

УДК 597—105 : 597—156 : 597.553.2

**КАРОТИНОИДЫ ЛОСОСЕВЫХ И ИХ СВЯЗЬ
С ВОСПРОИЗВОДСТВОМ ЭТИХ РЫБ**

А. А. ЯРЖОМБЕК

Внимание исследователей не раз привлекала каротиноидная пигментация различных тканей у лососевых. Изучался качественный состав каротиноидных пигментов у отдельных видов [33, 35, 37, 38, 39], содержание пигментов в некоторых тканях лососевых [8, 41, 43], усвоение каротиноидов и метаболизм этих веществ [47, 42]. Существует мнение, что от количества каротиноидных пигментов в икре рыб зависит жизнеспособность потомства [43, 46] и что каротиноиды играют важную роль в жизни рыб [23, 28]. Однако до сих пор вопрос исследован недостаточно.

Сильная каротиноидная пигментация у лососевых таких важных тканей, как ястыки, мышцы, кожа, отличающая их от других групп, по-видимому, отражает какие-то особые формы взаимоотношения лососевых с внешней средой или является следствием важных особенностей обмена у лососевых, во всяком случае указывает на наличие у них особых физиологических механизмов.

В статье изложены результаты исследований качественного состава и динамика каротиноидов у лососевых.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Качественный состав и количество пигментов в зрелой икре исследовали у кижуча (*Oncorhynchus kisutch* Walbaum) и красной, или нерки (*O. nerka* Walbaum), из бассейна р. Паратунки (Камчатка), кеты (*O. keta* Walbaum) из р. Авьявая (Камчатка), горбуши (*O. gorbusha* Walbaum) с о. Сахалин, кунджи (*Salvelinus leucomenis* Pallas) из оз. Дальнего (Камчатка), жилой и проходной мальмы (*S. malma* Walbaum) с р. Дальней (Камчатка), радужной форели (*Salmo clarkii* Richardson) из Чернореченского хозяйства (Черноморское побережье Кавказа)¹, радужной форели (*S. irideus* Gibbons) из «Ропши» (Ленинградская область), стальноголового лосося (*S. gairdneri* Richardson) из Северной Америки, севанской форели (*S. ischchan* Kessler), курицкого лосося (*S. trutta caspius* Kessler), балтийского лосося и кольской семги (*S. salar* Linné).

Расход каротиноидов во время эмбрионального периода определяли в икре камчатского кижуча, балтийского лосося и сахалинской горбуши. Развитие икры кижуча проходило на рамках в аппарате Вильям-

¹ У мальков этой форели при соответствующем питании на нижней челюсти появлялась красная полоса, свойственная только виду *S. clarkii*.

сона в инкубаторе с ключевым водоснабжением, икра горбуши развивалась в проточных кюветах, а икра балтийского лосося — в непроточных кюветах при периодической (раз в 2 дня) смене воды.

Личиночный период жизни сахалинской горбуши изучали в аквариальной ВНИРО. Личинок содержали в проточных 200-литровых аквариумах при температуре 10° С.

Материал по морскому периоду жизни был собран летом (июнь — август) 1963 г. в Тихом океане. Взяли образцы кожи, мышц, икры и печени кеты, горбуши, нерки, кижуча, чавычи (*O. tshawytscha* Walbaum), камчатской семги (*S. penshinensis* Pallas), мальмы, а также кунджи из прибрежных районов островов Шикотан и Итуруп. Исследовали также кожу рыб в брачном наряде. Кожу красной, или нерки, кеты, горбуши и кижуча привезли с Камчатки, а кожу лошалай симы (*O. masu* Brevoont) — с о. Сахалин.

При исследовании каротиноидных пигментов применяли методику, описанную Канемитсу и Аое [44]. Каротиноиды идентифицировали по спектрам светопоглощения, определявшимся на спектрофотометре СФ-10. Разделение смеси пигментов производили при помощи колонной хроматографии на окиси кальция (для выделения каротина) и на окиси алюминия (для разделения ксантофиллов), а также при помощи бумажной хроматографии по методу Сапожникова [19] для отделения астаксантина от других ксантофиллов.

Часть материала обработали в свежем виде, а часть, касающуюся морского и нерестового периодов жизни, доставили к месту обработки в глицерине. Липоиды извлекали из ткани ацетоном. Мягкие ткани — мышцы, икру, печень — измельчали, растирая с безводным сульфатом натрия, а кожу экстрагировали не измельчая.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Пигменты зрелой икры

Спектрограммы ацетоновых вытяжек из икры лососевых (рис. 1, 2, 3) можно разделить на две группы:

спектры поглощения в виде плавной кривой с единственным максимумом поглощения на длине волны примерно 480 мкм (рис. 1);

спектры поглощения с числом перегибов кривой поглощения более одного (рис. 2, 3).

Известен только один каротиноидный пигмент с единственным пиком светопоглощения около 480 мкм в ацетоне — астаксантин, найденный многими исследователями в мышцах лососей, икре форелей, яйцах и панцирях многих ракообразных. Следовательно, основным каротиноидным пигментом (каротиноидом) в икре красной, или нерки, кижуча, кеты, горбуши, стальноголового лосося и семги является астаксантин (дикето-диокси-каротин).

Спектры поглощения с кривой, имеющей более одного пика, можно также разбить на две группы:

имеющие перегиб на длинах волн 420—425; 445—450; 475—480 мкм;



Рис. 1. Спектры поглощения ацетоновых вытяжек из икры различных лососевых:

1 — красной, или нерки; 2 — кольской семги; 3 — кижуча; 4 — кеты; 5 — горбуши.

имеющие перегиб на длинах волн 425—430; 450—455; 480—485 мкм.

Первая характеристика принадлежит лютеину-диокси- α -каротину, найденному Стивенсом [47] в мышцах, икре и коже ручьевой форели, вторая — структурному изомеру лютеина — зеаксантину (диокси- β -каротину). Следовательно, икра каспийского лосося, балтийского лосося и радужных форелей содержит лютеин, а икра голецов и севанской форели — зеаксантин.

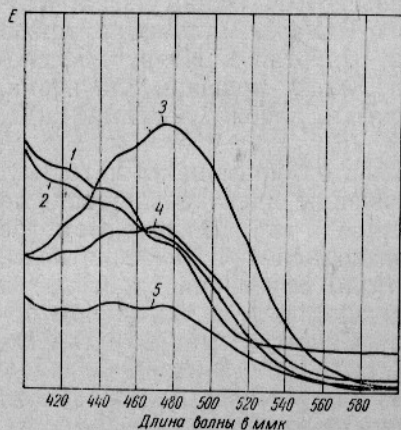


Рис. 2. Спектры поглощения ацетонных вытяжек из икры радужной форели (1), каспийского лосося (2) и балтийского лосося (3, 4, 5).

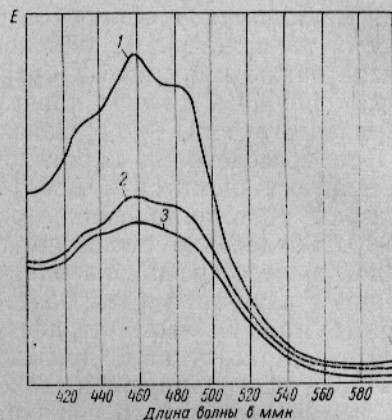


Рис. 3. Спектры поглощения ацетонных вытяжек из икры мальмы (1), кунджи (2) и севанской форели (3).

Следующим этапом исследования качественного состава пигментов — каротиноидов — икры было установить присутствие других компонентов — каротиноидов. Уже сам характер спектра в ряде случаев показывает на наличие других компонентов. Так, в икре балтийского лосося, каспийского лосося и радужных форелей определенно следовало ожидать наличия астаксантина. Бумажная хроматография по методу проф. Сапожникова [19] позволила обнаружить астаксантин в икре балтийского лосося, каспийского лосося, радужных форелей и кунджи. При пропускании через хроматограмму петролейного эфира астаксантин быстро отстаёт от остальных каротиноидов, появляясь в виде розовой полосы.

Для обнаружения в икре каротина и проверки однородности ксантофиллов проводили колоночную хроматографию — каротин ни в одном случае обнаружен не был. Икра дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* содержала только астаксантин, который иногда удавалось разделить на две фракции. По мнению Бейли [35], это различные стереоизомеры астаксантина. Кроме каротиноидных пигментов, в икре лососевых содержались значительные количества стероидов. Особенно много их было в икре каспийского лосося, жилой мальмы и форелей.

Порции икры у разных самок балтийского лосося содержали астаксантин и лютеин в разных соотношениях. Были исследованы три порции икры балтийского лосося, которые можно было назвать «желтой», «оранжевой» и «красной». Красная содержала очень мало лютеина, желтая — примерно поровну обоих ингредиентов, а оранжевая была промежуточной между желтой и красной по соотношению пигментов.

Пигменты зрелой икры рыб

Вид рыбы	Астаксантин	Лютеин	Зеаксантин	Содержание пигментов, мс%
Красная				
проходная	+	—	—	8,9—10,4 (9,6)
карликовая	+	—	—	6,65
Кижуч	+	—	—	6,3—9,2 (7,2)
Кета	+	—	—	1,60—1,76
Горбуша	+	—	—	0,96—1,23 (1,08)
Семга	+	—	—	2,67
Стальноголовый лосось	+	—	—	2,50
Радужная форель	+	+	—	0,598
Форель Кларка	+	+	—	0,768
Лосось				
балтийский	+	+	—	0,426—1,855 (1,03)
каспийский	+	+	—	0,145—0,187
Севанская форель	+	—	+	1,25
Кунджа жилая	+	—	+	0,547
Мальма проходная	+	—	+	0,775
Ерш	—	—	+	1,14
Окунь	—	—	+	0,05
Осетр	—	—	+	0,554
Севрюга	—	—	+	0,024

В табл. 1 приведены данные о количестве и составе пигментов в зрелой икре исследованных рыб.

Изучение икры рыб других систематических групп показало, что накопление каротиноидов в икре не является «привилегией» лососевых. Икра ерша (*Acerina ceppna*), окуня (*Perca fluviatilis*), осетра (*Acipenser güldenstädti*) и севрюги (*A. stellatus*) также содержала каротиноид зеаксантин (рис. 4).

Эмбриональный период

Как известно, животные не способны синтезировать каротиноиды [8]. Запас каротиноидов, накопленный в яйцеклетках рыб к моменту овуляции, не пополняется во время эмбриогенеза. Он может только уменьшиться в случае расхода или остаться без изменения, если пигменты не расходуются или не распадаются спонтанно. Поэтому первым внешним проявлением участия вещества в процессе может служить величина его расхода.

Было поставлено несколько экспериментов с икрой различных лососевых. Икра балтийского лосося (р. Даугава) развивалась в эмалированных кюветах при температуре 5 и 10° С несколько более месяца. Опыт показал (табл. 2), что во время инкубации икры при температуре 5° С расход пигментов был незначительным — 0,14% в месяц, а при температуре 10° С гораздо боль-



Рис. 4. Спектры поглощения ацетонных вытяжек из икры ерша (1), осетра (2), речного окуня (3) и севрюги (4).

ше — 3,55% в месяц. При температуре 10° С икра инкубировалась в различных условиях: в темноте, при освещенности 300 и 3000 лк (люминесцентная лампа БС 30 ω). Расход пигментов при освещенности 300 лк оказался таким же, как и в темноте, — 3,55% в месяц, а при освещенности 3000 лк в несколько раз больше — 20,1% в месяц от исходного количества. Любопытно, что при сильном освещении, кроме увеличения расхода каротиноидов, наблюдался более ранний выклев личинок.

Икра горбуши, полученная уже на стадии «глазка», инкубировалась при температуре 10° С в полной темноте. Расход каротиноидов при этом составил 7,5% в месяц (см. табл. 2).

Таблица 2

Расход каротиноидов в эмбриональный период развития икры лососевых

Рыба	Т° С	Освещенность, лк	Количество дней опыта	$E_{нач}$	$E_{кон}$	Расход каротиноидов в месяц (в % от исходного количества)
Балтийский лосось	5	0	35	0,634	0,633	0,14
	10	0	35	0,634	0,612	3,55
	10	300	35	0,634	0,612	3,55
	10	3000	35	0,634	0,504	20,10
Горбуша	10	0	35	0,331	0,307	7,50
Кижуч	3,5—4,0	0	140	—	—	2,30

Увеличение расхода пигментов при воздействии тепла и света на развивающуюся икру способствовало появлению предположения, что это неспецифическое действие на каротиноиды всех видов лучистой энергии.

Был поставлен опыт с выдерживанием икры горбуши в воде, содержащей радиоактивный элемент Sr-90. После полуторамесячной инкубации в проточной воде с радиоактивным веществом содержание пигмента в контрольной икре (чистая проточная вода) оказалось меньше, чем в опытных партиях (табл. 3).

Таблица 3

Величина экстинкции (E) каротиноидов икры горбуши после воздействия радиоактивного элемента (Sr-90)

Контроль	Опыт (кюри/л)		
	$5 \cdot 10^{-7}$	$5 \cdot 10^{-9}$	$5 \cdot 10^{-11}$
0,730	0,620	0,690	0,650

Большее всего было поставлено опытов с развивающейся икрой кижуча (80 анализов), что позволило с высокой достоверностью судить о величине расхода каротиноидов в эмбриональный период развития кижуча и исключить влияние колебаний величины молярной экстинкции пигментов, которая может быть, как это уже было отмечено, при развитии икры. Расход пигментов от оплодотворения до выклева составляет более 10% от исходного количества. Вероятно, расход каротиноидов икры лососевых может значительно колебаться у разных видов в зависимости прежде всего от температуры.

