

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ СССР ПО НАРОДНОМУ ОБРАЗОВАНИЮ
ХАРЬКОВСКИЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ И
ОРДЕНА ДРУЖБЫ НАРОДОВ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени А.М. ГОРЬКОГО

На правах рукописи

НЕФЕДОВА Зинаида Анатольевна
УДК 577.125:597.553.2:591.3

ЛИПИДНЫЙ СТАТУС ЛОСОСЯ
НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА

03.00.04 — Биологическая химия

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

ХАРЬКОВ 1989

Работа выполнена в лаборатории биохимии Института биологии Карельского филиала АН СССР (г.Петрозаводск)

Научный руководитель: доктор биологических наук
старший научный сотрудник
В.С. СИДОРОВ

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
ведущий научный сотрудник
Ю.Г. ЮРОВИЦКИЙ
(Институт биологии развития
АН СССР, г. Москва)
доктор биологических наук
профессор
В.И. ЛУГОВОЙ
НИИ проблем криобиологии и
криомедицины АН СССР, г. Харьков

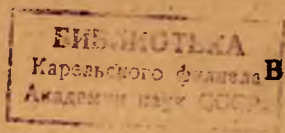
Ведущая организация: Институт биологии внутренних вод
АН СССР (г. Борок, Ярославской области)

Защита состоится " " 1989 года
в 15 час. 15 мин. на заседании Специализированного совета
К 068.31.04 в Харьковском государственном университете
имени А.М. Горького (310077, пл. Дзержинского, 4, биофак,
ауд. Ш—15).

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной науч-
ной библиотеке Харьковского госуниверситета.

Автореферат разослан " " 1989 года.

Ученый секретарь
Специализированного совета
кандидат биологических наук



В.А. МАЛЕЕВ

Актуальность проблемы. Одной из задач, поставленной ХХУП съездом КПСС перед рыбным хозяйством страны является более энергичное развитие внутреннего рыбоводства. В этом аспекте рыбоводы сталкиваются с рядом трудностей, одной из которых является необходимость объективной оценки качества икры. Достаточно остро стоит задача и перед лососеводством.

Имеются сведения, что биохимическое тестирование качества половых продуктов рыб может быть одним из главных и перспективных направлений в решении этой проблемы (Жукинский, 1981). Однако использование достижений биохимии для этих целей тормозится пока еще слабой теоретической разработкой этой проблемы. Именно для того, чтобы частично восполнить этот пробел, и была задумана настоящая работа.

Известно, что многие виды рыб (в том числе и лососевые) накапливают в икре большое количество общих липидов, причем их количество заметно варьирует не только от вида к виду, но и в пределах популяции. Ранее, в работах В.Н. Жукинского и Е.Д. Ким (1979) показано, что качество икры карповых рыб достаточно четко коррелирует с содержанием в них отдельных фракций липидов. У нас также было установлено, что из икры ряпушки, содержащей меньше, чем в норме количество триацилглицеридов, развивается более слабое и мелкое потомство (Лизенко, 1973; Сидоров, 1983).

Все это предопределило вопрос – какую роль для качества икры играют разные группы липидов. Чтобы адекватно ответить на этот вопрос, на первом этапе необходимо было провести фундаментальное исследование по динамике разных классов липидов в целой икре и отдельных ее морфологических структурах в процессе эмбриогенеза вплоть до выклева личинки. Данные по особенностям расходования и трансформации липидов в эмбриогенезе рыб могли бы лечь в основу понимания их функциональной роли для развивающегося организма, а следовательно, было бы понятным и их значение при оценке качества зрелой икры.

Цели и задачи работы. Учитывая все вышесказанное в работе были поставлены следующие задачи:

1. Сравнить липидный комплекс зрелой (преднерестовой) икры у рыб с разной экологией развития (длительность и температурные условия).

2. Изучить динамику общих липидов и отдельных классов (фосфолипидов, триацилглицеринов, холестерина, эфиров холестерина) в процессе эмбриогенеза (на этапах дробления, гастрюляции, хвостовой почки, пигментации глаз) и после выклева личинки у пресноводного лосося.

3. Изучить динамику отдельных групп фосфолипидов - фосфатидилхолина, лизофосфатидилхолина, сфингомиелина, фосфатидилэтанолamina и триацилглицеринов - в желтке, жировой капле, оболочке икры и зародыше (с перивителлиновой жидкостью) и теле личинки в процессе эмбрионально-личиночного развития.

