

УДК 597.5: 597.553.2:597-105

**БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ОРГАНОВ И ТКАНЕЙ КЕТЫ  
ОХОТСКОГО МОРЯ В СВЯЗИ С ЯВЛЕНИЕМ ДРЯБЛОСТИ ЕЕ МЫШЦ***Е.В. Микодина, Н.О. Минькова, Н.В. Кловач (ВНИРО)**Т.И. Лаптева, О.В. Зайцева, Ю.Б. Филиппович (МПГУ)*

В 1994 г. у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) Северо-Западной Пацифики впервые было описано явление дряблости мышц [Gritsenko et al., 1995], и доля таких рыб достигала 60%. Ранее у кеты оно не отмечалось, однако есть сообщения об аналогичной дегенерации скелетной мускулатуры у горбуши юго-восточного Сахалина в годы с экстремально высокой численностью, например в 1991 г. Ретроспективная оценка динамики этого феномена у кеты северо-западной части Тихого океана позволяет предполагать, что, по-видимому, в период 1994–1995 гг. численность кеты с дряблыми мышцами была максимальной. В последующем число таких рыб стало снижаться: в 1996 г. их было в среднем 45%, в 1997 г. — 43%, в 1998 г. — 22%, с 1999 г. этот показатель составлял менее 10%. С 1997 г. началось уменьшение возвратов кеты на японские рыболовные заводы и к 1999 г. численность возврата сократилась более чем на 30% [Watanabe, 2000]. По мнению ряда авторов, появление кеты с дряблыми мышцами было связано с высокой плотностью скоплений лососей в местах морского нагула [Gritsenko et al., 2000; Klovatch, 2000]. Привлекает внимание тот факт, что снижение вылова тихоокеанских лососей стало ощутимым в 1998 г., когда вернулись на нерест особи, родившиеся от самок, созревших в период максимального развития феномена дряблости мышц — 1995–1996 гг. Кета с дряблыми мышцами встречалась и в Охотском море. В свете изучения механизма возникновения дряблости мышц у кеты важным этапом является выяснение метаболических сдвигов в ее организме, сопровождающих это явление, и их влияния на качество потомства и его жизнестойкость.

В связи с вышеизложенным целью настоящего исследования было изучение особенностей обмена веществ в органах и тканях у кеты с нормальными и дряблыми мышцами, выловленной в Охотском море.

**Материал и методы.** Кету для настоящего исследования ловили дрейфтерными сетями на СРТМ-К «Островка» в августе 1999 г. в восточно-сахалинской промысловой подзоне Охотского моря, ограниченной координатами 49,34–53,40° с.ш. и 144,30–152,34° в.д. Проводили биологический анализ выловленных рыб, а индексы органов рассчитывали как отношение массы органа к массе рыбы без внутренностей, выраженное в процентах. Качество мышц рыб определяли тактильно: упругие мышцы считали нормальными (Н), а размягченные — дряблыми (Д), причем среди них выделяли рыб с мышцами среднего качества (ПХ). Пробы мышц, печени и яичников (массой по 2–3 г) от самок кеты с нормальными и дряблыми мышцами во время завершения морской преднерестовой миграции фиксировали в реактиве Фолча. Обработку проб проводили в соответствии со схемой, приведенной на рисунке.



Схема работы с пробами. ВСВ — воздушно-сухое вещество,  
АСВ — абсолютно-сухое вещество

Экстракцию липидов из сырой ткани проводили смесью хлороформ-метанол по Фолчу [Folch et al., 1951] в модификации Лапина, Черновой [1970]. Для этого образцы фильтровали через бумажный фильтр, жидкую фазу собирали в мерную пробирку, а твердую — помещали в ступку и дважды экстрагировали дополнительные количества липидов смесью хлороформ-метанол. К объединенному хлороформ-метаноловому экстракту добавляли необходимое количество воды, чтобы соотношение хлороформ-метанол-вода было равно 1:1:1 и оставляли на 24 ч, в течение которых достигалось извлечение липидов хлороформом, а метанол и другие примеси диффундировали в воду. Жидкая фаза в мерной пробирке разделялась на два слоя: нижний — хлороформенный, содержащий липиды, а верхний — водно-метаноловый, содержащий все нелипидные фракции. Количество липидов определяли весовым методом в хлороформной фракции после ее выпаривания и последующего высушивания до постоянной массы при 105 °С.

Объем водно-метаноловой фракции измеряли и определяли в ней содержание углеводов и небелкового остатка. Количественное определение растворимых углеводов проводили в аликвоте (1 мл) водно-метаноловой фракции по методу Хагедорна-Иенсена [Филиппович и др., 1982]. Оставшуюся часть водно-метаноловой фракции выпаривали, а затем высушивали при 105 °С до постоянной массы.