Личиночный период

Для личиночного периода характерно, что каротиноиды переходят из желтка в кожу. Когда личинка начинает активно питаться, в ее организм поступают и каротиноиды пищи.

Первые липофоры можно обнаружить в плавниковой складке кижуча и стальноголового лосося уже за неделю до выклева. Однако массовый переход каротиноидных пигментов из желточного мешка в кожу начинается у лососевых уже на стадии личинки. Здесь можно наблюдать явления, важные для понимания метаболизма каротиноидов у лососевых рыб.

Прежде всего, существуют видовые различия в липофорной пигментации кожи личинок. В коже кеты и горбуши имеются только желтые пигментные клетки — ксантофоры, в коже личинок красной, или нерки, кижуча, радужных форелей, стальноголового лосося и балтийского лосося, кроме ксантофоров, можно найти красные пигментные клетки — эритрофоры.

Липофорная пигментация покровов отмечена у личинок еще до начала активного питания и наблюдается у более взрослых личинок в том случае, если им не давать никакого корма или давать корм, лишенный каротиноидов. В этом случае происхождение каротиноидов кожи не вызывает сомнений — пигменты поступают из желточного мешка. Особый интерес для исследований представляли рыбы с простым пигментным составом желтка, такие как дальневосточные лососи и стальноголовый лосось. В желтке этих рыб содержится только астаксантин — оранжево-красный пигмент. Появление в коже личинок этих рыб желтого каротиноида указывает на структурные изменения в молекуле пигмента и на существование биохимических, ферментных механизмов, осуществляющих эту реакцию.

Было прослежено за изменением качественного состава каротиноидных пигментов в теле личинок горбуши именно потому, что красный пигмент, переходя в кожу этой рыбы, целиком трансформируется в желтый. Личинки сразу после выклева были помещены в большой проточный аквариум (200 л), где содержались при температуре 10° С.

С накоплением пигмента в коже личинки в спектре поглощения все четче выявляются пики на длинах волн 422; 445 и 475 мкм, что соответствует спектру поглощения тараксантина [8]. По относительной высоте пиков поглощения можно судить о том, что общее количество пигмента в личинке сначала уменьшается, а после перехода на питание личинками хириномид снова увеличивается. При кормлении личинок горбуши олигохетами пигмент в их коже в конце концов исчезал. При питании личинками хириномид в коже горбуши накапливался лютеин, заменивший через некоторое время «личиночный пигмент» тараксантина.

Личинки форели Кларка из Чернореченского хозяйства (Кавказ), полученные из икры, очень бедной каротиноидами (в результате неправильного кормления маточного стада кормами, не содержащими каротиноидов), после кормления циклопами быстро приобретали характерные признаки этого вида — красную оторочку плавников и нижней челюсти.

Мальковый период

Мальками рыб принято называть до тех пор, пока они по своим размерам во много раз меньше половозрелых особей. Для проходных лососей понятие «мальковый период» более конкретно, так как он частично совпадает с пресноводным периодом жизни неполовозрелой рыбы. После ската в море мальки становятся обычно труднодоступными для наблюдений и позже появляются в научных и промысловых уловах, когда определение «малек» мало подходит из-за большого размера.

Ниже термин «малек» будет употребляться в разговоре о проходных лососевых для обозначения неполовозрелой рыбы, ни разу не скатывавшейся в море, а в разговоре о пресноводных лососевых — рыбы, ни разу не нерестовавшей, с гонадами в стадии «ювенис», или II.

Мальки кеты и горбуши обычно бывают массой не более 1 г, так как скатываются в море в течение первого лета жизни. Мальки этих видов — сеголетки (0+). Мальки других видов проходных лососевых живут в пресной воде до возраста 1+, 2+, 3+ и даже 4+ и могут достигать массы 100 г. В оз. Дальнем встречаются мальки кижуча массой 300; 400; 500 и даже 1300 г, однако для лососей это не типично. Обычно масса покатника лосося (смолт) равна 20—50 г.

Для некоторых видов понятие «малек» усложняется существованием карликовых производителей, которых Л. С. Берг [4] назвал нестеническими производителями. Неотенические формы известны у проходных лососей рода *Salmo* [4], гольцов рода *Salvelinis* [22], красной, или нерки [11], кижуча [7] и сима [4]. Нередко карликовые производители не отличаются по размерам от крупных смолтов проходной формы.

Исследовали качественный состав и количество каротиноидных пигментов у мальков горбуши (в аквариальных условиях), кижуча, красной, или нерки, и мальмы из оз. Дальнего (Камчатка). Кроме того, ниже будут представлены немногочисленные данные по взрослым жилым гольцам — кундже и мальме, у которых изучали каротиноиды мышечной ткани, ястыков и некоторых других органов.

Каротиноиды кожи и плавников молоди

При экстрагировании плавников и кожи ацетоном во всех случаях (мальки горбуши, кеты, красной, или нерки, кижуча, балтийского лосося, гольцов) получались экстракты яркого соломенного цвета. Небольшую примесь оранжевого пигмента астаксантина можно было обнаружить в этих вытяжках только при помощи хроматографии. Проще находить эритрофоры в коже, просматривая свежую или фиксированную глицерином кожу под микроскопом. Эритрофоры в коже лососевых всегда содержат астаксантин [48]; в коже рыб других семейств красный пигмент может иметь иную природу, например птериновую [8].

Таблица 4

Эритрофоры и ксантофоры в коже мальков лососевых

Вид рыбы	Ксантофоры	Эритрофоры	Расположение эритрофоров
Мальма	+	+	Плавники, пятна
Лосось			
балтийский	+	+	То же
каспийский	+	+	»
стальноголовый	+	+	Плавники, диффузно на боках
Радужная форель	+	+	Плавники
Форель Кларка	+	+	Плавники, нижняя челюсть
Кижуч	+	+	Плавники, диффузно на боках
Красная, или нерка	+	—	—
Чавыча	+	—	—
Кета	+	—	—
Горбуша	+	—	—

Данные результатов просмотра кожи молоди различных лососевых приведены в табл. 4.

С помощью бумажной хроматографии было подтверждено наличие астаксантина в тех образцах кожи, в которых были найдены эритрофоры. При изучении спектров поглощения вытяжек из кожи было доказано, что желтый пигмент ксантофоров частично лютеин, частично его изомер зеаксантин. Не исключено, что в ряде случаев в коже имеются оба этих близких пигмента, но обычно один из них преобладает (табл. 5).

Таблица 5
Пигменты в коже молоди лососевых

Вид рыбы	Возраст	Астаксантин	Лютеин	Зеаксантин
Горбуша	0+	—	+	—
Чавыча	1+	—	+	—
Красная, или нерка	1+, 2+, 3+	—	+	—
Кижуч	0+, 1+, 2+	+	+	—
Радужная форель	2+	+	—	+
Балтийский лосось	1+	+	+	—
Мальма	1+, 2+	+	—	+

Количество каротиноидов определяли в коже красной, или нерки, кижуча и мальмы из р. Дальней (Камчатка).

Таблица 6
Содержание каротиноидов в коже молоди красной, кижуча и мальмы

Вид рыбы	Возраст	Масса, г	Концентрация пигментов, мг/м ²	Общее содержание, мг	Количество исследованных рыб
Красная, или нерка	1+	5,9 (3,3—7,9)	20 (15,0—27,0)	0,042 (0,026—0,055)	6
	2+	61 (49—96)	10,5 (8,0—12,5)	0,159 (0,135—0,192)	4
Кижуч	1+	2,9 (1,5—5,9)	25,5 (20,0—34,0)	0,025 (0,018—0,037)	9
Мальма	—	5,0 (0,4—14,4)	151 (80—215)	0,259 (0,093—0,816)	6

Из данных табл. 6 следует, что в коже молоди гольца пигментов больше, чем в коже молоди дальневосточных лососей, а в коже кижуча их больше, чем в коже молоди красной, или нерки. Молодь красной в возрасте 2+ содержит меньше пигментов в единице площади кожи, чем в более раннем возрасте (1+), однако общее содержание пигментов (каротиноидов) в коже более крупной молоди (2+) больше, чем у мелких годовиков.

Каротиноиды мышц мальков изучали у дальневосточных лососей (красной, или нерки, кижуча, чавычи, горбуши), гольца мальмы, балтийского лосося и радужной форели. Необходимо отметить, что мясо мальков большинства лососевых содержит лишь следы каротиноидных пигментов. Мясо у них белое. Желтоватая окраска концентрированных вытяжек из мышц мальков обычно обязана своим происхождением в основном липоидам — стероидам. Так что при работе с мальками, особенно с мелкими, даже для определения наличия каротиноидов, приходится прибегать к колоночной хроматографии. Толь-

ко следы каротиноидов содержатся в мышцах красной, или нерки, в возрасте 0+, 1+, кижуча в возрасте 0+, 1+, 2+, гольцов длиной до 15 см (по-видимому, возраст до 2+) и радужной форели массой до 250 г (из хозяйства «Сходня»). У всех названных рыб были очень мелкие гонады: у самок менее 100 мг, самцов — несколько миллиграммов. Четко выражено наличие каротиноидных пигментов в мышцах: у мальков красной, или нерки, более 20 г; у редко встречающихся мальков кижуча массой более 100 г; у гольцов массой 100 г и малька балтийского лосося массой около 20 г.



Рис. 5. Спектры поглощения ацетоновых вытяжек из мышц севанской форели (1), мальмы (2), кунджи (3), молоди красной, или нерки (4), микижи (5), молоди кижуча (6), и молоди балтийского лосося (7).

не мальковой массы и возраста — в них были найдены зеаксантин и астаксантин (табл. 7).

Количество каротиноидов в мышцах мальков определяли у красной, или нерки. Изучали молодь в возрасте 1 года и старше. Было проанализировано 49 мальков. Содержание астаксантина в их мышцах колебалось от следов (0,000 мг%) у молоди массой 3—17 г до почти 1 мг% у крупных двух-трехгодовиков (80—150 г). Ста-

При изучении спектров поглощения ацетоновых вытяжек из мышц мальков становится ясным, что в мышцах красной, или нерки, и кижуча содержится астаксантин, а в мышцах гольцов и балтийского лосося — желтые ксантофиллы. Спектральная характеристика желтого ксантофилла из мышц гольцов обнаруживает зеаксантин, а ксантофилл с тремя максимумами поглощения мышц мальков лосося и радужной форели, несомненно, лютеин (рис. 5).

Хроматографическое исследование пигментов кижуча и красной, нерки, показало, что никаких других каротиноидов, кроме астаксантина, в их мышцах не содержится. Астаксантин был найден методом колоночной хроматографии в вытяжке из мышц мальмы, балтийского лосося и радужной форели. Кроме того, при анализе мышц пресноводных лососевых — кунджи, микижи и севанской форели

исследования

Таблица 7

Качественный состав каротиноидов в мышцах пресноводных лососевых и молоди проходных видов

Вид рыбы	Астаксантин	Лютеин	Зеаксантин
Красная, или нерка	+	—	—
Кижуч	+	—	—
Лосось балтийский	+	+	—
Форель радужная	+	+	—
Микижа	+	—	+
Форель севанская	+	—	+
Мальма	+	—	+
Кунджа	+	—	+

тистический анализ показал наличие линейной зависимости между массой мальков и концентрацией астаксантина в их мышцах. Уровень корреляции равен 0,82. Интересно сравнение содержания каротиноидов в мышцах молоди и карликовых производителей красной оз. Дальнего (рис. 6). До мая нерестового года содержание каротиноидов в мышцах «карликов» не отличается от такового у молоди одной с ними массы, а с мая количество астаксантина начинает расти, к августу — сентябрю достигая 3 мг %.

Было проанализировано также 5 мальков красной, или нерки, из оз. Ближнего (бассейн р. Паратунки на Камчатке) массой 3,7; 6,8; 6,9; 7,2 и 13,3 г. Определить количество пигментов в мышцах мальков не удалось, так как оно было слишком мизерным. Однако наличие следов астаксантина удалось установить хроматографически. Мальки красной, или нерки, в оз. Ближнем

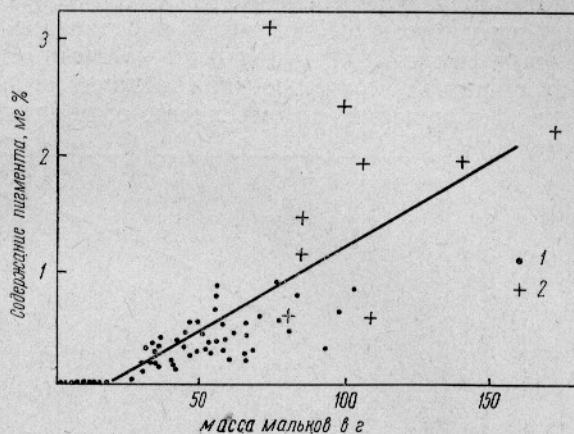


Рис. 6. Содержание (концентрация) астаксантина в мышцах молоди красной (1) и «карликов» разной массы (2).

