \*Гонады рыб на II и III стадии зрелости. Статистически значимые различия (критерии Краскела-Уоллеса и Данна) между показателями в столбце для отдельных тканей отмечены разными надстрочными буквенными индексами,  $p \leq 0,05$ .

Несмотря на высокое содержание липидов и белка в организме чехони, по индексу физиологического состояния она значительно уступала особям леща и судака (рис. 3.1, табл. 3.1).

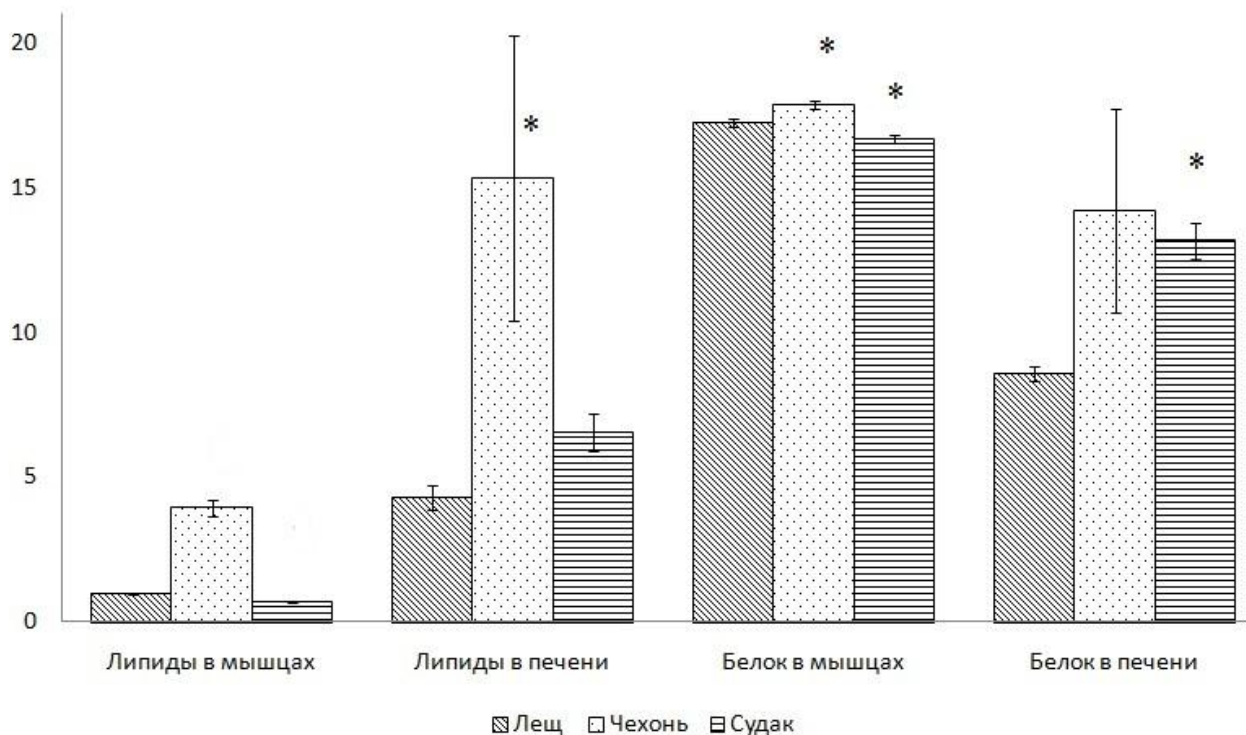


Рисунок 3.1 – Содержание липидов и белка (%) в мышцах и печени леща, чехони и судака. \* – отличия от леща достоверны (критерии Краскела-Уоллеса и Данна,  $p \leq 0,05$ )

Установлено, что в полости всех исследованных особей жир залегал приблизительно в равном количестве. Известно, что у судака жир залегает в брюшной полости, обволакивая внутренние органы, и, главным образом, кишечник, в то время как у карповых часть всасывающихся жирных кислот откладывается в этерифицированной форме в виде запасного жира в брыжейке (Клейменов, 1962; Байдалинова, Яржомбек, 2011). В результате химического анализа исследованные ткани чехони были наименее обводнены. Вероятно, индекс физиологического состояния исследуемых видов, зависящий от массы тела рыб, связан не только с количеством



полостного жира и содержанием липидов во внутренних органах и мышцах, но и с количеством свободной и связанной воды в теле исследуемых особей.

Изменения биохимических показателей зависят от таксономических особенностей. В однотипных тканях содержание воды и липидов, может существенно варьироваться, так как эти показатели обладают наибольшей лабильностью и зависят от множества биотических и абиотических факторов (Jafri et al., 1964; Кизеветтер, 1973; Сидоров, 1983; Henderson, Tocher, 1987; Мирошниченко, Флерова, 2016а; 2018; Паюта и др., 2019). В литературе есть сведения, что мышцы, содержащие малые концентрации липидов, приближают вид к представителям «тощих» рыб, поэтому липиды леща и судака, в отличие от «жирных» рыб, нельзя считать важным источником энергии, вместо него главным энергетическим субстратом служит белок, накапливающийся в мышечной ткани более интенсивно. Чехонь можно отнести к рыбам со средней жирностью мышц, так как количество липидов в ее мышечной ткани не превышало 8% сырого веса (Шульман, 1972; Сидоров, 1977; Farhoudi et al., 2011).

Содержание минеральных веществ непостоянно и зависит от биохимических особенностей вида. Так, мышцы карповых обладают высоким содержанием минеральных веществ, что может быть связано с наличием мелких межмышечных косточек, отделить которые невозможно (Кизеветтер, 1973). В нашем исследовании содержание минеральных веществ в мышечной ткани разных видов рыб оказалось близко.

Интересно отметить, что в скелетных мышцах у подвижных пловцов (чехони и судака), количество углеводистой части оказалось меньше, чем у менее активного леща, в то время как в печени, особенно у судака – больше. Особенности содержания углеводов в мышцах леща могут быть связаны с повышенной ролью использования энергии в связи с резкими мышечными усилиями (рывками), которые у малоподвижных форм по мощности могут превосходить усилия некоторых активных рыб (Щепкин, Шульман, 1978; Беляев и др., 1983).

Различия в накоплении питательных веществ в семенниках и яичниках исследуемых видов указывают на особенности обменных процессов в организме разных таксономических групп в период II-III стадии зрелости гонад.

Считается, что кормовые ресурсы оказывают значительное влияние на накопление питательных веществ в рыбе (Сидоров, 1977; Маляревская, 1979; Родина, 2007; Kalay et al., 2008; Tocher et al., 2008; Мирошниченко, Флерова, 2016b). Липиды в организме образуются в большей степени из жиров пищи рыб, а при поедании рыбой богатого жирами корма, часть их откладывается у нее в виде запасных жиров (Клейменов, 1962; Байдалинова, Яржомбек, 2011). Из углеводов липиды синтезируются очень редко, так как в организме гидробионтов нет необходимых для этого витаминов А и В (Клейменов, 1962). Кроме того, известно, что мышечная ткань планктофагов наиболее богата содержанием полиненасыщенных жирных кислот, так как зоопланктон, которым они питаются, является промежуточным звеном трофической цепи при передаче полиненасыщенных жирных кислот к рыбам (Гладышев и др., 2009; Гладышев, 2012). Имеются данные, что микрорастения, зоологические организмы бентоса богаты белками, содержащими много азота (Платонов и др., 2014). У хищников, поедающих крупную рыбу, а не молодь, количество липидов накапливается более интенсивно (Сидоров, 1977). Скорее всего, именно с вышеизложенными данными связан факт обнаружения более высокого содержания липидов в мышечной ткани и печени чехони по сравнению с лещом и судаком, так как спектр ее питания наиболее широк, по сравнению с исследуемыми видами.

Известно, что мышечная ткань главным образом состоит из азотсодержащих веществ, а углеводы содержатся в ней в малых количествах (Сидоров, 1977; Курант, 1984; Родина, 2007). Считается, что основной запасной углеводов животных – гликоген, образуется преимущественно в печени рыб и накапливается в ней с увеличением ее размеров. Кроме того, печень является основным местом биосинтеза липидов, что может

способствовать их накоплению в органе (Henderson, Tocher, 1987; Murchie et al., 2010). В гонадах некоторых видов карповых рыб содержание липидов может быть значительным (Кизеветтер, 1973). Количество минеральных веществ в организме гидробионтов также непостоянно (Строганов, 1962; Кизеветтер, 1973). Результаты нашего исследования согласуются с данными других авторов: в целом, мышечная ткань леща, чехони и судака отличалась меньшим содержанием липидов и углеводов и большим содержанием воды и белка по сравнению с другими исследованными нами тканями, печень – повышенным количеством углеводов и липидов.

В мышцах и печени леща, чехони и судака обнаружена зависимость, характеризующаяся обратной корреляцией между содержанием воды и липидов, отмеченная в многочисленных научных работах (Яковлева, Шульман, 1976; Flath, Diana, 1985; Wassef, Shehata, 1991; Koubaa et al., 2011; Ljubojevic et al., 2013).

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

У ювенильных особей леща значение воды в мышечной ткани оказалось наибольшим, в то время как у самцов – наименьшим (табл. 3.3).

Количество липидов в мышцах самцов лещей было достоверно выше, чем у ювенильных особей. Наибольшее содержание протеина выявлено у неполовозрелых лещей, наименьшее – у самцов. Количество минеральных веществ в мышцах увеличивалось в ряду самки – ювенильные особи – самцы, при этом превосходство данного показателя у особей мужского пола над женским было достоверным. Уровень накопления углеводов в мышечной ткани леща уменьшался в ряду самцы – самки – ювенильные особи.

Количество сухого вещества, в том числе белка, золы и углеводов в печени самок лещей превосходило данные показатели в печени самцов. Содержание липидов в печени обоих полов было одинаково.

В половых железах самок выявлено большее содержание воды, белка, зола и углеводов по сравнению с самцами. В гонадах самцов содержалось больше сухого вещества, в том числе липидов, чем в яичниках.

Таблица 3.3 – Биохимические показатели мышц, печени и гонад групп леща, отличающихся по полу

Содержание (%):	Самцы половозрелые	Самки половозрелые	Ювенильные особи
Мышечная ткань (n♂=33; n♀=51; n juv=20)			
воды	78,82±0,15	78,87±0,19	78,95±0,17
сухого вещества	21,18±0,15	21,13±0,19	21,05±0,17
липидов	1,07±0,09	0,97±0,08	0,82±0,07*
белка	17,04±0,20	17,33±0,18	17,38±0,20
зола	1,23±0,05	1,09±0,03*	1,17±0,04
углеводов	1,84±0,22	1,74±0,13	1,68±0,18
Печень (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	-
зола	0,74±0,15	0,89±0,22	-
углеводов	6,54±0,53	6,61±0,91	-
Гонады (n♂=33; n♀=51)			
воды	65,24±2,89	69,43±2,50	-
сухого вещества	34,76±2,89	30,57±2,50	-
липидов	25,62±3,29	17,17±3,15	-
белка	5,15±0,59	8,93±0,64*	-
зола	0,48±0,08	0,80±0,09*	-
углеводов	3,51±0,68	3,67±0,91	-

Примечание. Здесь и в таблицах 3.5, 3.6: \* и f – отличия соответственно от самцов и от самок достоверны (критерии Краскела-Уоллеса и Данна; U-Манна-Уитни; t-test,  $p \leq 0,05$ ).

Как для самцов, так и для самок лещей показано уменьшение количества сухого вещества, липидов и увеличение содержания воды и углеводов в гонадах с увеличением их стадии зрелости. В процессе созревания яичников леща количество белка и минеральных веществ в них уменьшалось в отличие от репродуктивных органов самцов, где с увеличением зрелости гонад зарегистрировано повышение рассматриваемых показателей (табл. 3.4).

Таблица 3.4 – Биохимические показатели гонад групп леща, судака и чехони, отличающихся по стадии зрелости

Зрелость	n	Содержание (%):					
		воды	сухого вещества	липидов	белка	зола	углеводов
<b>Лещ</b>							
Самцы							
II	26	60,95±3,88 <sup>a</sup>	39,05±3,88 <sup>a</sup>	31,60±3,76 <sup>a</sup>	4,49±0,71 <sup>a</sup>	0,32±0,08 <sup>a</sup>	2,64±0,90 <sup>a</sup>
III	7	72,11±2,24 <sup>b</sup>	27,89±2,24 <sup>b</sup>	16,05±2,74 <sup>b</sup>	6,21±0,99 <sup>a</sup>	0,74±0,07 <sup>b</sup>	4,89±0,86 <sup>a</sup>
Самки							
II	47	69,29±3,05 <sup>a</sup>	30,71±3,05 <sup>a</sup>	17,67±3,81 <sup>a</sup>	9,23±0,74 <sup>a</sup>	0,86±0,09 <sup>a</sup>	2,95±0,80 <sup>a</sup>
III	4	70,17±2,08 <sup>a</sup>	29,83±2,08 <sup>a</sup>	14,65±2,90 <sup>a</sup>	7,47±0,58 <sup>a</sup>	0,47±0,26 <sup>a</sup>	7,24±4,14 <sup>a</sup>
<b>Чехонь</b>							
Самцы							
II	10	60,56±0,15 <sup>a</sup>	39,44±0,15 <sup>a</sup>	31,60±0,29 <sup>a</sup>	3,21±2,06 <sup>a</sup>	0,18±0,01 <sup>a</sup>	4,46±2,48 <sup>a</sup>
III	5	67,43±0,67 <sup>b</sup>	32,57±0,67 <sup>b</sup>	17,14±0,06 <sup>b</sup>	14,28±0,66 <sup>b</sup>	1,03±0,03 <sup>b</sup>	0,13±0,10 <sup>a</sup>
Самки							
II	11	57,02±0,08 <sup>a</sup>	42,98±0,08 <sup>a</sup>	31,44±1,89 <sup>a</sup>	9,28±2,16 <sup>a</sup>	0,35±0,19 <sup>a</sup>	1,92±0,54 <sup>a</sup>
III	6	66,51±0,74 <sup>b</sup>	33,49±0,74 <sup>b</sup>	8,49±0,56 <sup>b</sup>	17,35±0,52 <sup>b</sup>	1,90±0,18 <sup>b</sup>	5,76±1,24 <sup>b</sup>
IV	10	69,64±1,51 <sup>c</sup>	30,36±1,51 <sup>c</sup>	1,69±0,18 <sup>c</sup>	19,97±0,83 <sup>b</sup>	2,40±0,43 <sup>b</sup>	6,30±0,63 <sup>b</sup>
<b>Судак</b>							
Самцы							
III	13	78,21±0,03	21,79±0,03	2,55±0,12	15,28±0,66	2,34±0,04	1,63±0,85
Самки							
II	5	74,48±0,10 <sup>a</sup>	25,52±0,10 <sup>a</sup>	3,02±0,01 <sup>a</sup>	18,41±0,66 <sup>a</sup>	1,95±0,08 <sup>a</sup>	2,14±0,65 <sup>a</sup>
III	9	72,36±0,05 <sup>b</sup>	27,64±0,05 <sup>b</sup>	7,87±0,11 <sup>b</sup>	15,22±0,21 <sup>b</sup>	1,51±0,05 <sup>b</sup>	3,04±0,23 <sup>a</sup>

Примечание. Статистически значимые различия (критерии Краскела-Уоллеса и Данна, U-Манна-Уитни, t-test) между показателями на разных стадиях зрелости гонад отмечены разными надстрочными буквенными индексами,  $p \leq 0,05$ .

Количество воды достоверно уменьшалось в ряду: ювенильные особи – самцы – самки (табл. 3.5). Разница в содержании липидов в скелетных мышцах чехони была статистически значима: наибольшее значение обнаружено у самок, наименьшее – у неполовозрелых особей.

Таблица 3.5 – Биохимические показатели мышц, печени и гонад групп чехони, отличающихся по полу

Содержание (%)	Самцы половозрелые	Самки половозрелые	Ювенильные особи
Мышцы (n♂=15; n♀=27; n juv=7)			
воды	75,76±0,32	75,23±0,40*	76,41±0,64* <sup>†</sup>
сухого вещества	24,24±0,32	24,77±0,40*	23,59±0,64* <sup>†</sup>
липидов	3,79±0,41	4,34±0,41*	2,66±0,42* <sup>†</sup>
белка	17,75±0,21	17,89±0,23	18,02±0,30
зола	0,99±0,05	1,06±0,04*	1,07±0,04*
углеводов	1,71±0,19	1,47±0,20*	1,85±0,23 <sup>†</sup>
Печень (n♂=15; n♀=27)			
воды	50,87±0,47	79,79±0,40*	-
сухого вещества	49,13±0,47	20,21±0,40*	-
липидов	22,71±0,43	7,92±0,29*	-
белка	19,47±0,66	8,94±0,88*	-
зола	1,49±0,11	1,22±0,02	-
углеводов	5,47±0,74	2,14±0,76*	-
Гонады (n♂=15; n♀=27)			
воды	64,00±2,30	65,87±1,72	-
сухого вещества	36,00±2,30	34,13±1,72	-
липидов	24,37±4,82	10,36±3,86*	-
белка	8,74±3,76	16,78±1,44*	-
зола	0,61±0,28	1,79±0,31*	-
углеводов	2,29±1,66	5,21±0,75*	-

Количество белка увеличивалось в ряду: самцы – самки – ювенильные особи. Достоверное наименьшее количество минеральных веществ содержалось в мышцах самцов чехони, в то время как разница в содержании зола у самок и неполовозрелых особей составляла 0,01%. Количество углеводов уменьшалось в ряду: ювенильные особи – самцы – самки.

В печени самок чехони количество сухого вещества, липидов, белка, минеральных веществ и углеводов было меньше, чем у самцов.

В гонадах самцов чехони было выявлено достоверное повышенное количество липидов, пониженное содержание белка, золы и углеводов по сравнению с самками.

В процессе созревания гонад чехони обоего пола в них достоверно снижалось количество сухого вещества и липидов, повышалась доля белка и золы. В семенниках уменьшалось содержание углеводов, в то время как в яичниках показатель достоверно увеличивался (табл. 3.4).

В мышечной ткани групп судака, отличающихся по полу, количество органических и минеральных компонентов оказалось близко (табл. 3.6). Тем не менее, скелетные мышцы самцов содержали достоверно больше сухого вещества, золы и углеводов по сравнению с самками.

Таблица 3.6 – Биохимические показатели мышц, печени и гонад групп судака, отличающихся по полу

Содержание (%)	Самцы половозрелые	Самки половозрелые
Мышцы (n♂=13; n♀=14)		
воды	79,92±0,24	80,49±0,12*
сухого вещества	20,08±0,24	19,51±0,12*
липидов	0,58±0,07	0,77±0,06*
белка	16,60±0,30	16,74±0,12
золы	1,36±0,15	1,02±0,05*
углеводов	1,54±0,28	0,99±0,13*
Печень (n♂=13; n♀=14)		
воды	63,74±0,58	72,15±2,25*
сухого вещества	36,26±0,58	27,85±2,25*
липидов	9,24±0,49	4,91±0,44*
белка	13,25±0,78	13,15±0,95
золы	1,17±0,16	1,61±0,27*
углеводов	12,60±0,36	8,19±1,06*
Гонады (n♂=13; n♀=14)		
воды	78,21±0,03	72,79±0,30*
сухого вещества	21,79±0,03	27,21±0,30*
липидов	2,55±0,12	6,90±0,69*
белка	15,28±0,66	15,86±0,48
золы	2,34±0,04	1,60±0,08
углеводов	1,63±0,85	2,86±0,23

В печени самцов судака выявлено достоверное меньшее количество воды и повышенное содержание сухого вещества, в том числе липидов, белка и углеводов по сравнению с самками.

В гонадах самцов судака накапливалось меньше сухого вещества, в том числе липидов, белка и углеводов, но больше минеральных веществ по сравнению с особями женского пола.

С увеличением стадии зрелости гонад у самок судака выявлен рост содержания сухого вещества, липидов и углеводов, и снижение доли белка и зольных веществ (табл. 3.4).

При сравнении биохимических показателей в мышцах исследованных видов, отличающихся по полу, их содержание оказалось близко (табл. 3.3, 3.5, 3.6). Тем не менее, показано, что вне зависимости от систематического положения и типа питания рыб мышцы ювенильных особей были более обводнены и содержали больше белка, но меньше липидов по сравнению с половозрелыми особями. Мышечная ткань самок характеризовалась большим количеством белка и меньшим количеством углеводов по сравнению с самцами (рис. 3.2).

В печени самцов чехони и судака содержалось больше органических веществ, чем у самок (таблицы 3.3, 3.5, 3.6).

Яичники леща, чехони и судака содержали больше белка и углеводов, чем семенники. В гонадах самок судака содержалось большее количество липидов и меньше золы, по сравнению с самцами, а у леща и чехони – напротив, гонады самцов содержали больше липидов и минеральных веществ (рис. 3.3).



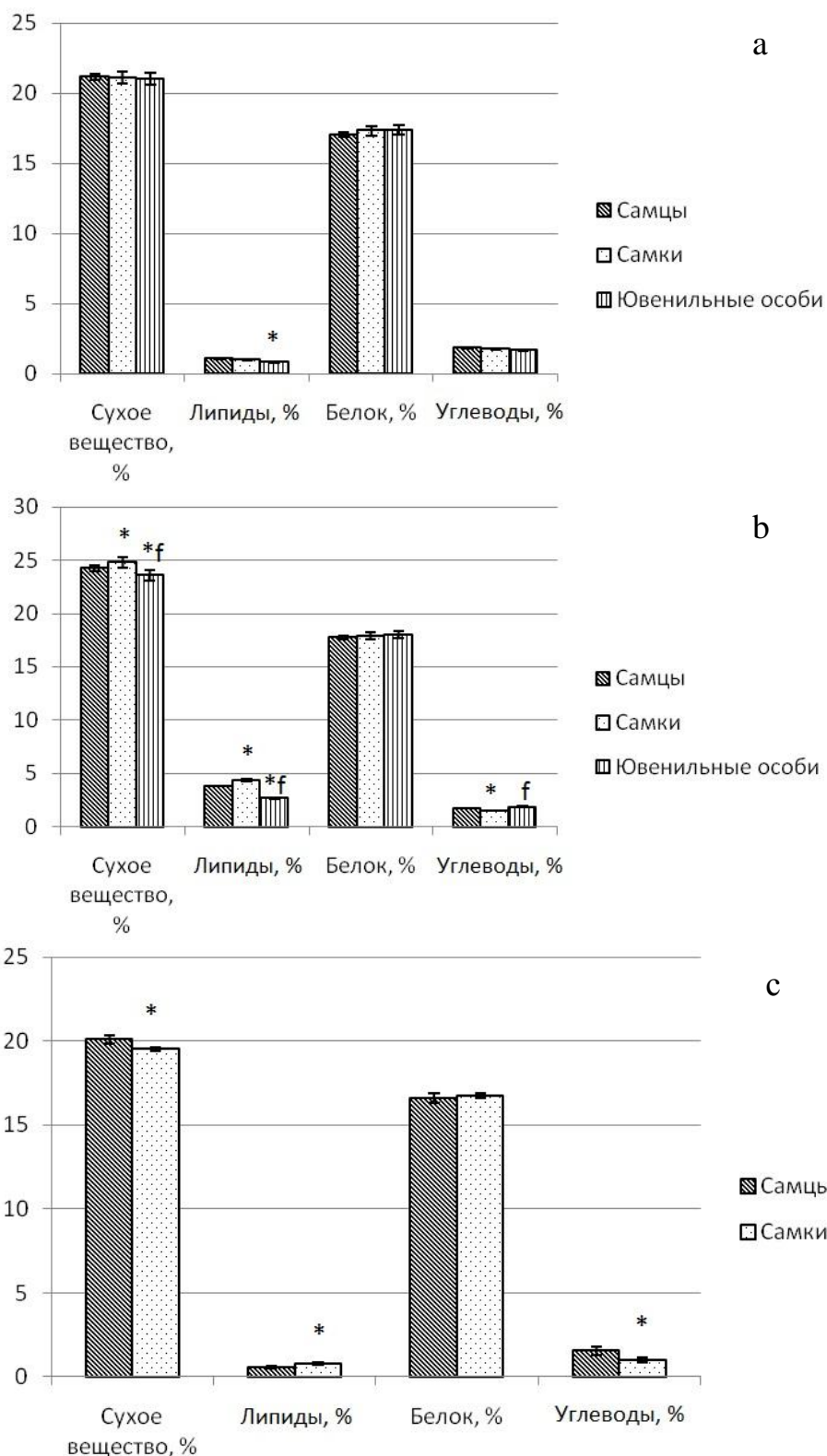


Рисунок 3.2 – Содержание биохимических компонентов в мышцах леща (а), чехони (б) и судака (в) разного пола. Здесь и на рис. 3.3: \* и f – отличия соответственно от самцов и от самок достоверны (критерии Краскела-Уоллеса и Данна; U-Манна-Уитни; t-test,  $p \leq 0,05$ )

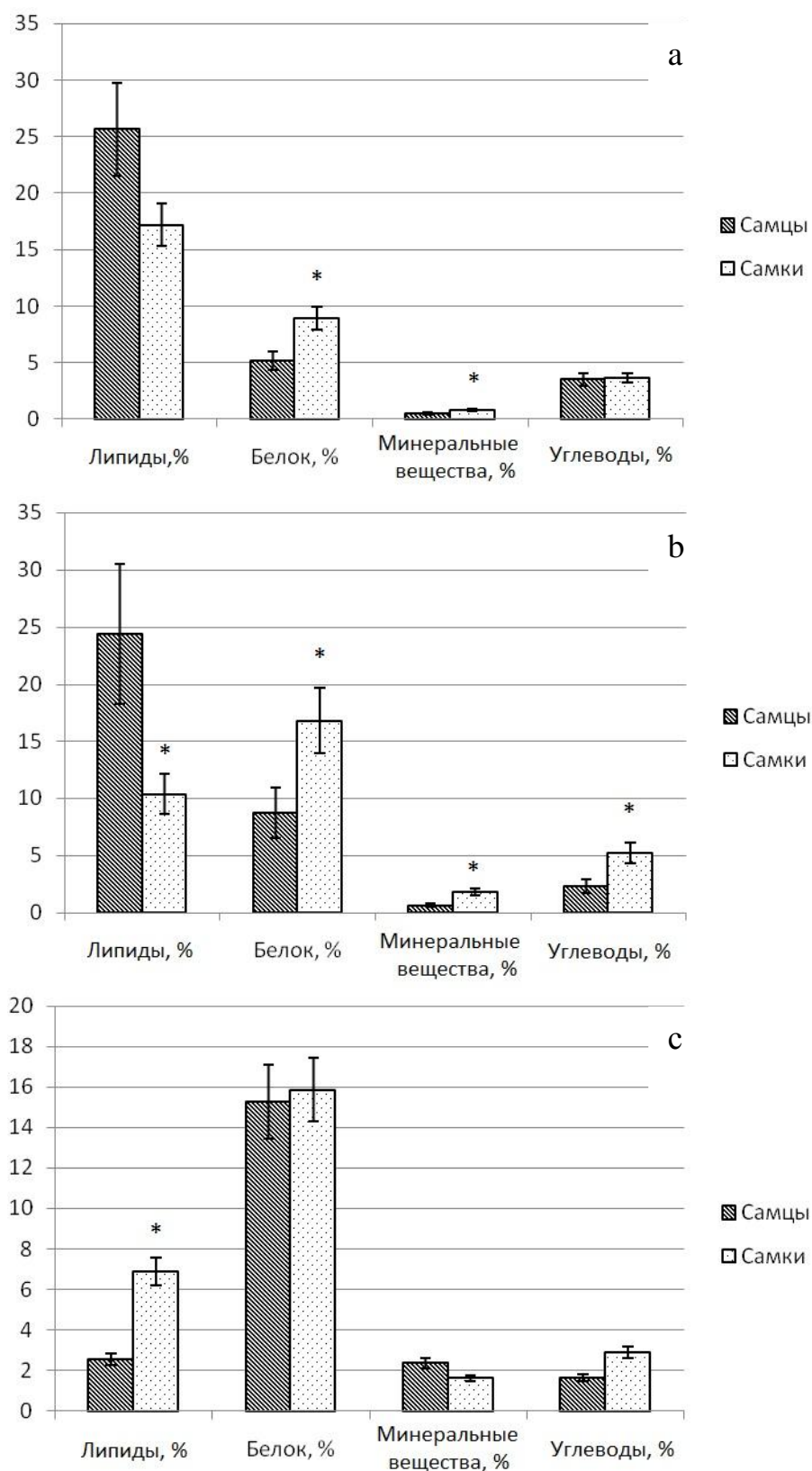


Рисунок 3.3 – Содержание биохимических компонентов в гонадах леща (а), чехони (b) и судака (c) разного пола

В процессе созревания половых желез самцов и самок чехони и леща происходило сокращение сухого вещества за счет уменьшения содержания липидов, при этом в яичниках возрастало количество углеводов, в семенниках – белка и золы. В отличие от карповых в процессе созревания яичников судака увеличивалась доля сухого вещества и липидов (табл. 3.4).

В литературе встречались сведения, что в мышцах пресноводных рыб, отличающихся по полу, содержание воды, липидов и белка различалось незначительно (Medford, Mackay, 1978; Nargis, 2006). Тем не менее, имеются данные о более высоком содержании протеина и низком количестве липидов в мышцах неполовозрелых пресноводных карповых по сравнению с половозрелыми (Khawaja, 1966). Более высокое содержание протеина в мышцах ювенильных особей свидетельствует о более интенсивных процессах анаболизма, связанных с синтезом белка, необходимого для обеспечения дальнейшего роста и развития рыб. В литературе указывают, что в нагульный период в мышечной ткани самок карповых белок накапливается чуть интенсивнее, чем у самцов (Панов, 1982; Паюта и др., 2019). Повышенный рост протеина в организме самок рыб связан с необходимостью формирования яичников (Lloret et al., 2014).

Ранее опубликованные данные о накоплении органических и минеральных веществ в репродуктивных органах рыб неоднозначны. Вне зависимости от среды обитания и типа питания рыб в гонадах самцов отмечалось как пониженное, так и повышенное количество липидов и белка по сравнению с самками (Кривобок, Шатуновский, 1971; Шатуновский и др., 1975; Vinogradov, 1985; Brown, Murphy, 1995; Venkatesan et al., 2013; Корниенко и др., 2017). Тем не менее, 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 в гонадах самок исследуемых видов рыб содержание белка и углеводов было больше, чем в гонадах самцов.

При обобщении исследований авторов по изучению распределения биохимических компонентов в гонадах костистых рыб в процессе их созревания не выявлено четкой тенденции. У разных видов костистых рыб, вне зависимости от пола, с увеличением степени зрелости гонад в них отмечалось как увеличение количества воды, липидов и белка, так и их уменьшение (Appa Rao, 1967; Кривобок, Шатуновский, 1971; Шатуновский и др., 1975; Venkatesan et al., 2013). Значительных колебаний в накоплении минеральных веществ в половых железах на разных стадиях полового созревания не выявлено (Zaboukas et al., 2006).

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

Количество воды в мышцах лещей с возрастом сокращалось: в возрасте 3+ содержание воды было максимальным (80,4%), а в возрасте 10+ – наименьшим (78,0%) (табл. 3.7). Начиная с возраста 6+, наблюдалось увеличение накопления липидов в мышечной ткани лещей до максимума в десятилетнем возрасте. В возрасте 3+ отмечено наименьшее содержание протеина в мышцах лещей, в диапазоне с 7 до 10 лет выявлено незначительное увеличение уровня белка (с 17,2 до 17,8%).

До возраста 8+ наблюдалось чередование роста и снижения уровня минеральных веществ в мышцах леща, после чего количество золы начинало незначительно увеличиваться и достигало наибольшей величины в возрасте 10+. При оценке содержания углеводов в период до возраста 7+ в мышцах лещей обнаружено чередование отрицательных и положительных сдвигов в интервале 2,4-1,3%, в последующие возрастные сроки этот показатель постепенно снижался и в 10 лет достиг уровня 1,2%.

В печени лещей не выявлено существенных возрастных изменений в содержании воды и сухого вещества. Показано увеличение количества липидов в зависимости от возраста леща (табл. 3.7).

Таблица 3.7 – Биохимические показатели мышц и печени групп леща, отличающихся по возрасту

Возраст	n	Содержание (%):					
		воды	сухого вещества	липидов	белка	зола	углеводов
Мышечная ткань							
3+	3	80,42±0,83 <sup>a</sup>	19,58±0,83 <sup>a</sup>	0,79±0,07 <sup>a,c</sup>	15,38±0,89 <sup>b</sup>	1,01±0,10 <sup>a</sup>	2,39±0,92 <sup>a</sup>
4+	30	79,15±0,14 <sup>a</sup>	20,85±0,14 <sup>a</sup>	0,76±0,04 <sup>a</sup>	17,15±0,13 <sup>a,b</sup>	1,16±0,05 <sup>a</sup>	1,78±0,13 <sup>a</sup>
5+	15	79,14±0,14 <sup>a</sup>	20,86±0,14 <sup>a</sup>	0,79±0,07 <sup>a,c</sup>	16,86±0,32 <sup>a,b</sup>	1,11±0,11 <sup>a</sup>	2,09±0,27 <sup>a</sup>
6+	10	79,22±0,72 <sup>a,b</sup>	20,78±0,72 <sup>a,b</sup>	0,74±0,10 <sup>a,c</sup>	17,60±0,59 <sup>a,b</sup>	1,12±0,05 <sup>a</sup>	1,33±0,11 <sup>a</sup>
7+	15	78,76±0,22 <sup>a,b</sup>	21,24±0,22 <sup>a,b</sup>	0,94±0,13 <sup>a,c,d</sup>	17,16±0,32 <sup>a,b</sup>	1,16±0,06 <sup>a</sup>	1,97±0,37 <sup>a</sup>
8+	10	78,31±0,31 <sup>b</sup>	21,69±0,31 <sup>b</sup>	1,16±0,19 <sup>c,d</sup>	17,52±0,45 <sup>a</sup>	1,12±0,06 <sup>a</sup>	1,88±0,46 <sup>a</sup>
9+	11	78,47±0,28 <sup>b</sup>	21,53±0,28 <sup>b</sup>	1,25±0,20 <sup>b,d</sup>	17,57±0,31 <sup>a</sup>	1,18±0,05 <sup>a</sup>	1,53±0,35 <sup>a</sup>
10+	10	77,99±0,45 <sup>b</sup>	22,01±0,45 <sup>b</sup>	1,72±0,17 <sup>b</sup>	17,83±0,37 <sup>a</sup>	1,22±0,07 <sup>a</sup>	1,25±0,30 <sup>a</sup>
Печень							
6+	9	79,51±0,18 <sup>a</sup>	20,49±0,18 <sup>a</sup>	1,75±0,18 <sup>b</sup>	8,62±0,04 <sup>a</sup>	0,97±0,20 <sup>a,b</sup>	9,15±0,24 <sup>b</sup>
7+	14	78,98±0,76 <sup>a</sup>	21,02±0,76 <sup>a</sup>	3,74±0,51 <sup>a</sup>	9,82±0,74 <sup>a,b</sup>	0,95±0,09 <sup>a</sup>	6,51±0,78 <sup>a</sup>
8+	9	79,02±1,27 <sup>a</sup>	20,98±1,27 <sup>a</sup>	4,16±0,74 <sup>a</sup>	9,33±0,14 <sup>b</sup>	0,97±0,11 <sup>a</sup>	6,52±0,49 <sup>a</sup>
9+	11	79,33±1,12 <sup>a</sup>	20,67±1,12 <sup>a</sup>	4,70±1,15 <sup>a</sup>	8,00±0,53 <sup>a</sup>	0,54±0,13 <sup>b</sup>	7,43±0,38 <sup>a</sup>
10+	10	80,11±2,21 <sup>a</sup>	19,89±2,21 <sup>a</sup>	5,18±1,98 <sup>a,b</sup>	7,81±0,51 <sup>a</sup>	0,61±0,03 <sup>b</sup>	6,29±0,62 <sup>a</sup>

Примечание. Здесь и в таблицах 3.8, 3.9: статистически значимые различия (метод Шеффе; критерии Краскела-Уоллеса и Данна) между показателями особей разного возраста отмечены разными надстрочными буквенными индексами,  $p \leq 0,05$ .