Научная новизна. Получен новый материал по изменению содержания запасных, мембранных липидов и их жирнокислотных спектров в целой развивающейся икре лосося и отдельных ее морфологических структурах (желток, жировые капли, зародыш, оболочки) на следующих этапах развития - дробление, гастрюляция, хвостовая почка, пигментация глаз, личинка. Установлено резкое изменение уровня отдельных групп липидов и жирных кислот на этапах дробление-гастрюляция и после выклева личинки, которые, как известно из литературы, признаны наиболее критическими по степени выживаемости развивающегося зародыша. Отмечено специфическое и асинхронное изменение фосфолипидов и триацилглицеринов в желтке и зародыше на отдельных этапах развития лосося. Показано различие относительного содержания отдельных жирных кислот (пальмитиновой, докозагексаеновой и др.) между зародышем в начале эмбрионального развития и личинкой. Выявлена специфичность жирнокислотного спектра (относительно высокое содержание эйкозатриеновой кислоты и др.) в оболочках и жировых каплях на некоторых этапах эмбрионального развития зародыша лосося.

Практическое значение. Возможность использования в практике результатов настоящего исследования определяется той конкретной ролью, которую играют липиды в реализации процессов развития рыб, в частности, как биохимические критерии нормального созревания, готовности их к оплодотворению, а также в маркировке эмбрионального развития при искусственном воспроизводстве рыб.

Характеристики липидов и их жирнокислотных спектров морфологических структур развивающегося яйца лосося позволяют оце-

нивать физиологическое состояние зародыша в процессе развития. Появление в икре лизофосфатидилхолина может быть использовано для оценки степени биохимических нарушений при различных неблагоприятных воздействиях в период развития.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены на Всесоюзных конференциях по экологической физиологии и биохимии рыб (Киев, 1976; Астрахань, 1979; Киев, 1982; Вильнюс, 1985), Всесоюзном симпозиуме "Энергетические аспекты роста и обмена водных животных" (Киев, 1972). III Всесоюзном симпозиуме "Структура, биосинтез и превращение липидов в организме животного и человека" (Ленинград, 1978), II всесоюзном совещании по генетике (Ростов-на-Дону, 1981), Всесоюзных совещаниях эмбриологов (Москва, 1981, 1986), Всесоюзной конференции "Современные проблемы эволюционной биохимии и происхождения жизни" (Петрозаводск, 1984). Всесоюзном совещании "Энергетический обмен рыб" (Москва, 1986), IV, V Всесоюзных биохимических съездах (Ленинград, 1979; Киев, 1986), I Всесоюзном симпозиуме по экологической биохимии рыб (Ярославль, 1987), III Всесоюзном совещании по лососезидным рыбам (Тольятти, 1988), Всесоюзном совещании "Экологическая энергетика животных" (Москва, 1988).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 19 печатных работ, в том числе 7 статей и 12 тезисов на Всесоюзных совещаниях и конференциях.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, экспериментальной части, обсуждения результатов, приложения. Работа изложена на 211 страницах машинописного текста, включающего 15 таблиц и 24 рисунка; библиографии из 167 отечественных и 172 зарубежных названий. В приложение вошло 21 таблица и 1 рисунок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования служили зрелые гонады различных видов рыб: лосося, сига, ряпушки, корюшки, плотвы, леца, щуки, окуня, ерша, судака и налима. Рыб отлавливали на оз.Сямозеро и р. Пуе, отбирали половозрелых, близких по весу и размерам особей. Пробы икры в количестве от 7 до 20 экземпляров каждого вида были индивидуальными. Был также собран материал для исследования динамики различных групп липидов и их жирных кислот

в течение эмбрионального и начале личиночного периодов развития лосося на Петрозаводском рыболовном заводе. Крупные размеры икры лосося позволяли легко выделить желток, его жировые капли, зародыш и оболочку. При определении зрелости гонад рыб применяли периодизацию, разработанную В.В.Васнецовым (1953), а также руководство по определению стадий зрелости (Саун, Буцкая, 1968), таблицы и рисунки, приведенные в работах Л.П.Рыжкова (1976) и Д.А.Павлова (1978).

Собранный материал гомогенизировали и фиксировали смесью хлороформа с метанолом (2:1 по объему с добавлением 0,001% антиоксиданта ионола). Липиды экстрагировали по методу Фолча (Folch et al, 1957). Разделение суммарных липидов и фосфолипидов на фракции проводили методом одномерной тонкослойной хроматографии. Количественное определение общих фосфолипидов, триацилглицеринов и эфиров холестерина проводили гидроксаматным методом (Сидоров и др., 1972). Холестерин определяли по методу Ильке (Биохимические методы, 1969). Содержание индивидуальных фосфолипидов определяли по фосфору (Rouser et al, 1966). Жирнокислотный состав фосфолипидов и триацилглицеринов изучали с помощью газофазной хроматографии (Цыганов, 1971). Статистическую обработку данных проводили по методам Н.А.Плохинского (1970) и Вилкинсона-Манна-Уитни (Гублер, Генкин, 1969). Статистически достоверные различия отмечены в таблицах звездочками.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