очень редко достигают массы 20 г и более, когда в их мышцах начинают накапливаться значительные количества пигмента.

Количество каротиноидов в ястыках мальков определяли у дальневосточных лососевых. В ряде случаев из-за малой массы ястыков у мелких мальков не было получено данных об индивидуальных показателях качественного состава и количества пигментов в них. Достоверный количественный анализ мог быть произведен в навеске не менее 300 мг. Поэтому приходилось делать смешанные пробы от нескольких мальков из одного улова, сходных по длине, массе тела и гонад. Вытяжки из ястыков молоди кижуча и красной, или нерки, содержали только свободный астаксантин, который был обнаружен также в ястыках мальков кунджи. В ястыках молоди кунджи и мальмы, кроме того, был найден зеаксантин (табл. 8).

Таблица 8
Качественный состав каротиноидных пигментов в ястыках молоди лососевых

Вид рыбы	Пигмент
Кижуч	Астаксантин
Красная, или нерка	»
Кунджа	Астаксантин, зеаксантин
Мальма	Зеаксантин

Изучение биохимии гонадогенеза у молоди красной, или нерки, связано с изучением проблемы карликовых производителей. Часть молоди красной, или нерки, в некоторых водоемах созревает без ската в море

(в частности, в оз. Дальнем). На поздних стадиях полового развития «карлика» можно легко отличить по внешнему виду гонад — они крупнее, чем у молоди той же массы. Однако вопрос, как рано молодь становится на пресноводный путь развития или на путь развития, характерный для проходных лососей, остается открытым. Зрелая икра «карликовых» самок гораздо мельче зрелой икры проходных лососей, и, поскольку существенным моментом в установлении стадии половой зрелости у самок рыб является определение размеров овоцитов, к карликовым самкам плохо подходят привычные критерии зрелости. Следовало ожидать биохимической разнокачественности ястыков у молоди красной, или нерки, в том случае, если существует биологическая раз-

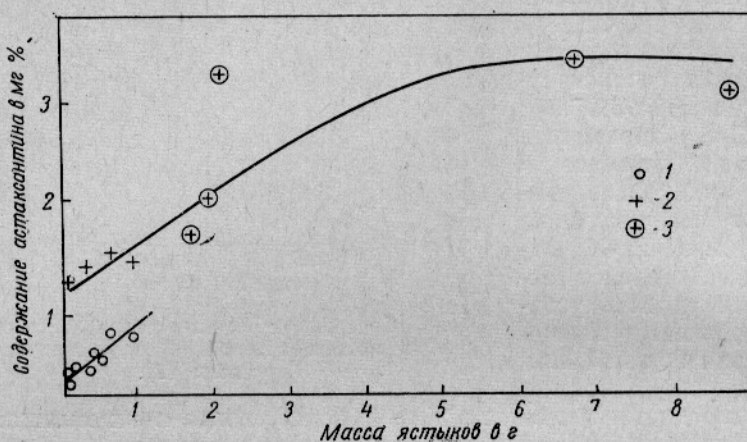


Рис. 7. Содержание (концентрация) астаксантина в ястыках молоди красной, или нерки:
1 — молоди с малым содержанием пигмента в овоцитах; 2 — молоди с большим содержанием пигмента; 3 — карликовых производителей.

нокачественность между карликовыми рыбами и молодь проходных из того же стада. Определяли содержание астаксантина в ястыках молоди красной, или нерки, из оз. Дальнего и из р. Дальней, по которой молодь скатывается из озера. Кроме того, определяли общее содержание растворимых в ацетоне липоидов (так называемого сырого жира) для вычисления содержания каротиноидного пигмента в липохондриях — жировых включениях овоцитов.

Колебания содержания астаксантина в ястыках красной оказались очень большими: от 0,08 до 3,5 мг%. На рис. 7 показано, что на основании имеющейся разнокачественности данные можно разбить на две группы, точнее они сами представляют две четко различающиеся группы. Одна группа характеризует часть молоди с малой массой гонад, содержащих относительно мало каротиноидного пигмента (масса гонад меньше 1 г, содержание пигмента 0,08—0,52 мг%). Другая группа рыб содержит астаксантина в ястыках гораздо больше (1,2—3,5 мг%). К ней относятся рыбы как с мелкими гонадами, так и с более крупными. Эта группа как бы завершается карликовыми производителями (рис. 7).

Расположение данных в логарифмической сетке выпрямляет линии зависимости содержания каротиноидов от массы гонад (рис. 8) и дает возможность экстраполировать течение процессов. Данными на рис. 8 доказано, что обе группы рыб могут иметь один итог развития гонад, но на ранних стадиях гонадогенеза различия весьма велики.

Для получения представления о содержании астаксантина в ястыках молоди кижуча из оз. Дальнего проанализировали навеску ястыков у 11 мальков. Содержание астаксантина в ястыках молоди кижуча

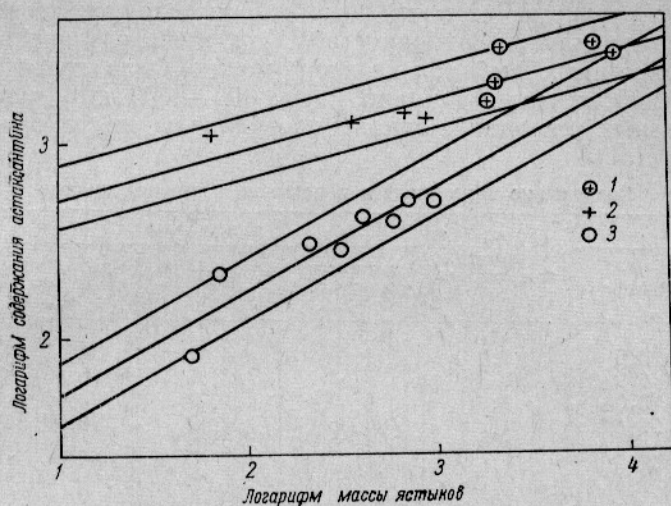


Рис. 8. Содержание астаксантина в ястыках молоди красной, или нерки, и «карликов» (логарифмический масштаб): 1 — «карлики»; 2 — мальки с высоким содержанием пигмента; 3 — мальки с малым содержанием пигмента.

оказалось гораздо выше, чем в ястыках молоди красной, или нерки (табл. 9).

Таблица 9
Содержание астаксантина в ястыках мальков кижуча

Масса, г		Диаметр овоцитов, мм	Содержание астаксантина, мг%
мальков	гонад		
15—23 (19,6)	0,152	0,3—0,7 (0,5)	3,9

Определяли содержание пигментов (определяли как зеаксантин) и сумму липоидов у гольцов мальмы и кунджи. Все мальмы были впервые нерестующими, массой 280—305 г, с массой ястыков 2,45—3,40 г, с диаметром яйцеклеток 0,8—1,8 мм.

Как видно из табл. 10, содержание каротиноидов в ястыках пресноводной мальмы может колебаться вне зависимости от стадии зре-

Таблица 10
Содержание каротиноидов в ястыках мальмы

Масса гонад, г	Диаметр овоцитов, мм	Содержание пигментов, мг%	Содержание жира, %
2,8	0,8—1,3	0,32	2,53
3,4	1,5—1,8	0,46	2,39
3,4	1,8	0,81	2,68
2,9	1,2—1,5	0,08	3,55
2,5	1,1—1,5	0,42	2,13

лости (все во II—III стадии). В дальнейшем было вскрыто несколько десятков мальм и у некоторых из них обнаружены очень бледные ястыки, содержащие совсем мало каротиноидов. Цвет мяса у мальм тоже сильно варьирует от почти белого до розово-оранжевого.

Проанализированные кунджи (табл. 11) очень различались массой. Из пяти пойманных рыб только одну можно было назвать мальком (массой 170 г), остальные имели массу 400—2000 г. В ястыках были икринки разных генераций, однако преобладали самые крупные.

Таблица 11

Содержание каротиноидов в ястыках и мышцах кунджи

Масса		Диаметр овоцтов, мм	Содержание			Стадия зрелости
рыб, кг	гонад, г		пигментов в ястыке, мг%	жира в ястыке, %	пигментов в мышцах, мг%	
0,5	6,6	1,0	1,49	4,47	0,59	II
0,2	0,9	0,8	0,50	3,36	0,65	II
0,4	5,0	1,2	0,60	1,77	0,60	II—III
0,7	21,0	1,8	0,35	8,17	0,70	II—III
1,9	45,0	3,0	1,26	7,50	0,73	III

Материал, собранный о гольцах, слишком мал, чтобы по нему судить о динамике каротиноидов в организме гольцов во время полового цикла.

Каротиноиды не были обнаружены в печени мальков красной, или нерки, но найдены в печени гольцов, а также в плавательных пузырях мальков.

Морской период жизни

Большинство лососевых — проходные рыбы, хотя у них существуют пресноводные виды и формы. Все виды дальневосточных лососей (*Oncorhynchus*), за исключением двух японских эндемичных видов, а также красной, или нерки, кижуча и симы, скатываются в море и живут год и более в условиях океанической солености. Род благородных лососей (*Salmo*) включает как проходные, так и пресноводные виды. Причем большинство проходных видов имеют пресноводные формы. То же можно сказать и о роде гольцов (*Salvelinus*).

Качественный состав каротиноидных пигментов

Печень. Были приготовлены ацетоновые вытяжки из четырехграммовых навесок печени красной, или нерки, кеты и горбуши. Спектрофотометрия полученных желтых экстрактов показала наличие большого количества стероидов, поглощающих свет на границе ультрафиолета и видимого спектра. Колоночная хроматография показала, что каротиноидные пигменты в печени дальневосточных лососей явление редкое (следы какого-то желтого каротиноида были найдены в двух случаях из 23).

Кожа. Окраска лососей р. *Oncorhynchus* и камчатской семги (*S. penhsynensis*) типичная для морских пелагических рыб — бока серебристые, спинка темная, синеватая, плавники нейтрального серого цвета. Различия имеются только в характере меланизации. Микроскопическое исследование кожи показало только наличие ксантофоров, т. е. в коже имеются только желтые ксантофиллы, астаксантин отсутствует.

В коже морских гольцов, кроме желтых ксантофиллов, встречается астаксантин, так как, кроме ксантофоров, в коже имеются эритрофоры.

Спектр поглощения ацетоновых вытяжек из кожи морских лососевых показал (рис. 9), что желтые пигменты в коже лососей — в основном лютеин, вероятно, с небольшой примесью виолаксантина. У гольцов в море основным пигментом — каротиноидом — в коже является зеаксантин. У нерестовавших гольцов в коже содержится в значитель-

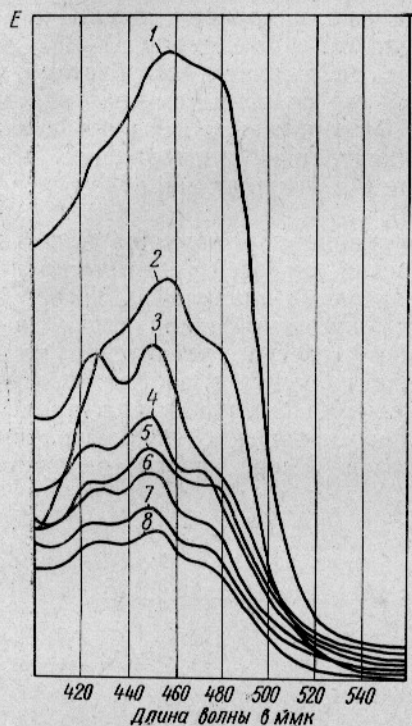


Рис. 9. Спектры поглощения ацетоновых вытяжек из кожи морских лососевых:

1 — кунджи; 2 — неполовозрелой мальмы; 3 — вальчака мальмы; 6 — камчатской семги; 4, 5, 7, 8 — различных представителей рода *Oncorhynchus*.

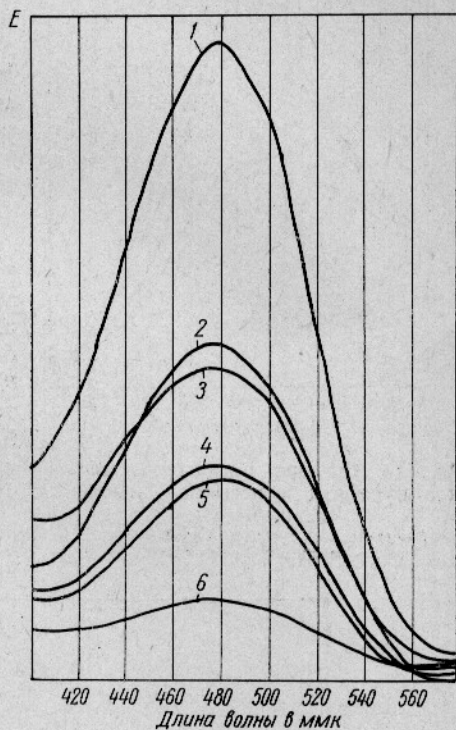


Рис. 10. Спектры поглощения ацетоновых вытяжек из ястыков лососевых в море:

1 — кольской семги; 2 — камчатской семги; 3 — красной, или нерки; 4 — чавычи; 5 — кеты; 6 — горбуши.