Содержание белка в печени леща в период с шести до семи лет увеличивалось, после чего снижалось до 7,8% в возрасте 10+. Количество зольных веществ не изменялось в период 6-8 лет, но в возрасте 9+ наблюдалось статистически значимое (почти двукратное) снижение показателя. Количество углеводов в печени лещей с возрастом изменялось неравномерно, с тенденцией к понижению.

Количество сухого вещества и липидов в мышечной ткани чехони с возрастом изменялось схожим образом: с двух до четырех лет показатели увеличивались, в возрасте 5+ происходило их незначительное сокращение (табл. 3.8). С возраста 7+ накопление веществ возобновлялось, при этом их достоверные максимальные значения выявлены в восьмилетнем возрасте, минимальные – в двухлетнем. Количество белка в скелетных мышцах чехони уменьшалось с возраста 2+ до 3+. С четырех до пяти лет показатель увеличивался, достигая наибольшего значения в возрасте 5+, после чего наблюдалось чередование затухания и роста содержания протеина.

При оценке доли минеральных веществ в мышечной ткани чехони наблюдалась смена отрицательных и положительных сдвигов в интервале 0,87-1,10%, стоит отметить, что в мышцах особей возраста 2+ и 3+ количество золы было одинаково. Углеводистая часть мышечной ткани чехони характеризовалась тенденцией к сокращению с 2,13% в возрасте 2+ до 0,52% в возрасте 8+.

В диапазоне с трех до семи лет в печени чехони количество сухого вещества и липидов снижалось. Содержание белка увеличивалось до возраста 5+, в то время как минимальное значение протеина достигалось у семилетних особей. С возрастом в исследуемом органе происходило чередование затухания и накопления золы, при этом наибольшее значение выявлено в возрасте 5+, наименьшее – у особей возраста 4+. Минимальное содержание углеводов обнаружено у трехлетних особей, с возраста 4+ до 7+ происходили незначительные колебания в содержании углеводистой части (табл. 3.8).

Таблица 3.8 – Биохимические показатели мышц и печени групп чехони, отличающихся по возрасту

Возраст	n	Содержание (%):					
		воды	сухого вещества	липидов	белка	зола	углеводов
Мышечная ткань							
2+ (13)	13	75,95±0,49 <sup>a</sup>	24,05±0,49 <sup>a</sup>	2,78±0,28 <sup>a</sup>	18,09±0,25 <sup>a</sup>	1,04±0,03 <sup>a</sup>	2,13±0,13 <sup>a</sup>
3+ (18)	18	75,90±0,29 <sup>a</sup>	24,10±0,29 <sup>a</sup>	3,64±0,23 <sup>b</sup>	17,73±0,31 <sup>b,c,d</sup>	1,04±0,06 <sup>a</sup>	1,69±0,30 <sup>b</sup>
4+ (8)	7	75,63±1,07 <sup>a</sup>	24,37±1,07 <sup>a</sup>	3,80±0,81 <sup>b,c</sup>	18,03±0,42 <sup>a,b</sup>	1,10±0,06 <sup>b</sup>	1,45±0,17 <sup>c</sup>
5+ (5)	5	75,68±0,66 <sup>a</sup>	24,32±0,66 <sup>a</sup>	3,44±0,57 <sup>b</sup>	18,34±0,49 <sup>a</sup>	1,06±0,06 <sup>a,b,c</sup>	1,47±0,37 <sup>b,c,d</sup>
7+ (3)	3	75,48±0,89 <sup>a</sup>	24,52±0,89 <sup>a</sup>	5,42±1,21 <sup>c</sup>	17,24±0,50 <sup>c,d</sup>	0,87±0,13 <sup>c</sup>	0,99±0,22 <sup>d,e</sup>
8+ (2)	3	72,45±0,25 <sup>b</sup>	27,55±0,25 <sup>b</sup>	8,51±0,08 <sup>d</sup>	17,47±0,20 <sup>d</sup>	1,06±0,14 <sup>a,b,c</sup>	0,52±0,30 <sup>e</sup>
Печень							
3+ (17)	17	78,46±0,37 <sup>a</sup>	21,54±0,37 <sup>a</sup>	10,77±0,07 <sup>a</sup>	8,13±0,09 <sup>a</sup>	0,29±0,21 <sup>a,b,c</sup>	2,35±0,60 <sup>a</sup>
4+ (8)	8	78,84±0,15 <sup>a</sup>	21,16±0,15 <sup>a</sup>	9,54±0,69 <sup>a,b</sup>	8,66±0,66 <sup>b</sup>	0,22±0,04 <sup>a</sup>	2,74±0,17 <sup>a</sup>
5+ (5)	5	79,07±0,04 <sup>a</sup>	20,93±0,04 <sup>a</sup>	8,44±0,06 <sup>b</sup>	8,90±0,02 <sup>a</sup>	0,84±0,04 <sup>b</sup>	2,76±0,03 <sup>a</sup>
7+ (3)	3	82,29±0,05 <sup>b</sup>	17,71±0,05 <sup>b</sup>	6,91±0,02 <sup>a</sup>	7,64±0,01 <sup>a</sup>	0,46±0,03 <sup>c</sup>	2,70±0,02 <sup>a</sup>

В мышечной ткани судака выявлена схожая тенденция накопления воды и липидов: в период с трех до четырех лет показатели увеличивались, после чего происходило их достоверное уменьшение (табл. 3.9). В диапазоне возраста с 3+ до 5+ происходило уменьшение доли белка, с шести до восьми лет отмечалось его увеличение. Достоверное минимальное количество минеральных веществ в мышцах выявлено у особей судака возраста 4+, максимальное – 7+, при этом показатель уменьшался с трех до четырех лет, затем до семи лет происходило его увеличение, а в возрасте 8+ наблюдался очередной спад. Доля углеводов повышалась с 3 до 6 лет, после чего происходило чередование затухания и роста углеводистой части.

В печени судака динамика содержания сухого вещества и липидов имела общий характер: с 3 до 4 лет показатели увеличивались, затем уменьшались, достигая достоверного минимального значения в возрасте 7+. Количество белка и минеральных веществ в печени судака достоверно увеличивалось до возраста 6+, достигая максимума. В возрасте 7+ происходило снижение показателей, при этом достоверные минимальные значения протеина выявлены у семилетних особей, зола – у трехлетних особей судака. Вслед за увеличением доли углеводов в печени судака с трех до пяти лет, происходило резкое снижение углеводистой части в возрасте 6+ до минимума в возрасте 7+ (табл. 3.9).



Таблица 3.9 – Биохимические показатели мышц и печени групп судака, отличающихся по возрасту

Возраст	n	Содержание (%):					
		воды	сухого вещества	липидов	белка	золы	углеводов
Мышечная ткань							
3+	5	80,27±0,22 <sup>a</sup>	19,73±0,22 <sup>a</sup>	0,70±0,06 <sup>a</sup>	17,02±0,16 <sup>a</sup>	1,09±0,08 <sup>a</sup>	0,92±0,15 <sup>a</sup>
4+	5	80,85±0,22 <sup>b</sup>	19,15±0,22 <sup>b</sup>	0,83±0,15 <sup>a</sup>	16,40±0,34 <sup>b</sup>	0,95±0,03 <sup>b</sup>	0,96±0,41 <sup>a,b</sup>
5+	6	80,45±0,16 <sup>a,c</sup>	19,55±0,16 <sup>a,c</sup>	0,68±0,11 <sup>a</sup>	16,29±0,52 <sup>b</sup>	1,07±0,07 <sup>a</sup>	1,50±0,46 <sup>b</sup>
6+	3	79,97±0,54 <sup>a,d</sup>	20,03±0,54 <sup>a,d</sup>	0,67±0,11 <sup>a</sup>	16,49±0,26 <sup>b</sup>	1,14±0,22 <sup>a,b,c</sup>	1,72±0,49 <sup>b</sup>
7+	5	79,74±0,39 <sup>d</sup>	20,26±0,39 <sup>d</sup>	0,66±0,12 <sup>a</sup>	17,22±0,34 <sup>a</sup>	1,55±0,38 <sup>c</sup>	0,82±0,17 <sup>a</sup>
8+	3	79,40±0,37 <sup>d</sup>	20,60±0,37 <sup>d</sup>	0,29±0,11 <sup>b</sup>	17,32±0,72 <sup>a,b</sup>	1,49±0,19 <sup>c</sup>	1,51±0,91 <sup>b</sup>
Печень							
3+	5	67,93±1,11 <sup>a,d</sup>	32,07±1,11 <sup>a,d</sup>	7,72±1,08 <sup>a,b</sup>	13,22±0,13 <sup>a,b,c</sup>	0,36±0,21 <sup>a</sup>	10,78±0,10 <sup>a</sup>
4+	5	64,62±0,07 <sup>b</sup>	35,38±0,07 <sup>b</sup>	8,72±0,83 <sup>a</sup>	13,47±0,92 <sup>a</sup>	1,05±0,16 <sup>b</sup>	12,14±0,30 <sup>b</sup>
5+	6	65,05±1,98 <sup>a,b</sup>	34,95±1,98 <sup>a,b</sup>	6,70±0,84 <sup>b</sup>	14,34±0,75 <sup>a,b</sup>	1,47±0,06 <sup>c</sup>	12,44±0,63 <sup>b</sup>
6+	3	70,58±0,22 <sup>c,d</sup>	29,42±0,22 <sup>c,d</sup>	5,64±0,27 <sup>b</sup>	14,94±0,27 <sup>b</sup>	2,95±0,06 <sup>d</sup>	5,89±0,28 <sup>c</sup>
7+	5	78,73±3,12 <sup>e</sup>	21,27±3,12 <sup>e</sup>	3,52±0,44 <sup>c</sup>	10,74±1,68 <sup>c</sup>	1,25±0,30 <sup>b,c</sup>	5,77±0,74 <sup>c</sup>

Вне зависимости от систематического положения и типа питания в мышцах всех исследованных видов рыб с возрастом содержание воды уменьшалось и, соответственно, увеличивалось количество сухого вещества (рис. 3.4).

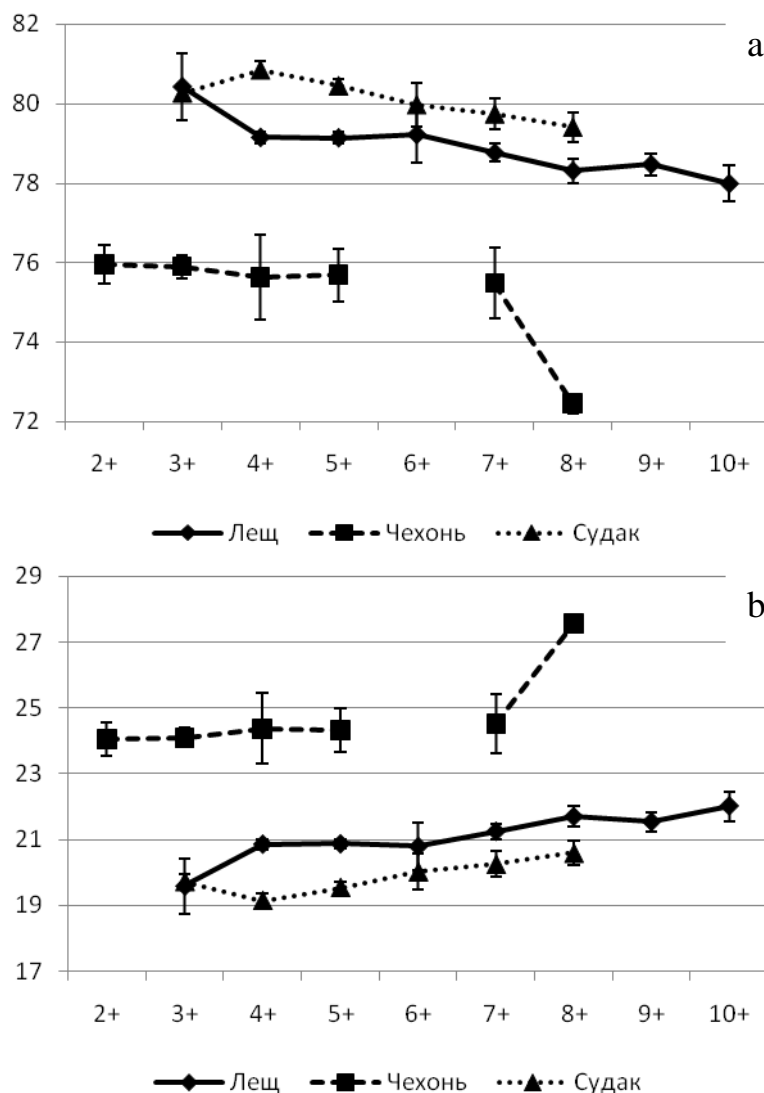


Рисунок 3.4 – Содержание (%) воды (а) и сухого вещества (б) в мышечной ткани исследуемых видов рыб разного возраста

В печени леща, чехони и судака выявлена тенденция возрастного увеличения воды и повышение количества белка до определенного возраста (5-7 лет) с последующим сокращением (рис. 3.5).

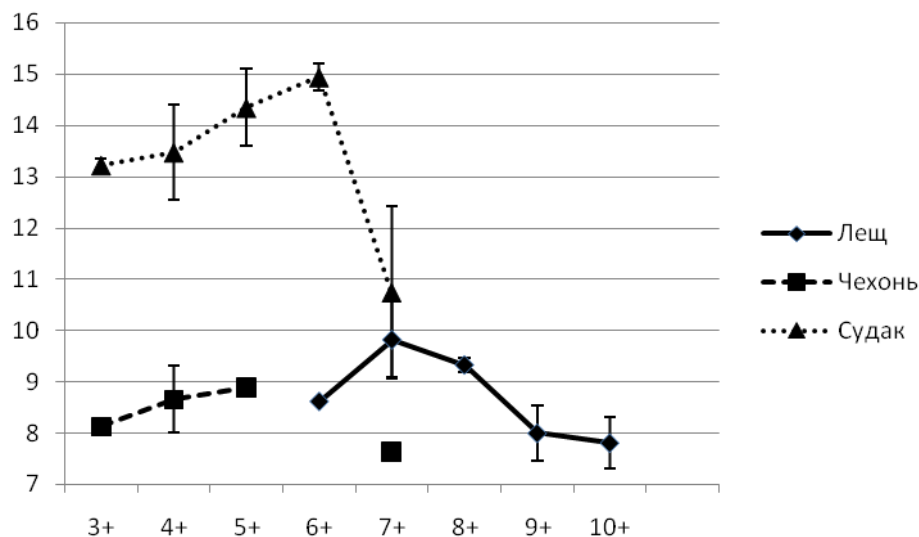


Рисунок 3.5 – Содержание белка (%) в печени исследуемых видов рыб разного возраста

При сравнении разных систематических групп обнаружено, что с возрастом в мышцах карповых увеличивалось количество липидов, в то время как у судака – сокращалось (рис. 3.6).

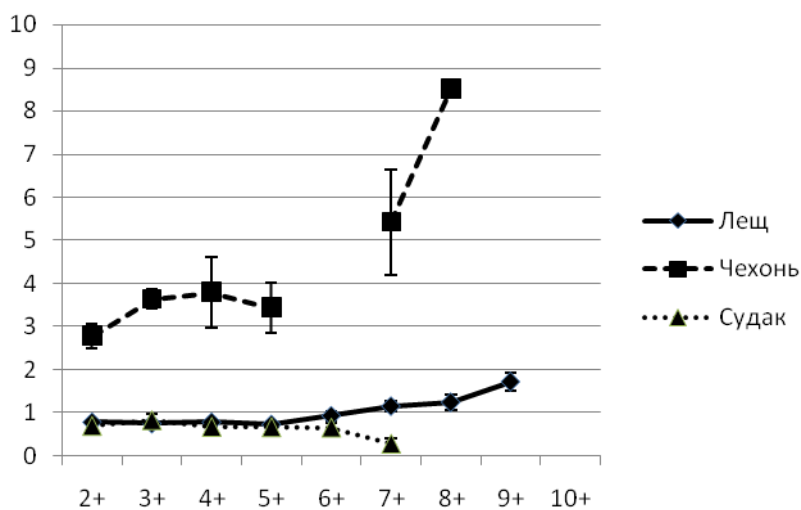


Рисунок 3.6 – Содержание липидов (%) в мышечной ткани исследуемых видов рыб разного возраста

Углеводистая часть мышечной ткани леща и чехони с возрастом характеризовалась тенденцией к снижению, у судака неравномерно увеличивалась (рис. 3.7).

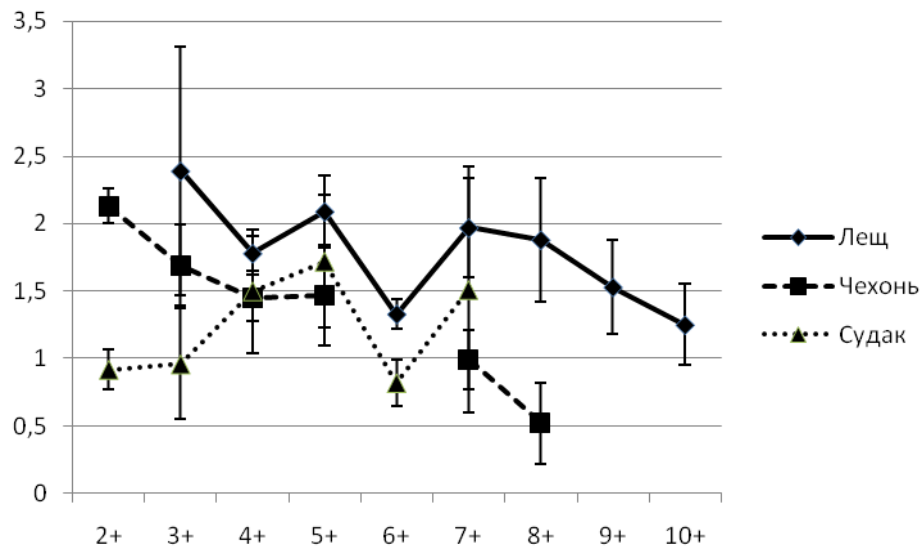


Рисунок 3.7 – Содержание углеводов (%) в мышечной ткани исследуемых видов рыб разного возраста

В печени чехони и судака возрастные изменения содержания липидов и углеводов имели схожую направленность: жировые запасы сокращались, углеводные – увеличивались до пятилетнего возраста, затем уменьшались, у леща была выявлена противоположная тенденция (рис. 3.8).

Сокращение содержания воды с возрастом в мышцах отмечалось у многих видов рыб вне зависимости от среды обитания и особенностей питания (Маляревская, 1979; Hanna, 1984; Родина, 2007; Naeem, Ishtiaq, 2011). Снижение количества белка в печени исследованных видов рыб может являться физиологическим проявлением старения организма (Makrides, 1983; Youssef, Badr, 2001).

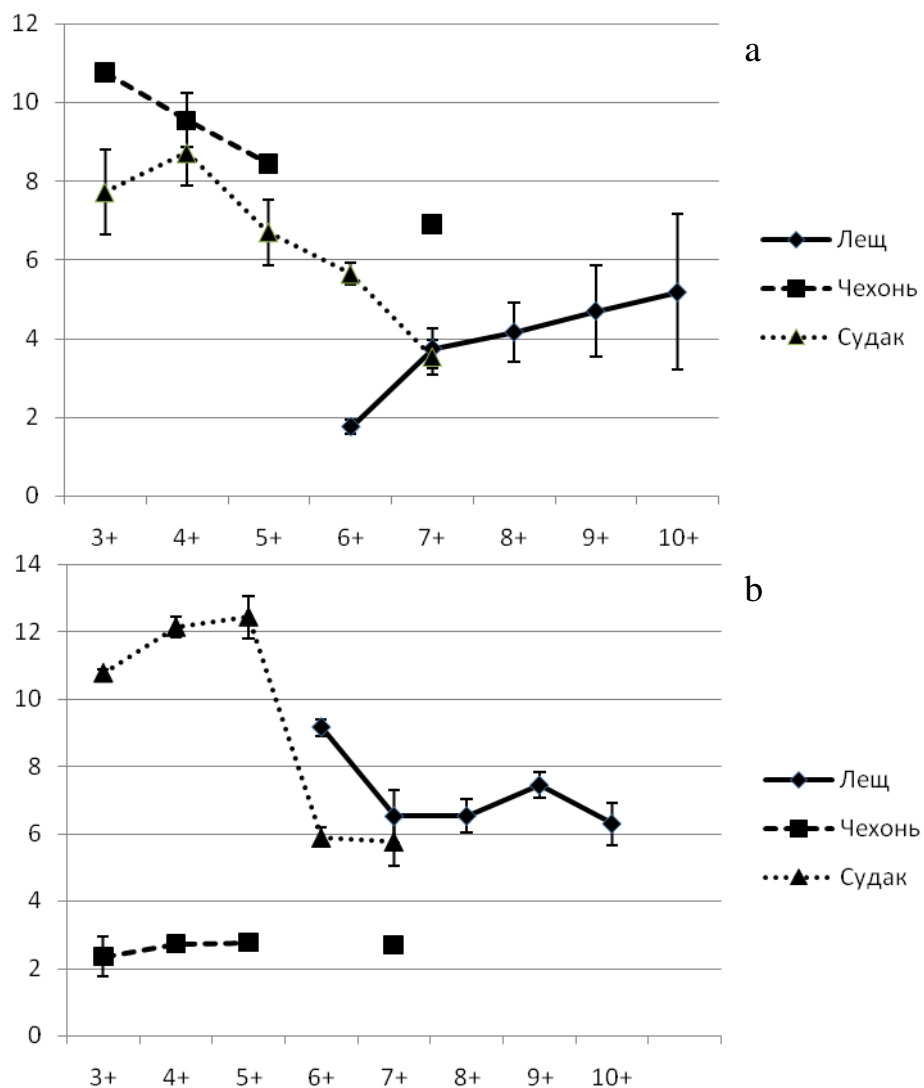


Рисунок 3.8 – Содержание (%) липидов (а) и углеводов (б) в печени исследуемых видов рыб разного возраста

В литературе имеются сведения, что жировые запасы в организме рыб являются весьма изменчивыми компонентами из-за своей лабильности (Никольский, 1963; Байдалинова, Яржомбек, 2011; Фатхуллин, 2013). Их содержание во многом зависит от условий местообитания, количества и качества пищи, жизненного цикла и других факторов (Кизеветтер, 1973; Grigorakis et al., 2002; Sejas et al., 2004; Немова и др., 2015; Мирошниченко, Флерова, 2016b; Паюта и др., 2018). Липиды считаются «молекулами адаптации», так как участвуют в ответных реакциях организма гидробионтов под влиянием биотических и абиотических факторов среды (Смирнов, 2005;

Ткач, 2007). В научных работах отмечается как увеличение, так и уменьшение содержания липидов с возрастом в мышечной ткани различных видов рыб вне зависимости от места их обитания (Никольский, 1963; Сидоров, 1977; Hanna, 1984; Naeem, Ishtiaq, 2011; Фатхуллин, 2013; Паюта и др., 2019). Схожая возрастная динамика содержания липидов и углеводов в печени чехони и судака может свидетельствовать о том, что с возрастом питание чехони становится более разнообразным, при этом существенную роль играет молодь других рыб, а спектр рыбного питания начинает совпадать с судаком (Поддубный, 1955; Specziár, Rezsú, 2009). В пользу данного утверждения говорит факт увеличения протеина в мышцах пятилетней чехони, когда особи переходят на хищное питание, благодаря чему у них резко возрастает интенсивность обмена (Шульман, 1972).

**В заключение раздела** перечислены основные выводы, полученные в ходе выполнения работы. Биохимические показатели мышечной ткани, печени, семенников и яичников рыб, обитающих в одном водоеме, существенно зависят от особенностей питания вида и стадии зрелости гонад, меньше – от возраста и пола особей. В мышцах и печени чехони (планктофаг-ихтиофаг) общее количество липидов и белка было больше, чем у леща (бентофага) и судака (активного ихтиофага), индекс физиологического состояния был меньше. В организме судака выявлено наибольшее содержание минеральных веществ. В семенниках леща содержалось больше липидов и углеводов, судака – белка и золы; в яичниках леща больше липидов, чехони – белка, золы и углеводов. Выявлена обратная корреляция между содержанием воды и липидов в мышечной ткани и печени исследованных видов рыб.

Биохимические показатели в мышцах рыб разного пола оказались близки. Тем не менее, у самцов исследованных видов накапливалось меньше белка и больше углеводов по сравнению с самками. Нормальный рост и развитие ювенильных особей обеспечивался накоплением белковой части в

их мышечной ткани. У неполовозрелых рыб содержание сухого вещества, в том числе липидов было значительно меньше, чем у половозрелых особей.

В печени исследуемых видов рыб половые различия выражены схожим образом в жировом обмене, в белковом и углеводном обмене – у судака и чехони: накопление общего количества белка и углеводов происходило интенсивнее у самцов. Яичники особей, вне зависимости от систематического положения, характеризовались повышенным содержанием белка и углеводов, чем семенники. В гонадах самок карповых содержание сухого вещества и липидов оказалось меньше, золы больше, чем у самцов.

В процессе созревания в гонадах карповых сокращалось количество сухого вещества и липидов, в семенниках увеличивалось содержание белка и минеральных веществ. В яичниках всех исследованных видов рыб увеличивалось количество углеводов, в гонадах самок леща и судака уменьшалось содержание белка и минеральных веществ, у чехони – повышалось.

С возрастом в мышечной ткани исследуемых видов сокращалась доля воды и, соответственно, повышалось количество сухого вещества; у судака содержание липидов снижалось, у карповых – возрастало. В мышцах леща и чехони с возрастом уменьшалось содержание углеводов. Схожих тенденций в возрастной динамике белка и золы в мышечной ткани исследуемых видов рыб не обнаружено.

В печени карповых и окуневых выявлена сходная возрастная динамика некоторых биохимических компонентов: содержание сухого вещества уменьшалось, белка увеличивалось до определенного возраста, после чего сокращалось. Содержание липидов в печени леща с возрастом увеличивалось, у судака и чехони имело нисходящий тренд; доля углеводов у леща уменьшалась, у судака и чехони – возрастала.

## 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)

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

В результате исследований было выявлено, что индекс физиологического состояния по Фультону у лещей из Горьковского водохранилища изменялся в диапазоне 1,57-2,52, по Кларк – от 1,40 до 2,12. Индекс физиологического состояния по Фультону у лещей из Угличского водохранилища варьировал в пределах 1,57-2,41, индекс физиологического состояния по Кларк изменялся в пределах 1,42-2,09. У лещей из Иваньковского водохранилища индекс физиологического состояния по Фультону варьировал от 1,92 до 4,36, по Кларк – от 1,74 до 3,98 (табл. 4.1). В Горьковском и Угличском водохранилищах индексы физиологического состояния леща различались незначительно. У лещей из Иваньковского водохранилища показатель оказался выше, чем у особей из других водоемов.

Таблица 4.1 – Размеры тела, масса и индекс физиологического состояния леща из Горьковского, Угличского и Иваньковского водохранилищ

Водохранилище	n, экз.	Возраст	Длина (SL), см	Масса рыбы, г	Индекс физиологического состояния	
					по Фультону	по Кларк
Горьковское	104	3+ - 10+	26,7±0,6	440±26	2,06±0,02	1,82±0,02
Угличское	46	2+ - 11+	26,6±0,9	450±43	2,06±0,03	1,86±0,03
Иваньковское	79	4+ - 12+	29,9±0,8	634±50	2,20±0,06	1,95±0,05

Анализ средних значений биохимических показателей в мышцах, печени и гонадах выявил, как сходства, так и существенные различия в их



содержании между популяциями лещей, обитающими в разных водоемах (табл. 4.2).

Таблица 4.2 – Биохимические показатели мышц, печени и гонад леща из Горьковского, Угличского и Ивановского водохранилищ

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

Примечание. \*Гонады рыб на II и III стадии зрелости. Статистически значимые различия (метод Шеффе; критерии Краскела-Уоллеса и Данна) между показателями в столбце для отдельных тканей отмечены разными надстрочными буквенными индексами,  $p \leq 0,05$ .

В целом, содержание органических и минеральных компонентов в мышечной ткани лещей, обитающих в исследуемых водоемах, было близко. Тем не менее, у особей популяции леща из Горьковского водохранилища содержание сухого вещества, в том числе белка и зола было больше, чем у сородичей из Угличского и Ивановского водохранилищ, количество липидов и углеводов меньше, чем у лещей из Угличского водохранилища.

Несмотря на крупный размер и повышенный индекс физиологического состояния леща из Иваньковского водохранилища в его мышечной ткани содержалось наибольшее количество воды, по сравнению с сородичами из других водохранилищ.

В печени особей леща из Горьковского водохранилища содержалось достоверно больше сухого вещества, в том числе белка, минеральных веществ и углеводов, в то время как в у лещей из Угличского водохранилища – достоверно больше липидов.

В гонадах самцов и самок леща из Горьковского водохранилища содержалось наибольшее количество липидов, Угличского водохранилища – белка. В семенниках лещей из Угличского водохранилища содержалось больше золы и углеводов, чем в гонадах самцов из исследуемых водоемов. Половые железы самок из Горьковского водохранилища характеризовались повышенным количеством углеводов, а железы самок из Иваньковского водохранилища – увеличенным содержанием минеральных веществ.

Известно, что на биохимические показатели тела гидробионтов, прежде всего, оказывает влияние факторов среды их местообитания, в том числе условия кормления (Шульман, 1963; Reinitz et al., 1979; Berge et al., 2009; Lund et al., 2011; Паюта и др., 2018; 2019). Площадь зеркала Иваньковского и Угличского водохранилищ значительно меньше, чем Горьковского, поэтому уровень воздействия различных факторов в водоемах неодинаков. Так, при оценке степени термального загрязнения учеными выявлено, что подогретые воды влияют на экосистему Иваньковского водохранилища протяженностью 3 км в зоне сильного подогрева и от 15 до 25 км в зависимости от времени года в зоне слабого подогрева. В Горьковском водохранилище воздействие повышенных температур локализовано в пределах 17 км летом и 30 км зимой (Голованов, 2001; Болдаков, 2003; Голованов и др., 2005). Летом в районе сброса теплых вод в Мошковическом заливе Иваньковского водохранилища отмечаются высокие значения температуры воды, превышающие нормы, что

в свою очередь приводит к негативному воздействию на развитие макрозообентоса (Ривьер и др., 2001b; Лазарева и др., 2018). Считается, что Угличское и Иваньковское водохранилища отличаются повышенной продуктивностью донных сообществ (Житенева, 1958; Саппо, 1976; Иваньковское водохранилище, 1978; Житенева, 1998). Однако, дефицит кислорода, обнаруженный в исследуемый период на значительной части акватории верхневолжских водохранилищ в придонном слое, сократил видовое богатство и численность донных животных (Лазарева и др., 2018). Интересно отметить, что к лету 2015 года Горьковское водохранилище превосходило водохранилища Верхней Волги по общей биомассе макрозообентоса (Перова и др., 2018).

Известно, что увеличение температуры воздействует на физиологическое состояние лещей, так как в воде снижается растворимость кислорода, и при достижении критических значений показателя, у рыб наблюдается угнетение питания. Кроме этого, повышенные температуры могут совместно с различными токсикантами оказывать негативное воздействие на состояние гидробионтов (Саппо, 1976; Adams, 1999; Голованов и др., 2005; Гераскин и др., 2010; Габибов и др., 2011; Golovanov, 2013; Лазарева и др., 2018). Установлено, что 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). Учитывая тот факт, что образцы для исследований отбирались в летний период в Угличском и Иваньковском водохранилищах, осенью – в Горьковском водохранилище, возможно, это стало причиной меньшего накопления липидов в мышечной ткани и печени лещей из Горьковского водохранилища по сравнению с популяциями лещей из Угличского и Иваньковского водохранилищ.

Необходимо выделить, что при схожих кормовых условиях в Угличском и Иваньковском водохранилищах (Житенева, 1958; Перова и др., 2018), биохимические показатели в мышцах лещей оказались близки, в то время как в органах выявлены некоторые существенные различия. В воде и донных отложениях Угличского водохранилища отмечены повышенные концентрации загрязняющих веществ по сравнению с Иваньковским водохранилищем (Гапеева, Законнов, 2016; Корженевский и др., 2016; Коломийцев и др., 2016; Толкачев и др., 2017). Липиды печени, выполняющие защитную роль, концентрируют загрязняющие вещества, тем самым предотвращая их попадание в остальные органы (Adams, 1999). Вероятно, достоверно высокое содержание липидов в печени лещей из Угличского водохранилища, по сравнению с печенью лещей из других исследуемых водоемов, может быть связано с комплексным воздействием повышенной температуры воды и высоких концентраций загрязняющих веществ в Угличском водохранилище в летний период (Lal, Singh, 1987; Герман, Козловская, 2001; Крючков и др., 2006; Крючков, Шайдуллина, 2007). Воздействие загрязняющих веществ может нарушать белковый и минеральный обмен в организме гидробионтов, что соответствует результатам настоящего исследования на Угличском водохранилище (Григорьева, Лупанова, 2015; Лазарева, 2016; Гапеева, Законнов, 2016; Корженевский и др., 2016).

В период большого роста ооцитов происходит бурное накопление питательных веществ (в виде желтка и липидов) в половых клетках (Рабазанов, 2010). Более низкое содержание липидов в гонадах лещей из Угличского и Иваньковского водохранилищ, по сравнению с Горьковским водохранилищем, возможно, сопряжено с энергозатратными механизмами синтеза белковых продуктов в гонадах для их восстановления из-за неблагоприятных факторов среды.

Таким образом, интенсивность накопления органических и минеральных веществ в мышцах, печени и гонадах лещей из разных водоемов различается, вероятно, по совокупной причине перечисленных выше особенностей каждого водохранилища.

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

Содержание сухого вещества и липидов в мышцах лещей из Горьковского водохранилища уменьшалось в ряду: самцы – самки – ювенильные особи. Наибольшее содержание протеина выявлено в мышцах неполовозрелых лещей, наименьшее – самцов. Количество золы сокращалось в ряду самцы – ювенильные особи – самки; углеводов: самцы – самки – ювенильные особи (табл. 4.3).

Таблица 4.3 – Биохимические показатели мышц, печени и гонад групп леща, отличающихся по полу, из Горьковского водохранилища

Содержание (%):	Самцы половозрелые	Самки половозрелые	Ювенильные особи
Мышечная ткань (n♂=33; n♀=51; n juv=20)			
воды	78,82±0,15	78,87±0,19	78,95±0,17
сухого вещества	21,18±0,15	21,13±0,19	21,05±0,17
липидов	1,07±0,09	0,97±0,08	0,82±0,07*
белка	17,04±0,20	17,33±0,18	17,38±0,20
золы	1,23±0,05	1,09±0,03*	1,17±0,04
углеводов	1,84±0,22	1,74±0,13	1,68±0,18
Печень (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	-
золы	0,74±0,15	0,89±0,22	-
углеводов	6,54±0,53	6,61±0,91	-
Гонады (n♂=33; n♀=51)			
воды	65,24±2,89	69,43±2,50	-
сухого вещества	34,76±2,89	30,57±2,50	-
липидов	25,62±3,29	17,17±3,15	-
белка	5,15±0,59	8,93±0,64*	-
золы	0,48±0,08	0,80±0,09*	-
углеводов	3,51±0,68	3,67±0,91	-

Примечание. Здесь и в таблицах 4.5, 4.6: \* – отличия от самцов достоверны (критерии Краскела-Уоллеса и Данна; U-Манна-Уитни; t-test,  $p \leq 0,05$ ).

В печени самцов лещей из Горьковского водохранилища содержалось меньше сухого вещества, в том числе белка, золы и углеводов, чем у самок. Содержание липидов в печени обоих полов было схожим. В яичниках лещей из Горьковского водохранилища содержание сухого вещества и липидов было меньше, чем в семенниках, количество белка, золы и углеводов – больше.