Остаток ткани после удаления хлороформ-метаноловой фракции подсушивали в фарфоровых чашках на воздухе, а затем до постоянного воздушно-сухого веса при 40 °С. Часть воздушно-высушенной ткани использовали для определения углеводов. Для этого навеску воздушно-сухого образца (около 200 мг) экстрагировали трехкратным объемом 70%-ного этанола в течение 30 мин, центрифугировали на рефрижераторной центрифуге К-24 при 5000g в течение 60 мин. Супернатант использовали для определения растворимых углеводов по методу Хагедорна-Иенсена. Расчеты показывают, что содержание растворимых углеводов в обезжиренном остатке образца примерно в 50 раз больше, чем в водно-метаноловой фракции.

Для определения нуклеиновых кислот использовали навеску 0,15–0,20 г воздушно-сухого обезжиренного материала, в которой содержание ДНК и РНК определяли по спектрофотометрическому методу Шмидта-Таннгаузера и рассчитывали по формуле Спирина [Филиппович и др., 1982].

Навеску воздушно-сухого материала ткани доводили до абсолютно-сухого состояния при 105 °С. Полученный сухой обезжиренный остаток принимали за общий белок, так как, по данным ряда авторов [Миндер, Миндер, 1967; Шульман, Кокоз, 1968, 1971], обезжиренное сухое вещество тела рыбы почти целиком состоит из белков, тогда как количество зольных элементов и углеводов не превышает 2–3% массы рыбы. Корреляция между содержанием белка и сухим обезжиренным остатком составляет 90–95%, поэтому считают, что содержание сухого обезжиренного остатка отражает содержание общего белка [Шатуновский, 1980].

Вес абсолютно-сухого образца представляет собой сумму соответствующих весовых величин липидов (АСВ 2 на схеме), белка (АСВ 1 на схеме) и экстрактивного азота (АСВ 3 на схеме). По разнице между весом сырого образца и его весом в абсолютно-сухом состоянии определяли содержание влаги.

Биохимическому анализу подвергнуты 60 проб от 20 самок кеты разных стадий зрелости, отличающихся качеством мышц, в том числе 20 проб яичников, 20 — мышц и 20 — печени. Статистическую обработку биологических и биохимических данных проводили по рекомендациям Рокицкого [1964].

**Результаты и обсуждение. Встречаемость кеты с дряблыми мышцами в Охотском море.** В выборках кеты, выловленной в восточно-сахалинской промысловой подзоне Охотского моря, практически половина и самцов, и самок была с дряблыми мышцами (табл. 1). Однако большая часть самок имела мышцы среднего качества (Пх). Лишь 3,5% особей были с истинно дряблыми мышцами (П), что согласуется с динамикой вылова дряблой кеты в 90-е годы XX века в Северо-Западной Пацифике [Klovatch, 2000]. Можно допустить, что наличие в период завершения преднерестовой миграции у половины кеты Охотского моря мышц среднего качества отражает и их естественные изменения, связанные с завершением жизненного цикла, что подтверждается динамикой доли самок с мышцами среднего качества в период от начала августа к началу сентября (табл. 2).

**Морфофизиологическая характеристика кеты Охотского моря в период исследований.** Самки с дряблыми мышцами статистически достоверно отличаются от самок с нормальными мышцами только по двум показателям: массе тела и степени наполнения желудков. При достоверно меньшей массе тела дряблых самок (табл. 3) они имеют больший балл наполнения желудков, чем особи

Таблица 1

Доля кеты с дряблыми мышцами в восточно-сахалинской промысловой подзоне Охотского моря

Показатель	Всего	Самцы	Самки		
			всего (П + ПХ)	дряблые (П)	среднего качества (ПХ)
Число исследованных рыб, экз.	580	233	347		
В том числе дряблых особей, экз.	302	108	194	12	182
%	52,1	46,3	55,9	3,5	52,4

Таблица 2

Динамика доли самок кеты с дряблыми мышцами по пятидневкам в Охотском море (август – сентябрь 1999 г.)

Показатель	Период					
	05–09.08	10–14.08	15–19.08	21–25.08	26–30.08	31.08–01.09*
Число самок с дряблыми мышцами, экз.						
347	4	20	26	65	54	25
Доля самок с дряблыми мышцами, %						
55,9	1,2	5,8	7,5	18,7	15,6	7,2

\* Данные за 2 дня.



Таблица 3

Морфофизиологические показатели самок кеты Охотского моря с нормальными и дряблыми мышцами в августе – сентябре 1999 г.