ных количествах пигмент, по спектру поглощения подобный мутатоксому (цитраксантину).

Мышцы у всех исследованных видов в море имели ярко-оранжевую окраску. Спектры поглощения вытяжек из мышц всех видов рода *Oncorhynchus* и камчатской семги показали, что в них имеется астаксантин (рис. 10). В мышцах гольцов основным каротиноидным пигментом был зеаксантин. Колоночная хроматография показала, что астаксантин — единственный каротиноид в мышцах красной, или нерки, горбуши, кеты, кижуча, чавычи и камчатской семги. В мышцах кунджи и мальмы, кроме зеаксантина, обнаружен астаксантин.

Ястыки лососевых богаты каротиноидными пигментами. Методами спектрофотометрии (рис. 11) и хроматографии было установлено, что в ястыках дальневосточных лососей и камчатской семги содержится только астаксантин, в ястыках кунджи — астаксантин и зеаксантин, а в ястыках мальмы — зеаксантин.

Семенники лососей содержали небольшое количество астаксантина, локализовавшегося, по-видимому, в обкладках.

Содержание каротиноидов исследовали в мышцах красной, или нерки (41 шт.), кеты (48 шт.) и горбуши (46 шт.) и обнаружили, что содержание астаксантина в мышцах красной, или нерки, возрастает по мере роста рыб, находящихся на II стадии зрелости. От стадии II—III до III—IV содержание астаксантина в мышцах ее сохраняется на одном уровне. У горбуши и кеты возрастания концентрации (содержания) астаксантина в мышцах не обнаружено (рис. 12).

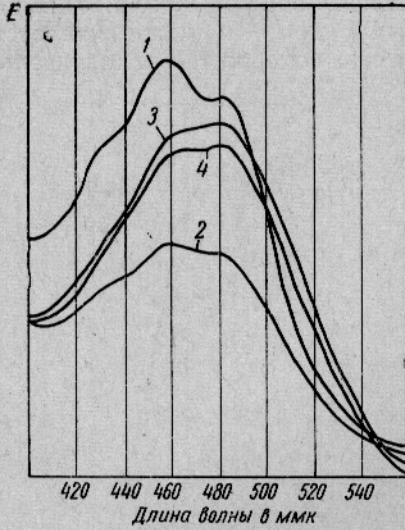


Рис. 11. Спектры поглощения вытяжек из мышц и ястыков голец в море. Ястык:

1 — мальмы; 2 — кунджи; мышцы:
3 — мальмы; 4 — кунджи.

Содержание каротиноидов в ястыках морских лососей изменяется по мере созревания яйцеклеток. У горбуши, кеты и красной, или нерки, наблюдается заметное увеличение концентрации пигмента с ростом овоцитов (рис. 13). В ястыках кижуча наблюдается уменьшение концентрации пигмента по мере роста овоцитов (табл. 12).

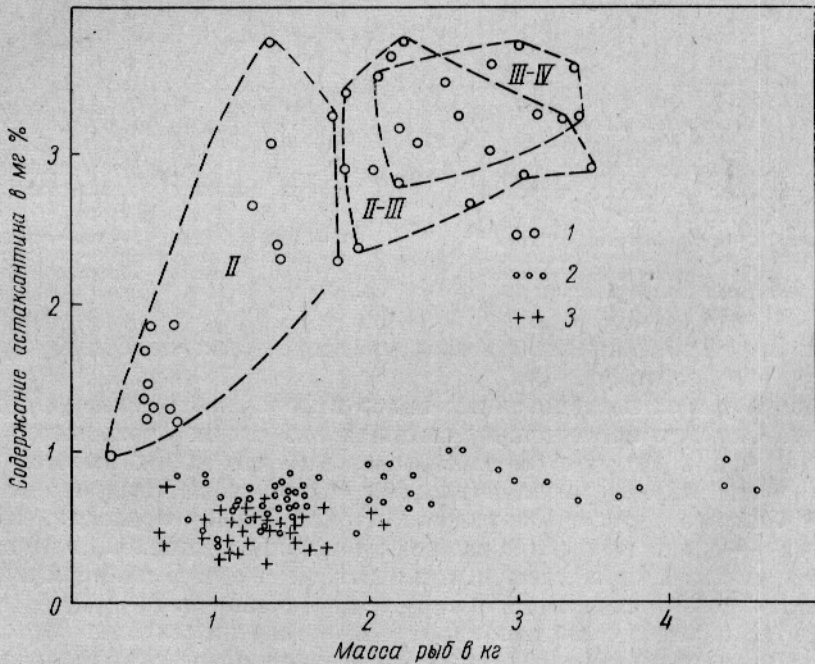


Рис. 12. Содержание астаксантина в мышцах дальневосточных лососей в морской период жизни:

1 — красной, или нерки; 2 — кеты; 3 — горбуши. (Римскими цифрами обозначены стадии зрелости красной, или нерки, по 6-балльной шкале).

Таблица 12

Содержание астаксантина в ястыках кижуча в морской период жизни

Показатели	Номер ястыка					
	1	2	3	4	5	6
Диаметр овоцитов, мм	2,4	3,3	3,5	4,2	4,2	4,9
Содержание пигмента, мг%	4,1	3,6	2,5	3,4	2,5	2,1

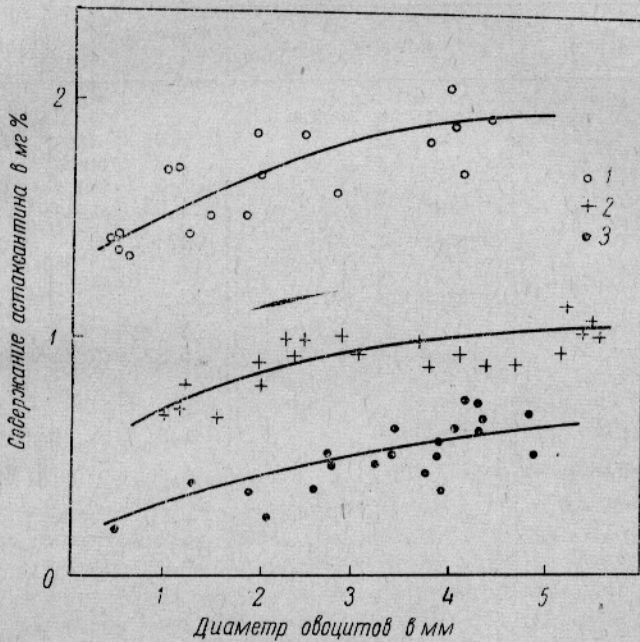


Рис. 13. Содержание астаксантина в овоцитах дальневосточных лососей в море в зависимости от диаметра овоцитов: 1 — красной, или нерки; 2 — кеты; 3 — горбуши.

Содержание каротиноидов в естественных кормах лососей

Каротиноиды, накапливающиеся в организме лососевых, имеют исключительно пищевое происхождение. Поэтому был исследован качественный состав и содержание пигментов у некоторых беспозвоночных, служащих кормом лососевым рыбам.

Исследовали качественный состав пигментов зоопланктона нескольких камчатских озер. Хроматографией на бумаге липоидов планктона, состоящего из *Cyclops* sp., *Diatomus* sp., *Daphnia* sp., были получены три окрашенных зоны — две красных, соответствующих свободному и этерифицированному астаксантину, и одна желтая, соответствующая лютеину.

Мизиды (*Neomysis intermedia*) из предустьевых пространств камчатских рек содержали лютеин, различные калянусы из Берингова моря — исключительно астаксантин. Последний входит в состав и эвфаузиевых раков.

Пресноводные моллюски *Limnea* sp. содержат лютеин, а личинки хирономид (смесь *Chironomus plumosus*, *Ch. tummii*) — зеаксантин. Часто употребляемые для кормления молоди лососей на рыбоводных заводах олигохеты (*Enchitreus albidus*) при выращивании на белом хлебе содержат мизерное количество неизвестного каротиноидного пигмента. Было выполнено также несколько анализов содержимого желудков кеты, горбуши и красной, или нерки, взятых из Тихого океана. Пищевые комки содержали планктонных ракообразных и крылоногих моллюсков (количественные данные приведены в табл. 13).

Таблица 13

Содержание каротиноидных пигментов в различных естественных кормах лососевых

Материал	Качественный состав	Количество, мг%	Примечание
Зоопланктон	Астаксантин, лютеин	3,0	оз. Дальнее, 1960 г.
		3,2	август
		5,0	сентябрь
		11,0	февраль апрель
Зоопланктон	Астаксантин	128	оз. Зеленое, сентябрь 1960 г.
Зоопланктон	Астаксантин, лютеин	35,2	оз. Тополовое, сентябрь 1960 г.
Личинки хирономид	Зеаксантин	5,87	Подмосковье, апрель 1963 г.
<i>Limnea</i> sp.	Лютеин	1,33	оз. Дальнее, июль 1963 г.
Содержимое желудков лососей в море	Астаксантин	4,8	Кета
		3,9	»
		5,1	Горбуша
		6,2	Красная, или нерка
		4,6	То же

Нерестовый период

Во время нереста некоторых лососевых происходит значительные изменения в метаболизме каротиноидов. Особенно заметно накопление каротиноидов в коже у некоторых видов лососевых. У дальневосточных лососей кожа сильно окрашивается каротиноидами. Обусловленная наличием каротиноидов брачная окраска появляется также у других проходных лососей (род *Salmo*, *Salvelinus*). Пресноводные представители рода *Salmo* не имеют ярко выраженного брачного наряда, точнее, они довольно ярко окрашены в течение всей жизни.

Брачные изменения состава пигментов в мышцах и ястыках изучали на примере дальнеозерской красной, или нерки. За месяц, проходящий от входа в нерестовый водоем до начала нереста, у самцов и самок происходит обесцвечивание мышечной ткани, так что во время нереста мышцы совсем не содержат каротиноидного пигмента. Ястыки за это же время становятся более яркоокрашенными и вырастают более чем вдвое. Следовательно, происходит процесс мобилизации каротиноидного пигмента в овоциты. Накопления каротиноидов в молóках не происходит.

Были произведены анализы тканей красной, или нерки, добытой в р. Дальней во время хода на нерест в оз. Дальнее и в период нереста

спустя примерно месяц после захода в озеро. Данные о содержании пигмента в мышцах, ястыках и коже ее приведены в табл. 14.

Таблица 14

Содержание каротиноидов в тканях красной, или нерки, в нерестовый период

№ пп.	Мышцы, мг%		Кожа, мг/м ²		Икра, мг%
	самцы	самки	самцы	самки	
Во время хода на нерест					
1	3,40	4,20	14,6	12,2	7,0
2	3,40	4,10	10,3	11,6	6,40
3	3,30	4,00	12,4	9,3	7,0
4	3,24	3,94	11,92	10,2	7,4
5	3,18	3,88	12,6	16,5	7,2
Среднее	3,30	4,01	12,0	11,4	7,2
Во время нереста					
1	Следы	Следы	320	170	10,40
2	»	»	316	168	10,20
3	»	»	224	1444	8,90
4	»	»	280	140	8,94
5	»	»	256	126	9,06
Среднее	0,00	0,00	279	149	9,50

Из табл. 14 следует, что во время подготовки к нересту происходят значительные изменения содержания пигментов в различных тканях.

Изменения содержания пигментов в тканях гольцов такого же характера, как и у дальневосточных лососей: значительно повышается содержание пигментов кожи, что выражается в появлении более интенсивно окрашенных красных зон на поверхности тела и плавников, мышцы теряют каротиноиды. Однако у гольцов не отмечено единообразия: у части мальм и у кундз с текучими половыми продуктами были встречены особи как с совершенно обесцвеченным, так и с частично посветлевшим мясом. Самки с необесцвеченным мясом встречаются чаще, чем самцы.

Были исследованы каротиноидные пигменты в коже нерестовых лососей: красной, или нерки, из оз. Дальнего, кижуча из р. Дальней, кеты из р. Авьяваям, горбуши из р. Озерной, микижи из р. Плотниковой и гольцов из оз. Дальнего (Камчатка). Кроме того, анализировали кожу севанской форели и кольской семги. Разнообразие цветов брачной окраски лососевых объясняется эффектами сложения цветов хромофоров. Так оливковый цвет получается при соседстве черных и коричневых меланофоров с желтыми ксантофорами. Сочетание меланофоров с эритрофорами может давать различные оттенки красного, алого и лилового цветов. Если добиться значительной контракции меланофоров, прекратив доступ воздуха к поверхности кожи, то обычно остается два довольно чистых цвета — красный и желтый. Красные участки кожи всегда содержат эритрофоры и ксантофоры, на желтых участках тела преобладают ксантофоры. Во время нерестового периода количество липофоров в коже лососей так велико и расположены они так густо, что следует говорить о сплошном липофорном слое.

Этот слой в коже красной, или нерки, и кижуча имеет толщину в 5 мк. Меланофоры в основном подстилают липофорный слой, создавая подобие черного или бурого экрана, на фоне которого оттенок цвета липофоров может сильно меняться.

Совершенно ясно, что в создании брачной окраски лососевых участвуют по меньшей мере два пигмента — каротиноида — желтый и красный. Уже спектры поглощения кожи лососей (рис. 14) показывают, что основным пигментом красных участков кожи является астаксантин (вернее, как показала фазовая проба, его эфир). Желтые участки кожи окрашены одним или несколькими пигментами с тремя полосами поглощения.