Как в яичниках, так и в семенниках лещей Горьковского водохранилища с увеличением их стадии зрелости уменьшалось количество сухого вещества, липидов и увеличивалось содержание воды и углеводов. В процессе созревания гонад самцов леща количество белка и золы в них увеличивалось в отличие от репродуктивных органов самок, где с увеличением зрелости гонад зарегистрировано сокращение рассматриваемых показателей (табл. 4.4).

Таблица 4.4 – Биохимические показатели гонад групп леща, отличающихся по стадии зрелости, из Горьковского, Угличского и Ивановского водохранилищ

Зрелость	n	Содержание (%):					
		воды	сухого вещества	липидов	белка	зола	углеводов
<b>Горьковское водохранилище</b>							
Самцы							
II	26	60,95±3,88	39,05±3,88	31,60±3,76	4,49±0,71	0,32±0,08	2,64±0,90
III	7	72,11±2,24*	27,89±2,24*	16,05±2,74*	6,21±0,99	0,74±0,07*	4,89±0,86
Самки							
II	47	69,29±3,05	30,71±3,05	17,67±3,81	9,23±0,74	0,86±0,09	2,95±0,80
III	4	70,17±2,08	29,83±2,08	14,65±2,90	7,47±0,58	0,47±0,26	7,24±4,14
<b>Угличское водохранилище</b>							
Самцы							
II	10	66,63±1,55	33,37±1,55	21,69±0,98	5,77±0,18	0,93±0,04	4,99±1,79
III	6	68,14±3,35	31,86±3,35	17,38±4,23	8,74±2,78	1,03±0,19	4,72±2,12
Самки							
II	14	75,49±0,12	24,51±0,12	8,06±1,11	12,42±0,87	0,97±0,11	3,05±0,86
III	13	77,63±1,10	22,37±1,10	3,22±0,37*	15,46±0,81*	0,85±0,14	2,84±0,32
<b>Иваньковское водохранилище</b>							
Самцы							
II	8	65,77±3,37	34,23±3,37	22,64±2,52	8,22±0,34	1,04±0,14	2,34±0,98
III	8	66,71±5,88	33,29±5,88	21,84±5,26	7,52±0,96	0,90±0,06	3,04±1,86
Самки							
II	20	71,57±1,17	28,43±1,17	14,26±1,41	11,22±0,46	1,07±0,14	1,89±0,46
III	39	74,35±1,88	25,65±1,88	9,42±1,59*	12,72±0,72	1,31±0,13	2,19±0,54

Примечание. Индекс \* – отличия от II стадии зрелости гонад достоверны (критерий U-Манна-Уитни; t-test,  $p \leq 0,05$ ).

В мышцах лещей из Угличского водохранилища содержание сухого вещества и белка увеличивалось в ряду самцы – ювенильные особи – самки. В мышцах самцов и ювенильных особей количество липидов было меньше, чем у самок. Содержание золы возрастало в ряду неполовозрелые особи – самцы – самки. Наибольшее содержание углеводов выявлено в мышцах самцов, наименьшее – самок лещей (табл. 4.5).

Таблица 4.5 – Биохимические показатели мышц, печени и гонад групп леща, отличающихся по полу, из Угличского водохранилища

Содержание (%)	Самцы половозрелые	Самки половозрелые	Ювенильные особи
Мышцы ( $n_{\text{♂}}=13$ ; $n_{\text{♀}}=21$ ; $n_{\text{juv}}=8$ )			
воды	81,24±0,16	80,54±0,33	81,04±0,22
сухого вещества	18,76±0,16	19,46±0,33	18,96±0,22
липидов	1,05±0,11	1,16±0,07	1,05±0,05
белка	14,88±0,39	15,64±0,42	15,48±0,38
золы	1,00±0,04	1,16±0,04	0,86±0,04
углеводов	1,84±0,42	1,51±0,25	1,57±0,30
Печень ( $n_{\text{♂}}=16$ ; $n_{\text{♀}}=27$ )			
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	-
золы	0,74±0,06	0,76±0,05	-
углеводов	3,58±0,40	2,97±0,16	-
Гонады ( $n_{\text{♂}}=16$ ; $n_{\text{♀}}=27$ )			
воды	68,07±1,64	76,75±0,79*	-
сухого вещества	31,93±1,64	23,25±0,79*	-
липидов	18,00±2,18	5,21±0,64*	-
белка	8,57±1,52	14,21±0,64*	-
золы	1,26±0,21	0,90±0,09	-
углеводов	4,09±1,29	2,93±0,39	-

В печени самцов лещей из Угличского водохранилища выявлено повышенное содержание сухого вещества, липидов, углеводов и пониженное количество белка и золы по сравнению с самками (табл. 4.5).

Семенники лещей из Угличского водохранилища содержали большее количество сухого вещества, липидов, золы и углеводов, но достоверно меньше белка по сравнению с яичниками (табл. 4.5). С повышением стадии



зрелости в гонадах самцов и самок сокращалось количество сухого вещества, липидов, углеводов и увеличивалось содержание белка. Доля золы у самцов увеличивалась, у самок уменьшалась (табл. 4.4).

В мышечной ткани самцов лещей из Иваньковского водохранилища содержание липидов и углеводов было больше, чем у самок, количество сухого вещества, белка и золы – меньше (табл. 4.6).

Таблица 4.6 – Биохимические показатели мышц, печени и гонад групп леща, отличающихся по полу, из Иваньковского водохранилища

Содержание (%)	Самцы половозрелые	Самки половозрелые (n=31)
Мышцы (n♂=12; n♀=31)		
воды	81,20±0,39	80,83±0,25
сухого вещества	18,80±0,39	19,17±0,25
липидов	1,14±0,15	1,00±0,08
белка	15,28±0,52	16,10±0,24
золы	1,05±0,06	1,13±0,05
углеводов	1,33±0,35	0,94±0,11
Печень (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
золы	0,68±0,02	0,72±0,03
углеводов	3,73±0,19	3,04±0,17*
Гонады (n♂=16; n♀=59)		
воды	66,33±3,46	73,24±1,20*
сухого вещества	33,67±3,46	26,76±1,20*
липидов	22,16±3,05	11,36±1,13*
белка	7,80±0,56	12,12±0,47*
золы	0,95±0,06	1,22±0,09
углеводов	2,76±1,09	2,07±0,36

В печени самок леща содержалось больше липидов и минеральных веществ, но меньше белка и углеводов, чем у самцов. В яичниках лещей содержание белка и золы было выше, а сухого вещества, липидов и углеводов ниже, чем в семенниках.

При созревании в гонадах самцов и самок леща из Иваньковского водохранилища сокращалось содержание сухого вещества и липидов, но

увеличивалась доля углеводистой части. В семенниках количество белка и золы с увеличением стадии зрелости сокращалась, в яичниках – возрастала (табл. 4.4).

При сравнении биохимических показателей в мышечной ткани леща, отличающегося по полу, из разных водохранилищ, обнаружено, что их содержание оказалось близко. У самцов леща в исследуемых водоемах в мышечной ткани выявлено наименьшее содержание белка и наибольшее количество углеводов по сравнению с самками и неполовозрелыми особями. В мышцах ювенильных особей, обитающих в Горьковском и Угличском водохранилищах, обнаружено низкое количество липидов по сравнению с половозрелыми лещами (рис. 4.1).

Не выявлено общих закономерностей в содержании биохимических компонентов в печени от пола леща из разных водоемов. Лишь у самок содержание минеральных веществ оказалось чуть выше, чем у самцов (рис. 4.2).

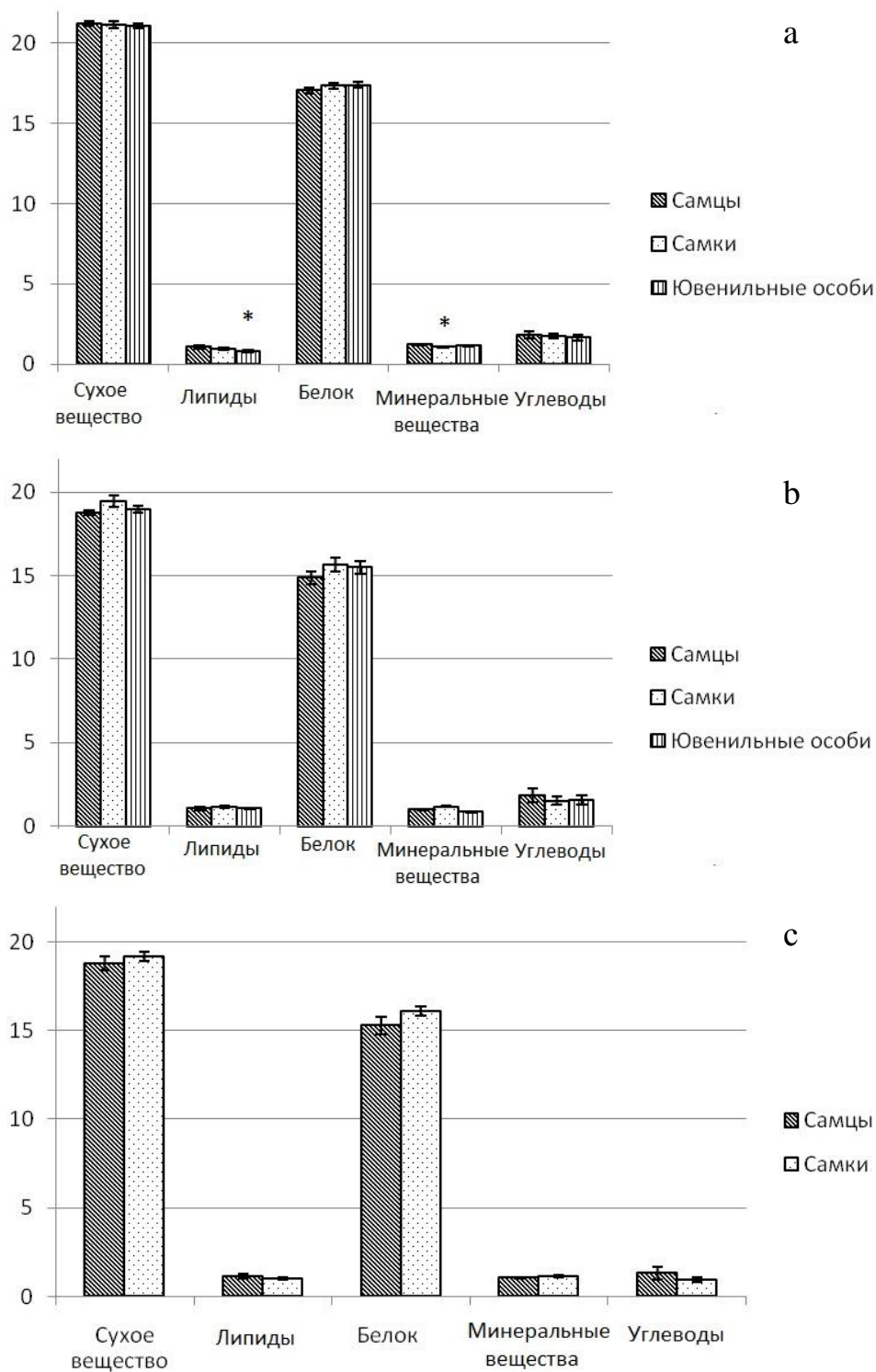


Рисунок 4.1 – Содержание (%) биохимических компонентов в мышцах леща разного пола из Горьковского (а), Угличского (б) и Ивановского (в) водохранилищ. Здесь и на рис. 4.2, 4.3 \* – отличия от самцов достоверны (критерии Краскела-Уоллеса и Данна; U-Манна-Уитни; t-test),  $p \leq 0,05$

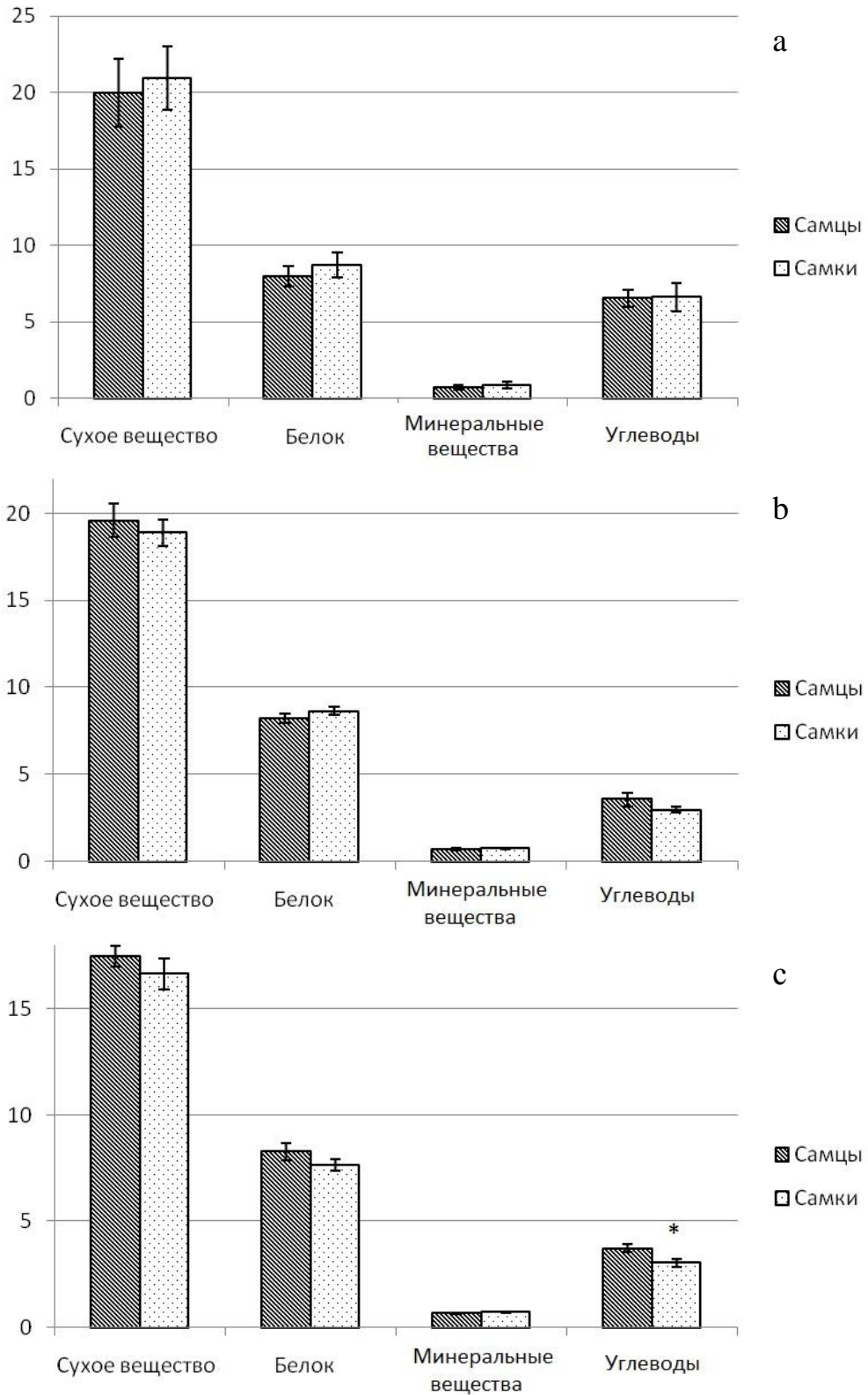


Рисунок 4.2 – Содержание (%) биохимических компонентов в печени леща разного пола из Горьковского (а), Угличского (б) и Ивановского (с) водохранилищ

В гонадах половой диморфизм биохимического состава оказался сильнее, чем воздействие температуры воды, концентрации кислорода и загрязняющих веществ: содержание липидов в семенниках оказалось выше, белка – достоверно ниже, чем в яичниках (рис. 4.3).

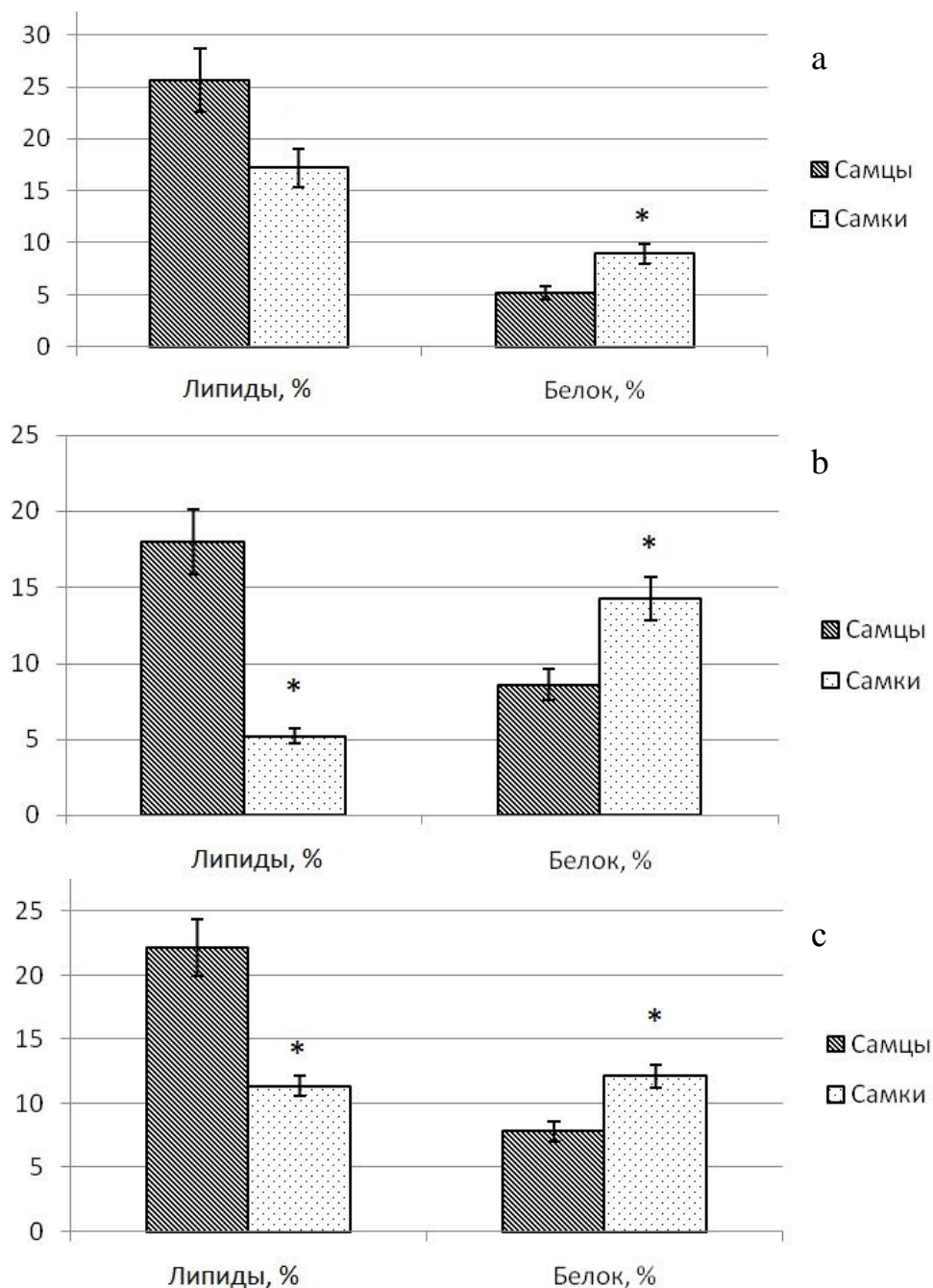


Рисунок 4.3 – Содержание биохимических компонентов в гонадах леща разного пола из Горьковского (а), Угличского (б) и Иваньковского (с) водохранилищ

Тем не менее, при переходе гонад из II стадии зрелости в III в них были обнаружены лишь схожие изменения в содержании сухого вещества, в том числе липидов (табл. 4.4).

В зависимости от пола обнаружен сопряженный характер изменения количества белка в печени у лещей из Горьковского и Угличского водохранилищ, сухого вещества и углеводов – из Угличского и Иваньковского водохранилищ (рис. 4.2).

С увеличением стадии зрелости гонад выявлены схожие изменения количества минеральных веществ в половых железах леща из Горьковского и Угличского водохранилищ, углеводов – у леща из Горьковского и Иваньковского водохранилищ (табл. 4.4).

Ранее было выявлено, что в теле самцов и самок рыб вне зависимости от их места обитания количество биохимических компонентов различалось незначительно (Козлов, 1972; Домашенко и др., 1975; Yousaf et al., 2011). Пониженное содержание протеина и повышенное углеводов в мышцах самцов было обнаружено у морских и пресноводных рыб, в том числе карповых, в ряде работ (Medford, Mackay, 1978; Панов, 1982; Nargis, 2006; Kudale, Rathod, 2015; Mustafa, 2016; Паюта и др., 2019). При исследовании биохимических показателей тела карповых и камбаловых (*Pleuronectidae*) авторами отмечалось более высокое значение липидов в теле половозрелых рыб по сравнению с неполовозрелыми особями (Khawaja, 1966; Rijnsdorp, Ibelings, 1989; Паюта и др., 2019).

Если для половозрелых рыб характерно преобладание накопления липидов над синтезом белка, то ювенильная стадия характеризуется обратной зависимостью. Подобная динамика у молодых особей связана с более интенсивным энергетическим обменом, вызванным их большей подвижностью и затратами энергии для соматического роста до наступления половой зрелости, чтобы иметь возможность избегать хищников, эффективно

находить пищу, развивать репродуктивную систему для размножения (Dutta, 1994; Shulman, Love, 1999; Комова, 2005; Lloret et al., 2014).

Вероятно, на биохимические показатели в печени рыб особенности среды обитания оказывают большее воздействие, чем пол. Так, в печени трески, обитающей в различных водоемах, высокое содержание липидов и углеводов выявлено как у самцов, так и у самок (Кривобок, Тарковская, 1964; Jangaard et al., 1967; Addison et al., 1968; Богоявленская, Вельтищева, 1972; Dey et al., 1983).

Известно, что обменные процессы в семенниках и яичниках находятся в значительной зависимости от стадии полового цикла. Содержание биохимических компонентов в половых железах изменяется на определенных этапах зрелости гонад вне зависимости от среды обитания вида (Venkatesan et al., 2013). Показано, что в икре и молоках, отобранных из гонад лещей, находящихся на одной стадии зрелости, наблюдалась схожая динамика содержания воды, белка и липидов. В работе рассматривались популяции леща из Волго-Каспийского и Азово-Черноморского районов (Клейменов, 1952). Исследования, посвященное изучению нерки *Oncorhynchus nerka* из водоемов России, США и Канады показали, что в гонадах самок, отобранных в период нерестовой миграции, количество сухого вещества и липидов было больше, чем в половых железах самцов, отобранных в этот же период (Idler, Bitners, 1960; Шершнева, Городовская, 2010). Результаты нашего исследования согласуются с данными других авторов. Продукты липидного и белкового обмена в гонадах лещей одного пола, находящихся на одной стадии зрелости гонад, накапливаются схожим образом. Наши данные противоречат исследованиям, проведенным Н.И. Комовой на лещах Рыбинского водохранилища: в яичниках особей доля липидов оказалась больше, чем в семенниках (Комова, 2005). Вероятно, получившееся различие связано с тем, что в исследованиях на Рыбинском

водохранилище была взята средняя проба гонад и не учитывалась стадия зрелости.

Наши данные демонстрируют сходную динамику содержания воды и липидов в гонадах во время их созревания у однополых особей леща из исследуемых водохранилищ. При этом изменение содержания воды и липидов во время созревания яичников леща из Рыбинского водохранилища отличается: при переходе гонад со II стадии зрелости на III в них обнаружено сокращение воды и увеличение липидов (Комова, 2005). Считается, что в половых железах во время вителлогенеза и фазы желтка в основном синтезируются незаменимые аминокислоты и образуются структурные липиды из свободных жирных кислот. 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 показателей в половых железах особей леща, обитающих в различных водохранилищах, при созревании гонад неоднородна. Наши предположения подтверждаются исследованиями биохимического состава гонад сельди *Clupea harengus* из разных водоемов. При созревании самцов сельди из водоемов США содержание липидов в семенниках сокращалось, Шотландии – увеличивалось (Bruce, 1924; Henderson, Almatar, 1989).

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

Содержание сухого вещества и липидов в мышцах лещей из Горьковского водохранилища с возрастом имело восходящий тренд (табл. 4.7). Минимальное количество белка обнаружено у трехлетних особей леща, затем показатель возрастал. Содержание золы изменялось несущественно с тенденцией к увеличению. Количество углеводов в мышцах характеризовалось нисходящим трендом.



Таблица 4.7 – Биохимические показатели мышц, печени и гонад групп леща, отличающихся по возрасту, из Горьковского водохранилища

Возраст	n	Содержание (%):					
		воды	сухого вещества	липидов	белка	зола	углеводов
Мышцы							
3+	3	80,42±0,83 <sup>a</sup>	19,58±0,83 <sup>a</sup>	0,79±0,07 <sup>a,c</sup>	15,38±0,89 <sup>b</sup>	1,01±0,10 <sup>a</sup>	2,39±0,92 <sup>a</sup>
4+	30	79,15±0,14 <sup>a</sup>	20,85±0,14 <sup>a</sup>	0,76±0,04 <sup>a</sup>	17,15±0,13 <sup>a,b</sup>	1,16±0,05 <sup>a</sup>	1,78±0,13 <sup>a</sup>
5+	15	79,14±0,14 <sup>a</sup>	20,86±0,14 <sup>a</sup>	0,79±0,07 <sup>a,c</sup>	16,86±0,32 <sup>a,b</sup>	1,11±0,11 <sup>a</sup>	2,09±0,27 <sup>a</sup>
6+	10	79,22±0,72 <sup>a,b</sup>	20,78±0,72 <sup>a,b</sup>	0,74±0,10 <sup>a,c</sup>	17,60±0,59 <sup>a,b</sup>	1,12±0,05 <sup>a</sup>	1,33±0,11 <sup>a</sup>
7+	15	78,76±0,22 <sup>a,b</sup>	21,24±0,22 <sup>a,b</sup>	0,94±0,13 <sup>a,c,d</sup>	17,16±0,32 <sup>a,b</sup>	1,16±0,06 <sup>a</sup>	1,97±0,37 <sup>a</sup>
8+	10	78,31±0,31 <sup>b</sup>	21,69±0,31 <sup>b</sup>	1,16±0,19 <sup>c,d</sup>	17,52±0,45 <sup>a</sup>	1,12±0,06 <sup>a</sup>	1,88±0,46 <sup>a</sup>
9+	11	78,47±0,28 <sup>b</sup>	21,53±0,28 <sup>b</sup>	1,25±0,20 <sup>b,d</sup>	17,57±0,31 <sup>a</sup>	1,18±0,05 <sup>a</sup>	1,53±0,35 <sup>a</sup>
10+	10	77,99±0,45 <sup>b</sup>	22,01±0,45 <sup>b</sup>	1,72±0,17 <sup>b</sup>	17,83±0,37 <sup>a</sup>	1,22±0,07 <sup>a</sup>	1,25±0,30 <sup>a</sup>
Печень							
6+	9	79,51±0,18 <sup>a</sup>	20,49±0,18 <sup>a</sup>	1,75±0,18 <sup>b</sup>	8,62±0,04 <sup>a</sup>	0,97±0,20 <sup>a,b</sup>	9,15±0,24 <sup>b</sup>
7+	14	78,98±0,76 <sup>a</sup>	21,02±0,76 <sup>a</sup>	3,74±0,51 <sup>a</sup>	9,82±0,74 <sup>a,b</sup>	0,95±0,09 <sup>a</sup>	6,51±0,78 <sup>a</sup>
8+	9	79,02±1,27 <sup>a</sup>	20,98±1,27 <sup>a</sup>	4,16±0,74 <sup>a</sup>	9,33±0,14 <sup>b</sup>	0,97±0,11 <sup>a</sup>	6,52±0,49 <sup>a</sup>
9+	11	79,33±1,12 <sup>a</sup>	20,67±1,12 <sup>a</sup>	4,70±1,15 <sup>a</sup>	8,00±0,53 <sup>a</sup>	0,54±0,13 <sup>b</sup>	7,43±0,38 <sup>a</sup>
10+	10	80,11±2,21 <sup>a</sup>	19,89±2,21 <sup>a</sup>	5,18±1,98 <sup>a,b</sup>	7,81±0,51 <sup>a</sup>	0,61±0,03 <sup>b</sup>	6,29±0,62 <sup>a</sup>
Гонады самцов							
6+	3	61,86±0,52 <sup>a</sup>	38,14±0,52 <sup>a</sup>	31,05±2,20 <sup>a</sup>	6,10±0,40 <sup>a</sup>	0,51±0,25 <sup>a,b</sup>	0,48±0,07 <sup>a</sup>
7+	4	54,17±1,06 <sup>b</sup>	45,83±1,06 <sup>b</sup>	37,54±2,47 <sup>a</sup>	3,29±0,93 <sup>b</sup>	0,16±0,02 <sup>a</sup>	4,84±2,32 <sup>a</sup>
8+	5	67,60±6,08 <sup>a,b,c</sup>	32,40±6,08 <sup>a,b,c</sup>	24,08±6,44 <sup>a,b</sup>	4,15±1,17 <sup>a,b</sup>	0,32±0,15 <sup>a</sup>	3,85±1,55 <sup>a</sup>
9+	4	64,00±11,04 <sup>a,b,c</sup>	36,00±11,04 <sup>a,b,c</sup>	25,26±13,01 <sup>a,b</sup>	5,98±2,30 <sup>a,b</sup>	0,61±0,27 <sup>a,b</sup>	4,15±1,43 <sup>a</sup>
10+	6	73,76±3,80 <sup>c</sup>	26,24±3,80 <sup>c</sup>	15,95±4,19 <sup>b</sup>	5,96±1,22 <sup>a,b</sup>	0,71±0,05 <sup>b</sup>	3,62±1,85 <sup>a</sup>
Гонады самок							
6+	7	79,44±0,36 <sup>a</sup>	20,56±0,36 <sup>a</sup>	2,39±1,07 <sup>b</sup>	11,94±0,18 <sup>a</sup>	1,02±0,42 <sup>a,b</sup>	5,21±1,19 <sup>a</sup>
7+	9	63,72±0,18 <sup>b</sup>	36,28±0,18 <sup>b</sup>	22,02±4,05 <sup>a</sup>	11,00±0,71 <sup>a,c</sup>	0,61±0,10 <sup>a</sup>	2,65±2,03 <sup>a</sup>
8+	4	62,87±5,80 <sup>b,c</sup>	37,13±5,80 <sup>b,c</sup>	23,27±8,43 <sup>a,b</sup>	7,96±0,27 <sup>b</sup>	0,68±0,12 <sup>a,b</sup>	5,22±3,10 <sup>a</sup>
9+	7	68,44±5,64 <sup>a,b,c</sup>	31,56±5,64 <sup>a,b,c</sup>	21,14±7,02 <sup>a</sup>	7,73±1,47 <sup>b,c</sup>	0,73±0,28 <sup>a,b</sup>	1,96±1,47 <sup>a</sup>
10+	4	76,46±0,01 <sup>c</sup>	23,54±0,01 <sup>c</sup>	12,00±2,38 <sup>a</sup>	7,13±0,71 <sup>b</sup>	1,06±0,12 <sup>b</sup>	3,35±1,78 <sup>a</sup>

Примечание. Здесь и в таблицах 4.8, 4.9: статистически значимые различия (метод Шеффе; критерии Краскела-Уоллеса и Данна) между показателями особей разного возраста отмечены разными надстрочными буквенными индексами,  $p \leq 0,05$ .

В печени леща Горьковского водохранилища не обнаружено значительных изменений количества воды и сухого вещества с возрастом. Выявлено увеличение жировых запасов, белковая составляющая возрастала в период с 6+ до 8+, после чего снижалась до минимума в 10+. Содержание минеральных веществ незначительно изменялось в возрасте с 6+ до 8+, а в 9 лет сокращалось почти в 2 раза. Доля углеводов с возрастом изменялась неравномерно, с тенденцией к снижению.

В семенниках особей леща Горьковского водохранилища содержание воды имело восходящий тренд, липидов – нисходящий. Количество белка изменялось неравномерно в пределах 3,29-6,10%. Доля золы снижалась в период с 6+ до 7+, затем возрастала. Содержание углеводов увеличивалось в 10 раз в возрасте 7+, затем изменялось незначительно.

В гонадах самок количество воды снижалось до возраста 8+, затем возрастало. После резкого увеличения уровня липидов в период с 6+ до 8+, происходило его снижение почти в 2 раза в возрасте 10+. Содержание белка в яичниках имело нисходящий тренд. Доля золы уменьшалась до 7+, затем возрастала, в то время как возрастные изменения в динамике содержания углеводов выражены слабо.

Возрастная динамика количества воды в мышцах леща Угличского водохранилища характеризовалась тенденцией к снижению (табл. 4.8). Количество липидов с возрастом изменялось неравномерно. До возраста 7+ наблюдалось чередование положительных и отрицательных сдвигов в содержании белка, затем показатель достоверно увеличивался до наибольшего значения в 11 лет. Максимальное содержание минеральных веществ выявлено у рыб в возрасте 11+, наименьшее – у молодых особей. Количество углеводов с возрастом имело нисходящий тренд, причем наибольшие значения показателя отмечались в возрасте 5+ и 7+.