Показатель	Качество мышц		Критерий Стьюдента
	нормальные	дряблые	
Длина AD, см	54,89±0,38	53,99±0,31	1,84
Масса, г	2626,67±54,54	2473±44,21	2,17*
Масса яичников, г	152,46±6,63	151,48±5,57	1,11
ГСИ, %	6,8±0,29	7,13±0,25	0,86
ПСИ, %	3,17±0,068	3,09±0,04	1,01
Коэффициент упитанности по Кларк	1,32±0,009	1,31±0,01	0,74
Наполнение желудка, балл	0,39±0,048	0,56±0,056	2,30*

\* Различия достоверны при  $P < 0,05$ .

с нормальными мышцами, что свидетельствует о более интенсивном питании таких рыб. По литературным данным [Gritsenko et al., 2000; Klovatch, 2000], одной из причин дряблости мышц у кеты является недостаточность кормовых объектов в период нагула при высокой численности лососей в океане. Можно предположить, что более интенсивное питание кеты с дряблыми мышцами в Охотском море является компенсацией недостаточного откорма в предыдущий период нагула.

**Биохимический состав тканей и органов кеты с нормальным и дряблым мышцами.** Известно, что при несбалансированном питании, частичном или полном голодании на разных стадиях онтогенеза включаются различные механизмы регуляции метаболизма на тканевом и клеточном уровне. Ранее нами были установлены определенные различия в химическом составе мышц, печени и гонад кеты с дряблыми и нормальными мышцами с учетом обводненности тканей [Гриценко и др., 2000]. В настоящем исследовании проведено более подробное изучение биохимического состава этих тканей и органов кеты с нормальными и дряблыми мышцами. Судя по средним показателям (табл. 4), в мышечной ткани дряблых рыб произошли следующие изменения: возросло содержание влаги на 7,6%, белка — на 4,65%, а количество липидов и углеводов снизилось на 44 и 19,05% соответственно. При этом, на фоне дополнительного обводнения мышечной ткани дряблой кеты в ней резко снижено содержание липидов.

На первый взгляд, парадоксально, что у рыб с дряблыми мышцами содержание основного структурного элемента клеток — белка, достоверно не отличается от такового у кеты с мышцами нормальной консистенции. Имеющиеся гистологические данные показывают [Ланге, Кловач, 2001], что в мышцах у дряблых особей кеты имеются дегенерировавшие мышечные волокна, которые,

Таблица 4

Общий биохимический состав мышечной ткани и органов кеты с нормальными и дряблыми мышцами, % в АСВ

Ткань, орган	Влага	Белок	Липиды	Углеводы
Мышцы				
нормальные	72,4±0,87	90,3±2,08	9,1±2,09	0,42±0,03
дряблые	77,9±1,28	94,5±2,46	5,1±2,48	0,34±0,04
Печень кеты				
нормальной	76,5±2,56	80,4±1,92	17,0±1,99*	0,29±0,02
дряблой	79,1±1,93	87,9±2,40	10,0±2,42	0,36±0,05
Гонады кеты				
нормальной	71,5±3,81*	80,8±2,46	18,2±2,57	0,57±0,08*
дряблой	62,1±2,37	80,8±1,83	18,6±1,83	0,32±0,04

\* Отличия достоверны при  $P < 0,05$ .

однако, не оставляют после себя пустоту, как у осетровых рыб при расслоении их мышц [Евгеньева, 1990], а заменены соединительноткаными клетками. Последнее нарушает общую структуру и консистенцию скелетной мускулатуры дряблых рыб и, по-видимому, обуславливает близкое содержание белка в мышцах у нормальных и патологических рыб за счет замещения в этой ткани одного типа клеток на другой.

Особенностью жизненного цикла кеты в период проведения исследований (август) является завершение у большинства рыб трофоплазматического роста ооцитов в гонадах, когда до нереста остается 1,5–2,0 мес. Одна из общих закономерностей метаболизма у рыб заключается в том, что в этот период резервные жировые и белковые запасы организма используются в процессе развития гонад [Лав, 1976; Шевченко, 1972; Лапина, 1976]. У представителей семейства лососевых [Мацук, Лапин, 1972] большая часть жира сосредоточена в мышцах и в полостном жире на кишечнике, что справедливо и для кеты, и этот резерв расходуется в процессе гаметогенеза. Установленное снижение содержания липидов в мышцах дряблой кеты в период активного гаметогенеза может указывать или на недостаточность в них липидного резерва у рыб с мышечной патологией, или на их более интенсивное расходование на нужды генеративного обмена. Поскольку, по нашим данным, в это же время жир на кишечнике еще сохранен в достаточной мере, а в норме у лососевых он расходуется быстрее, чем из мышц [Мацук, Лапин, 1972], последнее предположение кажется весьма реальным.