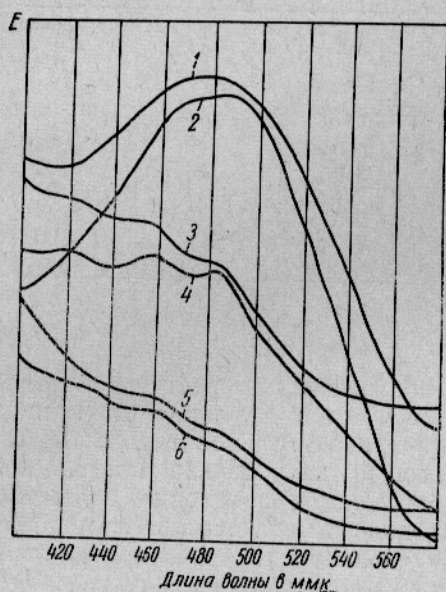


Рис. 14. Спектры поглощения цельной кожи нерестовых лососей:

- 1 — кожа туловища красной, или нерки; 2 — красные участки кожи кеты; 3 — «карликовая» красная, или нерка; 4 — кижуч; 5 — кожа с головы красной, или нерки; 6 — желтые участки кожи кеты.

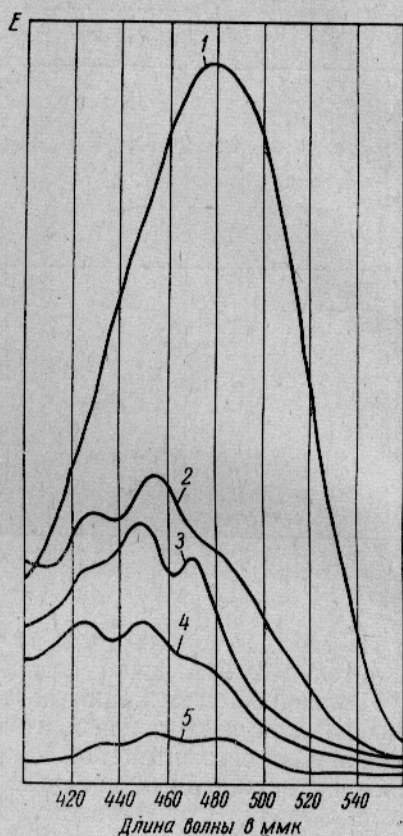


Рис. 15. Спектры поглощения пигментов из кожи нерестовой красной, или нерки:

- 1 — цельная вытяжка из кожи туловища; 2 — цельная вытяжка из кожи головы; 3 — лютеин из кожи головы; 4 — «аурохром» из кожи головы; 5 — лютеин из кожи туловища.

Спектры поглощения вытяжек из кожи подтвердили наличие астаксантина в красных участках кожи проходной красной, или нерки, кижуча и кеты. Желтые участки кожи кеты содержали лютеин. Кожа горбуши, «карликовой» красной, или нерки, и кожа с головы красной, или нерки, содержала смесь желтых пигментов (рис. 15—18).

При хроматографии эпифазных фракций липоидов из кожи лосося на колонках с окисью алюминия были получены следующие результаты.

1. Кожа красной: а) астаксантин; пигмент на колонке давал несколько полосок, каждая фракция имела один и тот же максимум поглощения, скорее всего, это были различные эфиры астаксантина; б) желтая быстро движущаяся фракция; пигмент, выделенный в очень

малом, по сравнению с атаксантином количестве, являлся, по-видимому, лютеином.

II. Кожа «карликовой» красной, или нерки, содержала, кроме следов атаксантина, еще две фракции желтых пигментов: а) лютеин (быстрая фракция); б) зеаксантин (медленная фракция, рис. 15).

III. Кожа головы красной, или нерки, содержала два пигмента: а) лютеин (быстрая фракция, рис. 15); б) пигмент, подобный по спектру поглощения аурохрому (медленная фракция).

IV. Кожа кижуча. Было получено две оранжевые фракции (рис. 16), ни одна из которых не являлась, по-видимому, раствором одного пигмента.

V. Кета. Фракции, полученные при хроматографии вытяжек из красных участков кожи, не были чистыми (рис. 17).

VI. В коже горбуши, кроме некоторого количества атаксантина, были найдены лютеин и аурохром.

VII. В коже микижи были обнаружены зеаксантин и лютеин (рис. 18).

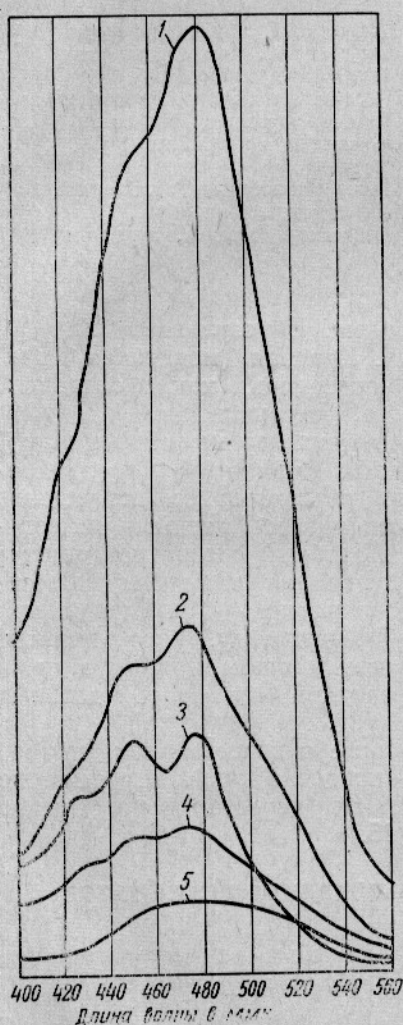


Рис. 16. Спектры поглощения пигментов из кожи нерестового кижуча:

1 — целая вытяжка из кожи туловища; 2, 4 — нечистые фракции, полученные при хроматографии на окиси алюминия; 3 — «нейроспорин», полученный при хроматографии на бумаге; 5 — атаксантин.

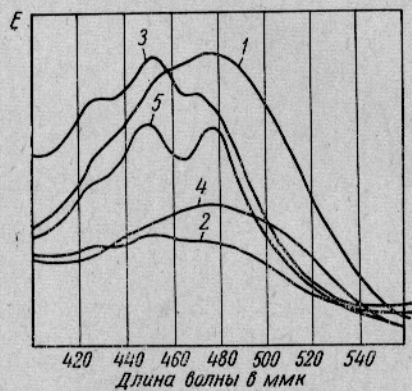


Рис. 17. Спектры поглощения из кожи нерестовой кеты:

1 — целая вытяжка из красных участков кожи; 2 — нечистая оранжевая фракция, полученная при разделении на окиси алюминия; 3 — пигменты из желтых участков кожи; 4 — атаксантин; 5 — пигмент, подобный «нейроспорину».

VIII. В коже нерестовых кундж и малъм, кроме зеаксантина, был обнаружен атаксантин.

IX. В коже севанской форели определены зеаксантин и атаксантин.

X. В коже кольской семги имелись атаксантин, лютеин и пигмент, подобный по спектру аурохрому.

Так как разделение пигментов из кожи кеты и кижуча оказалось неудовлетворительным, была предпринята попытка разделить эти пиг-

Качественный состав каротиноидов в коже нерестовых лососей

№ пп.	Вид рыбы	Пигменты
1	Красная, или нерка	Астаксантин, лютеин, аурохром
2	Красная, или нерка («карлик»)	Астаксантин, лютеин, зеаксантин
3	Кижуч	Астаксантин, нейроспорин
4	Кета	Лютеин, астаксантин, нейроспорин
5	Горбуша	Лютеин, аурохром, астаксантин
6	Мальма	Зеаксантин, астаксантин
7	Кунджа	То же
8	Микижа	Лютеин, зеаксантин, астаксантин
9	Севанская форель	Зеаксантин, астаксантин
10	Семга кольская	Астаксантин, лютеин, аурохром

менты посредством бумажной хроматографии. В результате были получены две фракции — желтая и красная. Красная (медленная фракция) оказалась, как и следовало ожидать, астаксантином, а желтая — до сих пор не встреченным у лососевых пигментом с редуцированным первым пиком поглощения и двумя пиками, равными по величине. Подобный спектр поглощения характерен для типичных каротиноидов плодов — пергидроликопинов. По-видимому, этот пигмент имеет псевдоциклы и гидрирован по месту одной или более двойных связей [8].

Данные о качественном составе каротиноидов в коже лососевых во время их нереста приведены в табл. 15.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Качественный состав каротиноидных пигментов у лососевых

Основные пигменты лососевых — астаксантин, лютеин и зеаксантин, причем два из них обязательно присутствуют в организме каждой лососевой рыбы. В коже личинок и ранних мальков горбуши, балтийского лосося и стального лосося обнаружен тараксантин. По-видимому, тараксантин появляется в коже личинок всех лососевых, икра которых содержит

астаксантин. Во время брачного периода жизни в коже появляются эпоксипроизводные пигментов и пигменты, подобные гидрированным ликопинам.

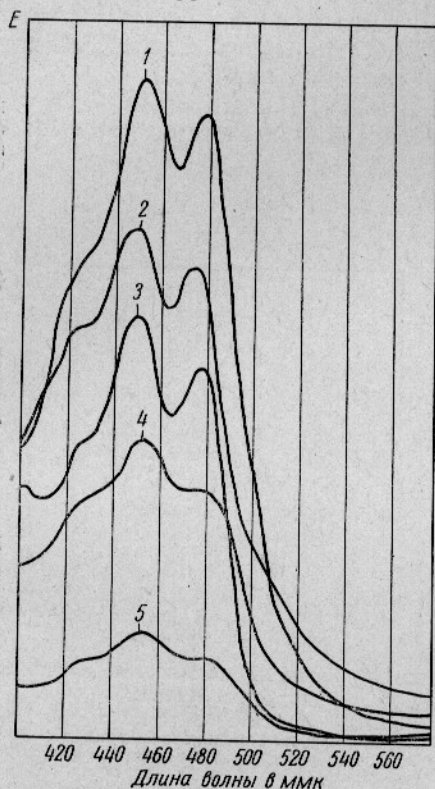


Рис. 18. Спектры поглощения пигментов из кожи микижи и «карликовых» производителей красной, или нерки: 1 — целая вытяжка из кожи «карлика»; 2 — лютеин из кожи «карлика»; 3 — целая вытяжка из кожи микижи; 4, 5 — зеаксантин из кожи микижи и «карликов».

Д. М. Стивен [47, 48] и М. Гартман [41] утверждают, что обнаружили в икре кумжи и радужной форели каротин, правда, в небольших количествах. Автором статьи каротин в тканях лососевых не был встречен ни разу. Не обнаружили каротин у лососей и другие исследователи [44, 46]. По-видимому, Стивен и Гартман принимали за каротин некоторые артефакты, получавшиеся в результате жесткого воздействия на пигменты при омылении вытяжек.

В табл. 16 приведены данные о качественном составе ксантофиллов у исследованных лососевых.

Таблица 16
Качественный состав ксантофиллов у лососевых

Вид	Мышцы	Икра	Кожа	Кожа (в брачный период)
<i>Salvelinus malma</i>	АЗ	З	ЗА	ЦЗА
<i>S. alpinus</i>	А (З)?			
<i>S. leucomaenis</i>	АЗ	ЗА	ЗА	ЗА
<i>Salmo trutta</i>	АЛ	АЛ	АЛ	АЛЗ
<i>S. trutta caspius</i>	АЛ	АЛ	АЛ	
<i>S. salar balticus</i>		АЛ		
<i>S. salar</i> (Скандинав.)	А	А		ЦЛА
<i>S. ischchan</i>	АЗ	АЗ		ЗА
<i>S. gairdnerii</i>	А	А	А+Л	
<i>S. irideus</i>	АЛ	АЛ	ЗА	
<i>S. clarkii</i>		ЛА	Л	
<i>S. penshynensis</i>	А	А	ВЛ	
<i>S. mykiss</i>	ЗА			ЛЗА
<i>Oncorhynchus nerka</i>	А	А	А+ЛВ	АЛВЗ++
<i>O. keta</i>	А	А	ЛВ	АЛН
<i>O. kisutch</i>	А	А	А+ЛВ	АЛН
<i>O. gorbuscha</i>	А	А	Т+ЛВ	ЛЦА
<i>O. tschawytscha</i>	А	А	ЛВ	А
<i>O. masu</i>	А	А	Л	АЗ

Примечания. А—астаксантин, Л—лютеин, З—зеаксантин, Т—тараксантин, Н—пигмент, подобный нейроспорину, Ц—пигмент, подобный цитроксантину (аурохрому). В—виолаксантин.

+ — в коже личинок.

++ — у «карликовой» формы.

Астаксантин был найден в икре всех исследованных видов рыб, кроме мальмы. Кроме астаксантина, в икре радужной форели, кумжи, балтийского и каспийского лосося был найден лютеин, а в икре мальмы, кунджи и севанской форели — зеаксантин.

В мышцах всех исследованных видов был найден астаксантин. Лютеин и зеаксантин наряду с астаксантином имелись в мышцах тех рыб, которые содержали их в икре.