Таблица 4.8 – Биохимические показатели мышц, печени и гонад групп леща, отличающихся по возрасту, из Угличского водохранилища

Возраст (n)	n	Содержание (%):					
		воды	сухого вещества	липидов	белка	зола	углеводов
Мышцы							
2+	4	81,11±0,28 <sup>a,b</sup>	18,89±0,28 <sup>a,b</sup>	1,09±0,03 <sup>a</sup>	14,85±0,52 <sup>a,b</sup>	0,86±0,06 <sup>a</sup>	2,10±0,40 <sup>a</sup>
3+	4	80,98±0,44 <sup>a,b</sup>	19,02±0,44 <sup>a,b</sup>	1,00±0,10 <sup>a</sup>	16,11±0,38 <sup>a,b</sup>	0,86±0,07 <sup>a</sup>	1,05±0,27 <sup>a</sup>
5+	5	81,56±0,56 <sup>a,b</sup>	18,44±0,56 <sup>a,b</sup>	1,18±0,04 <sup>a</sup>	13,63±0,90 <sup>a</sup>	0,93±0,06 <sup>a,b</sup>	2,70±1,32 <sup>a</sup>
6+	5	81,60±0,15 <sup>a</sup>	18,40±0,15 <sup>a</sup>	0,92±0,08 <sup>a</sup>	15,49±0,31 <sup>a,b</sup>	0,91±0,03 <sup>a,b</sup>	1,08±0,40 <sup>a</sup>
7+	8	81,08±0,26 <sup>a,b</sup>	18,92±0,26 <sup>a,b</sup>	1,14±0,09 <sup>a</sup>	14,39±0,48 <sup>a</sup>	1,18±0,04 <sup>b</sup>	2,21±0,50 <sup>a</sup>
8+	10	81,01±0,15 <sup>a,b</sup>	18,99±0,15 <sup>a,b</sup>	1,22±0,09 <sup>a</sup>	14,86±0,47 <sup>a,b</sup>	1,10±0,03 <sup>a,b</sup>	1,81±0,44 <sup>a</sup>
9+	3	81,19±0,66 <sup>a,b</sup>	18,81±0,66 <sup>a,b</sup>	0,64±0,17 <sup>a</sup>	16,50±0,60 <sup>a,b</sup>	0,94±0,11 <sup>a,b</sup>	0,73±0,19 <sup>a</sup>
11+	3	77,93±0,76 <sup>b</sup>	22,07±0,76 <sup>b</sup>	1,39±0,36 <sup>a</sup>	18,61±0,24 <sup>b</sup>	1,39±0,19 <sup>a,b</sup>	0,68±0,07 <sup>a</sup>
Печень							
6+	5	82,15±0,05 <sup>a</sup>	17,85±0,05 <sup>a</sup>	5,59±0,22 <sup>a,b</sup>	8,24±0,38 <sup>a,b</sup>	0,65±0,01 <sup>a</sup>	3,38±0,20 <sup>a</sup>
7+	8	83,22±0,76 <sup>a</sup>	16,78±0,76 <sup>a</sup>	5,19±0,46 <sup>a,b</sup>	7,90±0,22 <sup>a,b</sup>	0,69±0,04 <sup>a</sup>	3,01±0,28 <sup>a</sup>
8+	17	82,58±0,54 <sup>a</sup>	17,42±0,54 <sup>a</sup>	5,13±0,37 <sup>a</sup>	7,98±0,23 <sup>a</sup>	0,70±0,05 <sup>a</sup>	3,61±0,61 <sup>a</sup>
9+	7	77,59±0,54 <sup>a</sup>	22,41±0,54 <sup>a</sup>	9,37±0,91 <sup>b</sup>	9,53±0,46 <sup>b</sup>	0,87±0,11 <sup>a</sup>	2,64±0,39 <sup>a</sup>
10+	6	80,32±2,08 <sup>a</sup>	19,68±2,08 <sup>a</sup>	7,44±1,98 <sup>a,b</sup>	8,82±0,24 <sup>a,b</sup>	0,78±0,10 <sup>a</sup>	2,63±0,21 <sup>a</sup>
11+	3	82,11±0,13 <sup>a</sup>	17,89±0,13 <sup>a</sup>	5,32±0,24 <sup>a,b</sup>	8,66±0,31 <sup>a,b</sup>	0,81±0,15 <sup>a</sup>	3,11±0,27 <sup>a</sup>
Гонады самцов							
8+	13	65,88±2,01 <sup>a</sup>	34,12±2,01 <sup>a</sup>	22,30±1,38 <sup>a</sup>	5,30±0,41 <sup>a</sup>	0,94±0,13 <sup>a</sup>	5,59±1,52 <sup>a</sup>
9+	3	72,46±1,13 <sup>b</sup>	27,54±1,13 <sup>b</sup>	9,42±2,07 <sup>b</sup>	15,13±1,15 <sup>b</sup>	1,90±0,48 <sup>b</sup>	1,09±0,90 <sup>b</sup>
Гонады самок							
7+	5	75,63±0,61 <sup>a</sup>	24,37±0,61 <sup>a</sup>	8,63±2,46 <sup>a</sup>	12,45±1,45 <sup>a</sup>	1,12±0,26 <sup>a</sup>	2,18±0,99 <sup>a</sup>
8+	8	74,36±1,96 <sup>a</sup>	25,64±1,96 <sup>a</sup>	7,04±1,85 <sup>a</sup>	12,51±1,10 <sup>a</sup>	0,64±0,23 <sup>a</sup>	5,45±1,32 <sup>a</sup>
9+	5	80,61±2,61 <sup>a</sup>	19,39±2,61 <sup>a</sup>	3,56±0,73 <sup>a</sup>	13,35±1,76 <sup>a</sup>	0,78±0,23 <sup>a</sup>	1,69±0,54 <sup>a</sup>
10+	6	75,87±0,86 <sup>a</sup>	24,13±0,86 <sup>a</sup>	4,35±0,76 <sup>a</sup>	15,98±1,15 <sup>a</sup>	0,95±0,16 <sup>a</sup>	2,85±0,41 <sup>a</sup>
11+	3	76,49±1,32 <sup>a</sup>	23,51±1,32 <sup>a</sup>	2,82±0,09 <sup>a</sup>	16,69±0,42 <sup>a</sup>	1,06±0,11 <sup>a</sup>	2,94±1,13 <sup>a</sup>

В печени леща Угличского водохранилища содержание воды возрастало до 7+, затем сокращалось до минимума в 9+ и вновь повышалось. После снижения количества липидов в печени леща с 6 до 8 лет, наблюдалось почти двукратное достоверное увеличение показателя в возрасте 9+. Содержание белка изменялось обратно пропорционально воде. Доля золы увеличивалась до максимума в возрасте 9 лет, после чего сокращалась и вновь возрастала. В печени лещей происходило чередование снижения и увеличения углеводов с возрастом (табл. 4.8).

В гонадах самцов леща Угличского водохранилища в период с восьми до девяти лет содержание воды, белка и минеральных веществ достоверно увеличивалось, липидов и углеводов – достоверно сокращалось (табл. 4.8).

В яичниках лещей из Угличского водохранилища наблюдалось чередование уменьшения и роста содержания воды. Уровень липидов при общем нисходящем тренде с возраста 8+ изменялся обратно пропорционально количеству воды, в то время как белка возрастал. В период с 7+ до 8+ выявлено сокращение золы в 2 раза с последующим увеличением до возраста 11+. Возрастные изменения содержания углеводов от возраста в гонадах самок лещей были выражены слабо (табл. 4.8).

После повышения содержания воды в мышцах леща Иваньковского водохранилища в возрастной период с 5+ до 7+, происходило чередование уменьшения и накопления показателя (табл. 4.9). Уровень липидов при общем нисходящем тренде достигал наименьшего значения в возрасте 9+. Количество белка снижалось до семи лет, с возраста 8+ происходило чередование увеличения и сокращения показателя. Содержание золы изменялось по параболе: уменьшалось с максимума в возрасте 5+ до минимума в возрасте 9+, затем увеличивалось до 12+. При оценке содержания углеводов в период с пяти до двенадцати лет в скелетных мышцах лещей наблюдалось чередование положительных и отрицательных сдвигов в интервале 1,77-0,09% (табл. 4.9).

Таблица 4.9 – Биохимические показатели мышц, печени и гонад групп леща, отличающихся по возрасту, из Ивановского водохранилища

Возраст	n	Содержание (%):					
		воды	сухого вещества	липидов	белка	золы	углеводов
Мышцы							
5+	4	79,03±0,22 <sup>a</sup>	20,97±0,22 <sup>a</sup>	1,35±0,23 <sup>a</sup>	18,03±0,05 <sup>a</sup>	1,50±0,16 <sup>a</sup>	0,09±0,01 <sup>a</sup>
6+	6	80,87±0,79 <sup>a</sup>	19,13±0,79 <sup>a</sup>	1,32±0,24 <sup>a</sup>	15,39±0,90 <sup>a,b</sup>	1,31±0,15 <sup>a,b</sup>	1,11±0,52 <sup>a,b</sup>
7+	6	81,73±0,41 <sup>a</sup>	18,27±0,41 <sup>a</sup>	1,16±0,05 <sup>a</sup>	15,11±0,31 <sup>b</sup>	1,07±0,06 <sup>a,b</sup>	0,93±0,21 <sup>a,b</sup>
8+	5	80,89±0,27 <sup>a</sup>	19,11±0,27 <sup>a</sup>	1,01±0,10 <sup>a</sup>	16,26±0,52 <sup>a,b</sup>	1,00±0,05 <sup>a,b</sup>	0,83±0,32 <sup>a,b</sup>
9+	7	81,20±0,55 <sup>a</sup>	18,80±0,55 <sup>a</sup>	0,79±0,06 <sup>a</sup>	15,30±0,77 <sup>a,b</sup>	0,94±0,04 <sup>b</sup>	1,77±0,45 <sup>b</sup>
10+	6	80,84±0,25 <sup>a</sup>	19,16±0,25 <sup>a</sup>	1,08±0,27 <sup>a</sup>	15,94±0,14 <sup>a,b</sup>	1,02±0,04 <sup>a,b</sup>	1,13±0,19 <sup>a,b</sup>
11+	5	81,14±1,25 <sup>a</sup>	18,86±1,25 <sup>a</sup>	0,74±0,33 <sup>a</sup>	15,78±0,98 <sup>a,b</sup>	1,04±0,20 <sup>a,b</sup>	1,30±0,26 <sup>a,b</sup>
12+	4	81,23±0,39 <sup>a</sup>	18,77±0,39 <sup>a</sup>	0,92±0,32 <sup>a</sup>	16,11±0,28 <sup>a,b</sup>	1,10±0,03 <sup>a,b</sup>	0,65±0,25 <sup>a,b</sup>
Печень							
4+	11	86,53±0,11 <sup>a</sup>	13,47±0,11 <sup>a</sup>	2,44±0,12 <sup>a</sup>	7,35±0,13 <sup>a</sup>	0,75±0,16 <sup>a</sup>	2,94±0,03 <sup>a</sup>
5+	5	85,18±0,08 <sup>a</sup>	14,82±0,08 <sup>a</sup>	3,15±0,08 <sup>a</sup>	8,03±0,04 <sup>a</sup>	1,04±0,03 <sup>a</sup>	2,61±0,02 <sup>a</sup>
6+	6	81,28±0,04 <sup>a</sup>	18,72±0,04 <sup>a</sup>	5,73±0,02 <sup>a</sup>	9,60±0,22 <sup>a</sup>	0,98±0,08 <sup>a</sup>	2,42±0,20 <sup>a</sup>
7+	9	79,84±2,44 <sup>a</sup>	20,16±2,44 <sup>a</sup>	6,31±1,48 <sup>a</sup>	9,17±0,79 <sup>a</sup>	0,76±0,08 <sup>a</sup>	3,93±0,38 <sup>a</sup>
8+	20	82,37±0,57 <sup>a</sup>	17,63±0,57 <sup>a</sup>	5,27±0,44 <sup>a</sup>	8,39±0,53 <sup>a</sup>	0,68±0,03 <sup>a</sup>	3,29±0,26 <sup>a</sup>
9+	12	83,20±0,29 <sup>a</sup>	16,80±0,29 <sup>a</sup>	4,78±0,37 <sup>a</sup>	7,67±0,30 <sup>a</sup>	0,69±0,07 <sup>a</sup>	3,66±0,27 <sup>a</sup>
10+	9	81,91±1,03 <sup>a</sup>	18,09±1,03 <sup>a</sup>	5,98±0,91 <sup>a</sup>	7,84±0,31 <sup>a</sup>	0,72±0,05 <sup>a</sup>	3,55±0,18 <sup>a</sup>
11+	4	84,27±0,95 <sup>a</sup>	15,73±0,95 <sup>a</sup>	4,72±0,89 <sup>a</sup>	7,69±0,13 <sup>a</sup>	0,85±0,04 <sup>a</sup>	2,47±0,19 <sup>a</sup>
12+	3	91,64±0,00 <sup>a</sup>	17,71±0,00 <sup>a</sup>	2,56±0,04 <sup>a</sup>	4,32±0,18 <sup>a</sup>	0,40±0,02 <sup>a</sup>	1,09±0,24 <sup>a</sup>
Гонады самцов							
8+	10	70,84±6,75 <sup>a</sup>	29,16±6,75 <sup>a</sup>	17,42±5,98 <sup>a</sup>	8,92±0,39 <sup>a</sup>	1,09±0,08 <sup>a</sup>	1,73±1,27 <sup>a</sup>
9+	3	61,22±6,41 <sup>a</sup>	38,78±6,41 <sup>a</sup>	26,14±5,49 <sup>a</sup>	7,27±1,29 <sup>a</sup>	0,84±0,11 <sup>a</sup>	4,54±2,58 <sup>a</sup>
10+	3	67,54±0,05 <sup>a</sup>	32,46±0,05 <sup>a</sup>	23,70±0,30 <sup>a</sup>	6,63±0,18 <sup>a</sup>	0,90±0,16 <sup>a</sup>	1,24±0,69 <sup>a</sup>
Гонады самок							
4+	8	64,64±0,14 <sup>a</sup>	29,16±0,14 <sup>a</sup>	19,90±1,65 <sup>a</sup>	10,53±0,40 <sup>a</sup>	1,48±0,22 <sup>a</sup>	3,46±0,89 <sup>a</sup>
5+	4	72,78±0,01 <sup>a</sup>	27,22±0,01 <sup>a</sup>	13,48±0,18 <sup>a</sup>	10,94±0,08 <sup>a</sup>	1,39±0,69 <sup>a</sup>	1,41±0,95 <sup>a</sup>
6+	3	69,55±0,00 <sup>a</sup>	30,45±0,00 <sup>a</sup>	18,37±0,73 <sup>a</sup>	10,00±0,62 <sup>a</sup>	1,07±0,07 <sup>a</sup>	1,01±0,18 <sup>a</sup>
7+	6	80,13±1,47 <sup>a</sup>	19,87±1,47 <sup>a</sup>	5,99±1,51 <sup>a</sup>	10,60±0,65 <sup>a</sup>	1,40±0,12 <sup>a</sup>	1,89±0,54 <sup>a</sup>
8+	10	72,58±1,33 <sup>a</sup>	27,42±1,33 <sup>a</sup>	11,21±1,93 <sup>a</sup>	11,16±0,80 <sup>a</sup>	1,13±0,20 <sup>a</sup>	3,92±1,37 <sup>a</sup>
9+	9	74,61±2,18 <sup>a</sup>	25,39±2,18 <sup>a</sup>	10,23±3,17 <sup>a</sup>	12,68±0,71 <sup>a</sup>	1,80±0,37 <sup>a</sup>	0,68±0,46 <sup>a</sup>
10+	6	73,27±2,92 <sup>a</sup>	26,73±2,92 <sup>a</sup>	11,48±3,85 <sup>a</sup>	12,74±0,86 <sup>a</sup>	0,89±0,17 <sup>a</sup>	1,63±0,82 <sup>a</sup>
11+	4	80,53±2,23 <sup>a</sup>	19,47±2,23 <sup>a</sup>	6,37±0,41 <sup>a</sup>	11,38±2,04 <sup>a</sup>	0,64±0,29 <sup>a</sup>	1,08±0,91 <sup>a</sup>
12+	3	64,60±8,62 <sup>a</sup>	35,40±8,62 <sup>a</sup>	14,62±5,76 <sup>a</sup>	16,69±3,23 <sup>a</sup>	1,41±0,23 <sup>a</sup>	2,68±0,97 <sup>a</sup>

В печени леща Иваньковского водохранилища уровень воды снижался до возраста 7+, затем показатель характеризовался восходящим трендом (табл. 4.9). Содержание липидов в печени лещей изменялось обратно пропорционально воде. С возрастом было отмечено чередование положительных и отрицательных сдвигов протеина в пределах 4,32-9,60% и золы в интервале от 0,40 до 1,04%, причем наименьшее значение обоих показателей обнаружено у 12-летних особей. Количество углеводов увеличивалось до возраста 7+, затем показатель характеризовался нисходящим трендом, минимум достигался в возрасте 12+ (табл. 4.9).

В семенниках леща Иваньковского водохранилища в период с 8 до 10 лет происходило чередование сокращения и увеличения доли воды и минеральных веществ. Содержание липидов и углеводов повышалось до возраста 9+, после чего сокращалось в 10+, белка – уменьшалось с возрастом (табл. 4.9).

В яичниках леща Иваньковского водохранилища выявлена обратная зависимость между возрастными изменениями воды и липидов. Содержание белка имело тенденцию к увеличению с возрастом, достигая максимума в 12+. Количество золы и углеводистой части с возрастом изменялось неравномерно в пределах 0,64-1,80% для минеральных веществ и 0,68-3,92% для углеводов (табл. 4.9).

В результате исследований обнаружено, что факторы среды оказывают более сильное влияние на содержание органических и минеральных веществ в мышцах, печени и гонадах леща, чем возраст. Лишь в печени особей леща из исследуемых водохранилищ выявлены некоторые общие закономерности: наибольшее содержание биохимических компонентов достигается у особей в возрасте от 6 до 10 лет (рис. 4.4). Кроме этого, в органе обнаружена зависимость, определяемая обратной связью содержания воды и белка.

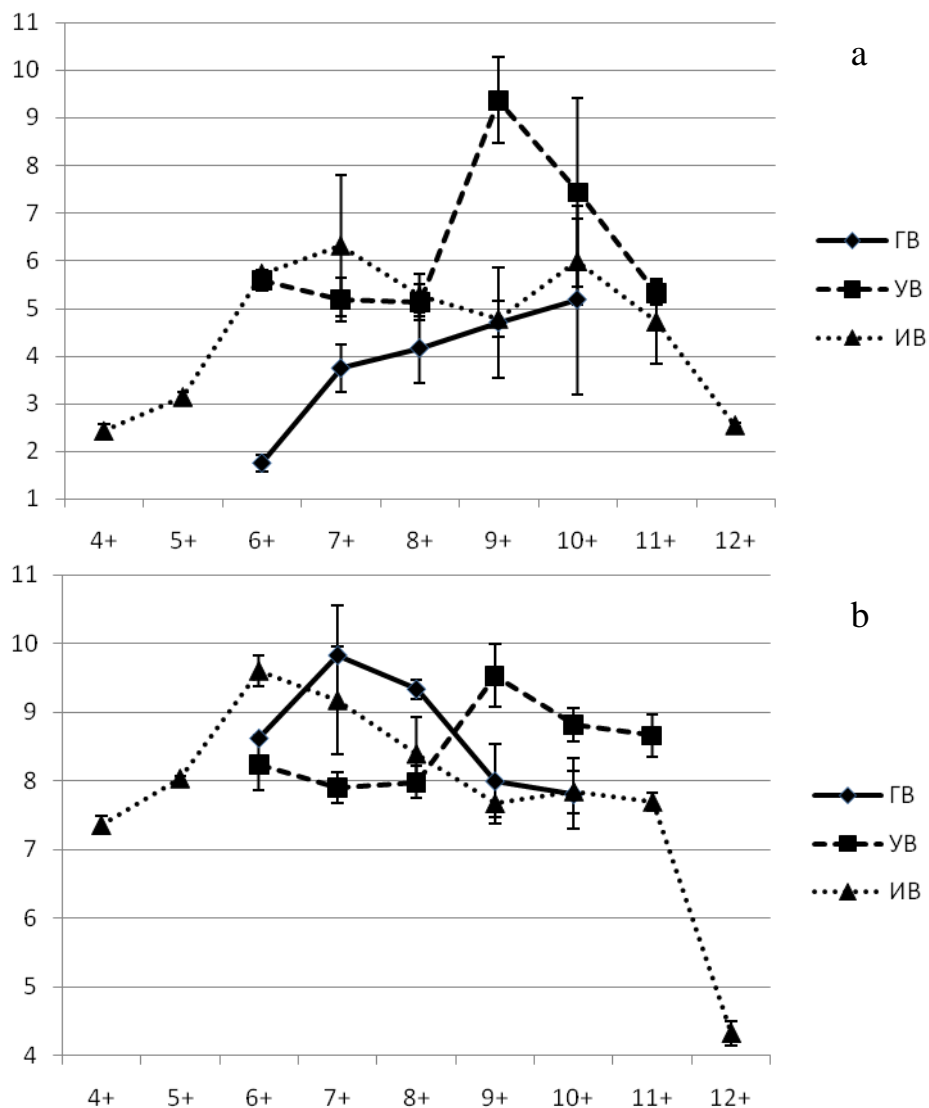


Рисунок 4.4 – Содержание (%) липидов (а) и белка (б) в печени леща разного возраста из Горьковского (ГВ), Угличского (УВ) и Иваньковского (ИВ) водохранилищ

Изменения содержания биохимических компонентов, схожие с печенью, выявлены в гонадах леща. В семенниках и яичниках особей наблюдается увеличение показателей у молодых особей с их последующим снижением у старших групп (рис. 4.5, 4.6).

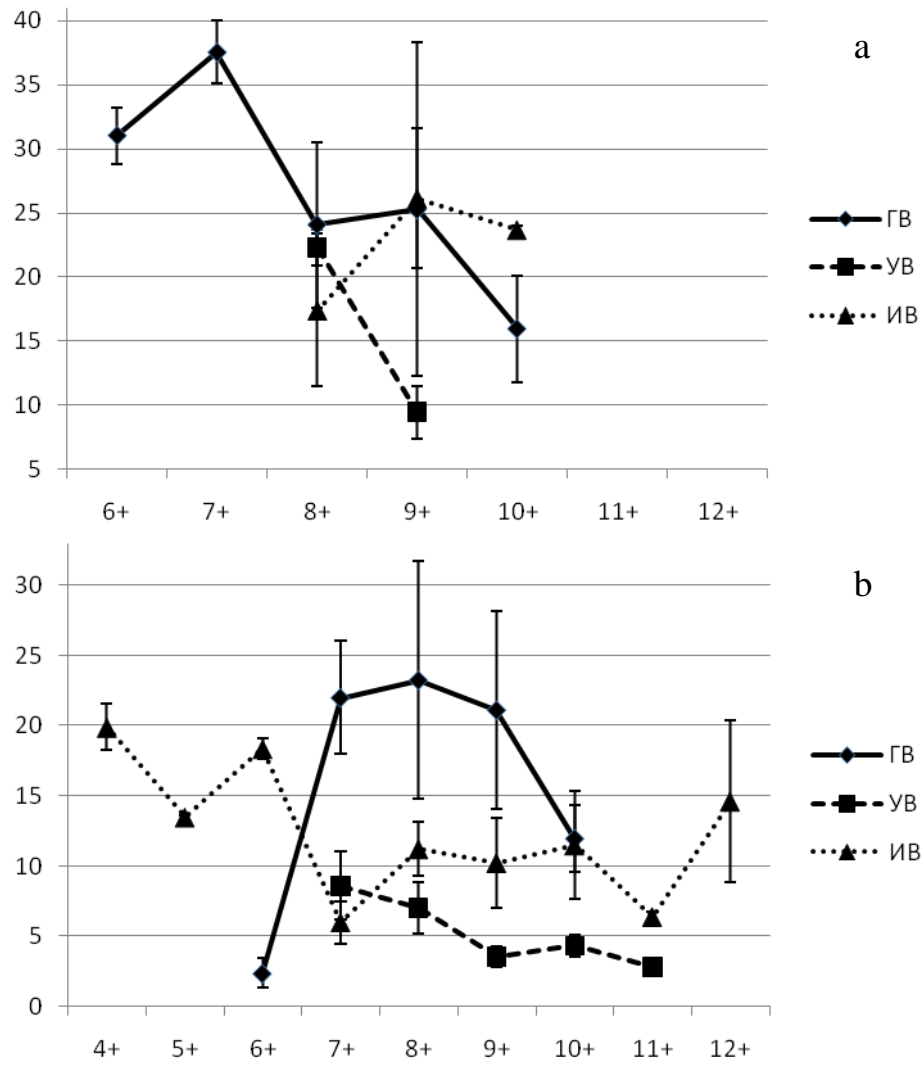


Рисунок 4.5 – Содержание липидов (%) в семенниках (а) и яичниках (б) леща разного возраста из Горьковского (ГВ), Угличского (УВ) и Иваньковского (ИВ) водохранилищ



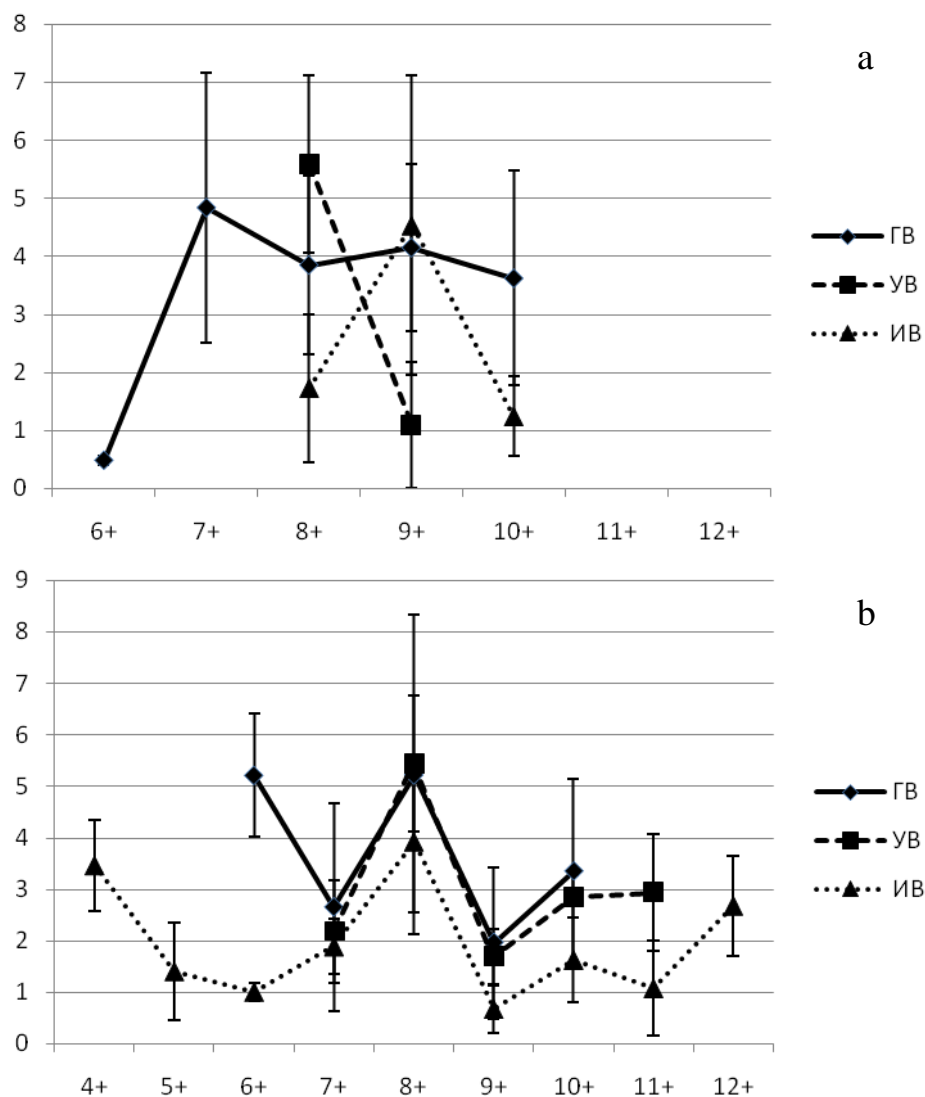


Рисунок 4.6 – Содержание углеводов (%) в семенниках (а) и яичниках (б) леща разного возраста из Горьковского (ГВ), Угличского (УВ) и Ивановского (ИВ) водохранилищ

В мышечной ткани леща из Горьковского водохранилища обнаружена тенденция к сокращению содержания воды, в то время как у сородичей из Ивановского водохранилища – к увеличению. У леща из Угличского водохранилища с возрастом показатель изменялся неравномерно (рис 4.7).

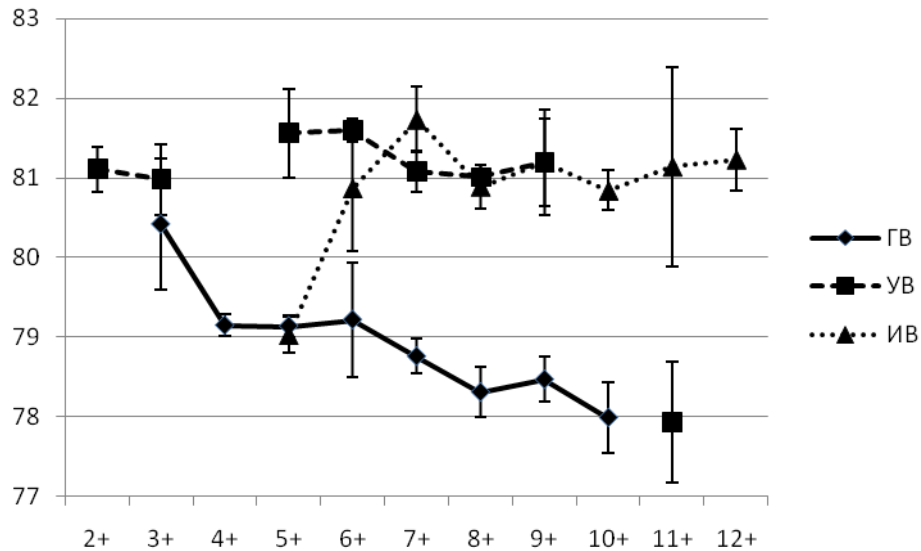


Рисунок 4.7 – Содержание воды (%) в мышечной ткани леща разного возраста из Горьковского (ГВ), Угличского (УВ) и Иваньковского (ИВ) водохранилищ

При исследовании трески, обитающей в северных морях, было выявлено увеличение оводненности мышц с возрастом (Борисов, Шатуновский, 1973). Авторы предположили, что повышенное содержание воды в мышцах рыб старших возрастных групп может быть связано с расходом мышечного белка при стрессе, например, голодании, или нересте. Подобные изменения в обменных процессах в организме рыб указывают на истощение особей, из-за которого возрастает вероятность их гибели под воздействием биотических и абиотических факторов. Снижение количества воды с возрастом в мышцах леща из Горьковского и Угличского водохранилищ может свидетельствовать о более благоприятных условиях местообитания, по сравнению с Иваньковским водохранилищем.

Динамика показателей липидного, белкового и минерального обмена в скелетных мышцах леща из Горьковского и Угличского водохранилищ в целом имела сопряженный характер. В Горьковском и Угличском водохранилищах наблюдаются наибольшее количество биохимических компонентов в мышцах особей старших групп, в Иваньковском водохранилище – у пятилетних особей (рис. 4.8).

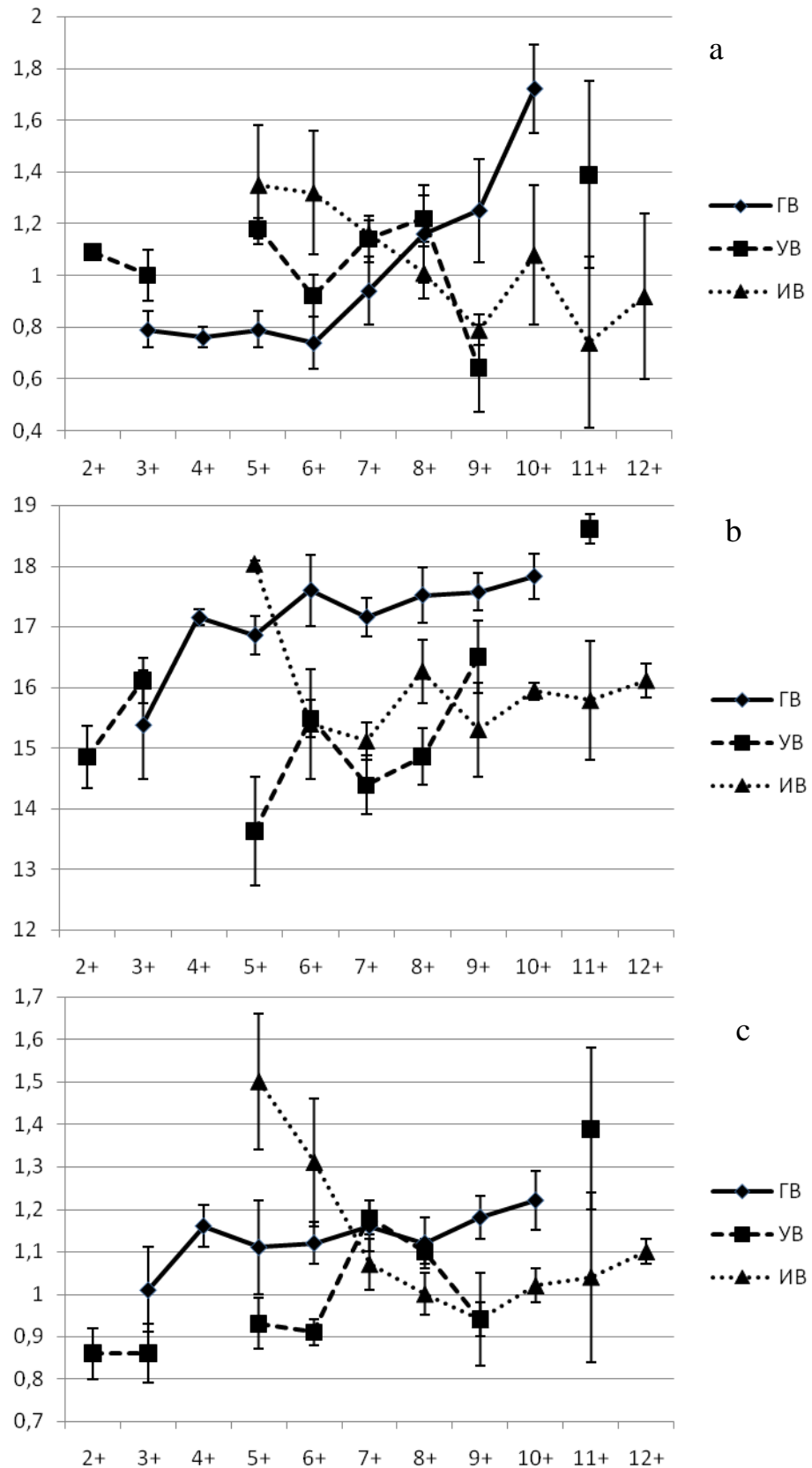


Рисунок 4.8 – Содержание (%) липидов (а), белка (б) и минеральных веществ (с) в мышечной ткани леща разного возраста из Горьковского (ГВ), Угличского (УВ) и Ивановского (ИВ) водохранилищ

Известно, что в зоне влияния подогретых вод в Иваньковском водохранилище благоприятные условия (развитая кормовая база, увеличенный период нагула) для молоди теплолюбивых видов, в том числе леща, способствуют ее скоплению (Саппо, 1976; Голованов и др., 2005; Hölker, 2006; Golovanov, 2013). Вероятно, с этим связана аккумуляция жировых и белковых запасов в мышцах пятилетних особей леща в Иваньковском водохранилище, в то время как в Горьковском и Угличском водохранилищах наибольшее количество этих компонентов обнаружено в мышцах десяти- и одиннадцатилетних рыб.

Относительно низкие значения липидов и белка в мышцах леща в возрасте от 2+ до 4+ из Горьковского и Угличского водохранилищ, вероятно, связаны с напряженными условиями питания молодых особей, так как богатый биоценоз фитофильных личинок хирономид и кладоцер недоступен для молоди из-за строения тела в данный период развития (Житенева и др., 1984; Житенева, 1998).

Таким образом, можно предположить, что факторы среды (температура, концентрация кислорода, загрязняющих веществ, условия питания) оказывают более сильное влияние на биохимические показатели в мышцах и печени, чем возраст особей. Так, рядом авторов выявлена различная динамика накопления белка с увеличением возраста в теле щуки, обитающей в различных условиях водоемов Великобритании и Болгарии (Salam, Davies, 1994; Hadjinikolova, Zaikov, 2006). В печени трески, обитающей в Балтийском море, с возрастом количество липидов изменялось неравномерно с тенденцией к сокращению, в Беринговом море – увеличивалось (Кривобок, Тарковская, 1964; Богоявленская, Вельтищева, 1972). Возрастная динамика содержания гликогена в печени *Carpoeta umbla* из турецких озер, отличающихся условиями местообитания, была различна (Coban, Sen, 2011). Возможно, схожие изменения, происходящие в печени леща из водохранилищ Верхней Волги, а именно, накопление биохимических

компонентов у особей среднего возраста является особенностью экологии данного вида.

В гонадах исследуемых нами самок и самцов леща обнаружена схожая динамика содержания липидов и углеводов с возрастом. Увеличение липидов и углеводов до определенного возраста было показано в научных исследованиях половых желез морских рыб (Шатуновский, 1980). Данные по содержанию белка в семенниках и яичниках позволяют говорить о неравноценности гонад особей леща разного возраста. Тем не менее, по сравнению с содержанием липидов количество белка характеризуется большей стабильностью. Интересно отметить более высокое содержание протеина в яичниках леща возраста 10+ и 11+ из Угличского и Иваньковского водохранилища по сравнению с гонадами самок леща других возрастов. В ряде исследований выявлено увеличение белка в яичниках с повышением размера морских рыб (Грауман, 1972; Домашенко и др., 1975). В семенниках и яичниках лещей выявлена тенденция аккумуляции липидов, соответствующая накоплению сухого вещества и обратно пропорциональная воде, что соответствует ряду исследований гонад морских рыб (Шульман и др., 1970; Кривобок, Тарковская, 1970). Вероятно, это связано с тем, что сухое вещество в половых железах рыб представлено в большей степени липидами.