I. Липидный состав зрелой икры различных видов пресноводных рыб. Исследование количественного и качественного состава липидов зрелой преднерестовой икры пресноводных рыб, принадлежащих к 5 семействам и II видам (табл. I), показало, что наибольшее содержание липидов (23,3-28,3% от сухой массы веществ), а в них фосфолипидов (14,4-18,9%) и триацилглицеринов (6,8-7,3%) свойственно икре лососевых (лосось, сиг, ряпушка, корюшка), что в первую очередь можно объяснить экологическими факторами (Крыжановский, 1960). Нерест лососевых происходит осенью и икра развивается в течение семи месяцев. Личинки выклеваются ранней весной при низкой температуре и дефиците кормовых объектов, поэтому они должны обладать зна-

Таблица I

Содержание липидов в икре пресноводных рыб перед нерестом (в % от сухой массы)

Вид	Общие липиды ^х	Фосфолипиды	Фосфатидилолин	Триацилглицерины	Эфиры холестерина
Лосось	28,3±1,2	18,9±0,9	13,8±0,6	6,8±0,1	1,4±0,1
Сиг	26,3±0,5	16,1±0,9	11,8±0,5	7,2±0,4	1,7±0,4
Ряпушка	26,0±2,3	16,0±0,4	11,2±1,2	7,3±0,5	2,0±0,3
Корюшка	23,3±0,8	14,4±0,7	10,9±1,1	7,0±0,6	1,4±0,2
Щука	12,6±0,6	10,6±0,5	8,6±0,3	1,1±0,2	0,6±0,1
Плотва	16,6±0,3	14,1±0,7	9,1±0,2	1,4±0,1	0,8±0,2
Лещ	15,8±0,6	13,8±0,5	9,7±0,5	1,2±0,3	0,5±0,1
Налим	27,9±1,0	15,3±0,9	11,7±0,6	6,3±0,4	4,5±0,3
Судак	25,1±1,2	19,6±0,7	15,3±0,6	2,2±0,2	2,0±0,3
Окунь	22,5±0,7	16,4±0,5	11,6±0,8	2,9±0,2	2,5±0,2
Ерш	27,1±1,5	17,6±1,1	13,8±0,5	7,0±0,6	1,5±0,2

^х Данные по холестерину не приводятся ввиду их незначительных концентраций (от 0,3 до 1,8%).

чительным запасом питательных веществ. Довольно высокое содержание липидов (22,5–27,9%, а в них фосфолипидов (15,3–19,6%) и триацилглицеринов (2,2–7,0%) обнаружено в яйцах других видов рыб (налим, судак, окунь, ерш), имеющих разную продолжительность инкубационного периода (от 2 недель до 3 месяцев). Это обстоятельство, видимо, связано с возможностью выживания при малоактивном образе жизни личинок довольно продолжительное время после выклева (ерш, налим, судак) и при неблагоприятных кормовых условиях. Кроме того, с помощью липидов осуществляется регуляция плавучести. Личинки окуня, не имея еще плавательного пузыря, сразу после выклева начинают вести пелагический образ жизни, имея большую жировую каплю в желтке, за счет которой создается дополнительный пул липидов. Низкое содержание липидов (12,6–16,6%), в которых фосфолипиды и триацилглицерины были в пределах 8,6–9,7% и 1,1–1,4%, соответственно, установлено в икре щуки и карповых (лещ, плотва) инку-

бационный период которых продолжается несколько дней и выклюнувшаяся молодь почти сразу начинает вести активный образ жизни, что способствует ее дальнейшему развитию и выживанию. Высокое содержание фосфатидилхолина (10,9–15,3%) в фосфолипидах икры подавляющего большинства исследованных видов рыб, а также и других животных (по литературным данным) является закономерным, выработанным в процессе эволюции явлением и связанным с наибольшей потребностью развивающегося зародыша в этом фосфолипиде. Фосфатидилхолин (ФХ) как универсальный по функциональной значимости липид может быть использован зародышем и личинкой не только как структурное, но и в некоторой степени как энергетическое вещество (Minassian, 1966; Васильева, 1975). Концентрация его в яйцах разных видов рыб отличается незначительно, что указывает на его малую изменчивость. Экологические же факторы развития играют ведущую роль в обогащении зрелой икры триацилглицеринами (ТГ), наибольшее содержание которых было определено в икре лососевых (6,8–7,3%) и наименьшее – у щуки, плотвы, леща (1,1–1,4% от сухой массы). Содержание эфиров холестерина (ЭХ), как и (ТГ) колеблется в широких пределах от семейства к семейству, составляя в липидах икры наиболее лабильные фракции, способные изменяться под влиянием различных факторов. В липидах яиц исследованных видов рыб уровень ЭХ превышает таковое холестерина (в 1,2–3,6 раза), что свидетельствует о накоплении в икре одного из компонентов клеточных мембран не в свободной, а в связанной форме. При гидролизе ЭХ в процессе развития зародыша могут быть получены жирные кислоты и свободный холестерин, необходимый для построения биомембран, который также может служить источником стероидных гормонов и желчных кислот (Крепс, 1981). В клетках существует сбалансированная система, регулирующая содержание свободного холестерина, часть его этерифицируется и образует депо клеточного холестерина в виде эфиров (Полякова, 1981).