Астаксантин не найден в коже рыб в то время, когда они имеют типичную окраску пелагофилов и ведут пелагический образ жизни: у лососей рода *Oncorhynchus* и рода *Salmo* во время морского периода жизни, у молоди красной, или нерки, обитающей в пелагиали озера, и у молоди чавычи. У этих рыб в коже содержится только желтый пигмент, в основном оказывающийся лютеином (мальковый и морской период жизни красной, или нерки, кижуча, кеты, горбуши, каспийского лосося; у мальков балтийского лосося, у морской камчатской семги). У гольцов, радужной форели и севанской форели желтым пигментом кожи оказался зеаксантин.

Лютеин и зеаксантин вместе были обнаружены в коже «карликовой» красной, или нерки, и микижи в брачный период.

Астаксантин найден в коже донных и ручьевых рыб: мальмы, кумжи, кунджи, радужной форели, микижи, севанской форели, у молоди кижуча, у личинок и постличинок красной, или нерки, а также в коже всех лососевых в нерестовый период.

Кроме астаксантина, в образовании брачной окраски лососевых участвует пигмент, подобный аурохрому (найден в коже головы красной, или нерки, и в коже горбуши в нерестовый период. Кроме того, этот пигмент обнаружен также в коже вальчака мальмы (рыбы, скатывающейся в море после нереста). Очевидно, этот пигмент — фураноид — образуется путем окисления лютеина, зеаксантина или астаксантина при выцветании брачной окраски.

Продуктом частичного разрушения лютеина или астаксантина является желтый пигмент из красных участков кожи нерестовых кижучей и кет. Спектр поглощения этого пигмента сходен со спектрами гидророликопинов.

Каротиноиды присутствуют в коже всегда в форме эфиров жирных кислот, т. е. это всегда оксикаротиноиды, ксантофиллы.

Качественный состав пигментов мышц и ястыков (яиц) у лососевых не меняется в течение жизни. Одинаков качественный состав и у существенно отличающихся по образу жизни групп, принадлежащих к одному виду. Так одинаков состав пигментов в мышцах и яйцеклетках у проходных и пресноводных форм мальмы и кунджи, у проходной и пресноводной («карликовой») красной, у ручьевой форели и проходного каспийского лосося.

Взаимоотношения каротиноидов пищи и тела

Пищевое происхождение каротиноидов рыб давно доказано [8]. Рыбы, пища которых не содержит каротиноидов, через некоторое время теряют пигменты. Кормление рыб, потерявших пигменты, кормом, богатым каротиноидами, ведет к образованию характерной пигментации. Стивен [47, 48] своими опытами показал на количественных данных, что состав каротиноидов пищи влияет на соотношение лютеина и астаксантина в теле кумжи. Форель, выращенная на корме, не содержащем каротиноидов, была почти не пигментирована. При кормлении такой форели пищей, богатой астаксантином, в ее теле через 35 дней накапливалось нормальное количество астаксантина и лютеина. Следовательно, в организме лососевых не вызывает затруднений реакция:

астаксантин → лютеин.

Добавление в пищу каротина не ведет к восстановлению нормального содержания ксантофиллов, т. е. в организме лососевых не существует биохимического механизма, осуществляющего реакцию:

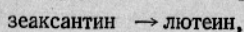
каротин → ксантофиллы.

Добавление в пищу лютеина способствовало увеличению его количества в теле, но не приводило к накоплению астаксантина. Значит, реакция:

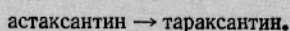
лютеин → астаксантин

в теле лосося невозможна. Не вело к накоплению лютеина и астаксантина прибавление к пище астацина. По данным Хирао [42], синтетический апо-2-каротиналь не является заменителем каротиноидов в корме радужной форели.

Результаты опытов, приводимые в данной статье, свидетельствуют о том, что при кормлении молоди горбуши кормом, содержащим зеаксантин (личинки хирономид), в теле мальков накапливается лютеин, т. е. для лососевых не затруднительна реакция:



закрывающаяся в перемещении двойной связи в иононовой группировке. Накопление в коже личинок горбуши и стальноголового лосося тараксантина при утилизации желточного мешка, содержащего исключительно астаксантин, свидетельствует о существовании биохимического механизма, катализирующего реакцию:



Таким образом, можно считать установленным, что в организме лососевых возможны реакции превращения астаксантина в лютеин, зеаксантин, тараксантин, фураноидные производные и пигменты с псевдоциклом. Лютеин и зеаксантин взаимозаменяемы, но не могут трансформироваться в астаксантин, т. е. перегруппировка карбоксил-ов и карбонил-ов в иононовых группировках каротиноидов у лососей не осуществима, а возможно только отщепление от молекулы карбонильной группы. Вышесказанное говорит о том, что астаксантин для лососей является «незаменимым» веществом.

Главным источником астаксантина для рыб являются ракообразные. Астаксантин найден у многих пресноводных и морских ракообразных [8, 37, 45]. Астаксантин обнаружен также у некоторых насекомых, в частности у саранчи [8]. Примечательно, что в теле микижи, питающейся в основном бентосом (моллюсками, личинками насекомых) и рыбой (*Gasterosteus* sp., *Pungitius* sp., *Salvelinus* sp.), содержится очень мало астаксантина, а у красной, или нерки, питающейся в основном ракообразными, накапливается в основном астаксантин. Вообще для речных рыб, таких как форели, гольцы, характерно присутствие в мышцах и ястыках одного из желтых пигментов — зеаксантина или лютеина. Значит, вид приспосабливается к накоплению того пигмента, который ему более доступен.

Недостаток в пище каротиноидов, например, при искусственном разведении рыб ведет к уменьшению их содержания в различных органах и тканях. С. Мураяма и М. Яназе [46] показали, что радужная форель из рыбоводных хозяйств содержит в икре меньше каротиноидных пигментов, особенно астаксантина. По-видимому, в корме форели в этих хозяйствах содержалось мало астаксантина. Очевидно, недостаток астаксантина в кормах в форелевых, гольцовых и лососевых хозяйствах ведет не только к образованию недостаточно полноценных половых продуктов (о чем будет сказано ниже), но и к недоиспользованию потенциальной способности роста рыб. Добавление к искусственным кормам ингредиентов благотворно влияет на лососевых. Хорошие результаты были получены при добавлении к корму для палий муки из креветок [36]. Улучшение весовых показателей форели наблюдалось при кормлении их ракообразными (корм, богатый астаксантином) по сравнению с контрольными рыбами, питавшимися рыбой и мясом.

Питание лососевых в пресных водах изучено довольно хорошо [7, 8, 11, 13, 14]. Согласно данным, гольцы питаются бентосом (личинки насекомых, моллюски), воздушными насекомыми, рыбой. Во время нереста лососей и колюшек они едят довольно много икры. Источником астаксантина для гольцов могут служить, кроме довольно редких в их рационе планктонных и донных раков, еще и раки, содержащиеся

в желудках проглоченных рыб. Недостатка в желтых пигментах гольцы испытывать не должны, так как моллюски и личинки насекомых содержат их в достаточном количестве.

Пища мальков лососей в реках почти не содержит астаксантина, в состав ее входят только желтые взаимозаменяемые пигменты, но мальки лососей в реках обычно не достигают таких размеров, при которых в их мышцах и ястыках начинает накапливаться астаксантин. Пресноводные формы и крупные мальки бывают именно тех видов дальневосточных лососей, мальковый период которых проходит в озерах, богатых зоопланктоном. Может быть, задержка этих видов (красной, или нерки, кижучи, симы) в пресной воде возможна именно потому, что их корм богат астаксантином.

Динамика каротиноидов в теле лососей в течение онтогенеза

Вопреки утверждению М. Гловера и др. [39], по данным экспериментов, во время эмбрионального периода развития наблюдается расход каротиноидов, равный нескольким процентам от их первоначального содержания в икре. Более того, найдено, что расход каротиноидов в икре зависит от условий развития. Температура, освещенность и радиоактивность увеличивали расход каротиноидов в единицу времени. Это явление имело связь с ускорением темпа развития эмбрионов. Неспецифическое действие разных видов лучистой энергии на пигменты икры говорит о сходных, если не одинаковых, путях их воздействия на икру. Ю. Б. Кудряшов и др. [12] объясняют распад каротиноидов в липидном растворе при облучении непрямым действием образующихся в липидах свободных радикалов. По-видимому, тот же механизм влияет на ускорение многих процессов развития и в конечном итоге на скорость развития эмбрионов. Пока неясно, играют ли каротиноиды роль «гасителей» свободных радикалов или являются сырьем для их образования.

Расход каротиноидов после выклева личинки продолжается. Известно, имеет ли расход каротиноидов в это время какой-либо физиологический смысл или это естественный распад под действием света довольно нестойких веществ.

Удалось установить, что при достаточном количестве каротиноидов в пище малек сохраняет некоторую, довольно стабильную концентрацию каротиноидов в коже. В том случае, если каротиноидов в пище слишком мало, в ксантофорах начинают накапливаться стероиды, тоже желтые, но другого оттенка. Цвет мальков горбуши, питавшихся кормом, бедным каротиноидами (олигохеты), был неестественным — салатно-зеленым.

Полученные Д. М. Стивенсом [48] жизнеспособные, бескаротиноидные форели не могут считаться полноценными для жизни в естественных условиях, так как известно, что неестественно окрашенные организмы становятся добычей хищников в первую очередь [49]. На рыбозаводных заводах обычно не уделяют серьезного внимания каротиноидному рациону молоди. Только следы каротиноидов были отмечены у мальков каспийского лосося с Чимкентского завода и у мальков форели из Чернореченского хозяйства. Однако неестественно окрашенная молодь не является полноценной. Не зря даже в разные периоды жизни окраска рыбы бывает различной. Самые мелкие мальки красной, или нерки (до 0,5 г), содержат в коже астаксантин, более крупные мальки (годовики) содержат в коже меньше пигмента, чем сеголетки. Это связано с тем, что после выхода из гнезда молодь красной, или

нерки, некоторое время живет в литорали озера, а позже становится пелагической рыбой. Молодь кижуча больше связана с литоралью и ручьями и имеет типичную окраску пестрятки, чего нельзя сказать об озерной красной, или нерке. Больше, чем молодь кижуча, связаны с дном водоема гольцы, в коже которых содержится еще больше каротиноидов.

Содержание каротиноидов в коже лососей во время морского периода жизни примерно такое же, как у пелагической озерной красной, или нерки. Следовательно, и функциональная роль пигментов в коже та же — создание маскирующей окраски. Хирао и др. [42], исследовав каротиноидные пигменты в коже 26 видов морских рыб, нашли, что спектр поглощения пигментов кожи сходен со спектром пропускания света морской воды. Это способствует созданию нейтрального серого тона окраски пелагических рыб при рассматривании их под водой.

За появлением каротиноидного пигмента в мышцах, накоплением его до максимальной величины и исчезновением в нерестовый период прослежено у нескольких видов лососей. Накопление астаксантина в мышцах молоди красной, или нерки, начинается по достижении массы около 20 г и происходит пропорционально увеличению массы до наступления II—III стадии зрелости гонад. После этого содержание (концентрация) астаксантина в мышечной ткани остается постоянным до начала нерестового периода, когда каротиноиды из мышц мобилизуются в ястыки и кожу. Нет оснований считать, что другие виды лососей имеют иную закономерность динамики каротиноидов в мышцах. К сожалению, не удалось добыть и проанализировать кету, горбушу и кижуча массой 20—500 г, когда ожидается повышение концентрации астаксантина в их мышцах. Пойманные экземпляры этих видов рыб уже имели максимальную концентрацию пигмента в мышцах.

Динамику каротиноидов в мышцах других видов изучали менее детально. Небольшой материал по мальме и кундже дает возможность судить только о максимальном уровне концентрации пигментов в мышцах, но то, что в мышцах мальков гольцов пигментов содержится очень мало, позволяет предположить, что характер накопления такой же, как в мышцах красной, или нерки. Об этом же говорят данные Стивена [47] о динамике каротиноидов в мышцах форели.

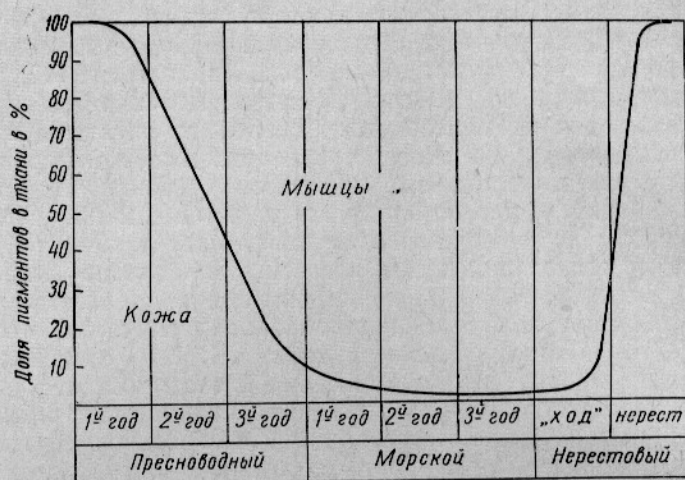
При подготовке к нересту у многих лососевых каротиноиды целиком или частично переходят в яйцеклетки и в кожу. Полное обесцвечивание мяса наблюдается у всех представителей рода *Oncorhynchus* без исключения. У гольцов, по-видимому, переход каротиноидов из мышц в кожу и икру происходит в необходимой мере.