**В заключение раздела** перечислены основные выводы, полученные в ходе выполнения работы. На биохимические показатели мышц, печени и гонад леща в большей степени влияет совокупность различных факторов, характерная для каждого водохранилища, чем пол, возраст, стадия зрелости гонад особей. В мышцах леща из Горьковского водохранилища общее количество белка, золы и углеводов было больше, чем у сородичей из других водоемов, содержание липидов – меньше, чем у лещей из Угличского водохранилища. В печени леща из Горьковского водохранилища содержалось наибольшее количество минеральных веществ и углеводов, из Угличского – липидов и белка. В гонадах леща из Горьковского

водохранилища содержалось больше липидов, из Угличского водохранилища – белка. В семенниках особей леща из Угличского водохранилища выявлено наибольшее содержание золы и углеводов; в яичниках леща из Горьковского водохранилища – углеводов, из Иваньковского – золы.

Биохимические показатели в мышцах леща разного пола оказались близки. В мышечной ткани самцов содержание белка было меньше, углеводов больше, чем у самок.

На биохимические показатели в печени факторы среды обитания оказывают большее воздействие, чем пол. Половые различия были выражены схожим образом лишь в минеральном обмене. В гонадах половой диморфизм биохимического состава оказался сильнее, чем воздействие температуры воды, концентрации кислорода и загрязняющих веществ: содержание липидов в семенниках оказалось выше, белка – достоверно ниже, чем в яичниках.

В процессе созревания в гонадах леща из исследуемых водоемов схожим образом изменялось лишь количество сухого вещества и липидов. В половых железах леща из Горьковского и Иваньковского водохранилищ увеличивалось содержание углеводов, из Угличского – уменьшалось. В семенниках леща из Горьковского и Угличского водохранилищ увеличивалась доля белка и минеральных веществ, из Иваньковского – уменьшалась. В гонадах самок леща из Угличского и Иваньковского водохранилищ возрастало содержание белка, из Горьковского – сокращалось.

Выявлено, что факторы среды влияют сильнее на содержание биохимических компонентов в тканях лещей, чем возраст. Можно лишь отметить общую закономерность в печени: наибольшее содержание биохимических компонентов достигается у особей в возрасте от 6 до 10 лет. Высокие значения биохимических компонентов наблюдались у особей старших возрастных групп в Горьковском и Угличском водохранилищах, в то время как в Иваньковском водохранилище – у пятилетних лещей, что может быть связано с благоприятным воздействием факторов среды

местообитания на молодь леща. Возрастная динамика содержания белка в гонадах в зависимости от пола и условий местообитания имела как восходящий, так и нисходящий тренд, но по сравнению с количественным изменением липидов характеризовалась большей стабильностью.

В целом, в организме особей леща выявлена обратная зависимость между количеством липидов и воды, отражающая факт, что липиды в тканях обладают выраженной гидрофобностью, влияющей на биохимический состав. Можно предположить, что сокращение биохимических компонентов обусловлено адаптивными перестройками организма, и свидетельствует о том, что энергия, получаемая из них, пошла на поддержание систем и органов для смягчения неблагоприятного воздействия факторов.

## ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ СОДЕРЖАНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БИОХИМИЧЕСКИХ КОМПОНЕНТОВ В МЫШЦАХ, ПЕЧЕНИ И ГОНАДАХ ЛЕЩА В РАЗЛИЧНЫЕ ПЕРИОДЫ ГОДОВОГО ЦИКЛА

Лещ относится к рыбам, не имеющим резко выраженного порционного метания. Нерест одной особи может происходить в несколько приемов в течение ряда суток. В водоемах Верхней Волги у лещей нерест преимущественно единовременный, тем не менее, встречаются особи с неодновременным созреванием ооцитов (Нгуен, 1969; Яковлев и др., 2001).

Нами было исследовано 55 самцов и 53 самки леща в различные периоды годового цикла (преднерестовый, нерестовый, посленерестовый и нагульный), соответствующие различным физиологическим состояниям особей (табл. 5.1).

Таблица 5.1 – Размеры тела и масса леща в различные периоды годового цикла

Стадия зрелости гонад	Период	Время вылова	Количество особей	Длина, см	Масса, г	Масса порки, г
Самцы						
III	Перед нерестом	Март, апрель	12	35,5±0,8	1003±45	890±52
IV	Нерестовый	Май	12	38,5±0,6	1271±36	1153±35
VI-II	После нереста	Май, июнь	12	37,6±0,6	1201±64	1095±57
III	Нагульный	Сентябрь	19	36,8±0,4	840±42	776±30
Самки						
III	Перед нерестом	Март, апрель	12	37,6±0,5	1198±40	1022±37
IV	Нерестовый	Май	12	38,9±0,5	1191±76	1070±61
VI-II	После нереста	Май, июнь	12	38,6±0,9	1239±67	1129±58
III	Нагульный	Сентябрь	17	37,2±0,5	916±36	801±31

Колебания индекса физиологического состояния в разные периоды годового цикла для обоих полов не были значительными (табл. 5.2).



Таблица 5.2 – Индекс физиологического состояния, ГСИ и ГПИ леща в различные периоды годового цикла

Стадия зрелости гонад	Период	Время вылова	Индекс физиологического состояния		ГСИ	ГПИ
			по Фультону	по Кларк		
Самцы						
III	Перед нерестом	Март, апрель	2,24±0,08 <sup>a</sup>	1,98±0,04 <sup>a</sup>	2,65±0,20 <sup>a,c</sup>	1,68±0,31 <sup>a</sup>
IV	Нерестовый	Май	2,24±0,07 <sup>a</sup>	2,03±0,06 <sup>a</sup>	9,14±0,29 <sup>a</sup>	8,34±0,48 <sup>b</sup>
VI-II	После нереста	Июнь	2,25±0,06 <sup>a</sup>	2,05±0,04 <sup>a</sup>	0,41±0,06 <sup>b</sup>	1,69±0,21 <sup>a</sup>
III	Нагульный	Сентябрь	1,67±0,06 <sup>b</sup>	1,54±0,02 <sup>b</sup>	1,09±0,24 <sup>b,c</sup>	1,67±0,26 <sup>a</sup>
Самки						
III	Перед нерестом	Март, апрель	2,26±0,02 <sup>a</sup>	1,93±0,02 <sup>a</sup>	5,60±0,78 <sup>b</sup>	2,17±0,21 <sup>a,b</sup>
IV	Нерестовый	Май	2,01±0,05 <sup>a,b</sup>	1,81±0,04 <sup>a,b</sup>	3,56±0,42 <sup>a,b</sup>	1,52±0,11 <sup>a</sup>
VI-II	После нереста	Июнь	2,16±0,06 <sup>a</sup>	1,97±0,05 <sup>a</sup>	1,58±0,12 <sup>a</sup>	1,60±0,11 <sup>a</sup>
III	Нагульный	Сентябрь	1,77±0,03 <sup>b</sup>	1,55±0,03 <sup>b</sup>	1,32±0,85 <sup>a</sup>	1,11±0,44 <sup>b</sup>

Примечание. Здесь и в таблицах 5.3, 5.4: статистически значимые различия (критерии Краскела-Уоллеса и Данна) между показателями в разные периоды годового цикла отмечены разными надстрочными буквенными индексами,  $p \leq 0,05$ .

Тем не менее, наименьшие индексы физиологического состояния выявлены у лещей во время осеннего нагула, наибольшие у самцов во время нереста, у самок – по Фультону перед нерестом, по Кларк – в посленерестовый период.

В среднем, перед нерестом в мышечной ткани особей леща разного пола содержание органических и минеральных компонентов оказалось близко. В нерестовый период в мышцах самцов содержание липидов и белка было больше, чем в мышечной ткани самок, причем по запасам липидов более чем в 2 раза. После нереста в мышечной ткани самок интенсивнее накапливалась доля белка, минеральных веществ и углеводов, чем у самцов, а в нагульный период их содержание у особей разного пола отличалось незначительно (таблицы 5.3, 5.4).

Таблица 5.3 – Биохимические показатели мышц, печени и гонад самцов леща в различные периоды годового цикла

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

Таблица 5.4 – Биохимические показатели мышц, печени и гонад самок леща в различные периоды годового цикла

Время вылова, стадия зрелости	Содержание (%):					
	воды	сухого вещества	липидов	белка	золы	углеводов
<b>Мышцы</b>						
Март-апрель, III	81,53±0,68 <sup>a</sup>	18,47±0,68 <sup>a</sup>	1,52±0,28 <sup>a</sup>	14,92±0,59 <sup>a</sup>	1,05±0,03 <sup>a</sup>	0,98±0,20 <sup>a</sup>
Май, IV	81,15±0,43 <sup>a,b</sup>	18,85±0,43 <sup>a,b</sup>	1,31±0,36 <sup>a</sup>	15,20±0,51 <sup>a,b</sup>	1,08±0,04 <sup>a</sup>	1,26±0,42 <sup>a</sup>
Май-июнь, VI	81,28±0,73 <sup>a,b</sup>	18,72±0,73 <sup>a,b</sup>	1,15±0,11 <sup>a</sup>	15,37±0,28 <sup>a,b</sup>	0,92±0,05 <sup>a</sup>	1,27±0,59 <sup>a</sup>
Сентябрь, III	79,14±0,41 <sup>b</sup>	20,86±0,41 <sup>b</sup>	1,73±0,22 <sup>a</sup>	16,61±0,26 <sup>b</sup>	1,29±0,11 <sup>a</sup>	1,23±0,21 <sup>a</sup>
<b>Печень</b>						
Март-апрель, III	85,44±0,59 <sup>a,b</sup>	14,56±0,59 <sup>a,b</sup>	2,36±0,69 <sup>a,b</sup>	8,68±0,36 <sup>a</sup>	0,93±0,10 <sup>a</sup>	2,59±0,31 <sup>a</sup>
Май, IV	87,99±0,48 <sup>a</sup>	12,01±0,48 <sup>a</sup>	1,41±0,22 <sup>b</sup>	7,87±0,36 <sup>a</sup>	0,68±0,04 <sup>a,b</sup>	2,04±0,44 <sup>a</sup>
Май-июнь, VI	80,99±1,74 <sup>a,b</sup>	19,01±1,74 <sup>a,b</sup>	5,72±1,80 <sup>a</sup>	9,05±0,63 <sup>a</sup>	0,42±0,05 <sup>b</sup>	3,83±0,42 <sup>a,b</sup>
Сентябрь, III	77,30±1,39 <sup>b</sup>	22,70±1,39 <sup>b</sup>	5,63±0,73 <sup>a</sup>	7,50±0,85 <sup>a</sup>	0,97±0,11 <sup>a</sup>	8,59±0,94 <sup>b</sup>
<b>Гонады</b>						
Март-апрель, III	68,70±3,41 <sup>a</sup>	31,30±3,41 <sup>a</sup>	1,11±0,32 <sup>a</sup>	16,72±5,63 <sup>a</sup>	1,60±0,25 <sup>a</sup>	11,87±7,35 <sup>a</sup>
Май, IV	90,08±1,17 <sup>b</sup>	9,92±1,17 <sup>b</sup>	1,57±0,94 <sup>a</sup>	6,70±0,79 <sup>a</sup>	0,94±0,14 <sup>a</sup>	0,71±0,23 <sup>b</sup>
Май-июнь, VI	81,08±0,97 <sup>a,b</sup>	18,92±0,97 <sup>a,b</sup>	6,71±1,03 <sup>a,b</sup>	10,14±0,16 <sup>a</sup>	1,06±0,10 <sup>a</sup>	1,00±0,22 <sup>a,b</sup>
Сентябрь, III	69,88±2,34 <sup>a</sup>	30,12±2,34 <sup>a</sup>	12,54±3,35 <sup>b</sup>	12,73±2,21 <sup>a</sup>	0,83±0,23 <sup>a</sup>	4,02±0,95 <sup>a,b</sup>

На протяжении каждого периода печень самок отличалась повышенным содержанием сухого вещества и липидов, исключая преднерестовый период. После нереста и в нагульный период печень самцов накапливала большее количество белка и минеральных веществ по сравнению с самками.

Семенники в течение годового цикла характеризовались высоким содержанием липидов, яичники – протеина и золы, а также углеводов (кроме посленерестового периода).

Таким образом, в разные периоды годового цикла половые различия биохимических показателей были более существенны в печени и гонадах лещей, чем в мышечной ткани. Стоит отметить, что в процессе созревания гонад эти показатели у самок леща характеризовались большей стабильностью, чем у самцов.

В преднерестовый период (март-апрель) мышечная ткань самцов характеризовалась наименьшим содержанием липидов и белка, в то время как печень более низкими значениями этих показателей, по сравнению с периодом нагула. В семенниках перед нерестом содержалось наибольшее количество белка и золы и среднее количество липидов (табл. 5.3). Индексы органов увеличились по сравнению с периодом нагула (табл. 5.2).

Во время нереста в мышцах самцов накапливалось количество липидов и белка, но расходовалась углеводистая часть. В печени и гонадах в данный период происходило значительное сокращение органических и минеральных веществ и повышалось обводнение органов, сопровождающееся увеличением их индексов (таблицы 5.2, 5.3).

После нереста в мышцах самцов количество биохимических компонентов сокращалось, в печени и гонадах – значительно увеличивалось. В данный период в печени аккумулировалось наибольшее содержание липидов и белка. В семенниках увеличивалось количество биохимических компонентов, при этом содержание липидов выросло более чем в 6 раз по сравнению с предыдущим периодом (табл. 5.3). Несмотря на увеличение

доли питательных веществ в органах после нереста, ГПИ и, главным образом, ГСИ значительно сократились (табл. 5.2).

Во время нагульного периода в мышцах самцов произошло увеличение жирности и достижение максимального содержания белка, по сравнению с другими периодами годового цикла (табл. 5.3). Повторное созревание семенников, характеризующееся увеличением ГСИ и повышением количества липидов и белка, сопровождалось сокращением этих веществ в печени и незначительным уменьшением ГПИ (табл. 5.2). Интересно отметить, что наибольшее содержание углеводной части и в печени и в половых железах самцов леща достигалось в нагульный период.

В преднерестовом периоде мышечная ткань самок леща характеризовалась пониженным содержанием сухого вещества, в том числе белка и углеводов, печень – более низкими значениями липидов и углеводов, но повышенным количеством белка по сравнению с нагульным периодом (табл. 5.4). Яичники и печень перед нерестом достигали наибольших размеров. В гонадах самок леща в данный период содержалась наибольшая концентрация сухих веществ, в том числе белка, золы и углеводов, липидов – наименьшая (табл. 5.2).

Во время нереста в мышечной ткани самок уменьшилось содержание липидов, в то время как белка, золы и углеводов незначительно увеличилось (табл. 5.4). Сокращение индексов органов сопровождалось истощением запасов белка, минеральных веществ и углеводной части и увеличением доли воды, тем не менее, количественные изменения биохимических компонентов у самок были менее интенсивными, чем у самцов (табл. 5.2-5.4). Кроме этого, в печени уменьшилось содержание липидов, в то время как в гонадах – увеличивалось.

После нереста в мышцах самок незначительно увеличилось содержание воды, белка и углеводов, но сократилось количество липидов и минеральных веществ (табл. 5.4). Несмотря на то, что данный период характеризовался снижением ГСИ и небольшим увеличением ГПИ, и в печени, и в гонадах

увеличилась доля сухого вещества, липидов, белка и углеводов (табл. 5.2, 5.4).

В нагульный период в мышечной ткани самок лещей достигалось наибольшее содержание липидов, белка и минеральных веществ, в печени – золы и углеводов, в гонадах – липидов (табл. 5.4). Созревание яичников сопровождалось накоплением в них протеина и углеводов и расходом жировых и белковых запасов из печени, при этом индексы органов у особей сокращались (табл. 5.2, 5.4).

В мышечной ткани в преднерестовый период у самцов леща обнаружено наименьшее количество липидов и белка, у самок – сухого вещества, в том числе белка (табл. 5.3, 5.4). По сравнению с периодом нагула (сентябрь) содержание липидов в мышцах, печени и гонадах леща сократилось, в половых железах увеличивалось количество белка. Увеличение минеральных веществ в гонадах перед нерестом сопровождалось сокращением золы в мышцах и печени. Перераспределение доли питательных веществ в организме исследованных рыб сопровождалось увеличением ГСИ (табл. 5.2). Снижение биохимических показателей в мышцах рыб может быть обусловлено как истощением особей после зимнего голодания, так и тратой энергии для созревания гонад и подготовки к нересту (Рыбопромысловый атлас, 1963; Medford, Mackay, 1978; Wallace, Selman, 1981; Jørgensen et al., 1997; Grigorakis et al., 2002; Комова, 2005). Белки и липиды в теле рыб к концу преднерестового периода тратятся при трофоплазматическом росте ооцитов и развитии сперматогониев, во время которого в них накапливается запас питательных веществ и гонады, особенно яичники, увеличиваются в размерах (Беляев и др., 1983; Shankar, Kulkarni, 2006; Тыхеев, Томитова, 2016, Komova et al., 2017). Рыбы с низким количеством липидов в мышцах (тощие), к которым относится лещ, после зимнего голодания мобилизуют белок как эндогенный источник энергии, причем истощение энергетических запасов в теле гидробионтов приводит к общему снижению их биологического состояния (Шатуновский, 1980; Rattan,

1994; Yeannes, Almandos, 2003; Zaboukas et al., 2006). Возможно, мышечная ткань является основным депо продуктов минерального обмена, которые необходимы для созревания гонад самцов и самок леща. Соединения фосфора участвуют в развитии яйцеклетки, некоторые минеральные вещества необходимы для живучести и подвижности спермиев (Sivakami et al., 1986; Шершнева, Городовская, 2010; Rao, Krishnan, 2011).

В нерестовый период в мышцах особей леща обоего пола обнаружено увеличение доли белка (табл. 5.3, 5.4). Кроме того у самцов произошло увеличение содержания липидов и сокращение доли углеводной части, у самок выявлена обратная динамика. В печени обменные процессы у обоих полов протекали в одном направлении, но с разной интенсивностью: питательные вещества сокращались, причем у самцов показатели достигали минимальных значений. В гонадах лещей в данный период уменьшалось количество органических и минеральных веществ, за исключением липидов, содержание которого незначительно возрастало в яичниках (табл. 5.3, 5.4). С началом весны, в преднерестовый период карповые начинают активно питаться, вероятно, поэтому к моменту нереста в мышечной ткани лещей зарегистрировано накопление белка (Комова, 2009, Komova et al., 2017). Кроме этого, снижение трат белка в мышцах самок леща могло компенсироваться за счет привлечения жировых резервов (Шатуновский, 1980). В мышечной ткани самок костистых рыб, в том числе карповых, во время нереста также было зарегистрировано снижение липидов (Wallace, Selman, 1981; Guijarro et al., 2003). Повышение содержания липидов в мышечной ткани самцов в нерестовый период может указывать на более низкие траты энергии при выработке меньшего количества половых продуктов по сравнению с самками, что приводит к накоплению жировых запасов в теле самцов и их лучшей подготовленностью к нересту (Шульман, 1972; Rattan, 1994). Основные затраты углеводов в организме самцов леща в данный период вероятно связаны с репродуктивным поведением, так как особи становятся агрессивными и у них повышается двигательная активность

(Diamond, 1985; Poncin et al., 1996; 2011; Zaboukas et al., 2006; Matondo et al., 2009). Известно, что для половых продуктов рыб непосредственно в печени рыб синтезируется часть белков, которая затем переносится в гонады сывороткой крови, возможно, поэтому у леща в пик нереста наблюдалось сокращение белка в печени (Plack et al., 1971). Количество белка в гонадах леща может уменьшаться по причине выметывания половых продуктов, несущих с собой протеин (Islam, Joadder, 2005; Verma et al., 2009; Jan et al., 2012). Кроме того, сокращение протеина в яичниках рыб происходит за счет его гидролиза и сокращения сухой массы ооцитов, вследствие чего в клетку интенсивно проникает вода и неорганические ионы, что способствует окислению жирных кислот и облегчает нерест. При этом мобилизованные из организма и перенесенные в половые железы самок липиды, а также вода обеспечивают низкую плотность и плавучесть икры. Масса гонад и, соответственно ГСИ, увеличиваются из-за гидратации воды в икринках (табл. 5.2) (Wootton, 1974; Shreni, 1980; Assem et al., 2005; Tharakan, Inasu, 2009; Булли, 2013; Sutharshiny et al, 2013; Lloret et al., 2014).

После нереста в мышцах леща сократилось количество сухого вещества, в том числе липидов и минеральных веществ (табл. 5.3, 5.4). Содержание белка в мышечной ткани самцов уменьшилось, самок – незначительно увеличилось. В печени и гонадах особей леща обоего пола выявлено сокращение воды и увеличение липидов, белка и углеводов (табл. 5.3, 5.4). Различное содержание биохимических компонентов в тканях самцов и самок леща в посленерестовый период показывает степень истощения организма особей разного пола после процесса размножения и скорость его восстановления с начала нагула. Снижение содержания липидов и белка в теле гидробионтов после нереста отмечалось в других исследованиях, посвященных изучению биохимических показателей в различные стадии жизненного цикла у пресноводных рыб (Somvansh, 1983; Dabhade et al., 2009). В данный период в мышцах самцов леща содержание липидов было больше, чем у самок, что указывает на меньшее истощение организма самцов

по сравнению с самками. Накопление протеина в мышечной ткани самок леща, вероятно, связано с тем, что они, отметав икру, отходят с нерестилиц и сразу начинают нагул, в то время как часть производителей остается на мелководьях (Никольский, 1963; Рыбопромысловый атлас, 1963; Ильмаст, 2005). Сокращение количества углеводов в мышцах самцов указывает на их высокую двигательную активность в данный период.

Заметное увеличение содержания липидов, белка и углеводов в печени леща, сопровождающееся сокращением ГПИ и ГСИ, в посленерестовый период может быть связано с завершением нереста (табл. 5.2-5.4) (Shankar, Kulkarni, 2006; Grande et al., 2016). Ранее отмечалось незамедлительное увеличение липидов в печени пресноводных рыб сразу после нереста, связанное с их активным кормлением (Shreni, 1980; Kozlova, 1997). Восполнение энергетических запасов в печени леща, вероятно, связано с тем, что гонады находились в стадии покоя, и пища, потребляемая рыбой, могла использоваться для восстановления питательных веществ (Islam, Joadder, 2005; Jan et al., 2012; Чеснокова, 2018). У самцов волжских лещей весной созревает лишь часть цист – скоплений сперматогониев под одной оболочкой, остальные дозревают в процессе размножения, что приводит к удлинению процесса сперматогенеза и выведения спермы до 1-1,5 месяцев. Особи могут продолжать продуцировать молоки после окончания нереста и утраты брачного наряда (Турдаков, 1972). Вероятно, с данным фактом могут быть связаны высокие значения липидов и белка в семенниках леща из Рыбинского водохранилища в мае и июне. Известно, что в популяции лещей из Рыбинского водохранилища встречаются самки с нарушением синхронного развития ооцитов, связанным с аномально высокой среднесуточной температурой воды. По этой причине у особей формируется вторая порция икры, которая созревает не полностью и со временем рассасывается (German, 2019). У карповых значительный процент липидов накапливается не в самих половых клетках, а в межклеточной ткани и используется в качестве энергетического депо для процессов, связанных с



генеративным синтезом (Шульман и др., 1970; Шайдуллина, 2009). Возможно, по этим причинам в гонадах самок леща после нереста происходило увеличение сухих веществ, в том числе липидов и белка.

К концу нагульного периода в мышцах лещей произошло накопление сухого вещества, в том числе липидов, белка и золы (табл. 5.3, 5.4). В печени самцов и самок количество воды, липидов и белка сократилось, золы и углеводов – увеличилось. В гонадах лещей выявлено увеличение содержания липидов, белка и углеводов. Органические и минеральные вещества в данный период могут накапливаться в мышечной ткани леща за счет интенсивного кормления рыб летом благодаря оптимальным температурам (Шатуновский, 1980; Aidos et al., 2002; Tzikas et al., 2007). Высокое содержание липидов в мышцах, печени и гонадах самок леща, накопленное в нагульный период, является энергетическим хранилищем, позволяющим особям быть готовыми к зимовке и нересту (Htun-Na, 1978; Tzikas et al., 2007; Нефедова, 2019). В печени сократилось содержание липидов и белка, в то время как в гонадах эти показатели увеличились (табл. 5.3, 5.4). Сокращение количества липидов в печени лещей в осенний период может быть связано с тем, что для развития гонад необходим большой и легкодоступный источник энергии в виде жировых запасов (Craig et al., 2000). Увеличение уровня углеводов в печени может свидетельствовать о благоприятных условиях кормления в нагульный период, так как с притоком питательных веществ в органе накапливается гликоген (Viegas et al., 2012). Во время созревания гонад в них идет интенсивное накопление белка (Verma, 2013). Накопление резервных липидов в гонадах в период нагула может служить адаптивным процессом, обеспечивающим оптимальное развитие потомства и повышение его выживаемости (Murzina et al., 2019). Следует отметить, что индексы органов у самок в данный период оказались ниже, чем после нереста (табл. 5.2). Сокращение ГСИ у самок осенью может быть связано с тем, что оставшаяся небольшая часть икринок претерпела жировое перерождение и рассосалась в полости, а снижение ГПИ – с транспортировкой части

питательных веществ из печени в гонады (Правдин, 1966). Вероятно, у леща, как и у щуки, масса печени и содержание в ней питательных веществ в большей степени связаны с развитием гонад, чем с интенсивностью кормления (Medford, Maskay, 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). Известно, что удельный вес липидов меньше, чем воды, поэтому замещение липидов водой может приводить к увеличению массы рыбы (Shulman, Love, 1999). Повышение обводненности мышц свидетельствует об ухудшении благополучия особей, несмотря на высокие значения индекса физиологического состояния (Martem'yanov, 2013; Мартемьянов, 2015).

**В заключение раздела** перечислены основные выводы, полученные в ходе выполнения работы. Полученные результаты позволили выявить некоторые особенности накопления основных биохимических компонентов, происходящие у леща разного пола в определенные периоды годового цикла.

Обмен веществ у самцов и самок 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. Основной энергетический запас в виде липидов в годовом цикле изменялся значительно в организме самцов леща, чем у самок.

На созревание гонад самок расходуется большее количество биохимических компонентов, чем для самцов, тем не менее, у особей мужского пола наблюдались повышенные энергетические траты, связанные с репродуктивным поведением в период нереста, поэтому общий

энергетический вклад в воспроизводство мог быть одинаков как для самок, так и для самцов.

Обнаружено, что затраты органических и минеральных веществ в годовом цикле леща в печени оказались выше, чем в мышечной ткани, что указывает на использование печени, а не мышц в качестве энергетического депо. Тем не менее, и печень и мышечная ткань в организме леща могут служить источником энергии при дефиците пищи и во время нереста.

## **ГЛАВА 6. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЛЕЩА ИЗ РАЗНЫХ ПО СТЕПЕНИ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ УЧАСТКОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

Рыбинское водохранилище является удобным модельным водоемом для изучения физиолого-биохимических показателей организма рыб в зависимости от степени антропогенного воздействия водоема, так как сотрудниками ИБВВ РАН проводится многолетний мониторинг состояния воды и донных отложений плесов водохранилища. Подробные результаты по мониторингу Рыбинского водохранилища были рассмотрены в главе «Материалы и методы».

Известно, что ТМ и СОЗ, являясь устойчивыми соединениями, поступают в организм рыб преимущественно по пищевым цепям, поэтому наиболее подвержены влиянию этих веществ бентофаги (Козловская, Герман, 1997; Герман, Козловская, 2001; Golovanova, 2008; Olgunoğlu et al., 2015). Следовательно, изучение физиологических показателей леща, питающегося бентосными организмами и являющегося самым массовым и распространенным видом в Рыбинском водохранилище, представляет особый интерес. При этом следует рассмотреть степень влияния загрязняющих веществ и роль кормовой базы рыб в накоплении биохимических компонентов в организме лещей.

Результаты исследования показали, что индекс физиологического состояния по Фультону у лещей, пойманных в конце нагульного периода, варьировал в пределах 1,57-1,85, при среднем значении 1,71, по Кларк – в пределах 1,40-1,64, при среднем значении 1,52 (табл.6.1).

Наименьшее значение этих показателей у лещей, были выявлены на станциях Р6 и Р8, которые находятся в непосредственной близости от г. Череповец. Высокие индексы физиологического состояния обнаружены на условно чистой ст. Р3 и станциями с наличием загрязняющих веществ Р2, Р5 и Р7.

Таблица 6.1 – Размеры тела, масса и индексы физиологического состояния леща из разных по степени антропогенного воздействия участков Рыбинского водохранилища

Станция траления	n	Длина, см	Масса, г		Индекс физиологического состояния	
			рыбы	порки	по Фультону	по Кларк
P1	10	35,9±0,7	790±48	701±40	1,69±0,04	1,51±0,04
P2	10	36,7±0,5	913±32	810±29	1,85±0,02	1,64±0,01
P3	10	35,6±0,7	793±55	703±48	1,73±0,03	1,53±0,03
P4	10	36,8±0,7	857±47	753±40	1,71±0,03	1,51±0,04
P5	10	36,1±0,6	828±48	719±40	1,74±0,04	1,52±0,04
P6	10	35,7±0,6	740±61	701±42	1,62±0,10	1,52±0,03
P7	10	32,7±1,2	621±63	548±60	1,74±0,04	1,53±0,04
P8	10	29,1±1,2	397±63	374±57	1,57±0,09	1,40±0,09

Мышцы леща в среднем по всем станциям содержали 78,8% воды. На долю сухого вещества, представляющего собой совокупность органических и минеральных веществ, приходилось 21,2%, из них – 17,2% белков, – 1,5% липидов, – 1,6% золы, – 0,9% углеводов.

При сравнении биохимических показателей в мышечной ткани леща, отобранных на станциях с разной антропогенной нагрузкой были выявлены некоторые особенности (табл. 6.2). Наибольшее количество воды обнаружено в мышцах лещей Шекснинского (ст. P8) и Волжского (ст. P1) плесов; наименьшее – в мышцах леща Главного (ст. P2) и Моложского (ст. P3) плесов. Соответственно, показатель сухого вещества имел максимальные значения на станциях P2 и P3, а минимальные – на станциях P1 и P8. Наибольшее количество липидов в мышечной ткани леща было отмечено на станциях P2 и P5, наименьшее – на станциях P6, P7 и P8.

Таблица 6.2 – Биохимические показатели мышц и печени леща из разных по степени антропогенного воздействия участков Рыбинского водохранилища

Станция траления	Содержание (%):					
	воды	сухого вещества	липидов	белка	золы	углеводов
Мышечная ткань						
P1	79,16±0,27 <sup>b,f,h</sup>	20,84±0,27 <sup>b,f,h</sup>	1,57±0,20 <sup>a,b</sup>	16,32±0,55 <sup>a,c,e</sup>	0,91±0,03 <sup>a</sup>	2,04±0,50 <sup>a</sup>
P2	77,31±0,21 <sup>a</sup>	22,69±0,21 <sup>a</sup>	2,11±0,24 <sup>a</sup>	17,67±0,36 <sup>a,b,c,e</sup>	1,81±0,29 <sup>b</sup>	1,10±0,34 <sup>a</sup>
P3	77,89±0,65 <sup>a,b,g</sup>	22,11±0,65 <sup>a,b,g</sup>	1,40±0,15 <sup>a,b</sup>	18,03±0,72 <sup>b,d,f</sup>	1,48±0,16 <sup>b</sup>	1,21±0,31 <sup>a</sup>
P4	78,70±0,21 <sup>b,e,g</sup>	21,30±0,21 <sup>b,e,g</sup>	1,70±0,30 <sup>a,b</sup>	17,21±0,17 <sup>a,b,e</sup>	1,33±0,11 <sup>b</sup>	1,07±0,21 <sup>a</sup>
P5	78,89±0,60 <sup>b,c,e</sup>	21,11±0,60 <sup>b,c,e</sup>	1,85±0,22 <sup>a</sup>	16,75±0,53 <sup>a,b,d,e</sup>	0,89±0,07 <sup>a</sup>	1,61±0,49 <sup>a</sup>
P6	79,05±0,35 <sup>c,e,g</sup>	20,95±0,35 <sup>c,e,g</sup>	1,36±0,16 <sup>a,b</sup>	17,05±0,40 <sup>a,b,d</sup>	1,41±0,12 <sup>b</sup>	1,14±0,19 <sup>a</sup>
P7	78,87±0,26 <sup>d,g,h</sup>	21,13±0,26 <sup>d,g,h</sup>	1,38±0,11 <sup>a,b</sup>	16,99±0,30 <sup>e,f</sup>	1,09±0,05 <sup>a,b</sup>	1,67±0,28 <sup>a</sup>
P8	79,60±0,21 <sup>e,f,h</sup>	20,40±0,21 <sup>e,f,h</sup>	0,92±0,09 <sup>b</sup>	17,24±0,19 <sup>c,d,f</sup>	1,05±0,03 <sup>a,b</sup>	1,20±0,23 <sup>a</sup>
Печень						
P1	81,60±0,44 <sup>a</sup>	18,40±0,44 <sup>a</sup>	7,33±1,17 <sup>a</sup>	6,44±2,04 <sup>a</sup>	0,48±0,01 <sup>a</sup>	4,16±0,41 <sup>a</sup>
P2	75,23±0,02 <sup>a</sup>	24,77±0,02 <sup>a</sup>	4,66±0,04 <sup>a</sup>	8,97±0,58 <sup>a</sup>	0,67±0,23 <sup>a</sup>	10,48±0,37 <sup>a</sup>
P3	81,98±0,37 <sup>a</sup>	18,02±0,37 <sup>a</sup>	3,98±1,08 <sup>a</sup>	8,28±0,04 <sup>a</sup>	0,82±,06 <sup>a</sup>	4,94±0,73 <sup>a</sup>
P4	74,80±0,05 <sup>a</sup>	25,20±0,05 <sup>a</sup>	7,53±1,36 <sup>a</sup>	9,63±,09 <sup>a</sup>	0,91±0,05 <sup>a</sup>	7,14±1,35 <sup>a</sup>
P5	83,64±0,03 <sup>a</sup>	16,36±0,03 <sup>a</sup>	3,60±0,03 <sup>a</sup>	5,53±1,46 <sup>a</sup>	0,52±0,10 <sup>a</sup>	6,71±1,55 <sup>a</sup>
P6	75,25±0,40 <sup>a</sup>	24,75±0,40 <sup>a</sup>	6,45±0,95 <sup>a</sup>	10,00±0,71 <sup>a</sup>	0,64±0,01 <sup>a</sup>	7,67±2,04 <sup>a</sup>
P7	76,51±0,16 <sup>a</sup>	23,49±0,16 <sup>a</sup>	2,79±0,13 <sup>a</sup>	11,13±0,9 <sup>a</sup>	0,85±0,01 <sup>a</sup>	8,74±0,19 <sup>a</sup>
P8	75,62±0,46 <sup>a</sup>	24,38±0,46 <sup>a</sup>	3,51±0,24 <sup>a</sup>	9,69±1,68 <sup>a</sup>	1,21±0,35 <sup>a</sup>	9,97±1,34 <sup>a</sup>

Примечание: статистически значимые различия (метод Шеффе; критерии Краскела-Уоллеса и Данна) между показателями на разных станциях отмечены разными надстрочными буквенными индексами,  $p \leq 0,05$ .

Максимальное содержание белка было отмечено в мышцах особей леща на станциях P2 и P3, его минимальное значение было обнаружено у особей со станции P1. В мышцах лещей, выловленных на станции P2, количество минеральных веществ достигало максимальных значений по сравнению с лещами других станций. В мышечной ткани лещей со станций P1 и P5 отмечены минимальные значения данного показателя. Наибольшее количество углеводов было выявлено в мышцах лещей на станциях P1 и P7, наименьшее – на станциях P2, P4 и P6.

В печени в среднем содержалось 78,1% воды, 21,9% сухого вещества, в том числе липидов – 5,0%, белка – 8,7%, минеральных веществ – 0,8%, углеводов – 7,5%.

Наименьшее содержание сухого вещества, в том числе белка было обнаружено в печени лещей со станций P1, P3, P5. Как в мышцах, так и в печени лещей наименьшее количество липидов обнаружено у особей со станций P7 и P8, золы – у лещей со станций P1 и P5. Максимальное количество углеводов выявлено в печени лещей со ст. P2, минимальное – со станций P1 и P3. В наиболее загрязненных участках Рыбинского водохранилища содержание углеводистой части в печени леща имело средние значения (табл. 6.2).