Кроме того, в мышцах дряблой кеты по сравнению с мышцами нормальных особей изменено содержание нуклеиновых кислот за счет снижения на 21% количества ДНК (табл. 5) и на 17,75% — РНК. Так как у рыб высокое содержание

Таблица 5  
Содержание нуклеиновых кислот в мышечной ткани и органах кеты с нормальными (Н) и дряблыми (П) мышцами, % в АСВ

Ткань, орган	Показатели	
	ДНК	РНК
Мышцы		
нормальные	0,014±0,0030	0,107±0,0120
дряблые	0,011±0,0026	0,088±0,0175
Печень кеты		
нормальной	0,084±0,0177	2,172±0,2386
дряблой	0,066±0,0115	1,674±0,2830
Яичники кеты		
нормальной	0,020±0,0043	0,441±0,0809*
дряблой	0,014±0,0035	0,209±0,0470

\* Различия достоверны при  $P < 0,05$ .

нуклеиновых кислот в мышцах в основном за счет РНК является отражением высокого темпа их роста [Ипатов, 1982], наши данные позволяют предполагать, что темп роста у дряблой кеты снижается.

Биохимический состав печени дряблых рыб также отличается от ее состава у рыб с нормальными мышцами (см. табл. 4 и 5). Хотя печень у рыб является общепризнанным депо липидов, их содержание в этом органе у дряблых рыб достоверно меньше (на 41,2%), чем у рыб с нормальной мускулатурой, а углеводов — на 24,14% больше. По-видимому, увеличение в печени обычно низкого содержания углеводов является компенсацией снижения основного энергетического источника — липидов. При этом, содержание нуклеиновых кислот в печени у кеты с дряблыми мышцами достоверно уменьшено: ДНК на 22,2%, а РНК — на 23%. По литературным данным, для рыб в периоде трофоплазматического роста вплоть до вымета половых продуктов характерно высокое содержание нуклеиновых кислот в печени, что отражает ее роль как места синтеза пластических веществ, поступающих затем в созревающие половые клетки [Кривобок, 1964; Шатуновский, 1967; Ипатов, 1982]. Таким образом, в печени дряблых рыб изменен не только баланс энергетического материала, но и синтез пластических компонентов.

В генеративной ткани (яичниках) содержание ряда биохимических компонентов уменьшено. При равном содержании белков и липидов в этой ткани достоверно снижена обводненность (на 13,2%), содержание углеводов уменьшено на 43,8%. Снижение количества ДНК в яичниках дряблых рыб на 30% может

указывать на уменьшение числа половых клеток в единице навески, т.е. на сниженную плодовитость у дряблой кеты. Наиболее важным обстоятельством для ичников дряблой кеты является достоверное снижение содержания РНК — более чем наполовину (на 53%). Этот факт не только подтверждает снижение синтетической активности печени, но и свидетельствует об уменьшении в ооцитах пула матриц в виде РНК, запасаемых ими в течение оогенеза и используемых затем зародышем в раннем эмбриогенезе вплоть до этапа гастрюляции [Кафияни, Костомарова, 1978; Айзенштадт, 1984].

Таким образом, у кеты с нормальными и дряблыми мышцами выявлены тканеспецифические различия в содержании влаги, белка, липидов, углеводов и нуклеиновых кислот, свидетельствующие об изменении метаболизма в ключевых органах и мышцах. Изменение метаболизма заключается в усилении расходования энергетических резервов мышц, истощении энергетических (липидных) резервов печени с компенсацией их при помощи углеводной составляющей, а также в снижении синтетической функции этого органа. Показанный нами сдвиг метаболизма, по-видимому, дает возможность самкам кеты с дряблыми мышцами ценой повышенных энергетических потерь сформировать относительно полноценные по белковому и липидному составу ооциты. Однако данные по уменьшению содержания в гонадах (ооцитах) таких самок запасенных матриц в виде РНК, а также углеводов и снижению их общей обводненности указывают на невысокое качество сформированных у них половых продуктов.