Накопление каротиноидов в овоцитах происходит у исследованных видов по-разному. Содержание ксантофиллов в зрелых овоцитах различных видов колеблется от долей до 10 мг%. Динамика процесса накопления различна у разных групп. У пресноводных видов — кунджи, мальмы, бурой форели — не наблюдается больших колебаний концентрации пигментов в овоцитах, а если различия и встречаются, то их нельзя объяснить степенью зрелости половых продуктов.

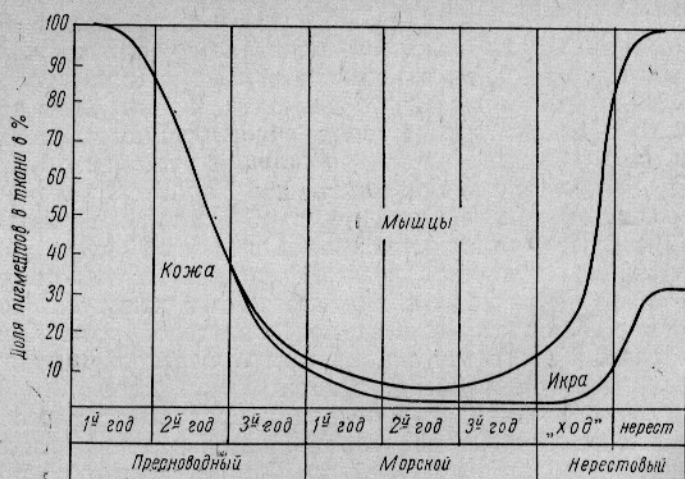
Накопление пигментов в овоцитах проходных дальневосточных лососей — процесс довольно сложный. Общей чертой для всех исследованных видов (красной, или нерки, кижуча, кеты, горбуши) является увеличение концентрации астаксантина во время брачного периода. На ранних этапах развития гонад также есть общие черты в характере накопления пигмента. У красной, или нерки, кеты и горбуши в морской период жизни наблюдается увеличение концентрации пигментов в ястыках, но у кижуча, насколько можно судить по небольшому

материалу, концентрация пигмента в этот период скорее падает.

На основании полученных данных можно подвести баланс накопления каротиноидов в теле красной, или нерки, в течение онтогенеза от оплодотворенной икры до нереста (рис. 19). Расчет делали для гипотетической рыбы, прожившей три года в пресной воде и три года в море. Красная, или нерка, с таким циклом жизни встречается очень



а



б

Рис. 19. Распределение каротиноидов в теле самцов (а) и самок (б) красной, или нерки, в течение жизни.

редко, так как рыба, прожившая три года в пресной воде, в море проводит год, а три года в море живут рыбы, скатившиеся туда в возрасте 1—2 лет. Условность допущена, чтобы показать соотношение пигментов в теле мальков разных возрастных групп и чтобы разбить морскую рыбу на группы, соответствующие стадиям зрелости. Обычно стадии II и II—III красная, или нерка, проходит в первые 1—2 года жизни в море, стадии III и выше — в последний год жизни. Рис. 19 иллюстрирует роль мышц как «склада» пигментов. Общее количество

каротиноидов в теле красной, или нерки, за время жизни увеличивается в несколько тысяч раз по сравнению с содержанием их в икринке. После рассасывания желточного мешка все каротиноиды сосредотачиваются в коже. По достижении массы 20 г начинается накопление каротиноидного пигмента в мышцах. Доля каротиноидов в мышцах растет до конца морского периода жизни, достигая к моменту входа в реки у самок 0,9, а у самцов даже 98%. Содержание каротиноидов в ястыках (доля) становится значительным на последнем году жизни в море при усиленном росте половых органов, достигая максимума к моменту нереста (68%). Создается впечатление, что в кожу самок переходит остаток (правда, довольно значительные) пигментов, которые не вошли в состав икры. У самцов лососей каротиноиды полностью переходят в кожу.

Функциональное значение каротиноидных пигментов

Так как каротиноиды накапливаются в мышцах и во время подготовки к нересту переходят в икру и кожу, то, следовательно, они являются местом депонирования этих веществ. Если они и играют в мышцах какую-то метаболическую роль, то подтверждающих это фактов до сих пор нет. «Складом» каротиноидов не у всех рыб бывают именно мышцы. В отряде окунеобразных эту роль выполняет печень. Очень большие количества каротиноидов накапливаются в печени некоторых бычков, окрашивая ее в яркий оранжевый цвет. Отмечалось также [45], что у пинагора в нерестовый период каротиноиды уходят из печени, переходя в другие ткани. У некоторых лососевых местом накопления каротиноидов является наряду с мышцами и печень. Каротиноиды были найдены автором статьи в печени гольцов, фон Ойлером [38] в печени благородного лосося и Стивенсом в печени форели [48]. Печень дальневосточных лососей очень редко содержит следы каротиноидов и не является местом регулярного накопления каротиноидов.

Каротиноиды находятся в мышцах в виде устойчивых липопротеидных комплексов. В другие органы и ткани каротиноиды переносятся кровью в виде липоидных мицелл, стабилизированных β -глобулином.

Функцией каротиноидов в коже в течение большей части жизни рыб несомненно является участие в создании покровительственной окраски, или физическая функция. Вопрос о функциях брачной окраски сложнее. А. И. Смирнов [24] показал, что антикератинизирующая роль каротиноидов способствует перерождению кожи в брачный период. Кожа разрыхляется, чешуя частично резорбируется и погружается в глубь кожи. Такое состояние кожи способствует усилению кожного газообмена, в частности дыхания. Предположение Смирнова [24], что каротиноиды в коже нерестовых лососей способствуют дыханию (потреблению кислорода) путем активирования молекулярного кислорода через механизм перекисей, не получило подтверждения, так как перекисных соединений в коже нерестовых лососей не обнаружено [33].

Относительно роли каротиноидов в яйцеклетках Т. Гудвином [8] было высказано, что присутствие там каротиноидов в свободной, неэтерифицированной форме является намеком именно на метаболическую, а не физическую их функцию в развивающихся яйцах. Ступенчатый процесс накопления каротиноидов в незрелых овоцитах заставляет предполагать какую-то метаболическую роль каротиноидов в раз-

вивающихся яйцеклетках в процессе их созревания в овариях. Показано [34], что пики накопления астаксантина в функциональных элементах овоцитов — липохондриях — совпадают по времени с моментами усиления азотистого обмена и следствием этого — нагрузкой внутренней среды организма азотистыми метаболитами. Разрыв кривой накопления каротиноидов в липохондриях овоцитов показывает, что существует резкий скачок накопления астаксантина в липохондриях сразу после ската рыб в море (рис. 20). Изменения в обмене рыб возникают под воздействием колебания солености [1]. Нагрузка орга-

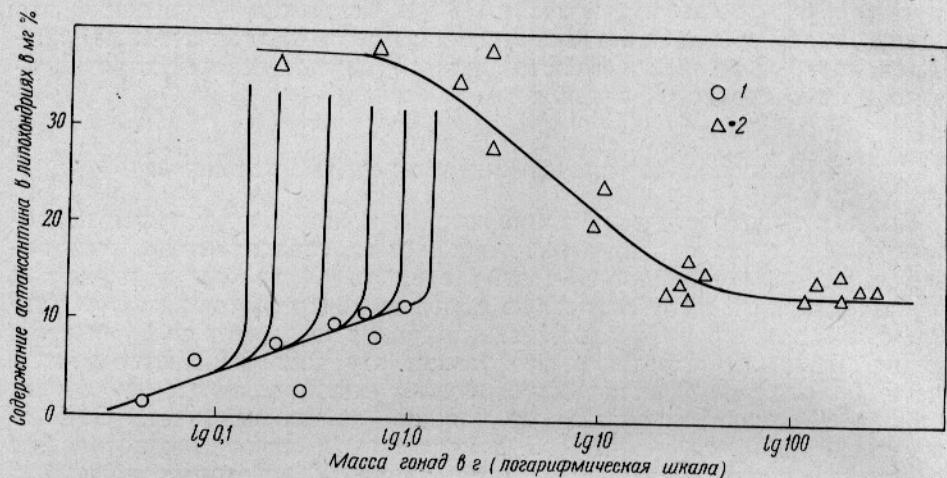


Рис. 20. Содержание астаксантина в липохондриях овоцитов у красной, или нерки, во время пресноводного (1) (малькового) и морского (2) периода жизни.

низма азотистыми ядовитыми метаболитами наблюдается и при нерестовом входе в пресную воду [16], когда наблюдается преднерестовый скачок накопления астаксантина в овоцитах.

Нерестовый пик концентрации каротиноидов в икре есть у всех исследованных видов проходных лососей. Это приводит к мысли, что роль каротиноидов в овоцитах связана с повышением устойчивости каких-то важных структур овоцитов против интоксикации азотистыми метаболитами. О том же говорят результаты опытов с развивающейся икрой лососей [33]. Как было показано [32], более богатая пигментами икра кижуча устойчивее к воздействию эндогенного и экзогенного аммиака, чем икра радужной форели (рис. 21). Можно предположить, что свободные ксантофиллы участвуют в аварийном цикле обезвреживания аммиака, когда основные системы (например, орнитинный цикл) перегружены.

Стадия текучести V характеризуется тем, что яйцеклетки находятся в полости тела, не связанной с кровеносной системой. Это, по-видимому, является причиной преднерестовой интоксикации совершенно зрелых яиц и может привести к необратимому перезреванию [5]. Именно интоксикацией яиц объясняют поразительное падение уровня клеточного дыхания овоцитов перед выбоем.

Перед выбоем наблюдается максимальная концентрация каротиноидов как в овоцитах, так и в липохондриях овоцитов. По-видимому, роль каротиноидов — в ослаблении интоксикации яйцеклеток на V стадии. Именно этим можно объяснить более высокий процент оплодотворения икры радужной форели, содержащей больше каротиноидных пигментов [46].

Количество каротиноидных пигментов находится в довольно строгой зависимости от условий проточности на нерестилищах лососей, а значит, и в их гнездах. Скорость течения на нерестилищах некоторых видов лососевых определяли Крохин и Крогиус [11а], Васильев и Юровицкий [6]. Объединяя их данные и сопоставляя с данными о характерном для вида содержании астаксантина в икре, можно построить

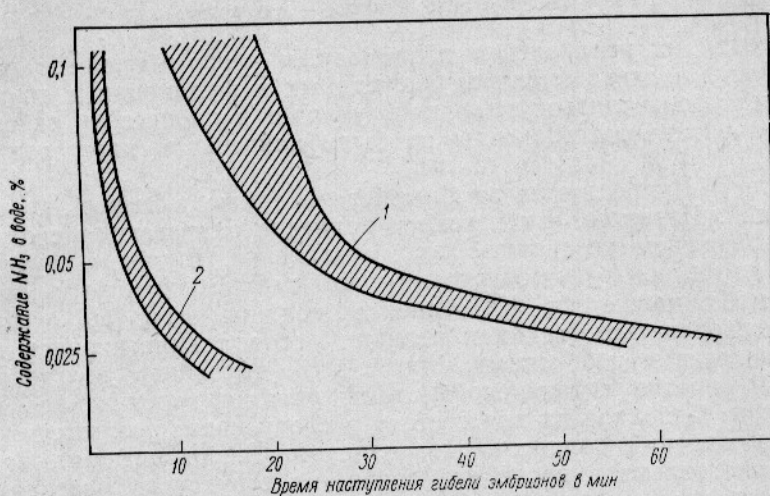


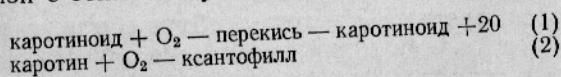
Рис. 21. Зависимость времени наступления гибели эмбрионов кижуча (1) и радужной форели (2) от концентрации аммиака в воде.

ряд: горбуша, кета, кижуч, красная, или нерка, в котором содержание пигмента и скорость течения на нерестилищах находятся в обратной зависимости (табл. 17).

Таблица 17
Зависимость пигментации икры лососей от проточности на нерестилищах

Вид	Скорость течения, м/сек	Содержание астаксантина, мг%
Горбуша	0,3—1,2	1,2
Кета	0,1—0,9	1,65
Кижуч	0,2—0,3	6
Красная, или нерка	0,1	9

Интересная точка зрения на функциональное значение каротиноидных пигментов у Смирнова [23] и Соина [25, 26, 27], которые отмечают параллель между интенсивностью каротиноидной пигментации икры у различных рыб и условиями развития икры. Основной упор при этом сделан на доступность кислорода. Авторы заключают, что функцией каротиноидов в икре рыб является способствование потреблению кислорода при малом его содержании в воде. Смирнов [23] приводит в связи с этим следующие химические схемы:



Однако наличие каротиноидов углеводов в икре рыб весьма сомнительно и, кроме того, модель (2) в настоящее время уже не счи-

тается возможной. Согласно последним исследованиям [20] гидроксилы и карбонилы ксантофиллов не способны к обмену кислорода. Возможными схемами участия каротиноидов в окислении сейчас считают следующие системы [18]:

виолаксантин — антераксантин,
зеаксантин — антераксантин — лютеин,
виолаксантин — антераксантин — зеаксантин.