Осенью 2013 г. макрозообентос профундали Рыбинского водохранилища был представлен олигохетно-хирономидным комплексом, что характерно для водоема (Pegova, 2012). В среднем олигохеты и хирономиды суммарно формировали  $94 \pm 2\%$  численности и  $75 \pm 14\%$  биомассы. На станциях P2, P5, P6, P7 и P8, в которых отмечают существенные величины ТМ, были отмечены наименьшие значения численности макрозообентоса по сравнению с остальными участками (табл. 6.3).

Таблица 6.3 – Основные характеристики макрозообентоса из разных по степени антропогенного воздействия участков Рыбинского водохранилища

Показатель	Номера станций							
	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8
Численность, тыс. экз./м <sup>2</sup>	10,2	4,6	11,9	22,9	2,6	2,4	7,6	3,4
Биомасса, г/м <sup>2</sup>	48,1	4,2	119,3	100,9	10,8	7,54	29,3	275,9
Биомасса, г/м <sup>2</sup> (без учета моллюсков)	45,1	3,9	37,4	99,6	10,0	7,5	28,7	25,0
Доля хирономид 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 хирономид 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 хирономид 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



Тем не менее наибольшая общая биомасса макрозообентоса обнаружена на ст. P8, где обитает ценозообразующий моллюск *Dreissena polymorpha*, и обилие бентоса в формируемом им сообществе выше, что характерно для биоценозов дрейссенид (Щербина, 2003; Пряничникова, 2015). Биоценоз дрейссены был обнаружен 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.

По классификации Пидгайко (Пидгайко и др., 1968) станции P1, P3, P4, P7 и P8 можно отнести к весьма высококормным, станции P5 и P6 к высококормным, а ст. P2 к средnekормному участку. Обнаружена отрицательная корреляционная зависимость индекса физиологического состояния (-0,62 по Фультону и -0,78 по Кларк) лещей, содержания сухого вещества (-0,39) и липидов (-0,72) в их мышечной ткани от биомассы макробентоса.

В пищевом комке лещей доли объектов питания соответствовали распределению основных групп макрозообентоса в донных сообществах исследуемых участков водохранилища (табл. 6.4). Исключение – ст. P8, где хирономиды присутствовали в бентосе, но, если судить по ОИП, лещ практически ими не питался.

Таблица 6.4 – ЧИП и ОИП основных групп макробентоса для леща из разных по степени антропогенного воздействия участков Рыбинского водохранилища

Показатель	Номер станции							
	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8
ЧИП хирономид	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

Сходная ситуация с нарушением потребления пищи леща была отмечена на высококормных, но загрязненных станциях P5 и P6. Следует

отметить, что с уменьшением ОИП происходило снижение индексов физиологического состояния лещей и сокращение белка, липидов, минеральных веществ в их скелетных мышцах. Об этом свидетельствует положительная корреляция между ОИП макрозообентоса и содержанием сухого вещества (0,67), в том числе золы (0,51), белка (0,49), липидов (0,35), а также увеличением индексов физиологического состояния особей по Фультону (0,60) и по Кларк (0,49).

Как было сказано выше, загрязняющие вещества на станциях Р6, Р7, и Р8 поступают непосредственно со стоками Череповецкого комплекса, а на ст. Р5 преобладают продукты их трансформации (Козловская, Герман, 1997; Лапирова и др., 2012). Существует прямая зависимость между накоплением СОЗ и ТМ в донных отложениях и кормовых объектах бентосных рыб. При этом происходит изменение структуры донного биоценоза и биомассы бентоса (Козловская и др., 2001; Зиновьев, Китаев, 2011; Голованова и др., 2014). Этот факт подтверждается исследованиями на Рыбинском водохранилище, в результате которых показано, что максимальное содержание ПХБ в потенциальных объектах питания леща – личинках хирономид, олигохетах, брюхоногих моллюсках и дрейссене наблюдалось на станциях Р6, Р7 и Р8 (Лапирова и др., 2012).

Обнаружено, что станции Р2, Р5, Р6 и Р7 характеризовались наименьшим количеством видов макрозообентоса и его обилием относительно более чистых станций Р1 и Р3. Это согласуется с данными, полученными для различных водоемов, где в условиях интенсивного загрязнения выявлено изменение структуры донного биоценоза и биомассы бентоса (Белан, 2001; Цурпало, 2009; Зиновьев, Китаев, 2011; Клочкова и др., 2016). Тем не менее, несмотря на снижение биомассы на отдельных загрязненных станциях, по количеству корма они продолжали относиться к высококормным участкам.

Доказано, что при благоприятных условиях в конце нагульного периода хирономиды и олигохеты должны присутствовать в рационе леща

примерно в равном количестве (Житенева, 1980). Вероятно, 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. Можно предположить, что вследствие этого, а также малой доли хирономид от общей биомассы на некоторых станциях наблюдалась отрицательная корреляционная зависимость индексов физиологического состояния, количества сухого вещества и липидов от общей биомассы макрозообентоса.

Несмотря на наличие кормовых объектов леща на ст. P5, P6 и P8, обнаружены низкие значения ОИП корма, характеризующие интенсивность питания леща. Это может быть связано с сокращением потребления пищи лещей, вызванного в свою очередь высоким уровнем загрязнения этих участков водоема. Данное предположение подтверждается результатами ряда авторов о негативном влиянии загрязняющих веществ на гидробионтов, из-за которого происходило снижение их аппетита, а в некоторых случаях и полный отказ от пищи (Флеров, 1989; Weis, Candelmo, 2012; Sabullah et al., 2015; Кузьмина и др., 2016). Отмечают, что СОЗ и ионы ТМ приводят к нарушению функций сенсорных систем, изменяют пищевое поведение, в результате чего снижается пищевая мотивация и проявляется анорексия, нарушается обмен веществ (Касумян, 2001; Golovanova, 2008; Khayatzaheh, Abbasi, 2010; Флерова, 2012; Afshan et al., 2014).

В условиях хронического загрязнения у рыб наблюдается снижение усвояемости питательных веществ, что, в свою очередь, приводит к замедлению темпов роста, уменьшению индексов физиологического состояния и сокращением липидов в мышцах (Adams, 1999; Golovanova, 2008; Зиновьев, Китаев, 2011). Индексы физиологического состояния по Фультону и Кларк у лещей Рыбинского водохранилища вне зависимости от места вылова соответствовали средним значениям (Шайдуллина, Крючков, 2007; Маренков и др., 2013; Горюнова, Данько, 2014). Тем не менее, у лещей

на станциях P4 и P8, характеризующихся повышенным содержанием ЗВ, и ст. P1 с наличием ТМ в донных отложениях, индексы физиологического состояния были меньше, чем у сородичей из других районов водохранилища. Кроме того, наименьшая доля липидов в мышцах леща отмечена на станциях, расположенных в непосредственной близости от Череповецкого комплекса (P6-P8).

Показано, что под действием загрязняющих веществ ухудшается эффективность ассимиляции пищи, происходит нарушение липидного, белкового и углеводного обменов в организме рыб (Vijayan et al., 2006; Meador et al., 2006; Golovanova, 2008; Wiseman, Vijayan, 2011; Collier et al., 2013; Голованова и др., 2014). Эти данные подтверждаются нашими результатами исследования на Рыбинском водохранилище, где показано, что на станциях P6 и P8, имеющих высокую концентрацию ЗВ в донных отложениях, в мышцах лещей выявлено наименьшее значение сухого вещества, являющегося результатом усвояемости пищи рыбами. Стоит отметить, что на относительно загрязненной ТМ ст. P1, содержание сухого вещества также было низким.

Показатели минерального обмена также зависели от места обитания леща. Наибольшее содержание золы в мышцах лещей обнаружено на ст. P2, отличающейся высокой величиной степени загрязнения донных отложений ТМ, наименьшие значения показателя – на станциях P5 и P1 (Гапеева, 2013).

Накопление белка в мышцах леща в наименьшей степени зависело от места его обитания. Максимальные показатели наблюдались в мышцах особей с условно чистых станций P2 и P3, минимальные – на относительно благоприятных по экологической обстановке станциях P1 и P5. В наиболее загрязненных участках Рыбинского водохранилища содержание белка в мышечной ткани леща имело средние значения. Зависимости между углеводистой частью мышечной ткани леща и местом обитания рыб не было обнаружено: у лещей, отобранных на станциях, находящихся в зоне

антропогенного загрязнения, были выявлены средние значения углеводов в мышцах.

В печени леща выявлена схожая динамика воды, липидов и белка с печенью плотвы, отобранной в Шекснинском и Волжском плесах. В ней содержалось больше белка, но меньше липидов и воды, чем у особей из условно-чистых участков водохранилища (Козловская и др., 1990). Кроме того, отмечалось влияние ТМ на липидный и углеводный обмен в печени морских и пресноводных рыб (Tulasi et al., 1992; Adams, 1999; Golovanova, 2008). Стоит отметить, что воздействие токсичных веществ может нарушать обменные процессы в органе и приводить к необратимым поражениям печени (Крючков и др., 2006). Вероятно, при недостатке питания и высоких энергозатратах, связанных с адаптацией к воздействию загрязняющих веществ, происходит активный перенос липидов из печени для поддержания жизненных систем.

Интересен факт, что у лещей, отобранных на ст. Р5, с относительно высоким содержанием липидов и белка в мышечной ткани, выявлен низкий ОИП макрозообентоса. При этом значение ЧИП хирономид составило 0,22, а доля хирономид от общей биомассы макрозообентоса равна нулю.

Неоднородность распределения биохимических показателей в мышцах и печени лещей, обитающих в Рыбинском водохранилище на участках, отличающихся по степени антропогенного воздействия, может быть связана с подвижностью особей и их способностью совершать миграции на большие расстояния (Gerasimov, 2006; 2012; Chuiko et al., 2010; Герасимов и др., 2015a). Кроме того, ранее отмечалось, что осенью рыба может приходить на зимовку из незагрязненных районов Рыбинского водохранилища в Шекснинский плес, после чего наблюдалось заметное ухудшение ее состояния (Флеров, 1990). Таким образом, из-за неоднородности загрязнений донных отложений и миграции лещей в течение года в одной выборке могли находиться как рыбы, обитающие в загрязненных районах, так и особи,

приплывающие из более благополучных по экологическому состоянию участков (Chuiiko et al., 2010).

**В заключение раздела** перечислены основные выводы, полученные в ходе выполнения работы. В мышцах и печени леща из районов Рыбинского водохранилища с большей антропогенной нагрузкой выявлены негативные изменения показателей липидного и минерального обмена, в меньшей степени белкового, изменения показателей углеводного обмена отсутствуют. С увеличением уровня загрязнения уменьшались индекс физиологического состояния рыб в связи с сокращением значения ОИП корма, характеризующего интенсивность питания леща. Это может быть связано со снижением аппетита особей, вызванным продолжительным локальным антропогенным воздействием на исследуемых участках водохранилища. Неоднородность распределения органических и минеральных веществ в мышцах и печени лещей, обитающих на участках с разной степенью загрязнения, может объясняться подвижностью особей и их способностью совершать миграции в нерестовый и нагульный периоды.

## 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.



**ПЕРЕЧЕНЬ СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ**

СОЗ – стойкие органические загрязнители

ТМ – тяжелые металлы

ПХБ – полихлорированные бифенилы

ПАУ – полициклические ароматические углеводороды

ГСИ – гонадосоматический индекс

ГПИ – гепатосоматический индекс

ЧИП – частный индекс потребления

ОИП – общий индекс потребления

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

Анищенко О.В., Гладышев М.И., Кравчук Е.С., Сущик Н.Н., Грибовская И.В. Распределение и миграция металлов в трофических цепях экосистемы реки Енисей в районе г. Красноярска // Водные ресурсы. 2009. Т. 36. № 5. С. 623-632.

Артамонова В.С., Махров А.А., Сущик Н.Н., Гладышев М.И., Дгебуадзе Ю.Ю. (2020). Связь содержания полиненасыщенных жирных кислот в мышечной ткани с длительностью эмбриогенеза лососевидных рыб (*Salmonoidei*) // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2020. Т. 491. С. 113-116.

Базаров М.И., Малин М.И., Герасимов Ю.В., Павлов Д.Д., Столбунов И.А., Шляпкин И.В. Распределение рыбного населения Горьковского водохранилища по данным тралово-акустических съемок 2004–2007 г.г. // Гидроакустические исследования на внутренних водоемах. Материалы докладов Всероссийской конференции. Ярославль: ООО «Ярославский печатный двор», 2008. С. 3-12.

Базаров М.И., Соломатин Ю.И. Плотность рыбного населения и его видовое разнообразие на русловых участках Угличского водохранилища // Фундаментальные исследования. 2013. № 4-1. С. 99-102.

Байдалинова Л.С., Яржомбек А.А. Биохимия сырья водного происхождения. М.: Моркнига, 2011. 510 с.

Баканов А.И., Краснопер Е.В., Стрижникова Л.Н. Об использовании индексов при изучении питания рыб-бентофагов // ИБВВ АН СССР. 1980. 29 с. Деп. в ВИНТИ. № 4984-80 деп.

Барышев А.А., Лобанова Т.А., Болдаков А.М. Особенности биоиндикации загрязнения поверхностных вод тяжелыми металлами // Вестник Костромского государственного университета им. Н.А. Некрасова. 2006. Т. 12. № 8. С. 12-15.

Белан Т.А. Особенности обилия и видового состава бентоса в условиях загрязнения: Залив Петра Великого, Японское море: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2001. 27 с.

Беляев В.И., Николаев В.М., Шульман Г.Е., Юнева Т.В. Тканевый обмен у рыб. Киев: Наукова думка, 1983. 142 с.

Богоявленская М.П., Вельтищева И.Ф. Некоторые данные о возрастных изменениях в жировом и углеводном обмене трески Балтийского моря // Труды ВНИРО. 1972. Т. LXXXV. С. 56-62.

Болдаков А.М. Влияние подогретых вод Костромской ГРЭС на поведение и пространственное распределение рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ярославль, 2003. 24 с.

Болтачев А.Р. Аналитический обзор современного состояния мирового рыболовства и аквакультуры // Морской экологический журнал. 2007. Т. 6. № 4. С. 5-17.

Борисов В.М., Шатуновский М.И. О возможности применения показателя оводненности тканей для оценки естественной смертности баренцевоморской трески // Труды ВНИРО. 1973. Т. ХСIII. С. 311-321.

Боруцкий Е.В. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.

Будников Г.К. Тяжелые металлы в экологическом мониторинге водных систем // Соросовский образовательный журнал. 1998. Т. 4. № 5. С. 23-29.

Булли Л.И. Морфологические и физиолого-биохимические изменения в яйцеклетках кефалей (*Mugilidae*) при созревании // Труды Южного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. 2013. Т. 51. С. 119-123.

Буторин Н.В., Зиминова Н.А., Курдин В.П. Донные отложения верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1975. 160 с.

Вавилкин А.С., Иванов А.П., Куранова И.И. Основы ихтиологии и рыбоводства. М.: Агропромиздат, 1985. 168 с.

Валова В.Н. Физиологический статус сеголеток калуги и реципрокного гибрида стерлядь x калуга в период зимовки // Известия ТИНРО. 2015. Т. 182. С. 226-241.

Варкентин А.И. Сезонная динамика зрелости гонад и показателей упитанности минтая (*Theragra chalcogramma*) в северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. 2015. Т. 180. С. 77-92.

Васильева О.Б., Назарова М.А., Нльмаст Н.В., Немова Н.Н. Липиды тканей рыб из акваторий Онежского озера с разной степенью антропогенного загрязнения // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2018. № 6. С. 95-102.

Вельтищева И.Ф., Токарева Г.Н. Исследования обмена веществ балтийской трески в период полового созревания и нереста // Труды ВНИРО. 1978. Т. СХХ. С. 51-63.

Габибов М.М., Абдуллаева Н.М., Ортабаева Л.М., Исмаилов И.А., Асадулаева П.А. Влияние загрязнения водной среды ионами Pb<sup>2+</sup>, Cd<sup>2+</sup> и сырой нефтью на накопление генетически индуцированных повреждений в эритроцитах рыб // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13. № 1(5). С. 1068-1070.

Габибов М.М., Рабаданова А.И., Курбанова И.К., Абдуллаева Н.М., Сулейманова У.З., Алиева Г.С. Влияние хронического воздействия ионов свинца и кадмия на содержание общего белка и его фракций в тканях сеголеток карпа (*Cyprinus carpio* L.) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2009. Т. 11. № 1 (5). С. 1066-1069.

Гапеева М.В. Тяжелые металлы в воде и донных отложениях Рыбинского водохранилища // Вода: химия и экология. 2013. № 5 (59). С. 3-7.

Гапеева М.В. Тяжелые металлы в воде и донных отложениях Рыбинского водохранилища (Верхняя Волга) // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сборник материалов докладов участников Всероссийской конференции. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. С. 37-39.

Гапеева М.В., Законнов В.В. Геохимическая характеристика экосистемы Угличского водохранилища // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2016. № 75 (78). С. 41-46.

Гапеева М.В., Законнов В.В., Ложкина Р.А., Павлов Д.Ф., Борисов М.Я. Оценка загрязнения тяжелыми металлами малонаселенных территорий на примере Северо-Западного региона России // Экология человека. 2018. № 3. С. 4-9.

Гапеева М.В., Микрякова Т.Ф. Тяжелые металлы: природная изменчивость и антропогенная нагрузка // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Издательство ЯГТУ, 2001. С. 236-239.

Герасимов Ю.В. Популяционная динамика рыб Рыбинского водохранилища за период его существования: роль естественных и антропогенных факторов // Труды ВНИРО. 2015а. Т. 156. С. 67-97.

Герасимов Ю.В. Чехонь // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань, 2015b. С. 255-263.

Герасимов Ю.В., Бражник С.Ю., Стрельников А.С., Комова Н.И. Лещ // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань, 2015а. С. 198-223.

Герасимов Ю.В., Карабанов Д.П. Видовая структура рыбного населения Рыбинского водохранилища // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 8-22.

Герасимов Ю.В., Малин М.И., Соломатин Ю.И., Базаров М.И., Бражник С.Ю. Распределение и структура рыбного населения в водохранилищах волжского каскада в 1980-е и 2010-е гг. // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2018. № 82 (85). С. 82-106.

Герасимов Ю.В., Стрельников А.С., Иванова М.Н. Судак // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань, 2015b. С. 348-366.

Гераскин П.П., Металлов Г.Ф., Аксенов В.П., Галактионова М.Л. Влияние загрязнения Северного Каспия на интенсивность перекисного окисления липидов и активность цитохромоксидазы печени и мышц осетровых рыб // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2010. № 2. С. 88-97.

Герман А.В., Законнов В.В. Аккумуляция полихлорированных бифенилов в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. 2003. Т. 30. № 5. С. 571–575.

Герман А.В., Законнов В.В., Мамонтов А.А. Хлорорганические соединения в донных отложениях, бентосе и рыбе Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. 2010. Т. 37. № 1. С. 84-88.

Герман А.В., Козловская В.И. Гепатосоматический индекс и биохимический состав печени леща *Abramis brama* L. Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища при различных уровнях накопления органических токсикантов // Вопросы ихтиологии. 2001. Т. 41. № 2. С. 249-252.

Герман А.В., Козловская В.И. Содержание полихлорированных бифенилов в леще *Abramis brama* Рыбинского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 1999. Т. 39. № 1. С. 139–142.

Гладышев М.И. Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты и их пищевые источники для человека // Journal of Siberian Federal University. Ser 4 Biology. 2012. № 5. С. 352-386.

Гладышев М.И., Сущик Н.Н., Махутова О.Н., Калачёва Г.С., Колмакова А.А., Кравчук Е.С., Дубовская О.П. Эффективность передачи незаменимых полиненасыщенных жирных кислот по трофическим цепям водных экосистем // Доклады Академии наук. 2009. Т. 426. № 4. С. 549-551.

Глазунова И.А. Содержание и особенности распределения тяжелых металлов в органах и тканях рыб Верхней Оби // Известия Алтайского государственного университета. 2007. № 3. С. 20-22.

Голованов В.К. Рыбы // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Издательство ЯГТУ, 2001. С. 295-302.

Голованов В.К., Смирнов А.К., Болдаков А.М. Воздействие термального загрязнения водохранилищ Верхней Волги на рыбное население: современное состояние и перспективы // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: изд-во ОАО «Рыбинский Дом печати», 2005. С. 59-81.

Голованова И.Л., Филиппов А.А., Левин Б.А., Болотовский А.А., Урванцева Г.А. Влияние тяжелых металлов (Cu, Zn, Pb) на активность гликозидаз кишечника синца и белоглазки // Материалы V Всероссийской конференции по водной экотоксикологии «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы». Ярославль: Филигрань, 2014. С. 33-36.

Горюнова А.И., Данько Е.К. Рыбоводное освоение степных озер Казахстана. Товарное выращивание леща (к вопросу о воссоздании озерно-товарных хозяйств) // Известия НАН РК. Серия биология и медицина. 2014. № 6. С. 7-11.

ГОСТ 13496.15-97 Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Методы определения содержания сырого жира. М.: Стандартинформ, 2011. 12 с.

Грауман Г.Б. Изменение биохимического состава икры в зависимости от морфо-биологических особенностей самок балтийской трески // Труды ВНИРО. 1972. Т. LXXXV. С. 63-67.

Григорьева И.Л., Лупанова И.А. Современное экологическое состояние Угличского водохранилища: проблемы и пути решения // Труды конгресса 18-го Международного научно-промышленного форума «Великие реки'2016»: в 3-х томах. Нижний Новгород: Нижегородский государственный архитектурно-строительный университет, 2016. С. 93-95.

Григорьева И.Л., Лупанова И.А. Характеристика качества воды и донных отложений Угличского водохранилища в период маловодья // Труды конгресса 17-го Международного научно-промышленного форума «Великие

реки'2015»: в 3-х томах. Нижний Новгород: Нижегородский государственный архитектурно-строительный университет, 2015. С. 106-108.

Григорьева И.Л., Лупанова И.А., Романов С.Н. Основные виды водопользования, влияющие на качество воды Угличского и Рыбинского водохранилищ // Труды конгресса 19-го Международного научно-промышленного форума «Великие реки'2017»: в 3-х томах. Нижний Новгород: Нижегородский государственный архитектурно-строительный университет, 2017. С. 93-95.

Гурин А.Г., Басов Ю.В., Гнеушева В.В. Сравнительная оценка накопления тяжелых металлов в серой лесной почве при внесении минеральных удобрений и отходов сахарного производства // Russian Journal of Agricultural and Socio-Economic Sciences. 2017. № 3 (63). С. 154-159.

Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Корнева Л.Г., Столбунова В.Н. Комплексная оценка экологического состояния мелководий Рыбинского и Горьковского водохранилищ // Биология внутренних вод. 2007. № 4. С. 3-8.

Добрусин М.С. Эколого-физиологическая характеристика годового и жизненного циклов ставриды (*Trachurus trachurus* L.) Северо-Восточной Атлантики: Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1987. 25 с.

Домашенко Г.П., Масленникова Н.В., Провоторова А.Н. Некоторые особенности динамики биологических и физиологических показателей скумбрии в Кельтском море // Труды ВНИРО. 1975. Т. ХСVI. С. 101-108.

Дорохова И.И., Кузьминова Н.С., Руднева И.И., Болдырев Д.А. Содержание тяжелых металлов и биоиндикаторы состояния печени некоторых видов черноморских рыб // Ветеринарна медицина. 2012. № 96. С. 288-290.

Жиденко А.А., Кривопиша В.В. Формирование компенсаторной и наступательной видов адаптации в организме карпа разного возраста при неблагоприятных воздействиях экологических факторов // Материалы V Международной научной конференции «Биоразнообразие и роль животных в экосистемах». Днепропетровск: Лира, 2009. С. 103-105.



Житенева Т. С. Особенности экологии леща *Abramis brama* L. на этапах и переходных периодах развития в связи с проблемой его роста в Ивановском водохранилище // Биология внутренних вод. 1998. № 1. С. 55-61.

Житенева Т.С. О питании леща в Угличском и Ивановском водохранилищах // Бюллетень Института биологии водохранилища. 1958. № 2. С. 31-32.

Житенева Т.С. Питание леща на разных биотопах Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информационный бюллетень. 1980. № 48. С. 37-41.

Житенева Т.С., Иванова М.Н., Половкова С.Н. Особенности питания рыб в водоемах с зарегулированным стоком // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 132-160.

Заботкина Е.А. Оценка здоровья леща *Abramis brama* L. из разных по уровню загрязнения плесов Рыбинского водохранилища по цито- и гистологическим показателям селезенки // Материалы V Всероссийской конференции по водной экотоксикологии «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы». Ярославль: Филигрань, 2014. С. 52-56.

Залевская И.Н., Басова М.М., Руднева И.И. Показатели липидного обмена рыб как индикаторы состояния их среды обитания // Материалы III научной конференции «Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование». Симферополь: КРА «Экология и мир», 2005. С. 204-207.

Зиновьев Е.А., Китаев А.Б. Роль химического загрязнения в формировании и особенностях ихтиофауны Камского водохранилища в районе Соликамско-Березниковского промышленного комплекса // Географический вестник. 2011. № 2. С. 59-65.

Зотина Т.А., Трофимова Е.А., Болсуновский А.Я., Анищенко О.В. Эффективность трофического переноса радиоактивных и стабильных

изотопов металлов к рыбам-бентофагам р. Енисей // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: биология. 2013. Т. 6. № 1. С. 96-107.

Иванов А.А. Физиология рыб. М.: Мир, 2003. 284 с.

Иваньковское водохранилище и его жизнь (под ред. Н.В. Буторина). Л.: Наука, 1978. 304 с.

Ильмаст Н.В. Введение в ихтиологию. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. 148 с.

Карамушко Л.И. Биоэнергетика морских пойкилотермных животных Арктики // Доклады академии наук. 2016. Т. 471. № 4. С. 499-502.

Карамушко Л.И., Шатуновский М.И. Активный обмен и метаболический диапазон у рыб высоких широт // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129. № 2. С. 167-180.

Касинова Н.Е. Весовой и химический состав крупной ставриды и продуктов ее переработки // Труды ВНИРО. 1959. Т. XL. С. 121-131.

Касумян А.О. Воздействие химических загрязнителей на пищевое поведение и чувствительность рыб к пищевым стимулам // Вопросы ихтиологии. 2001. Т. 41. № 1. С. 82-95.

Кизеветтер И.В. Биохимия сырья водного происхождения. М.: Пищевая промышленность, 1973. 424 с.

Кирпичникова Н.В. Исследование неконтролируемых источников загрязнения водных объектов / на примере Иваньковского водохранилища: Автореф. дис... канд. техн. наук. М., 1992. 23 с.

Клейменов И.Я. Химический и весовой состав основных промысловых рыб. М.: Пищепромиздат, 1952. 60 с.

Клейменов И.Я. Химический и весовой состав рыб водоемов СССР и зарубежных стран. М.: Издательство журнала Рыбное хозяйство, 1962. 143 с.

Клочкова Н.Г., Климова А.В., Очеретяна С.О., Кусиди А.Э., Касперович Е.В. Воздействие антропогенного загрязнения на состояние макробентоса в бухте Раковая (Авачинская губа, юго-восточная Камчатка) //

Вестник Камчатского государственного технического университета. 2016. № 35. С. 53-64.

Коваленко Е.О. Морфобиологическая характеристика судака (*Sander lucioperca*, L.) и его роль в экосистеме Краснодарского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар: КубГУ, 2015. 24 с.

Коваленко Е.О., Пашинова Н.Г., Москул Г.А., Скляр В.Я. Половое созревание, плодовитость и эффективность естественного воспроизводства судака (*Sander Lucioperca* Linnaeus, 1758) Краснодарского водохранилища // Рыбное хозяйство. 2012. № 1. С. 63-65.

Кожабаяева Э.Б. К вопросу о состоянии естественного воспроизводства рыб на нижнем участке р. Сырдарьи // Материалы международной конференции «Разнообразие, проблемы экологии горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее». Горно-Алтайск: Изд-во ГАГУ, 2008. С. 115-117.

Козлов А.Н. Некоторые особенности жирового обмена мраморной нототении (*Nototenia rossi marmorata*, Fisher) в преднерестовый период // Труды ВНИРО. 1972. Т. LXXXV. С. 117-128.

Козловская В.И., Герман А.В. Полихлорированные бифенилы и полиароматические углеводороды в экосистеме Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. 1997. Т. 24. № 5. С. 563-569.

Козловская В.И., Герман А.В., Козловская О.И. Полихлорированные бифенилы // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2001. С. 243-248.

Козловская В.И., Павлов Д.Ф., Чуйко Г.М., Халько В.В., Винников Ю.Я., Анохин С.В. Влияние загрязняющих веществ на состояние рыбы в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1990. С. 123-143.

Колмакова А.А., Гладышев М.И., Калачева Г.С., Кравчук Е.С., Иванова Е.А., Сущик Н.Н. Оценка аминокислотного качества пищи бентосных

беспозвоночных и рыб на основе сравнительного изучения аминокислот перифитона и зообентоса р. Енисей // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2015. Т. 8. № 1. С. 85-104.

Коломийцев Н.В., Корженевский Б.И., Аверкина Т.И., Самарин Е.Н. Характеристика состава донных отложений озера Селигер и Иваньковского водохранилища // Сергеевские чтения. Инженерная геология и геоэкология. Фундаментальные проблемы и прикладные задачи. РУДН, 2016. С. 58-62.

Комова Н.И. Вариабельность биохимических показателей некоторых карповых рыб в преднерестовый период // Материалы XXVIII международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 292-297.

Комова Н.И. Внутривидовые особенности морфофункциональных и биохимических показателей фитофильных рыб Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2005. 24 с.

Коновалов А.Ф. Роль судака (*Stizostedion lucioperca* (L.)) в экосистемах крупных озер Вологодской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: ПетрГУ, 2004. 27 с.

Конькова А.В. Ихтиопатологическое состояние молоди леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) и воблы *Rutilus rutilus caspicus* (Yakovlev, 1870) Волго-Каспийского района: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М, 2016. 24 с.

Корженевский Б.И., Коломийцев Н.В., Ильина Т.А., Гетьман Е.Н. Изменение содержания тяжелых металлов и мышьяка в донных отложениях Угличского водохранилища // Материалы международной научно-практической конференции «Мелиорация и водное хозяйство: проблемы и пути решения». М: Всероссийский научно-исследовательский институт агрохимии имени Д.Н. Прянишникова, 2016. С. 177-183.

Корнева Л. Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом. 2015. 284 с.

Корниенко Г.Г., Дудкин С.И., Сергеева С.Г., Ружинская Л.П., Цема Н.И., Бугаев Л.А., Войкина А.В. Физиолого-биохимическая характеристика рыб Азово-Черноморского бассейна в условиях современной антропогенной нагрузки // Вестник Камчатского государственного технического университета. 2017. № 40. С. 58-66.

Корчунов А.А., Сорокина М.Н., Григорьев В.А., Ковалева А.В. (2017). Влияние искусственной экосистемы на репродуктивные качества осетровых рыб в аквакультуре // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2017. Т. 19. № 5(2). С. 327-333.

Кривобок М.Н., Тарковская О.И. Жировой и белковый обмен у волго-каспийских осетра и севрюги при созревании половых желез // Труды ВНИРО. 1970. Т. LXIX. С. 109-132.

Кривобок М.Н., Тарковская О.И. Определение сроков нерестовых миграций салаки на основании изучения ее жирового обмена // Труды ВНИРО. 1960. Т. XLII. С. 171-188.

Кривобок М.Н., Тарковская О.И. Химическая характеристика желтоперой камбалы, трески и минтая юго-восточной части Берингова моря // Труды ВНИРО. 1964. Т. XLIX. С. 257-272.

Кривобок М.Н., Шатуновский М.И. О некоторых новых проблемах физиологии морских и проходных рыб // Труды ВНИРО. 1971. Т. LXXIX. С. 63-71.

Крючков В.Н., Дубовская А.В., Фомин И.В. Особенности патологической морфологии печени рыб в современных условиях // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2006. № 3. С. 94-100.

Крючков В.Н., Шайдуллина Ж.М. Морфологический и биохимический анализ печени леща реки Урал // Юг России: экология, развитие. 2007. № 3. С. 57-59.

Кузнецов В.А. Изменение биологических показателей чехони *Pelecus cultratus* в верхней части Куйбышевского водохранилища за время его

существования // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. 2011. Т. 153. № 2. С. 262-273.

Кузнецов В.А. Эффективность размножения, размерно-возрастная структура и рост судака *Stizostedion lucioperca* в Волжском плесе Куйбышевского водохранилища за время его существования // Вопросы рыболовства. 2010. Т. 11. № 1 (41). С. 89-99.

Кузьмин А.Г. Состав нерестовых популяций волжского и уральского судака в связи с биологическими особенностями этих рыб // Труды ВНИРО. 1958. Т. XXXIV. С. 96-101.

Кузьмина В.В., Комов В.Т., Куливацкая Е.А. Влияние ртути на пищевое поведение карпа *Cyprinus carpio* и эффекты серотонина при загрязнении корма ртутью // Проблемы биологии продуктивных животных. 2016. № 1. С. 53-61.

Кулаченко В.П., Кулаченко И.В. Физиологическое состояние организма карповых рыб перед зимовкой // Достижения науки и техники АПК. 2010. № 10. С. 40-42.

Кулаченко В.П., Кулаченко И.В., Литвинов Ю.Н. Биологические показатели и пищевая ценность видов рыб в аквакультуре Белгородской области // Вестник Курской ГСХА. 2011. Т. 2. № 2. С. 53-55.

Курант В.З. Содержание белков и нуклеиновых кислот в тканях некоторых пресноводных рыб и их зависимость от возраста и сезона: Автореф. дис... канд. биол. наук. Тернополь, 1984. 23 с.

Лазарева В.И., Жданова С.М. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водохранилищах бассейна Верхней Волги // Биология внутренних вод. 2014. № 3. С. 64-68.

Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И., Пряничникова Е.Г., Перова С.Н. Кислородный режим водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2018. № 81 (84). С. 47-84.

Лазарева Г.А. Оценка качества вод Угличского водохранилища по интегральным гидрохимическим показателям // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки. 2016. № 2. С. 158-164.

Ландышевская А.Е., Живонкина В.И. Плодовитость судака (*Lucioperca lucioperca* L.) в условиях зарегулированного стока Дона // Труды ВНИРО. 1977. Т. 127А. С. 74–84.

Ланцова И.В. Влияние рекреационного использования на качество воды Иваньковского водохранилища // Вестник РУДН. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2009. № 1. С. 42–50.

Лапинова Т.Б., Чуйко Г.М., Пряничникова Е.Г. Некоторые иммунофизиологические параметры *Dreissena polymorpha* из разных по степени антропогенного воздействия участков Рыбинского водохранилища // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2012. № 25. С. 64-75.

Лесникова Т.М. Морфо-биологические особенности и промысловый запас леща Горьковского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград, 1973. 25 с.

Липатникова О.А., Гричук Д.В. Термодинамическое моделирование форм нахождения тяжелых металлов в донных отложениях на примере Иваньковского водохранилища // Вестник Московского университета. Серия 4: Геология. 2011. № 2. С. 51–59.

Литвинов А.С., Законнова А.В., Рощупко В.Ф. Общие сведения о водохранилищах // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Издательство ЯГТУ, 2001. С. 5-7.

Лобанова Т.А. Особенности накопления тяжелых металлов промысловыми видами рыб // Вестник Костромского государственного университета им. Н.А. Некрасова. 2008. Т. 14. № 1. С. 18-21.

Лоскутова М.В., Федотова А.А. Становление прикладных биологических исследований в России: взаимодействие науки и практики в XIX-начале XX вв. Санкт-Петербург: Нестор-История, 2014. 220 с.

Лукьяненко В.И., Наточин Ю.В., Романенко В.Д., Шатуновский М.И., Шульман Г.Е. Физиолого-биохимические основы искусственного разведения и рационального использования промысловых рыб // Гидробиологический журнал. 1983. Т. XIX. № 3. С. 3-16.

Львова А.А. Экология дрейссены (*Dreissena polymorpha polymorpha* (Pall.)) // Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. С. 101-119.