Вышеприведенные заключения сделаны на основании средних данных, полученных для кеты с разной степенью зрелости гонад, поэтому представляет интерес рассмотреть динамику изменений биохимического состава мышечной ткани и органов кеты с нормальными и дряблыми мышцами по мере созревания ее половых продуктов, т.е. от II–III к IV–V стадии зрелости ичников (табл. 6 и 7). Поскольку у кеты жир запасается в основном в мышцах, у особей кеты с нормальной консистенцией мышц в процессе созревания гонад в период морского нагула содержание липидов в них закономерно уменьшается на 14% от II–III к IV–V стадии зрелости ичников. В то же время у рыб с дряблыми мышцами содержание липидов в мышечной ткани за этот период снижается по сравнению с нормой намного интенсивнее — более чем в 3 раза. В норме за период анадромной миграции содержание жира в мышцах к началу нереста у амурской осенней кеты снижается всего в 3,5 раза [Куликова, 1976], поэтому полученные нами данные убедительно показывают степень истощения липидного резерва мускулатуры у кеты с дряблыми мышцами, выловленной в море задолго до начала анадромной миграции в реки.

Таблица 6

Динамика биохимических показателей мышечной ткани, печени и гонад кеты с нормальными (Н) и дряблыми (П) мышцами на разных стадиях зрелости гонад, % в АСВ

Ткань	Стадия зрелости гонад	Влага		Белок		Липиды	
		Н	П	Н	П	Н	П
Мышцы	II–III	72,23±1,57	Не встречались	88,32±3,50	Не встречались	11,14±3,47	Не встречались
	III	72,34±1,19	79,34±3,36	96,99±1,13	90,80±7,63	2,32±1,11	8,85±7,68
	IV	72,82±0,97	75,98±0,34	89,95±0,27	95,32±2,19	9,60±0,29	4,21±2,19
	IV–V	Не встречались	77,75±1,72	Не встречались	96,81±1,06	Не встречались	2,69±0,99
Печень	II–III	73,01±3,99	Не встречались	80,59±2,79	Не встречались	17,39±2,89	Не встречались
	III	83,49±0,88	76,91±3,67	79,83±2,34	88,47±2,59	16,76±2,05	10,17±2,88
	IV	78,72±2,97	78,53±0,045	80,69±5,16	86,48±10,15	16,38±5,36	11,06±10,33
	IV–V	Не встречались	81,72±3,91	Не встречались	88,30±3,08	Не встречались	9,10±3,14
Гонады	II–III	75,29±4,43	Не встречались	81,58±4,07	Не встречались	17,00±4,18	Не встречались
	III	80,46 (n=1)	69,06±0,44	76,23±5,00	78,36±0,86	23,08±5,22	20,09±0,92
	IV	61,08±6,17	60,03±0,58	82,27±3,32	82,01±4,82	17,12±3,37	17,53±4,72
	IV–V	Не встречались	57,93±3,88	Не встречались	82,08±3,69	Не встречались	17,49±3,73



Таблица 7

Динамика содержания нуклеиновых кислот в мышечной ткани и органах кеты с нормальными (Н) и дряблыми (П) мышцами, % в АСВ

Ткань	Стадия зрелости гонад	Углеводы		ДНК		РНК	
		Н	П	Н	П	Н	П
Мышцы	II-III	0,43±0,029	-	0,0178±0,0065	-	0,0935±0,0179	-
	III	0,52±0,01	0,27±0,07	0,0056±0,0044	0,0083±0,0017	0,155±0,005	0,0633±0,0145
	IV	0,34±0,029	0,37±0,05	0,0127±0,0037	0,0135±0,0025	0,1±0,0152	0,09±0,05
	IV-V	-	0,37±0,06	-	0,0123±0,0060	-	0,105±0,0328
Печень	II-III	0,31±0,04	-	0,0547±0,0071	-	1,685±0,2945	-
	III	0,27±0,005	0,49±0,032	0,17±0,08	0,058±0,0098	2,97±0,21	0,81±0,347
	IV	0,24±0,009	0,32±0,14	0,086±0,0083	0,085±0,045	1,6133±0,221	2,06±0,22
	IV-V	-	0,26±0,014	-	0,06±0,0173	-	2,28±0,081
Гонады	II-III	0,76±0,09	-	0,0207±0,0008	-	0,5867±0,098	-
	III	0,305±0,005	0,38±0,06	0,0099±0,0001	0,0197±0,0060	0,375±0,215	0,3433±0,0705
	IV	0,39±0,07	0,32±0,00	0,0287±0,0162	0,0085±0,0065	0,1933±0,0584	0,1295±0,1105
	IV-V	-	0,27±0,065	-	0,0125±0,0060	-	0,147±0,0434

Интересно, что в мышцах дряблых рыб по мере созревания гонад практически в 2 раза (на 37%) увеличивается содержание углеводов, тогда как в нормальных мышцах, наоборот, уменьшается на 21% (см. табл. 7 и 8). Сходная динамика наблюдается в содержании белка в мышцах. У дряблых рыб этот показатель несколько увеличивается (на 7%), а у нормальных практически не изменяется. По-видимому, повышенный расход липидных энергетических ресурсов в мышцах компенсируется у дряблых рыб увеличением содержания других источников энергии — углеводов и белков.