В каждой из этих систем неизменным членом является каротиноид эпоксид. Только кислород эпоксидных и фураноидных группировок может освободиться и принять участие в процессах окисления. Однако каротиноиды эпоксиды не были найдены в икре лососевых рыб.

Модель (1), предлагаемая Смирновым, также вызывает несколько возражений. Известно, что перекиси полиенов разлагаются с одновременным разрывом углеродной цепи соединения. В таком случае при участии каротиноидов в окислении расход их должен быть гораздо больше наблюдавшегося. Каротиноиды должны были очень быстро израсходоваться, так как реакция распада каротиноидов в животном организме необратима. Кроме того, высказаны другие возражения [33] против «перекисной» схемы участия каротиноидов в дыхании икры. Основное из них состоит в следующем: разложение перекисных соединений полиенов катализируется пероксидазами, которые обнаружены только в протоплазматических структурах развивающейся икринки, где нет каротиноидов, а в желтке, содержащем каротиноиды, нет пероксидаз. Сами же каротиноиды в живом организме не проявляли пероксидазных свойств.

Обнадеживающие, казалось бы, результаты опытов Гартмана [41], пытавшегося доказать, что астаксантин в икре радужной форели стимулирует таксис и подвижность спермиев, были опровергнуты Гудвином [40].

Антигистаминные свойства каротиноидов, может быть, имеют значение для притупления чувствительности болевых и тактильных рецепторов кожи во время трудного пути рыб к нерестилищам, постройки гнезда и бурного брачного периода.

Возможно, каротиноидные пигменты играют некоторую роль в противодействии развитию грибковой флоры на коже, так как ходовая, неокрашенная рыба обрастает сапролегнией, будучи пораненной, гораздо сильнее, чем рыба в брачном наряде.

Что касается роли каротиноидных пигментов как элемента брачной окраски, то нельзя совсем отбросить и функции покровительственной окраски. Хотя лососи во время нереста окрашены очень ярко, нельзя забывать, что нерестуют они осенью, вблизи берегов, покрытых травами и деревьями, окрашенными в яркие цвета. Отражение в беспокойной воде осенней растительности делает трудно различимыми этих ярких рыб, тем более что кижуч, например, если его преследовать, обычно затаивается под берегом.

Кроме того, неизвестно, как воспринимаются красный и желтый цвета глазами нерестовых лососей. Вполне возможно, что красная окраска просто заменяет черную меланофорную пигментацию.

Существующее давно предположение, что в коже нерестовых лососей накапливаются вредные продукты обмена, также не лишено оснований. При исследовании кожи нерестовых лососей было отмечено, что при кипячении спиртовой вытяжки из кожи выделяются дурно пахнущие вещества. Такого явления не наблюдалось в опытах с кожей рыб без брачных изменений. Можно предположить, что кожа во

время брачного периода является местом связывания продуктов белкового распада, а каротиноиды играют роль в сорбции этих продуктов.

ВЫВОДЫ

1. Качественный состав каротиноидных пигментов мышц и ovarий лососевых постоянен в течение жизни.

2. Качественный состав каротиноидов кожи меняется во время жизненного цикла и различен в личиночный, мальковый, морской и нерестовый периоды.

3. Разные виды часто различаются по качественному составу каротиноидных пигментов мышц, ovarий и кожи.

4. В мышцах и ovarиях обнаружены три ксантофилла: астаксантин, лютеин и зеаксантин. В мышцах и ovarиях лососевых может содержаться только астаксантин или астаксантин вместе с лютеином и зеаксантином.

5. В коже лососевых, кроме лютеина, зеаксантина и астаксантина, встречены в отдельные периоды жизни производные этих пигментов: тараксантин, виолаксантин и пигменты, подобные аурохрому и нейроспорину.

6. У всех лососевых местом депонирования каротиноидов являются мышцы, а у представителей родов *Salmo* и *Salvelinus* также и печень.

7. Нахождение каротиноидов в нежных структурах, таких как плавательный пузырь, обкладки семенников, можно связать с антикератинизирующим свойством каротиноидов.

8. Наличие каротиноидов в овоцитах, скорее всего, связано с устойчивостью их против вредного действия эндогенных и экзогенных аминов.

9. Присутствие каротиноидов в коже связано с фототропическими реакциями (окраска) организма и с антикератинизирующими свойствами каротиноидов при преднерестовых изменениях кожи.

10. Для лососевых астаксантин является «незаменимым» веществом. Он не может синтезироваться в организме из других веществ, даже близких по строению, и должен вводиться с пищей. Другие встреченные в организме лососевых ксантофиллы могут быть синтезированы из астаксантина и частично один из другого.

11. Икра, содержащая больше каротиноидных пигментов, дает более высокий процент оплодотворения и более устойчива к недостатку проточности и следствию его — повышенному содержанию в воде продуктов обмена.

12. В рационе молоди лососевых должны содержаться каротиноидные пигменты. Богатым ксантофиллами кормом являются морские и многие пресноводные ракообразные, личинки хирономид, икра донных рыб.

13. В форелевом хозяйстве следует обращать большое внимание каротиноидному рациону маточного стада. Корм самок должен содержать астаксантин.

ЛИТЕРАТУРА

1. Акулин В. Н., Бакштанский Э. Л., Яржомбек А. А. Специфическое действие на обмен веществ у лососей изменения солености воды. Сборник научнотехнической информации ВНИРО, № 11, 1964.
2. Андриевская Л. Д. Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана. Материалы по биологии морского периода жизни дальневосточных лососей. Изд-во АН СССР, 1958.

3. Балаховский С. Д. Антигистамины и их терапевтическое значение. «Врачебное дело», 1958, № 6.
4. Берг Л. С. О происхождении форелей и других пресноводных лососевых. Сб. Памяти С. А. Зернова. Изд-во АН СССР, 1948.
5. Браше Ж., Биохимическая эмбриология, ИЛ, 1961.
6. Васильев И. С., Юровицкий Ю. Г. Кислородные условия развития амурской летней кеты и горбуши. «Зоологический журнал». Т. 33. Вып. 6, 1954.
7. Грибанов В. И. Кижуч. Биологический очерк. Известия ТИНРО, Т. 28, 1948.
8. Гудвин Т. Сравнительная биохимия каротиноидов. ИЛ, 1954.
9. Казарновский М. Я. Питание покатной молоди горбуши и мальмы в реках Сахалина. «Рыбное хозяйство», 1965, № 6.
10. Козлова Л. Л., Яржомбек А. А. Аммиак — продукт жизнедеятельности икры форели. Сборник научно-технической информации ВНИРО, № 5; 1965.
11. Крохин Е. М., Крогиус Ф. В. Озерная форма красной из Кроноцкого озера на Камчатке. ДАН СССР, Т. 4, № 2, 1936.
- 11а. Крохин Е. М., Крогиус Ф. В. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем. Известия ТИНРО, Т. 28, 1937.
12. Кудряшов Ю. Б., Белбердыз, Ле Дык-Льеу. О возможности прямого эффекта ионизирующей радиации в липоидных растворах. Радиолит картофеля в олеиновой кислоте. ДАН СССР. Т. 156. № 1, 1964.
13. Куренков И. И. Кормовая база молоди лососей во внутренних водоемах Камчатки. Лососевое хозяйство Дальнего Востока. Изд-во АН СССР, 1964.
14. Леванидов В. Д., Леванидова И. М. Питание молоди кеты и горбуши в протоках Амура. Известия ТИНРО, Т. 45, 1957.
15. Лужин Б. П., Барамзин Н. А. О значении проточности воды при инкубации икры форели гегаркуни. Известия АН Киргизской ССР. Серия биологическая. Т. 3. Вып. 1, 1961.
16. Лысая И. М. Об изменении состава крови лососей в период нерестовых миграций. Известия ТИНРО. Т. 35, 1951.
17. Привольнев Т. И. Влияние повышенного парциального давления кислорода на дыхание эмбрионов рыб. Известия ВНИОРХ. Т. 23, 1949.
18. Сааков В. С. О роли каротиноидов и механизме переноса кислорода фотосинтеза. ДАН СССР. Т. 155. № 5, 1964.
19. Сапожников Д. И., Бронштейн И. А., Попова О. Ф. Применение метода бумажной хроматографии для анализов пигментов зеленого листа. «Физиология растений». Т. 20. Вып. 3, 1956.
20. Сапожников Д. И., Алхазов Д. Г., Эйдельман З. М., Божанова Н. В., Лемберг И. Н., Маслова Т. Г., Гиршин А. Б., Попова И. А., Сааков В. С., Попова О. Ф., Ширяев Г. А. Об участии ксантофиллов в переносе кислорода в процессе фотосинтеза. ДАН СССР. Т. 154. № 4, 1964.
21. Семко Р. С. О биоценологических взаимоотношениях тихоокеанских лососей и гольцов в нерестово-выростных участках р. Большой. «Зоологический журнал». Т. 27. Вып. 1, 1948.
22. Савваитова К. А. К систематике гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из бассейна Восточно-Сибирского моря. Научные доклады Высшей школы. Биологические науки. № 2, 1961.
23. Смирнов А. И. Значение каротиноидной пигментации эмбриональной и личиночной стадий карповых рыб. ДАН СССР. Т. 73, № 3, 1950.
24. Смирнов А. И. Функциональное значение преднерестовых изменений покровов лососей. «Зоологический журнал». Т. 33. Вып. 5, 1959.
25. Соин С. Г. О дыхательном значении каротиноидного пигмента в икре лососевых рыб и других представителей отряда Clupeiformes. «Зоологический журнал». Т. 35. Вып. 9, 1956.
26. Соин С. Г. Эмбриональные приспособления к дыханию у рыб и особенности их развития у байкальских подкаменщиков. «Вопросы ихтиологии». Т. 2. Вып. 1, 1960.
27. Соин С. Г. Эмбрионально-личиночные приспособления морских игл и морских собачек. Труды Новороссийской биологической станции. Т. 73, 1961.
28. Соин С. Г. Адаптивные особенности строения и развития икры и зародышей рыб, способствующие улучшению дыхания. «Вестник МГУ», Серия VI. № 1, 1964.
29. Сынькова М. И. О питании тихоокеанских лососей в камчатских водах. Известия ТИНРО. Т. 34, 1951.
30. Троицкий Т. В. Электрофоретическое изучение физико-химической связи белков сыворотки крови с витамином А и каротином. «Биохимия». Т. 15. Вып. 5, 1950.
31. Троицкий Т. В. Продукты автоокислации витамина А. «Биохимия». Т. 15. Вып. 6, 1950.
32. Яржомбек А. А. Различная степень токсичности аммиака для эмбрионов кижуча и радужной форели. Сборник научно-технической информации ВНИРО, № 5, 1964.

33. Яржомбек А. А., Грачев Л. Е. Материалы к познанию функционального значения каротиноидов лососевых рыб. «Вопросы ихтиологии». Т. 4. Вып. 2 (31), 1964.
34. Яржомбек А. А. Динамика жира и астаксантина в гонадах лососей. «Вопросы ихтиологии», Т. 6. Вып. 1, 1966.
35. Bailey V. E. The Pigments of Salmon. J. Biol. Bd, Canada, № 3, 1937.
36. Bouthillier L. P. The Influence of Various Diets on Trout Growth and Pigmentation. Progr. Fish-Cult. v. 23, № 4, 1961.
37. Emmerie A. M., M. van Eckelen, Josefy B., Wolf L. Salmon Acid, a Carotenoid from Salmon. Acta. Br. neerl. № 4, 1934.
38. Euler B., Euler H. Liver Oil from Fish and Bird. Svensk kem. Tidskr, № 43, 1931.
39. Glover M., Morton R., Rosen G. Astaxanthin, Cholesterol and Lipids in Developing Salmon Eggs. Bioch. J. V. 50, № 3, 1951.
40. Goodwin T. W. Carotenoids in Fish. Biochem. Soc. Symp; № 6, 1951.
41. Hartmann H., Meden F., Kuhn R., Bielig H. Untersuchungen über die Befruchtungstoffe der Regenbogenforelle. Z. Naturforsch, Bd. 2, H 9/10, 1947.
42. Hirao Sh., Yamada I., Kikuchi R. Carotenoids in Fish. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. № 16, 1957.
43. Hubbs C., Stavenhagen J. Effect of Maternal Carotenoid Deficiency on Viability of Darter Offspring. Phys. Zool. 31, 1958.
44. Kanemitsu T., Aoe H. The Studies of Carotenoids of the Salmon. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. V. 24, N 6, 1958.
45. Lederer E. Recherches sur les carotenoides des invertebres. Bull. Soc. Chim. Biol. V. 20, 1938.
46. Myrayama S., Yanase M. The Amounts of Chemical Constituents of Eyed Eggs of Rainbow Trout from Various Sources. Bull. Tokai. Reg. Fish. Res. Lab. № 31, 1961.
47. Steven D. M. Carotenoid Pigmentation of Trout. Nature, 160, 1947.
48. Steven D. M. Carotenoids in the Reproductive Cycle of the Brown Trout. J. Exp. Biol. V. 26, N 3, 1949.
49. Wisly W. I. Survival Behaviour. Sea front. V. 10, № 1, 1964.