Маляревская А.Я. Обмен веществ у рыб в условиях антропогенного евтрофирования водоемов. Киев: Наукова думка, 1979. 256 с.

Маренков О.Н., Федоненко Е.В., Габибов М.М., Абдуллаева Н.М. Развитие гонад леща (*Abramis brama* Linnaeus, 1758) в условиях Запорожского водохранилища // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2013. № 4. С. 25-35.

Мартемьянов В.И. Динамика содержания воды в организме окуня *Perca fluviatilis* L. при стрессе // Вода: химия и экология. 2015. № 4. С. 54-59.

Мартемьянов В.И. Содержание воды в организме, мышцах и печени карпа в зависимости от солености среды // Биология внутренних вод: Информационный бюллетень. 1990. № 87. Р. 62-64.

Махутова О.Н., Гладышев М.И. Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты в физиологии и метаболизме рыб и человека: значение, потребности, источники // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. 2020. Т. 106. № 5 С. 601-621.

Минин А.Е., Постнов Д.И., Вандышева В.В., Минина Л.М. Этапы развития рыболовства и перспективы оптимизации промысла на Горьковском водохранилище // Известия КГТУ. 2014. № 32. С. 217-226.

Мирошниченко Д.А., Флерова Е.А. Опыт выращивания радужной форели в условиях высокогорья Южного Вьетнама: показатели роста и



химический состав скелетных мышц // Труды ВНИРО. 2018. Т. 170. С. 115-122.

Мирошниченко Д.А., Флерова Е.А. Особенности химического состава мускульной ноги брюхоногих моллюсков сем. *Muricidae* провинции Нячанг Южного Вьетнама // Вестник АПК Верхневолжья. 2016а. № 3. С. 67-70.

Мирошниченко Д.А., Флерова Е.А. Сравнительная характеристика показателей обмена веществ представителей *Clarias batrachus* обитающих в естественных и искусственных условиях // Инновации в АПК: проблемы и перспективы. 2016б. Т. 9. № 1. С. 110-114.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона // Труды проблемных и тематических совещаний. М., Л.: Издательство АН СССР, 1954. Вып. 2. С. 223-241.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.

Мурзина С.А., Немова Н.Н., Нефедова З.А., Фальк-Петерсен С. Влияние экологических условий обитания люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* на липидный состав печени и мышц // Экология. 2010. № 1. С. 54-57.

Мурзина С.А., Пеккоева С.Н., Чурова М.В., Нефедова З.А., Филиппова К.А., Фальк-Петерсен С., Немова Н.Н. Суточная динамика липидов и жирных кислот и активность ферментов энергетического и углеводного обмена у молоди лептоклинуса пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) разных стадий развития в условиях полярной ночи // Онтогенез. 2020. Т. 51. № 2. С. 143-153.

Мусаев Б.С., Мурадова Г.Р., Рабаданова А.И., Абдулаева С.О., Курбетова А.В., Омарова А.Б. Влияние хронической интоксикации ацетатом свинца на фракционный состав белков и некоторые показатели липидного обмена скелетных мышц сеголеток карпа (*Cyprinus carpio* L.) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2009. Т. 11. № 1 (2). С. 110-113.

Мухина И.Н. Повышение эффективности стартовых кормов для лососевых рыб путем введения биологически активных добавок: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 25 с.

Нгуен В. Некоторые биологические показатели леща – *Abramis brama* (L) северной части Рыбинского водохранилища, связанные с динамикой его численности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1969. 28 с.

Немова Н.Н., Лысенко Л.А., Мещерякова О.В., Комов В.Т. Ртуть в рыбах: биохимическая индикация // Биосфера. 2014. Т. 6. № 2. С. 176-186.

Немова Н.Н., Мещерякова О.В., Чурова М.В., Мурзина С.А. Особенности энергетического метаболизма беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae) Онежского, Двинского и Кандалакшского заливов Белого моря // Доклады академии наук. 2016. Т. 469. № 1. С. 125-129.

Немова Н.Н., Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Рипатти П.О. Липидный статус молоди и взрослых особей беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae) // Доклады академии наук. 2015. Т. 460. № 4. С. 475-479.

Нефедова З.А., Мурзина С.А., Веселов А.Е., Пеккоева С.Н., Руоколайнен Т.Р., Ручьев М.А., Немова Н.Н. Биохимическая разнокачественность по липидному статусу молоди кумжи *Salmo trutta* L., обитающей в реках бассейна Белого моря // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2017. № 1. С. 57-62.

Нефедова З.А., Мурзина С.А., Пеккоева С.Н., Руоколайнен Т.Р., Веселов А.Е., Ефремов Д.А., Немова Н.Н. Липидный профиль молоди атлантического лосося *Salmo salar* в реке Летняя Золотица (Архангельская область, бассейн Белого моря) // Вопросы ихтиологии. 2019. Т. 59. № 3. С. 337-344.

Никольский В.Н., Юнева Т.В., Щепкина А.М. Многолетняя динамика содержания липидов у мелких пелагических рыб как отражение изменчивости условий их нагула // Сборник материалов Всероссийской

научно-практической конференции с международным участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции: в 3 томах «Морские биологические исследования: достижения и перспективы». Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. С. 112-115.

Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1963. 368 с.

Панов В.П. Морфобиохимическая характеристика туловищной мускулатуры некоторых рыб семейства карповых: Автореф. дис... канд. с.х. наук. М., 1982. 22 с.

Паюта А.А., Богданова А.А., Флерова Е.А., Мирошниченко Д.А. Хозяйственно-биологические признаки и химический состав скелетных мышц щук, выращенных в хозяйствах разных рыбоводных зон // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2018. № 4. С. 132-138.

Паюта А.А., Богданова А.А., Флерова Е.А., Мирошниченко Д.А., Малин М.И., Андреева М.И. Химический состав мышц рыб малых рек Ярославской области // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2019. № 1. С. 112-121.

Перова С.Н. Современное состояние структуры сообществ донных макробеспозвоночных Рыбинского и Горьковского водохранилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2004. 24 с.

Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Жгарева Н.Н., Зубишина А.А. Таксономический состав и обилие макрозообентоса волжских водохранилищ // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2018. № 82 (85). С. 52-66.

Петухов А.Н. Изменение видового разнообразия и экология паразитических *Metazoa* рыб Горьковского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М, 2003. 24 с.

Пидгайко М.Л., Александров Б.М., Иоффе Ц.И., Максимова Л.П., Петров В.В., Саватеева Е.Б., Салазкин А.А. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада // Известия ГосНИОРХ. 1968. Т. 68. С. 205-228.

Платонов В.А., Хадарцев А.А., Фридзон К.Я., Чуносков С.Н. Химический состав и биологическая активность сапропеля оз. Глубокое (Татарстан) // Вестник новых медицинских технологий. 2014. Т. 21. № 3. С. 199-204.

Поддубный А.Г. Чехонь Рыбинского водохранилища (биологический очерк): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М, 1955. 11 с.

Поддубный С.А., Голованов В.К., Базаров М.И., Кудряков С.В. Влияние термогидродинамических условий в зоне сбросных расходов Костромской ГРЭС на распределение рыб // Энергетическое строительство. 1995. № 6. С. 38-41.

Подунай Ю.А., Залевская И.Н., Руднева И.И. Возрастная динамика активности катепсинов и содержания среднемолекулярных пептидов в мышцах морского ерша // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия «Биология, химия». 2009. Т. 22. № 4. С. 128-134.

Позднякова Ю.М., Ковалев Н.Н., Бусарова О.Ю., Михеев Е.В. Некоторые биохимические показатели лососевых рыб бассейна озера Азабачье (Камчатка) // Вестник Камчатского государственного технического университета. 2018. № 46. С. 95-100.

Попков В.К., Попкова Л.А., Рузанова А.И. Особенности экологии леща *Abramis brama* (L.) и последствия его акклиматизации в бассейне Средней Оби // Вестник Томского государственного университета. 2008. № 306. С. 154-157.

Попов Н.Н. Формирование популяции судака (*Stizostedion lucioperca* (L.)) Урало-Каспийского района в современных условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: АГТУ, 2013. 22 с.

Постнов Д.И. Закономерности формирования и рациональное использование биологических ресурсов Горьковского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград, 2013. 24 с.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.

Пряничникова Е.Г. Макрозообентос совместных поселений двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) в Рыбинском водохранилище // Поволжский экологический журнал 2015. № 1. С. 72-79.

Путинцев А.И. Некоторые представления об адаптации и закономерностях реагирования гидробионтов на токсические воздействия // Сравнительные аспекты биохимии рыб и некоторых других животных. Петрозаводск: Карел, фил. АН СССР, 1981. С. 127-146.

Рабазанов Н.И. Функциональные изменения гаметогенеза и полового цикла рыб в водоемах с нарушенным экологическим режимом: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Махачкала, 2010. 50 с.

Рабазанов Н.И., Курбанов З.М. Микроструктурная организация кишечника и печени сазана (*Cyprinus carpio* L.) и леща (*Abramis brama orientalis* B.) в связи с характером питания и меняющимися условиями среды дагестанского побережья Каспийского моря // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. 2015. № 1. С. 65-71.

Ривьер И.К., Гусаков В.А., Жгарева Н.Н., Перова С.Н., Столбунова В.Н., Щербина Г.Х. Зоопланктон и зообентос // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Издательство ЯГТУ, 2001а. С. 285-289.

Ривьер И.К., Гусаков В.А., Жгарева Н.Н., Перова С.Н., Столбунова В.Н., Щербина Г.Х. Планктонные и бентосные сообществ // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Издательство ЯГТУ, 2001б. С. 290-294.

Ривьер И.К., Столбунова В.Н. Зоопланктон // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Издательство ЯГТУ, 2001. С. 124-131.

Родина Т.Г. Товароведение и экспертиза рыбных товаров и морепродуктов. М.: Академия, 2007. 400 с.

Рыбинское водохранилище и его жизнь (под ред. Б.С. Кузина). Л.: Наука, 1972. 364 с.

Рыбопромысловый атлас Рыбинского водохранилища (под ред. А.Г. Поддубного). Ярославль, 1963. 69 с.

Самойлов К.Ю. Структура популяции и фенетическое разнообразие судака *Sander lucioperca* (L.) Волго-Ахтубинской системы нижней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М, 2017. 25 с.

Саппо Г.Б. Биология, запасы леща Иваньковского водохранилища и влияние на них сбросных вод Конаковской ГРЭС: Автореф. дис... канд. биол. наук. Ленинград, 1976. 25 с.

Сидоров В.С. Сравнительная биохимия рыб и их гельминтов. Липиды, ферменты, белки. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1977. 160 с.

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

Слынько Ю.В., Терещенко В.Г. Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна (Разнообразие, фауногенез, динамика популяций, механизмы адаптаций). М.: Изд-во ПОЛИГРАФ-ПЛЮС, 2014. 328 с.

Смирнов Л.П. Роль липидов и белков в становлении биохимических адаптаций у экотермных организмов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2005. 48 с.

Солдатенков Е.Ю., Назаренко В.А., Михеев В.А. Краткие особенности экологии чехони центрального плеса Куйбышевского водохранилища // Сборник научных трудов XII межрегиональной научно-практической конференции «Естественно-научные исследования в Симбирском–Ульяновском крае». Ульяновск: Издательство «Корпорация технологий продвижения», 2010. С. 158-160.

Сторожук А.Я. Сезонная динамика физиолого-биохимического состояния сайды *Pollachius virens* Северного моря // Труды ВНИРО. 1975. Т. ХСVI. С. 114-120.

Строганов Н.С. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во Московского университета, 1962. 444 с.

Сухаренко Е.В., Недзвецкий В.С., Петренко О.А. Оценка загрязнения Керченского пролива с использованием нейроглиальных белков донных рыб // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. 2015. № 15(212). С. 118-124.

Ткач Н.П. Роль липидов в эколого-биохимических адаптациях литоральных гаммарид Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2007. 23 с.

Толкачев Г.Ю., Коломийцев Н.В., Корженевский Б.И. Микроэлементы как показатель загрязнения донных отложений Иваньковского и Угличского водохранилищ // Материалы международной научно-практической конференции «Экологические аспекты мелиорации, гидротехники и водного хозяйства АПК». М.: Изд. ВНИИГиМ, 2017. С. 199-203.

Томилина И.И., Гапеева М.В., Ложкина Р.А. Изменение качества воды и донных отложений Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища по химическим и токсикологическим показателям за период 1961-2017 гг // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2018. № 83 (86). С. 32-50.

Турдаков А.Ф. Воспроизводительная система самцов рыб. Фрунзе: Издательство «Илим», 1972. 280 с.

Тыхеев А.А., Томитова Е.А. Морфологическая картина гонад самок плотвы в осенний период в Истоминском сору Кабанского района республики Бурятия // Вестник ИрГСХА. 2016. № 74. С. 62-71.

ФАО. Состояние мирового рыболовства и аквакультуры 2018 – Достижение целей устойчивого развития. Рим, 2018. 226 с.

Фатхуллин Р.Ф. К вопросу об упитанности плотвы обыкновенной (*Rutilus rutilus*) в Куйбышевском водохранилище // Вестник Чувашского государственного педагогического университета им. ИЯ Яковлева. 2013. № 2 (78). С. 171-175.

Флеров Б.А. Экологическая обстановка на Рыбинском водохранилище в результате аварии на очистных сооружениях г. Череповца в 1987 г. // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое

состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1990. С. 3–11.

Флеров Б.А. Эколого-физиологические аспекты токсикологии пресноводных животных. Л.: Наука, 1989. 141 с.

Флеров Б.А., Томилина И.И., Кливленд Л., Баканов, А.И., Гапеева, М.В. Комплексная оценка состояния донных отложений Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. 2000. № 2. С. 148-156.

Флерова Е.А. Биологические последствия накопления кадмия в организме рыб // Вода: химия и экология. 2012. № 6. С. 43-47.

Флерова Е.А. Физиолого-биохимические методы исследования рыб. Ярославль: Изд-во ФГБОУ ВПО «Ярославская ГСХА», 2014. 40 с.

Цурпало А.П. Макробентос литорали бухты Крабовой (остров Шикотан, Курильские острова) и его многолетние изменения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2009. 23 с.

Чеснокова И.И. Активность аминотрансфераз в гонадах черноморских рыб из бухт с разным уровнем загрязнения // Сборник статей Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 125-летию профессора В. А. Водяницкого «Загрязнение морской среды: экологический мониторинг, биоиндикация, нормирование». Севастополь: «Колорит», 2018. С. 291-297.

Чеснокова И.И. Биомаркеры черноморских рыб как показатели экологического состояния среды их обитания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 2017. 22 с.

Чуйко Г.М., Законнов В.В., Бродский Е.С., Шелепчиков А.А. Особенности пространственного распределения стойких органических загрязнителей (СОЗ) в экосистемах водохранилищ озерного и речного типа // В кн.: «Современные проблемы водохранилищ и их водосборов», труды V Международной научно-практической конференции (29 мая - 31 мая 2015 г., Пермь). Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т, 2015. Т. II. С.167-172.



Чуйко Г.М., Подгорная В.М. Пространственное распределение органических загрязняющих веществ в экосистеме водохранилища (ретроспективный аналитический обзор) // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. М.: Российская академия наук, 2018. С. 357-371.

Чурова М.В., Мещерякова О.В., Мурзина С.А., Немова Н.Н. Особенности энергетического метаболизма у люмпенуса Фабриция *Lumpenus fabricii* разных заливов Белого моря // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 8 (169). С. 28-34.

Шайдуллина Ж.М. Сезонная и возрастная динамика морфофизиологических показателей леща реки Урал: Автореф. дисс... к.б.н. Астрахань, 2009. 24 с.

Шайдуллина Ж.М., Крючков В.Н. Сезонные изменения упитанности и биохимического состава тканей леща реки Урал // Естественные науки. 2007. № 4(21). С. 70-73.

Шаповалов М.Е. Результаты интродукции судака *Sander lucioperca* в озеро Ханка // Известия ТИНРО. 2018. Т. 192. С. 47-63.

Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 288 с.

Шатуновский М.И., Богоявленская М.П., Вельтищева И.Ф., Масленникова Н.В. Исследования генеративного обмена балтийской трески // Труды ВНИРО. 1975.Т. ХСVI. С. 57-62.

Шепелева Е.С. Эколого-геохимические исследования поведения тяжелых металлов в водных и наземных экосистемах Иваньковского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. М, 2004. 30 с.

Шершнева В.И., Городовская С.Б. Распределение энергетических веществ в теле лососей в период анадромных миграций // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2010. № 17. С. 66-72.

Шершнева В.И., Коваль М.В. Калорийность массовых видов зоопланктона и ихтиопланктона прикамчатских вод // Известия ТИНРО. 2004. Т. 139. С. 349-369.

Шульман Г.Е. Определение обеспеченности рыб кормом по интенсивности жиронакопления и уровню жировых запасов в их теле // Зоологический журнал. 1963. Т. XLII. № 4. С. 581-588.

Шульман Г.Е. Принципы физиолого-биохимических исследований годовых циклов рыб // Биология моря. 1978а. № 46. С. 90-100.

Шульман Г.Е. Развитие исследований обмена веществ у рыб в Советском Союзе // Вопросы ихтиологии. 1967. Т. 7. № 5. С. 816-846.

Шульман Г.Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищевая промышленность, 1972. 368 с.

Шульман Г.Е. Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена рыб. Киев: Наукова думка, 1978b. 204 с.

Шульман Г.Е., Коккоз Л.М. Особенности белкового роста и жиронакопления у черноморских рыб // Биология моря. 1968. № 15. С. 159-206.

Шульман Г.Е., Ревина Н.И., Сафьянова Т.Е. Связь физиологического состояния с особенностями овогенеза пелагических рыб // Труды ВНИРО. 1970. Т. LXIX. С. 96-108.

Щепкин В.Я., Шульман Г.Е. Исследование липидного состава мышц и печени средиземноморских рыб // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1978. Т. 14. № 3. С. 230-235.

Щербина Г.Х. Роль видов-вселенцев в структуре макрозообентоса верхневолжских водохранилищ. Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Рыбинск: ИБВВ РАН, 2003. С. 164-171.

Щербина Г.Х. Структура и функционирование биоценозов донных макробеспозвоночных верхневолжских водохранилищ // Динамика разнообразия гидробионтов во внутренних водоемах России. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2002. С. 121-142.

Юрченко В.В., Морозов А.А. Активность этоксирезорифин-О-деэтилазы в печени леща *Abramis brama* L. при действии полихлорированных бифенилов // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2015. № 10. С. 944-944.

Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Аннотированный каталог круглоротых и рыб водоемов бассейна Верхней Волги // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Издательство ЯГТУ, 2001. С. 52-69.

Яковлева К.К., Шульман Г.Е. Соотношение между жирностью и влажностью в печени и мышцах морского ерша *Scorpaena porcus* L. // Вопросы ихтиологии. 1976. Т. 16. № 6. С. 1135-1136.

Янович Н.Є., Янович Д.О. Роль мікроелементів у життєдіяльності ставкових риб // Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій ім. Ґжицького. 2014. Т. 16. № 2 (59). С. 345-372.

Яновская Л.И. Питание судака в Северном Каспии // Труды ВНИРО. 1976. Т. СХУІІ. С. 34-46.

Abah J., Mashebe P., Onjefu S.A. Preliminary assessment of some heavy metals pollution status of Lisikili River Water In Zambezi Region, Namibia // International Journal of Environment and Pollution Research. 2016. V. 4. № 2. P. 13-30.

Adams S.M. Ecological role of lipids in the health and success of fish populations // Lipids in freshwater ecosystems. New York: Springer, 1999. P. 132-160.

Adams S.M., McLean R.B., Parrotta J.A. Energy partitioning in largemouth bass under conditions of seasonally fluctuating prey availability // Transactions of the American Fisheries Society. 1982. V. 111. № 5. P. 549-558.

Addison R.F., Ackman R.G., Hingley J. Distribution of fatty acids in cod flesh lipids // Journal of the Fisheries Board of Canada. 1968. V. 25. № 10. P. 2083-2090.

Afshan S., Ali S., Ameen U.S., Farid M., Bharwana S.A., Hannan F., Ahmad R. Effect of different heavy metal pollution on fish // Research Journal of Chemical and Environmental Sciences. 2014. V. 2. № 1. P. 35-40.

Ahmed I., Sheikh Z.A. Study on the seasonal variation in the chemical composition, hematological profile, gonado-somatic index and hepato-somatic index of snow trout, *Schizothorax niger* from the freshwater Dal Lake, Kashmir. // American Journal of Food Technology. 2017. V. 12. № 1. P. 1-13.

Aidos I., van der Padt A., Luten J.B., Boom R.M. Seasonal changes in crude and lipid composition of herring fillets, byproducts, and respective produced oils // Journal of Agricultural and Food Chemistry. 2002. V. 50. № 16. P. 4589-4599.

Al-Asgah N.A., Abdel-Warith A.W.A., Younis E.S.M., Allam H.Y. Haematological and biochemical parameters and tissue accumulations of cadmium in *Oreochromis niloticus* exposed to various concentrations of cadmium chloride // Saudi journal of biological sciences. 2015. V. 22. № 5. P. 543-550.

Ali M., Iqbal F., Salam A., Iram S., Athar M. Comparative study of body composition of different fish species from brackish water pond // International Journal of Environmental Science & Technology. 2005. V. 2. № 3. P. 229-232.

Ali M., Iqbal F., Salam A., Sial F., Athar M. Comparative study of body composition of four fish species in relation to pond depth // International Journal of Environmental Science & Technology. 2006. V. 2. № 4. P. 359-364.

Amundsen P.A., Staldvik F.J., Lukin A.A., Kashulin N.A., Popova O.A., Reshetnikov Y.S. Heavy metal contamination in freshwater fish from the border region between Norway and Russia // Science of the Total Environment. 1997. V. 201. № 3. P. 211-224.

Ángeles Esteban M. An overview of the immunological defenses in fish skin // ISRN immunology. 2012. V. 2012. P. 1-29.

Appa Rao T. Fat and water contents of the muscle and ovary during the maturation cycle of *Pseudosciaena aneus* (Block) and *Johnius carutta* (Bloch) // Indian Journal of Fisheries. 1967. V. 14. № 1 & 2. P. 293-297.

Ashraf M., Zafar A., Naeem M. Comparative studies on the seasonal variations in the nutritional values of three carnivorous fish species // International Journal of Agriculture & Biology. 2011. V. 13. № 5. P. 701-706.

Assem S.S., El-Serafy S.S., El-Garabawy M.M., El-Absawy M.E.G., Kaldus S.K. Some biochemical aspects of reproduction in female *Trachinotus ovatus* (Carangidae) // Egyptian Journal of Aquatic Research. 2005. V. 31. № 1. P. 315-327.

Atwater W.O. The chemical composition and nutritive value of fish // Transactions of the American Fisheries Society. 1881. V. 10. P. 124-131.

Bagthasingh C., Aran S.S., Vetri V., Innocen A., Kannaiyan S.K. Seasonal variation in the proximate composition of sardine (*Sardinella gibbosa*) from Thoothukudi coast // Indian Journal of Geo-Marine Science. 2016. V. 45. № 6. P. 800-806.

Bandarra N.M., Batista I., Nunes M.L., Empis J.M. Seasonal variation in the chemical composition of horse-mackerel (*Trachurus trachurus*) // European Food Research and Technology. 2001. V. 212. № 5. P. 535-539.

Bano Y. Seasonal variations in the biochemical composition of *Clarias batrachus* L // Proceedings of the Indian Academy of Sciences - Section B. 1977. V. 85. № 3. P. 147-155.

Berg O.K., Bremset G. Seasonal changes in the body composition of young riverine Atlantic salmon and brown trout // Journal of Fish Biology. 1998. V. 52. № 6. P. 1272-1288.

Berge G.M., Witten P.E., Baeverfjord G., Vegusdal A., Wadsworth S., Ruyter B. Diets with different n – 6/n – 3 fatty acid ratio in diets for juvenile Atlantic salmon, effects on growth, body composition, bone development and eicosanoid production // Aquaculture. 2009. V. 296. № 3-4. P. 299-308.

Boran G., Karaçam H. Seasonal changes in proximate composition of some fish species from the Black Sea // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2011. V. 11. № 1. P. 1-5.

Brown M.L., Murphy B.R. Effects of season, maturity, and sex on lipid class dynamics in largemouth bass (*Micropterus salmoides* Lacepede) // Ecology of Freshwater Fish. 1995. V. 4. № 3. P. 124-130.

Bruce J.R. Changes in the chemical composition of the tissues of the herring in relation to age and maturity // Biochemical Journal. 1924. V. 18. № 3-4. P. 469-485.

Carter C.G., Houlihan D.F. Protein synthesis // Fish physiology. 2001. V. 20. P. 31-75.

Cejas J.R., Almansa E., Jérez S., Bolaños A., Samper M., Lorenzo A. Lipid and fatty acid composition of muscle and liver from wild and captive mature female broodstocks of white seabream, *Diplodus sargus* // Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology. 2004. V. 138. P. 91-102.

Cerdá J., Carrillo M., Zanu S., Ramos J., de la Higuera M. Influence of nutritional composition of diet on sea bass, *Dicentrarchus labrax* L., reproductive performance and egg and larval quality // Aquaculture. 1994. V. 128. № 3-4. P. 345-361.

Chang S.K.C. Protein analysis // Food analysis. Springer, Boston, MA, 2010. P. 133-146.

Christiansen J.S., Karamushko L.I., Nahrgang J. Sub-lethal levels of waterborne petroleum may depress routine metabolism in polar cod *Boreogadus saida* (Lepechin, 1774) // Polar biology. 2010. V. 33. № 8. P. 1049-1055.

Chuiko G.M., Zakonov V.V., Morozov A.A., Brodskii E.S., Shelepchikov A.A., Feshin D.B. Spatial distribution and qualitative composition of polychlorinated biphenyls and organochlorine pesticides in bottom sediments and bream (*Abramis brama* L.) from the Rybinsk Reservoir // Inland Water Biology. 2010. V. 3. № 2. P. 193-202.

Clarke A., Johnston N.M. Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish // Journal of animal ecology. 1999. V. 68. № 5. P. 893-905.

Coban M.Z., Sen D. Examination of liver and muscle glycogen and blood glucose levels of *Capoeta umbla* (Heckel, 1843) living in Hazar Lake and Keban Dam Lake (Elazig, Turkey) // African Journal of Biotechnology. 2011. V. 10. № 50. P. 10271-10279.

Collier T.K., Anulacion B.F., Arkoosh M.R., Dietrich J.P., Incardona J.P., Johnson L.L., Ylitalo G.M., Myers M.S. Effects on fish of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) and naphthenic acid exposures // Fish Physiology: Organic Chemical Toxicology of Fishes. 2013. V. 33. P. 195-255.

Craig J.F. The body composition of adult perch, *Perca fluviatilis* in Windermere, with reference to seasonal changes and reproduction // The Journal of Animal Ecology. 1977. V. 46. P. 617-632.

Craig S.R., MacKenzie D.S., Jones G., Gatlin III D.M. Seasonal changes in the reproductive condition and body composition of free-ranging red drum, *Sciaenops ocellatus* // Aquaculture. 2000. V. 190. № 1-2. P. 89-102.

Cui L., Wang S., Yang X., Gao L., Zheng M., Wang R., Qiao L., Xu C. Fatty acids, polychlorinated dibenzo-p-dioxins and dibenzofurans, and dioxin-like polychlorinated biphenyls in paired muscle and skin from fish from the Bohai coast, China: Benefits and risks associated with fish consumption // Science of The Total Environment. 2018. V. 639. P. 952-960.

Dabhade V.F., Pathan T.S., Shinde S.E., Bhandare R.Y., Sonawane D.L. Seasonal variations of protein in the ovary of fish *Channa gachua* // Recent Research in Science and Technology. 2009. V. 1. № 2. P. 78-80.

Dabrowski K., Guderley H. Intermediary metabolism // Fish nutrition (Third Edition). 2003. P. 309-365.

Das B., Das M. Fat content of an Indian major carp, *Catla catla*, in relation to age and size for optimizing harvesting period // International Journal of Fisheries and Aquatic Studies. 2015. V. 2. P. 386-390.

Dawson A.S., Grimm A.S. Quantitative seasonal changes in the protein, lipid and energy content of the carcass, ovaries and liver of adult female plaice, *Pleuronectes platessa* L // Journal of Fish Biology. 1980. V. 16. № 5. P. 493-504.

Desta D., Zello G.A., Alemayehu F., Estfanos T., Zatti K., Drew M. Proximate analysis of Nile tilapia, (*Oreochromis niloticus*), fish fillet harvested from farmers pond and Lake Hawassa, Southern Ethiopia // International Journal For Research & Development In Technology. 2019. V. 11. № 1. P. 94-99.

Dey A.C., Kiceniuk J.W., Williams U.P., Khan R.A., Payne J.F. Long term exposure of marine fish to crude petroleum – I. Studies on liver lipids and fatty acids in cod (*Gadus morhua*) and winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) // Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Comparative Pharmacology. 1983. V. 75. № 1. P. 93-101.

Diamond M. Some observations of spawning by roach, *Rutilus rutilus* L., and bream, *Abramis brama* L., and their implications for management // Aquaculture Research. 1985. V. 16. № 4. P. 359-367.

Diana J.S., Mackay W.C. Timing and magnitude of energy deposition and loss in the body, liver, and gonads of northern pike (*Esox lucius*) // Journal of the Fisheries Board of Canada. 1979. V. 36. № 5. P. 481-487.

Dobush G.R., Ankney C.D., Krementz D.G. (1985). The effect of apparatus, extraction time, and solvent type on lipid extractions of snow geese // Canadian journal of zoology. 1985. V. 63. № 8. P. 1917-1920.

Drazen J.C., Seibel B.A. Depth-related trends in metabolism of benthic and benthopelagic deep-sea fishes // Limnology and Oceanography. 2007. V. 52. № 5. P. 2306-2316.

Dutta H. Growth in fishes // Gerontology. 1994. V. 40. № 2-4. P. 97-112.

Elliott K.H., Roth J.D., Crook K. Lipid extraction techniques for stable isotope analysis and ecological assays // Lipidomics. Humana Press, New York, 2017. P. 9-24.

Farhoudi A., Abedian Kenari A.M., Nazari R.M., Makhdoomi C.H. Study of body composition, lipid and fatty acid profile during larval development in Caspian Sea carp (*Cyprinus carpio*) // Journal of Fisheries and Aquatic Science. 2011. V. 6. № 4. P. 417-428.



Fawole O.O., Ogundiran M.A., Ayandiran T.A., Olagunju O.F. Proximate and mineral composition in some selected fresh water fishes in Nigeria // Internet Journal of Food Safety. 2007. V. 9. P. 52-55.

Filippov A., Bolotovskiy A.A., Levin B.A., Golovanova I.L. Effect of triiodothyronine on the activity and sensitivity of glycosidases to heavy metals (Cu, Zn, and Pb) in juvenile blue bream *Ballerus ballerus* (L.) // Inland Water Biology. 2017. V. 10. № 3. P. 305-307.

Flath L.E., Diana J.S. Seasonal energy dynamics of the alewife in southeastern Lake Michigan // Transactions of the American Fisheries Society. 1985. V. 114. № 3. P. 328-337.

Freeman H.C., Idler D.R. The effect of polychlorinated biphenyl on steroidogenesis and reproduction in the brook trout (*Salvelinus fontinalis*) // Canadian journal of biochemistry. 1975. V. 53. № 6. P. 666-670.

Ganguly S., Mahanty A., Mitra T., Mohanty B.P. Proximate composition and micronutrient profile of different size groups of hilsa *Tenualosa ilisha* (Hamilton, 1822) from river Ganga // Indian Journal of Fisheries. 2017. V. 64. P. 62-67.

Gauthier P.T., Evenset A., Christensen G.N., Jorgensen E.H., Vijayan M.M. Lifelong exposure to PCBs in the remote Norwegian Arctic disrupts the plasma stress metabolome in Arctic charr // Environmental science & technology. 2018. V. 52. № 2. P. 868-876.

Gerasimov Y.V. Behavioral mechanisms of trophic differentiation in benthivorous fish // Journal of Ichthyology. 2012. V. 52. № 1. P. 91-108.

Gerasimov Y.V. The role of behavioral polymorphism in the process of intrapopulation segregation of ecological niches in bream, *Abramis brama* (Cyprinidae) // Journal of Ichthyology. 2006. V. 46. № 2. P. S204-S212.

Gerasimov Y.V., Strel'nikov A.S., Ivanova M.N. Dynamics of structural indices of populations of zander *Stizostedion lucioperca* (Percidae) of the Rybinsk Reservoir for 1954–2010 // Journal of Ichthyology. 2013. V. 53. № 1. P. 41-51.

Gerasimov Y.V., Strel'nikova A.P. Specific features of feeding in underyearlings of zander (*Sander lucioperca*) (Percidae) of the Rybinsk Reservoir in various years // Journal of Ichthyology. 2016. V. 56. № 3. P. 390-396.

Gerking S.D. Influence of rate of feeding and body weight on protein metabolism of bluegill sunfish // Physiological Zoology. 1971. V. 44. № 1. P. 9-19.

German A.V. Disturbance of synchronous oocyte development in bream *Abramis brama* L. from the Rybinsk Reservoir // Inland Water Biology. 2019. V. 12. № 1. P. 128-131.

Gibbons J.W., Bennett D.H., Esch G.W., Hazen T.C. Effects of thermal effluent on body condition of largemouth bass // Nature. 1978. V. 274. P. 470-471.

Gibbons J.W., Sharitz R.R. Thermal ecology: environmental teachings of a nuclear reactor site // BioScience. 1981. V. 31. № 4. P. 293-298.

Gill H.S., Weatherley A.H. Protein, lipid and caloric contents of bluntnose minnow, *Pimephales notatus* Rafinesque, during growth at different temperatures // Journal of Fish Biology. 1984. V. 25. № 4. P. 491-500.

Gladyshev M.I., Lepskaya E.V., Sushchik N.N., Makhutova O.N., Kalachova G.S., Malyshevskaya K.K., Markevich G.N. (2012). Comparison of polyunsaturated fatty acids content in filets of anadromous and landlocked sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* // Journal of Food Science. 2012. V. 77. № 12. P. C1307-C1310.

Golovanov V.K. Ecophysiological patterns of distribution and behavior of freshwater fish in thermal gradients // Journal of Ichthyology. 2013. V. 53. № 4. P. 252-280.

Golovanova I.L. Effects of heavy metals on the physiological and biochemical status of fishes and aquatic invertebrates // Inland Water Biology. 2008. V. 1. № 1. C. 93-101.

Golovanova I.L., Kuzmina V.V., Chuiko G.M., Ushakova N.V., Filippov A.A. Impact of polychlorinated biphenyls on the activity of intestinal proteinases and carbohydrases in juvenile roach *Rutilus rutilus* (L.) // Inland Water Biology. 2011. V. 4. № 2. P. 249-255.

Grande M., Murua H., Zudaire I., Arsenault-Pernet E.J., Pernet F., Bodin N. Energy allocation strategy of skipjack tuna *Katsuwonus pelamis* during their reproductive cycle // Journal of Fish Biology. 2016. V. 89. № 5. P. 2434-2448.

Grigorakis K., Alexis M.N., Taylor K.A., Hole M. Comparison of wild and cultured gilthead sea bream (*Sparus aurata*); composition, appearance and seasonal variations // International journal of food science and technology. 2002. V. 37. № 5. P. 477-484.

Guijarro A.I., Lopez-Patiño M.A., Pinillos M.L., Isorna E., De Pedro N., Alonso-Gómez A.L., Alonso-Bedate M., Delgado M.J. Seasonal changes in haematology and metabolic resources in the tench // Journal of Fish Biology. 2003. V. 62. № 4. P. 803-815.

Guo H., Qi M., Hu Z., Liu Q. Optimization of the rice-fish coculture in Qingtian, China: 1. Effects of rice spacing on the growth of the paddy fish and the chemical composition of both rice and fish // Aquaculture. 2020. № 522. P. 735106.

Hadjinikolova L., Zaikov A. Investigations on the chemical composition of pike (*Esox lucius* L.) // Bulgarian Journal of Agricultural Science. 2006. V. 12. № 2. P. 337-342.