Одновременно с мышечной тканью по мере созревания гонад у дряблых рыб происходит расходование из печени не только липидов, но и углеводов. При этом, у рыб с нормальными мышцами содержание липидов в печени снижается незначительно — на 6%, а у дряблых рыб — на 11%. Если учесть, что уровень содержания липидов в печени у дряблых рыб почти в два раза меньше (см. табл. 4), чем у кеты с нормальными мышцами, а в процессе созревания гонад

Таблица 8

Динамика биохимических показателей (± %) кеты с нормальными (Н) и дряблыми (П) мышцами в процессе созревания гонад

Ткань, орган	Стадия зрелости гонад	Влага		Белки		Липиды		Углеводы		ДНК		РНК	
		Н	П	Н	П	Н	П	Н	П	Н	П	Н	П
Мышцы	II-III→III	+0,01	-	+9,82	-	-79,17	-	+20,9	-	-68,89	-	+65,78	-
	III→IV	+0,66	-4,25	-7,26	+4,98	+313,8	-52,43	-34,6	+37,0	+126,7	+62,65	-35,48	+42,18
	IV→IV-V	-	+2,33	-	+1,56	-	-36,10	-	0,0	-	-8,89	-	+16,67
	II-III→IV-V	+0,81	-2,0	+1,85	+6,62	-13,82	-69,60	-20,9	+37,04	-29,44	+48,19	+6,95	+65,88
Печень	II-III→III	+14,35	-	-0,94	-	-3,62	-	-11,3	-	+210,7	-	+76,26	-
	III→IV	-5,71	+2,11	+1,08	-2,25	-2,27	+8,75	-12,7	-34,7	-49,41	+46,55	+12,01	+154,32
	IV→IV-V	-	+4,06	-	+2,10	-	-17,72	-	-18,8	-	-29,41	-	+10,68
	II-III→IV-V	+7,82	+6,25	+0,12	+0,19	-5,81	-10,52	-22,6	-46,9	+57,22	+3,45	+55,09	+181,48
Гонады	II-III→III	+6,87	-	-6,56	-	+35,76	-	-59,9	-	-52,17	-	-36,08	-
	III→IV	-24,09	-13,08	+7,92	+4,66	-25,82	-16,12	+27,9	-15,8	+189,9	-56,82	+48,45	-62,28
	IV→IV-V	-	-3,5	-	+0,09	-	-0,23	-	-15,6	-	+47,06	-	+13,51
	II-III→IV-V	-18,87	-16,12	+0,85	+4,75	+0,71	-16,32	-48,7	-28,94	+38,65	-36,55	-67,05	-57,17

их расходуется вдвое больше (см. табл. 8), то очевидно, что печень дряблых рыб несет более высокую нагрузку по транспорту липидов в развивающиеся гонады, чем печень нормальных рыб. Интересно, что несмотря на низкое относительное содержание углеводов в тканях рыб, их пул в печени у дряблой кеты не только увеличен, но и расходуется с такой же интенсивностью, как и липиды.

Таким образом, у дряблых рыб в мышцах и печени происходит усиленное расходование липидов и углеводов на обеспечение жизненных функций и генеративные процессы. Динамика содержания липидов в мышцах на изученных стадиях зрелости гонад различается в норме и патологии (см. табл. 8), что свидетельствует о невосполнении расходуемых липидов мышц у дряблых рыб в ходе гаметогенеза.

Основная биохимическая стратегия кеты как моноциклического вида — сформировать полноценные половые продукты и оставить качественное потомство. В яичниках нормальной и дряблой кеты на IV стадии зрелости содержание влаги, белка, липидов, углеводов практически не различается (см. табл. 6, 7). Это означает, что благодаря изменению метаболизма в мышцах и печени, описанному нами выше, кета с дряблыми мышцами к IV стадии зрелости гонад формирует ооциты с нормальным количеством запасных веществ, которые будут использованы позднее в эмбрионально-личиночном развитии ее потомства.

Однако у дряблой кеты в яичниках IV стадии зрелости выявлено снижение содержания нуклеиновых кислот: количество ДНК в 3 раза меньше (см. табл. 7), а РНК — в 1,5 раза меньше, чем у особей с нормальными мышцами. Поскольку в цитоплазме зрелых ооцитов рыб имеется избыточное количество ДНК, превышающее диплоидный эквивалент примерно в тысячу раз [Нейфах, Тимофеева, 1977], первое указывает на резкое снижение количества запасаемой в оогенезе ДНК, а последнее — на уменьшение их обеспеченности матрицами [Кафиани, Костомарова, 1978]. Таким образом, дефицит количества нуклеиновых кислот в гонадах дряблых самок свидетельствует о низком качестве формируемых ими ооцитов. Кроме того, снижение содержания ДНК в гонадах IV стадии зрелости у дряблой кеты коррелирует с резким увеличением у рыб при голодании деятельности ферментных систем лизосом, в том числе нуклеаз [Высоцкая и др., 1998], что наблюдалось и у кеты в исследуемый период [Кловач, 2002].

С другой стороны, исходя из литературных данных [Бердышев, 1968] о дегенеративных изменениях и гибели ядер в ряде тканей у горбуши в период анадромной миграции, наших данных о резком снижении ДНК в ооцитах дряблых самок кеты (см. табл. 5) и наличии среди овулировавшей икры кеты определенной, а иногда значительной, доли аномальных икринок типа «горох» [Гриценко и др., 2001], логично также сделать предположение о начале разрушения ядер у внешне нормальных ооцитов дряблых самок кеты еще в морской период жизни. Очевидно, необходимы дополнительные исследования природы этого явления.

Следует подчеркнуть, что при сопоставлении биохимических показателей (содержания влаги, белка, липидов, углеводов в гонадах) патологических рыб на IV–V стадии зрелости с соответствующими показателями нормальных рыб на IV стадии зрелости обнаружено их сходство. Однако по физиологическим показателям (по стадии зрелости гонад) рыбы с дряблыми мышцами уже готовы к выметыванию икры, еще находясь в периоде морского нагула. Привлекает внимание тот факт, что в период сбора материала нам не встретились особи с нормальными мышцами на IV–V стадии зрелости гонад, тогда как дряблая кета имела гонады на такой, весьма продвинутой, стадии зрелости, которая наступает у лососей только в реках непосредственно перед нерестом. Однако для кеты, выловленной нами в восточно-сахалинской промысловой подзоне Охотского моря, остается еще 1,0–1,5 мес до нереста и примерно 200 миль пути до нерестовых рек. Более раннюю готовность к нересту дряблой кеты косвенно подтверждают данные (см. табл. 8) о потере к моменту исследования в морской период ее мышцами около 70% липидов, а гонадами — 36% ДНК. Согласно Лаву [1976],



лососи погибают после нереста при суммарной потере липидов, равной 99%. Не исключено, что явление дряблости мышц связано с ускоренным темпом созревания гонад у миопатичных рыб, что, в свою очередь, может быть следствием наличия в стадах кеты определенной доли особей искусственного происхождения, имеющих исходно более высокий темп роста и, следовательно, более раннее созревание гонад.

На основании результатов наших исследований можно заключить, что биохимическая адаптация дряблых самок кеты состоит в интенсивном использовании энергетического материала мышц (липидов и белков) и печени (липидов и углеводов) для нужд генеративного обмена в значительно большей степени, чем у нормальных рыб, и приводит к аномально раннему завершению созревания ооцитов у особей с дряблыми мышцами еще в морском периоде их жизни. Это дает основание сомневаться в возможности участия таких самок в нересте. С другой стороны, низкое содержание ДНК и РНК в гонадах IV стадии зрелости у дряблых самок кеты свидетельствует о низком качестве формируемых ооцитов, что может привести к снижению жизнестойкости потомства.