Hanna R.G.M. Proximate composition of certain Red Sea fishes // Marine Fisheries Review. 1984. № 46 (3). P. 71-75.

Hartman K.J., Margraf F.J. Common relationships among proximate composition components in fishes // Journal of Fish Biology. 2008. V. 73. № 10. P. 2352-2360.

Henderson B.A., Trivedi T., Collins N. Annual cycle of energy allocation to growth and reproduction of yellow perch // Journal of Fish Biology. 2000. V. 57. № 1. P. 122-133.

Henderson R.J., Almatar S.M. Seasonal changes in the lipid composition of herring (*Clupea harengus*) in relation to gonad maturation // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1989. V. 69. № 2. P. 323-334.

Henderson R.J., Tocher D.R. The lipid composition and biochemistry of freshwater fish // Progress in lipid research. 1987. V. 26. № 4. P. 281-347.

Hölker F. Effects of body size and temperature on metabolism of bream compared to sympatric roach // Animal Biology. 2006. V. 56. № 1. P. 23-37.

Houlihan D.F. Protein turnover in ectotherms and its relationships to energetics // Advances in comparative and environmental physiology. Berlin, Heidelberg: Springer, 1991. P. 1-43.

Houlihan D.F., Costello M.J., Secombes C.J., Stagg R., Brechin J. Effects of sewage sludge exposure on growth, feeding and protein synthesis of dab (*Limanda limanda* (L.)) // Marine Environmental Research. 1994. V. 37. № 4. P. 331-353.

Htun-Han M. The reproductive biology of the dab *Limanda limanda* (L.) in the North Sea: gonosomatic index, hepatosomatic index and condition factor // Journal of Fish Biology. 1978. V. 13. № 3. P. 369-378.

Hussain M.Z., Naqvi A.A., Shahzadah W.A., Latif A., Hussain S., Iqbal R., Ali M. Effect of feeding habit, size and season on proximate composition of commercially important fishes from lentic water bodies of Indus river at Ghazi Ghat, Pakistan // Pakistan Journal of Zoology. 2016. V. 48. № 6. P. 1877-1884.

Idler D.R., Bitners I. Biochemical studies on sockeye salmon during spawning migration.: IX. Fat, protein and water in the major internal organs and cholesterol in the liver and gonads of the standard fish // Journal of the Fisheries Board of Canada. 1960. V. 17. № 1. P. 113-122.

Islam M.N., Joadder M.A.R. Seasonal variation of the proximate composition of freshwater gobi, *Glossogobius giuris* (Hamilton) from the River Padma // Pakistan Journal of Biological Sciences. 2005. V. 8. № 4. P. 532-536.

Jafri A.K., Khawaja D.K., Qasim S.Z. Studies on the biochemical composition of some freshwater fishes. Pt. 1. Muscle // Fishery Technology. 1964. № 1 (2). P. 148-157.

Jan U., Shah M., Manzoor T., Ganie S.A. Seasonal and monthly variations of protein content in the muscle of fish *Schizothorax esocinus* // Recent Research in Science and Technology. 2012. V. 4. № 7. P. 5-7.

Jangaard P.M., Brockerhoff H., Burgher R.D., Hoyle R.J. Seasonal changes in general condition and lipid content of cod from inshore waters // Journal of the Fisheries Board of Canada. 1967. V. 24. № 3. P. 607-612.

Janssen J., Giesy J.P. A thermal effluent as a sporadic cornucopia: effects on fish and zooplankton // Environmental biology of fishes. 1984. V. 11. № 3. P. 191-203.

Jørgensen E.H., Johansen S.J.S., Jobling M. Seasonal patterns of growth, lipid deposition and lipid depletion in anadromous Arctic charr // Journal of Fish Biology. 1997. V. 51. № 2. P. 312-326.

Kailasam S., Jeyasantha K.I., Giftson H., Patterson J. Sexual maturity linked variations in proximate composition and mineral content of female *Scomberomorus commerson* (narrow banded mackerel) in south east coast of India // Sky Journal of Food Science. 2015. V. 4. № 7. P. 108-115.

Kalachova G.S., Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Makhutova O.N. (2011). Water moss as a food item of the zoobenthos in the Yenisei River // Central European Journal of Biology. V.6. № 2. P. 236-245.

Kalay M., Sangün M.K., Ayas D., Göçer M. Chemical composition and some trace element levels of thinlip mullet, *Liza ramada* caught from Mersin Gulf // Ekoloji. 2008. V. 17. № 68. P. 11-16.

Kandemir Ş., Polat N. Seasonal variation of total lipid and total fatty acid in muscle and liver of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* W., 1792) reared in Derbent Dam Lake // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2007. V. 7. № 1. P. 27-31.

Karabanov D.P., Pavlov D.D., Bazarov M.I., Borovikova E.A., Smirnov A.K., Stolbunov I.A. Alien species of fish in the littoral of Volga and Kama Reservoirs (results of complex expeditions of IBIW RAS in 2005-2017) // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2018. № 82 (85). С. 67-80.

Karakoltsidis P.A., Zotos A., Constantinides S.M. Composition of the commercially important Mediterranean finfish, crustaceans, and molluscs // Journal of food composition and analysis. 1995. V. 8. № 3. P. 258-273.

Karim S., Aouniti A., Taleb M., Belbachir C., Rahhou I., Achmit M., Hammouti B. Evaluation of heavy metal concentrations in seven commercial marine fishes caught in the Mediterranean coast of Morocco and their associated health risks to consumers // *Journal of Environment & Biotechnology Research*. 2019. V. 8. № 1. P. 1-13.

Keremah R.I., Amakiri G. Proximate composition of nutrients in fresh adult catfishes: *Chrysichthys nigrodigitatus*, *Heterobranchus bidorsalis* and *Clarias gariiepinus* in Yenagoa, Nigeria // *Greener Journal of Agricultural Sciences*. 2013. V. 3. № 4. P. 291-294.

Khawaja D.H. Biochemical composition of the muscle of some freshwater fishes during the prematurity phase // *Fishery Technology*. 1966. V. 3. № 2. P. 94-102.

Khayatzadeh J., Abbasi E. The effects of heavy metals on aquatic animals // *The 1st International Applied Geological Congress, Department of Geology. Iran: Islamic Azad University – Mashad Branch, 26-28 April. 2010. P. 688-694.*

Kinsella J.E., Shimp J.L., Mai J., Weihrauch J. Sterol, phospholipid, mineral content and proximate composition of filets of select freshwater fish species // *Journal of Food Biochemistry*. 1977. V. 1. № 2. P. 131-140.

Kjeldahl J. Neue Methode zur Bestimmung des Stickstoffs in organischen Körpern // *Zeitschrift für analytische Chemie*. 1883. V. 22. № 1. P. 366-382.

Komova N.I., Chuiko G.M., Morozov A.A., Yurchenko V.V. Reproductive parameters of roach *Rutilus rutilus* (L.) from the Rybinsk Reservoir reaches differing in anthropogenic loads // *Inland Water Biology*. 2017. V. 10. № 3. P. 296-300.

Koubaa A., Abdelmouleh A., Bouain A., Mihoubi N.B. Experimental and statistical investigations of the global chemical composition of six trawling fish of the Gulf of Gabes (Mediterranean Sea) // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2011. V. 91. № 8. P. 1689-1695.

Kozlova T.A. Seasonal cycles in total chemical composition of two Lake Baikal benthic-pelagic sculpins (*Cottomephorus*, *Cottoidei*) // *Journal of Fish Biology*. 1997. V. 50. № 4. P. 734-743.

Kudale R.G., Rathod J.L. Nutritional value of fringe scale sardine, *Sardinella fimbriata* (Cuv. and Val.) from Karwar waters // *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*. 2015. V. 3. № 2. P. 6-9.

Kurbah B.M., Bhuyan R.N. Variation of biochemical composition in relation to reproductive cycle of mud eel (*Monopterus albus*) under the agro climatic conditions of Meghalaya, India // *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*. 2018. V. 6. № 3. P. 205-209.

Kusishchin K.V., Ponomareva E.V., Samoilov K.Y., Gruzdeva M.A., Kholodova M.V., Pavlov D.S. Morphological and genetic traits of pikeperch *Sander lucioperca* of the Volga–Akhtuba aquatic system: on the spatial structure of a species in the Lower Volga Basin // *Journal of Ichthyology*. 2018. V. 58. № 3. P. 318-332.

Kuzishchin K.V., Samoilov K.Y., Gruzdeva M.A., Pavlov D.S. Distribution, population structure, and some biological distinctions of pikeperch *Sander lucioperca* of the channel part of the Akhtuba River (Volga-Akhtuba water system) // *Journal of Ichthyology*. 2016. V. 56. № 5. P. 702-714.

Lal B., Singh T.P. Impact of pesticides on lipid metabolism in the freshwater catfish, *Clarias batrachus*, during the vitellogenic phase of its annual reproductive cycle // *Ecotoxicology and environmental safety*. 1987. V. 13. № 1. P. 13-23.

Lall S.P. Disorders of nutrition and metabolism // *Fish diseases and disorders*. 2010. V. 2. № 2. P. 202-237.

Lall S.P. The minerals // *Fish nutrition* (Third Edition). 2003. P. 259-308.

Larsson Å., Haux C., Sjöbeck M. L., Lithner G. Physiological effects of an additional stressor on fish exposed to a simulated heavy-metal-containing effluent from a sulfide ore smeltery // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 1984. V. 8. № 2. P. 118-128.

Larsson Å., Haux C., Sjöbeck M.L. Fish physiology and metal pollution: results and experiences from laboratory and field studies // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 1985. V. 9. № 3. P. 250-281.

Lazos E.S., Aggelousis G., Alexakis A. Metal and proximate composition of the edible portion of 11 freshwater fish species // *Journal of Food Composition and Analysis*. 1989. V. 2. № 4. P. 371-381.

Leatherland J.F., Sonstegard R.A. Effect of dietary mirex and PCBs on calcium and magnesium metabolism in rainbow trout, *Salmo gairdneri* and coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*; a comparison with Great Lakes coho salmon // *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Comparative Pharmacology*. 1981. V. 69. № 2. P. 345-351.

Leatherland J.F., Sonstegard R.A., Holdrient M.V. Effect of dietary mirex and PCB's on hepatosomatic index, liver lipid, carcass lipid and PCB and mirex bioaccumulation in yearling coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* // *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Comparative Pharmacology*. 1979. V. 63. № 2. P. 243-246.

Li D.L., Huang Y.J., Gao S., Chen L.Q., Zhang M.L., Du Z.Y. Sex-specific alterations of lipid metabolism in zebrafish exposed to polychlorinated biphenyls // *Chemosphere*. 2019. V. 221. P. 768-777.

Lichtenfelt H. Über die chemische Zusammensetzung einiger Fischarten, warum und wie sie periodisch wechselt // *Pflügers Archiv European Journal of Physiology*. 1904. V. 103. № 7-8. P. 353-402.

Liu Z., Herzig A. Food and feeding behaviour of a planktivorous cyprinid, *Pelecus cultratus* (L.), in a shallow eutrophic lake, Neusiedler See (Austria) // *Hydrobiologia*. 1996. V. 333. P. 71-77.

Ljubojevic D., Trbovic D., Lujic J. Bjelic-Cabrilo O., Kostic D., Novakov N., Cirkovic M. Fatty acid composition of fishes from inland waters // *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. 2013. V. 19. № 1. P. 62-71.

Lloret J., Shulman G.E., Love R.M. Condition and health indicators of exploited marine fishes. Oxford: Wiley Blackwell, 2014. 264 p.



Logan D.T. Perspective on ecotoxicology of PAHs to fish // Human and Ecological Risk Assessment. 2007. V. 13. № 2. P. 302-316.

Lund I., Dalsgaard J., Rasmussen H.T., Holm J., Jokumsen A. Replacement of fish meal with a matrix of organic plant proteins in organic trout (*Oncorhynchus mykiss*) feed, and the effects on nutrient utilization and fish performance // Aquaculture. 2011. V. 321. № 3-4. P. 259-266.

Makrides S.C. Protein synthesis and degradation during aging and senescence // Biological Reviews. 1983. V. 58. № 3. P. 343-422.

Marais J.F.K., Erasmus T. Body composition of *Mugil cephalus*, *Liza dumerili*, *Liza richardsoni* and *Liza tricuspidens* (Teleostei: Mugilidae) caught in the Swartkops estuary // Aquaculture. 1977. V. 10. № 1. P. 75-86.

Marais J.F.K., Venter D.J.L. Changes in body composition associated with growth and reproduction in *Galeichthys feliceps* (Teleostei: Ariidae) // South African Journal of Marine Science. 1991. V. 10. № 1. P. 149-157.

Marshall M.R. Ash analysis // Food analysis. Springer, Boston, MA, 2010. P. 105-115.

Marshall S.H., Conejeros P., Zahr M., Olivares J., Gómez F., Cataldo P., Henríquez V. Immunological characterization of a bacterial protein isolated from salmonid fish naturally infected with *Piscirickettsia salmonis* // Vaccine. 2007. V. 25. № 11. P. 2095-2102.

Martem'yanov V.I. Assessment of the physiological state of the common carp *Cyprinus carpio* L. by the water content in the organism // Inland water biology. 2013. V. 6. № 1. P. 80-84.

Martemyanov V.I. Dynamics of the content of various fractions of water in the organism of roach *Rutilus rutilus* L. in response to catching, transportation, and further acclimation to laboratory conditions // Inland Water Biology. 2015. V. 8. № 4. P. 402-405.

Matondo B.N., Ovidio M., Philippart J.C., Poncin P. Hybridization behaviour between two common European cyprinid fish species – silver bream,

*Blicca bjoerkna* and common bream, *Abramis brama* – in a controlled environment // *Animal Biology*. 2009. V. 59. № 1. P. 97-108.

McPherson L.R., Slotte A., Kvamme C., Meier S., Marshall C.T. Inconsistencies in measurement of fish condition: a comparison of four indices of fat reserves for Atlantic herring (*Clupea harengus*) // *ICES Journal of Marine Science*. 2011. V. 68. № 1. P. 52-60.

Meador J.P., Sommers F.C., Ylitalo G.M., Sloan C.A. Altered growth and related physiological responses in juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) from dietary exposure to polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2006. № 63. P. 2364-2376.

Medford B.A., Mackay W.C. Protein and lipid content of gonads, liver, and muscle of northern pike (*Esox lucius*) in relation to gonad growth // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 1978. V. 35. № 2. P. 213-219.

Meffe G.K., Snelson Jr F.F. Annual lipid cycle in eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*: Poeciliidae) from South Carolina // *Copeia*. 1993. V. 3. P. 596-604.

Milroy T.H. Changes in the chemical composition of the herring during the reproductive period // *Biochemical Journal*. 1908. V. 3. № 6-8. P. 366-390.

Min D.B., Ellefson W.C. Fat analysis // *Food analysis*. Springer, Boston, MA, 2010. P. 117-132.

Mineeva N.M. Content of photosynthetic pigments in the Upper Volga Reservoirs (2005-2016) // *Inland Water Biology*. 2019. V. 12. № 2. P. 161-169.

Mineeva N.M., Makarova O.S. Chlorophyll content as an indicator of the modern (2015-2016) trophic state of Volga River reservoirs // *Inland Water Biology*. 2018. V. 11. № 3. P. 367-370.

Mitra T., Ganguly S., Banerjee S., Mahanty A., Raman R.K., Bhowmick S., Mohanty B.P. Nutritional composition of different size groups of catfish *Rita rita* (Hamilton, 1822) from river Ganga // *Indian Journal of Fisheries*. 2017. V. 64. P. 68-74.

Mourente G., Megina C., Díaz-Salvago E. Lipids in female northern bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus* L.) during sexual maturation // Fish Physiology and Biochemistry. 2001. V. 24. № 4. P. 351-363.

Murchie K.J., Cooke S.J., Danylchuk A.J. Seasonal energetics and condition of bonefish from different subtropical tidal creeks in Eleuthera, the Bahamas // Marine and Coastal Fisheries. 2010. V. 2. P. 249-262.

Murzina S.A., Nefedova Z.A., Pekkoeva S.N., Voronin V.P., Lajus D.L., Ivanova T.S., Nemova N.N. Lipid and fatty acid status of the liver and gonads of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Gastrosteidae) from different spawning grounds in the White Sea // Biology Bulletin. 2019. V. 46. № 1. P. 82-91.

Murzina S.A., Pekkoeva S.N., Kondakova E.A., Nefedova Z.A., Filippova K.A., Nemova N.N., Orlov A.M., Berge J., Falk-Petersen S. Tiny but fatty: lipids and fatty acids in the daubed shanny (*Leptoclinus Maculatus*), a small fish in svalbard waters // Biomolecules. 2020. V.10. № 3. P. 368.

Mustafa Ö.Z. Nutrition and gender effect on body composition of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Journal of Advances in VetBio Science and Techniques. 2016. V. 1. № 1. P. 20-25.

Naeem M., Ishtiaq A. Proximate composition of *Mystus bleekeri* in relation to body size and condition factor from Nala Daik, Sialkot, Pakistan // African Journal of Biotechnology. 2011. V. 10. № 52. P. 10765-10773.

Nagahama Y. 6 The functional morphology of teleost gonads // Fish physiology. 1983. V. 9. Part A. P. 223-275.

Napolitano G.E. Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems // Lipids in freshwater ecosystems. New York: Springer, 1999. P. 21-44.

Nargis A. Seasonal variation in the chemical composition of body flesh of Koi fish *Anabas testudineus* (Bloch) (Anabantidae: Perciformes) // Bangladesh Journal of Scientific and Industrial Research. 2006. V. 41. № 3-4. P. 219-226.

Nemova N.N., Lysenko L.A., Kantserova N.P. Degradation of skeletal muscle protein during growth and development of salmonid fish // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2016. V. 47. № 4. P. 161-172.

Niimi A.J., Beamish F.W.H. Bioenergetics and growth of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in relation to body weight and temperature // *Canadian Journal of Zoology*. 1974. V. 52. № 4. P. 447-456.

Nisa K., Asadullah K. Seasonal variation in chemical composition of the Indian mackerel (*Rastrelliger kanagurta*) from Karachi Coast // *Iranian Journal of Fisheries Sciences*. 2011. V. 10. № 1. P. 67-74.

Njinkoue J.M., Gouado I., Tchoumboungang F., Ngueguim J.Y., Ndinteh D.T., Fomogne-Fodjo C.Y., Schweigert F.J. Proximate composition, mineral content and fatty acid profile of two marine fishes from Cameroonian coast: *Pseudotolithus typus* (Bleeker, 1863) and *Pseudotolithus elongatus* (Bowdich, 1825) // *NFS Journal*. 2016. V. 4. P. 27-31.

Olgunoğlu M., Artar E., Olgunoğlu I. Comparison of heavy metal levels in muscle and gills of four benthic fish species from the Northeastern Mediterranean Sea // *Polish Journal of Environmental Studies*. 2015. V. 24. № 4. P. 1743-1748.

Pal J., Verma H.O., Muzaddadi A.U. Comparative study of seasonal variation in proximate composition and nutritional quality of farmed and wild Indian butter catfish (*Ompok bimaculatus*) in Tripura India // *Journal of Entomology and Zoology Studies*. 2017. V. 5. № 5. P. 787-790.

Parrish C.C. Determination of total lipid, lipid classes, and fatty acids in aquatic samples // *Lipids in freshwater ecosystems*. New York: Springer, 1999. P. 4-20.

Patnaik B.K., Mahapatro N., Jena B.S. Ageing in fishes // *Gerontology*. 1994. V. 40. № 2-4. P. 113-132.

Patrick Saoud I., Batal M., Ghanawi J., Lebbos N. Seasonal evaluation of nutritional benefits of two fish species in the eastern Mediterranean Sea // *International journal of food science & technology*. 2008. V. 43. № 3. P. 538-542.

Pawar S.M., Sonawane S.R. Seasonal variation in muscle glycogen and moisture content of *Garra mullya* and *Rasbora daniconius* // International Journal of Fauna and Biological Studies. 2014. V. 1. P. 91-94.

Peltonen H., Rita H., Ruuhijärvi J. Diet and prey selection of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)) in Lake Vesijärvi analysed with a logit model // Annales Zoologici Fennici. 1996. V. 33. P. 481-487.

Perova S.N. Structure of macrozoobenthos in the Gorky Reservoir at the beginning of XXI century // Inland Water Biology. 2010. V. 3. № 2. P. 142-148.

Perova S.N. Taxonomic composition and abundance of macrozoobenthos in the Rybinsk Reservoir at the beginning of the 21st century // Inland Water Biology. 2012. V. 5. № 2. P. 199-207.

Person-Le Ruyet J., Mahé K., Le Bayon N., Le Delliou H. Effects of temperature on growth and metabolism in a Mediterranean population of European sea bass, *Dicentrarchus labrax* // Aquaculture. 2004. V. 237. № 1-4. P. 269-280.

Pilla S., Ratnakala M., Lakshmi M.V., Ramulu K.S. Biochemical compositions in muscle and liver of normal and infected fish of *Lutjanus johni* off Visakhapatnam coast // Research Inventy: International Journal Of Engineering And Science. 2014. V. 4. № 9. P. 38-42.

Plack P.A., Pritchard D.J., Fraser N.W. Egg proteins in cod serum. Natural occurrence and induction by injections of oestradiol 3-benzoate // Biochemical Journal. 1971. V. 121. № 5. P. 847-856.

Poncin P., Matondo B.N., Termol C., Kestemont P., Philippart J.C. Relationships between circulating androgens, aggressive behaviour and breeding tubercles in males of the common bream *Abramis brama* L. in an aquarium environment // Fish physiology and biochemistry. 2011. V. 37. № 3. P. 533-542.

Poncin P., Philippart J.C., Ruwet J.C. Territorial and non-territorial spawning behaviour in the bream // Journal of Fish Biology. 1996. V. 49. № 4. P. 622-626.

Pradhan S.C., Patra A.K., Pal A. Seasonal analysis of the biochemical composition of muscle and liver of *Catla catla* in a tropical climate of India // Comparative Clinical Pathology. 2015. V. 24. № 3. P. 593-603.

Pratoomyot J., Bendiksen E.Å., Campbell P.J., Jauncey K.J., Bell J.G., Tocher D.R. Effects of different blends of protein sources as alternatives to dietary fishmeal on growth performance and body lipid composition of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Aquaculture. 2011. V. 316. № 1-4. P. 44-52.

Rao A.C., Krishnan L. Biochemical composition and changes in biological indices associated with maturation of the ovary in the spiny cheek grouper *Epinephelus diacanthus* (Valenciennes, 1828) // Indian Journal of Fisheries. 2011. V. 58. № 2. P. 45-52.

Rath S.S., Patnaik B.K. Age-changes in basic protein contents of liver and muscle of the fresh water teleost, *Channa punctatus* // Experimental gerontology. 1981. V. 16. № 1. P. 69-79.

Rattan P. Ecobiology of pearl spot (*Etroplus suratensis* Bloch) in Goa waters: Ph.D. Thesis. Goa: National Institute of Oceanography, 1994. 266 p.

Ravichandran S., Kumaravel K., Florence E.P. Nutritive composition of some edible fin fishes // International journal of Zoological research. 2011. V. 7. № 3. P. 241-251.

Recabarren-Villalón T., Ronda A.C., Arias A.H. Polycyclic aromatic hydrocarbons levels and potential biomarkers in a native South American marine fish // Regional Studies in Marine Science. 2019. V. 29. P. 1-11.

Reinitz G.L., Orme L. E., Hitzel F.N. Variations of body composition and growth among strains of rainbow trout // Transactions of the American Fisheries Society. 1979. V. 108. № 2. P. 204-207.

Reynolds W.W., Casterlin M.E. The role of temperature in the environmental physiology of fishes // Environmental physiology of fishes. Boston, MA: Springer, 1980. P. 497-518.

Ribeiro C.O., Voltaire Y., Sanchez-Chardi A., Roche H. Bioaccumulation and the effects of organochlorine pesticides, PAH and heavy metals in the eel

(*Anguilla anguilla*) at the Camargue Nature Reserve, France // Aquatic Toxicology. 2005. V. 74. № 1. P. 53-69.

Rijnsdorp A.D., Ibelings B. Sexual dimorphism in the energetics of reproduction and growth of North Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L. // Journal of Fish Biology. 1989. V. 35. № 3. P. 401-415.

Sabullah M.K., Ahmad S.A., Shukor M.Y. Gansau A.J., Syed M.A., Sulaiman M.R., Shamaan N.A. Heavy metal biomarker: fish behavior, cellular alteration, enzymatic reaction and proteomics approaches // International Food Research Journal. 2015. V. 22. № 2. P. 435-454.

Sahraei F., Ahari H., Kakoolaki S. Effect of *Bacillus subtilis* as a probiotic on protein, lipid content, and trypsin and chymotrypsin enzymes in rainbow trout biometry (*Oncorhynchus mykiss*) // Aquaculture International. 2019. V. 27. P. 141-153.

Salam A., Davies P.M.C. Body composition of northern pike (*Esox lucius* L.) in relation to body size and condition factor // Fisheries Research. 1994. V. 19. № 3-4. P. 193-204.

Schreck C.B., Contreras-Sanchez W., Fitzpatrick M.S. Effects of stress on fish reproduction, gamete quality, and progeny // Reproductive biotechnology in Finfish aquaculture. Elsevier, 2001. P. 3-24.

Shankar D.S., Kulkarni R.S. Effect of cortisol on female freshwater fish *Notopterus notopterus* // Journal of environmental biology. 2006. V. 27. № 4. P. 727-731.

Shearer K.D. Factors affecting the proximate composition of cultured fishes with emphasis on salmonids // Aquaculture. 1994. V. 119. P. 63-88.

Shreni K.D. Seasonal variations in the chemical composition of the catfish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch) // Proceedings: Animal Sciences. 1980. V. 89. № 2. P. 191-196.

Shulman G.E., Love R.M. The biochemical ecology of marine fishes. V. 36. San Diego: Academic Press, 1999. 350 p.

Sivakami S., Ayyappan S., Rahman M.F., Govind B.V. Biochemical composition of *Cyprinus carpio* (Linnaeus) cultured in cage in relation to maturity // Indian Journal of Fisheries. 1986. V. 33. № 2. P. 180-187.

Sobha K., Poornima A., Harini P., Veeraiah K. A study on biochemical changes in the fresh water fish, *Catla catla* (Hamilton) exposed to the heavy metal toxicant cadmium chloride // Kathmandu University journal of science, Engineering and Technology. 2007. V. 3. № 4. P. 1-11.

Solomatin Y.I., Bazarov M.I. Density of the fish population in river channel parts of the Ivankovo Reservoir in 2012-2015 // Inland Water Biology. 2018. V. 11. № 3. P. 359-362.

Somvanshi V.S. Seasonal changes in the biochemical composition of a hillstream fish *Garra mullya* (Sykes) // Indian Journal of Fisheries. 1983. V. 30. № 1. P. 55-60.

Specziár A., Rezsü E.T. Feeding guilds and food resource partitioning in a lake fish assemblage: an ontogenetic approach // Journal of Fish Biology. 2009. V. 75. P. 247-267.

Stankus S. Uotų (*Psetta maxima* (L.)) reprodukcijos tyrimai Baltijos jūros Lietuvos ekonominėje zonoje // Ekologija. 2001. V. 1. P. 36-42.

Subbotkin M.F., Subbotkina T.A. Variability of the lysozyme content in bream from the Rybinsk Reservoir in different seasons of the annual cycle // Biology Bulletin. 2016. V. 43. № 3. P. 257-262.

Sutharshiny S., Sivashanthini K. Lipid reserves of *Scomberoides lysan* (Pisces: Carangidae) from the Sri Lankan waters // International Journal of Biological Chemistry. 2011. V. 5. P. 170-183.

Sutharshiny S., Sivashanthini K., Thulasitha W.S. Lipid changes in relation to maturation and spawning of tropical double spotted queenfish, *Scomberoides lysan* (Forsskal, 1775) // Asian Journal of Animal and Veterinary Advances. 2013. V. 8. № 4. P. 555-570.



Tatrai I., Herzig A. Effect of habitat structure on the feeding efficiency of young stages of razor fish (*Pelecus cultratus* (L.)): an experimental approach // *Hydrobiologia*. 1995. V. 299. P. 75-81.

Teame T., Natarajan P., Tesfay Z. Proximate and mineral composition of some commercially important fish species of tekeze reservoir and Lake Hashenge, Ethiopia // *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*. 2016. V. 4. P. 160-164.

Tharakan J., Inasu N.D. Variations in the protein content of muscle, liver and ovary during reproductive cycle in *Puntius parrah* (Day) // *Millennium Zoology*. 2009. V. 10. № 1. P. 30-33.

Tidwell J.H., Coyle S.D., Bright L.A., VanArnum A., Yasharian D. Effect of water temperature on growth, survival, and biochemical composition of largemouth bass *Micropterus salmoides* // *Journal of the World Aquaculture Society*. 2003. V. 34. № 2. P. 175-183.

Tiwari A.K. Seasonal changes in the fat contents of certain tissues of a fresh water fish *Mystus seenghala* in relation to feeding and ovarian cycle // *International Journal of Zoology Studies*. 2018.V. 3. № 2. P. 244-247.

Tocher D.R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // *Reviews in fisheries science*. 2003. V. 11. № 2. P. 107-184.

Tocher D.R., Bendiksen E.Å., Campbell P.J., Bell J.G. The role of phospholipids in nutrition and metabolism of teleost fish // *Aquaculture*. 2008. V. 280. № 1-4. P. 21-34.

Tulasi S.J., Reddy P.U.M., Rao J.R. Accumulation of lead and effects on total lipids and lipid derivatives in the freshwater fish *Anabas testudineus* (Bloch) // *Ecotoxicology and environmental safety*. 1992. V. 23. № 1. P. 33-38.

Tzikas Z., Amvrosiadis I., Soultos N., Georgakis S. Seasonal variation in the chemical composition and microbiological condition of Mediterranean horse mackerel (*Trachurus mediterraneus*) muscle from the North Aegean Sea (Greece) // *Food control*. 2007. V. 18. № 3. P. 251-257.

Umer K., Ali M., Iqbal R., Latif A., Naeem M., Qadir S., Muhammad L., Rehan S.S., Iqbal F. Effect of various nutrient combinations on growth and body composition of rohu (*Labeo rohita*) // African Journal of Biotechnology. 2011. V. 10. № 62. P. 13605-13609.

Varghese T., Mathew S. Seasonal variations in the proximate composition of Asian stinging catfish *Heteropneustes fossilis* (Bloch, 1794) and banded snakehead (*Channa striata*) (Bloch, 1793) collected from paddy field of Kerala // DAMA International. 2016. V. 5. № 1. P. 9-12.

Vasilyeva O.B., Sukhanova L.V., Glyzina O.Y., Sapozhnikova Y.P., Yakhnenko V.M., Ripatti P.O., Nazarova M.A., Nemova N.N. Lipid composition in muscle and liver of sympatric coregonid fishes from Lake Baikal (*Coregonus* spp.) under common garden experiment // Contemporary Problems of Ecology. 2016. V. 9. № 2. P. 188-194.

Venkatesan V., Gandhi V., Zacharia P.U. Observations on the utilization of the biochemical constituents during maturation of the butterfish *Scatophagus argus* (L. 1766) from Palk Bay, south east coast of India // Indian Journal of Geo-Marine Sciences. 2013. V. 42. № 1. P. 75-81.

Verma D.K., Routray P., Nanda P.K., Sarangi N. Seasonal variation in semen characteristics and biochemical composition of seminal plasma of mrigal, *Cirrhinus mrigala* (Ham.) // Asian Fisheries Science. 2009. V. 22. № 2. P. 429-443.

Verma R. Seasonal gonadal biochemical changes, associated with the reproductive cycle in *Labeo dyocheilus* (McClelland) // International Journal of Current Research and Review. 2013. V. 5. № 17. P. 82.

Viegas I., de Albuquerque Carvalho R., Pardal M.Â., Jones J.G. Advances and application of tracer measurements of carbohydrates metabolism in fish // New Advances and Contributions to Fish Biology. Croatia: IntechOpen, 2012. P. 247-270.

Vijayan M.M., Aluru N., Maule A.G., Jørgensen E.H. Fasting augments PCB impact on liver metabolism in anadromous Arctic char // *Toxicological Sciences*. 2006. V. 91. № 2. P. 431-439.

Vinogradov V.I. Fat content of muscle, gonads and liver of silver hake (*Merluccius bilinearis*) and red hake (*Urophycis chuss*) from the continental shelf off southern New England in late winter // *NAFO Scientific Council Studies*. 1985. № 8. P. 57-59.

Vives I., Grimalt J.O., Fernandez P., Rosseland B. Polycyclic aromatic hydrocarbons in fish from remote and high mountain lakes in Europe and Greenland // *Science of the Total Environment*. 2004. V. 324. № 1-3. P. 67-77.

Wallace R.A., Selman K. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts // *American Zoologist*. 1981. V. 21. № 2. P. 325-343.

Wang T., Cheng Y.Z., Liu Z.P., Long X.H. Effects of light intensity on husbandry parameters, digestive enzymes and whole-body composition of juvenile *Epinephelus coioides* reared in artificial sea water // *Aquaculture Research*. 2015. V. 46. № 4. P. 884-892.

Wassef E., Shehata M.B. Biochemical composition of gilthead bream *Sparus aurata* L. from Lake Bardawil (Egypt) // *Marine Sciences*. 1991. V. 2. P. 111-122.

Weis J.S., Candelmo A.C. Pollutants and fish predator/prey behavior: a review of laboratory and field approaches // *Current Zoology*. 2012. V. 58. № 1. P. 9-20.

Wiegand M.D. Composition, accumulation and utilization of yolk lipids in teleost fish // *Reviews in fish biology and fisheries*. 1996. V. 6. № 3. P. 259-286.

Winfrey R.A., Stickney R.R. Effects of dietary protein and energy on growth, feed conversion efficiency and body composition of *Tilapia aurea* // *The Journal of nutrition*. 1981. V. 111. № 6. P. 1001-1012.

Wiseman S., Vijayan M.M. Aroclor 1254 disrupts liver glycogen metabolism and enhances acute stressor-mediated glycogenolysis in rainbow trout // *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*. 2011. V. 154. № 3. P. 254-260.

Wootton R.J. Energetics of reproduction // Fish energetics. Dordrecht: Springer, 1985. P. 231-254.

Wootton R.J. The inter-spawning interval of the female three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Journal of Zoology. 1974. V. 172. № 3. P. 331-342.

Wootton R.J., Smith C. Reproductive biology of teleost fishes. Oxford: John Wiley & Sons, 2015. 496 p.

Yeannes M.I., Almandos M.E. Estimation of fish proximate composition starting from water content // Journal of Food Composition and Analysis. 2003. V. 16. № 1. P. 81-92.

Yousaf M., Salam A., Naeem M. Body composition of freshwater *Wallago attu* in relation to body size, condition factor and sex from southern Punjab, Pakistan // African Journal of Biotechnology. 2011. V. 10. № 20. P. 4265-4268.

Youssef J., Badr M. Peroxisomal alterations in aging and age-related disease // Advances in cell aging and gerontology. 2001. V. 7. P. 1-28.

Yurchenko V.V., Morozov A.A. Ethoxyresorufin-O-deethylase activity and content of polycyclic aromatic hydrocarbon metabolites in bream *Abramis brama* L. and perch *Perca fluviatilis* L. from the Sutka River (Rybinsk Reservoir) // Inland Water Biology. 2017. V. 10. № 2. P. 235-238.

Zaboukas N., Miliou H., Megalofonou P., Moraitou-Apostolopoulou M. Biochemical composition of the Atlantic bonito *Sarda sarda* from the Aegean Sea (eastern Mediterranean Sea) in different stages of sexual maturity // Journal of Fish Biology. 2006. V. 69. № 2. P. 347-362.

Zhao Z., Zhang L., Cai Y., Chen Y. Distribution of polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH) residues in several tissues of edible fishes from the largest freshwater lake in China, Poyang Lake, and associated human health risk assessment // Ecotoxicology and environmental safety. 2014. V. 104. P. 323-331.