## ЛИТЕРАТУРА

- Айзенштадт Т.Б. 1984. Цитология оогенеза. М.: Наука. 247 с.
- Бердышев Г.Д. 1968. Причины и механизмы гибели дальневосточных лососей после нереста // Известия ТИНРО. Т.65. С.145-156.
- Гриценко О.Ф., Микодина Е.В., Кловач Н.В., Минькова Н.О., Филиппович Ю.Б., Лаптева Т.И., Зайцева О.В. 2000. Биохимические особенности органов и тканей кеты, обусловленные изменениями численности тихоокеанских лососей // Вопросы рыболовства. Т.1. №2-3. С.102-103.
- Гриценко О.Ф., Микулин А.Е., Любаев В.Я., Пукова Н.В., Новилов А.В. 2001. Аномальные икринки типа «горох» в яичниках зрелой кеты // Рыбное хозяйство. Аналитическая и реферативная информация. Сер.: Воспроизводство и пастбищное выращивание гидробионтов. Вып.1. С.37-51.
- Высоцкая Р.У., Руоколайнен Т.Р., Крупнова М.Ю. 1998. Ферментные системы лизосом у рыб при голодании // Возрастная и экологическая физиология рыб. Тезисы докладов Всероссийского симпозиума. Борок. С.19-20.
- Евгеньева Т.П. 1990. Физиолого-биохимический статус волгокаспийских осетровых в норме и при расслоении мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз). Рыбинск. С.82-87.
- Ипатов В.В. 1976. Динамика нуклеиновых кислот у балтийской трески в репродуктивный период // Тезисы докладов III Всесоюзной конференции. Экологическая физиология рыб. Ч.2. С.128.
1982. Динамика содержания нуклеиновых кислот в тканях балтийской трески как показатель интенсивности процессов роста // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига: АВОТС. С.107-112.
- Кафиани К.А. Костомарова А.А. 1978. Информационные макромолекулы в раннем развитии животных. М.: Наука. 335 с.
- Кловач Н.В. 2001. Пространственно-временная динамика встречаемости размягченной мускулатуры у кеты (*Oncorhynchus keta*) и факторы ее определяющие // Зоологический журнал. Т.80. №6. С.703-709.
2002. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты *Oncorhynchus keta*. Автореф. дисс. д-ра биол. наук. М.: ВНИРО, 49 с.
- Кривобок М.Н. 1964. О роли печени в процессе созревания яичников салаки *Clupea harengus membras L.* // Вопросы ихтиологии. Т.4. С.483-494.
- Куликова Н.И. 1976. Некоторые морфофизиологические и биохимические показатели амурской осенней кеты в период анадромной миграции. Тезисы докладов III Всесоюзной конференции. Экологическая физиология рыб. Ч.2. С.8.
- Лав М.Р. 1976. Химическая биология рыб. М.: Пищевая промышленность. 349 с.
- Ланге М.А., Кловач Н.В. 2002. Дегенеративные изменения в мышцах кеты *Oncorhynchus keta*. Причины и возможные механизмы патологии // Вопросы ихтиологии (в печати).
- Лапин В.И., Чернова Е.Г. 1970. О методике экстракции жира из сырых тканей рыб // Вопросы ихтиологии. Т.10. №4. С.753-756.
- Лапина Н.Н. 1976. Сезонная динамика некоторых эколого-физиологических показателей плотвы Можайского водохранилища // Тезисы докладов III Всесоюзной конференции. Экологическая физиология рыб. Ч.2. С.15-16.
- Мацук В.Е., Лапин В.И. 1972. Некоторые особенности жирового обмена двух форм гольцов *Salvelinus fontinalis* оз. Азабачьего (Камчатка) // Вопросы ихтиологии. Т.12. №5. С.917-922.
- Миндер Л.П., Миндер Р.А. 1967. Пищевая и техническая ценность некоторых тресковых // Труды ПИНРО. Т.22. С.39-109.
- Нейфах А.А., Тимофеева М.Я. 1977. Молекулярная биология процессов развития. М.: Наука. 311 с.
- Рокицкий П.Ф. 1964. Биологическая статистика. Минск: Высшая школа. 326 с.

Филиппович Ю.Б., Егорова Т.А., Севастьянова Г.А. 1982. Практикум по общей биохимии. М.: Просвещение. С.184–185.

Шатуновский М.И. 1967. Изменение биохимического состава печени и крови беломорской речной камбалы во время созревания ее половых продуктов в летне-осенний период // Вестник Московского университета. Биология и почва. №2. С. 97–103.

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

Шевченко В. 1972. Динамика содержания сухого обезжиренного остатка и жира в тушке и органах североморской пикши в процессе роста и созревания гонад // Вопросы ихтиологии. Т.12. №6. С.908–916.

Шульман Г.Е., Кокоз Л.М. 1968. Особенности белкового роста и жиронакопления у черноморских рыб // Биология моря. №15. С.159–203.

Шульман Г.Е., Кокоз Л.М. 1971. Содержание обезжиренного сухого вещества в теле некоторых черноморских рыб // Вопросы ихтиологии. Т.11. №2. С.339–344.

Gritsenko O.F., Klovatch N.V., Novikova M.V., Bazarkina L. 1995. The problem of criteria for carrying capacity of the North Pacific // PICES. Abstracts. October 16–22. China. P.20–21.

Gritsenko O.F., Klovatch N.V., Urusova L.F. 2000. A new approach for salmon stocks in the North-Western Pacific // NPAFC. Doc. 503, 9 p.

Folch J., Lees M., Stanley G. 1957. A simple method for isolation and purification of total lipids from animal tissues // J. Biol. Chem. V.226. P.497–509.

Klovatch N.V. 2000. Tissue degeneration in chum salmon and carrying capacity of the North Pacific Ocean // Bull. NPAFC. N.2. Vancouver, Canada. P.83–88.

Watanabe K. 2000. Adults returning and ages at return of chum salmon around Northern Japan // NPAFC. Doc. 490, 5 p.