2. Изменение содержания липидов в эмбрионально-личиночный период развития лосося. В течение первых часов после оплодотворения происходит снижение содержания липидных и обезжиренных компонентов в икре лосося при увеличении концентрации воды. Этот процесс сопровождается повышением проницаемо-

сти оболочек (Браше, 1961). Вес яйца лосося в этот период развития увеличивается на 18%. В период после оплодотворения в результате увеличения гидратации яйца создаются оптимальные условия для повышения обмена веществ, а следовательно и для деления клеток.

В течение эмбриогенеза у лосося происходят определенные перестройки и в соотношении отдельных липидных фракций. Сразу после оплодотворения (этап дробления) яиц лосося наблюдается снижение содержания ФХ и ЭХ и увеличение уровня ТГ (рис. 1). Снижение содержания ФХ, возможно, связано с гидролизом их фосфолипазой А спермиев (Monroy, 1957). Уменьшение концентрации ЭХ (почти в 2 раза) происходит, вероятно, в результате повышения в процессе оплодотворения активности кислотной холинэстеразы, которая обнаружена в кортикальных альвеолах яйцеклетки (Ansell, 1973). Освободившиеся при гидролизе ФХ и ЭХ жирные кислоты могут быть использованы при синтезе ТГ. В пользу того, что на ранней стадии развития возможен синтез ТГ, говорят данные по увеличению включения меченого глицерола в ТГ при оплодотворении яиц морского ежа (Karr, Nauek, 1977).

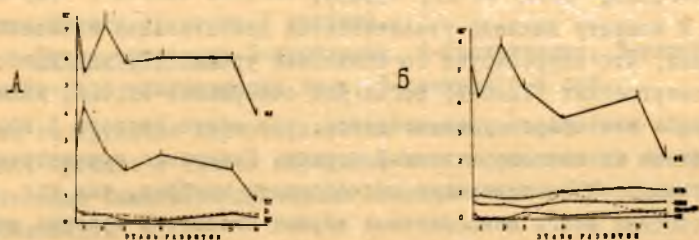


Рис. 1. Содержание отдельных липидов (А) и фосфолипидов (Б) в процессе эмбрионально-личиночного развития лосося (в мг на 1 икринку или личинку).

Этапы развития: 0-зрелая икра (перед нерестом); 1-дробление; 2-гастртуляция; 3-хвостовая почка; 4-пигментация глаз; 5-личинка 4-х сут.; 6-личинка после резорбции желтка.

Липиды: ФЛ-фосфолипиды, ТГ-триацилглицерины, ЭХ-эфиры холестерина, Х-холестерин, ФХ-фосфатидилхолин, ФЭА-фосфатидилэтанолламин, СФМ-сфингомиелин, ЛизоФХ-лизосфатидилхолин,

ФК-фосфатидная кислота.

Последующее увеличение содержания фосфолипидов как структурных компонентов мембран в период гастрюляции лосося происходит за счет ТГ, содержание которых снижается, тогда как уровень суммарных липидов в период дробления-гастрюляции не изменяется.

На этапе дифференцировки хвостовой почки отмечается снижение общего содержания липидов, а в них ТГ, ЭХ и ФХ, а уровень ЛизоФХ значительно увеличивается. На данном этапе развития в эмбрионе появляется кровеносная система в виде подкишечно-желточной вены и становится заметной пульсация сердца (Рыжков, 1976). Процесс функционирования данных органов в зародыше требует дополнительной энергии, источниками которой помимо ТГ и ЭХ являются и ФХ, с чем, возможно, связано увеличение содержания ЛизоФХ.

На этапе пигментации глаз дифференцируется печень, которая в какой-то степени начинает осуществлять синтез ТГ, концентрация которых на этом этапе увеличивается. При этом происходит дальнейшее снижение уровня ФХ, которое коррелирует с повышением содержания ФЭА и СФМ. Подобные изменения были обнаружены и при развитии других видов рыб (Tocher et al, 1985; Cowey et al, 1985).

К моменту выклева увеличивается двигательная активность личинки, что коррелирует со снижением уровня ТГ, как наиболее энергоемких веществ, тогда как содержание ФХ, ФЭА, холестерина и его эфиров увеличивается, что можно связать с возрастанием их синтеза в данный период. Повышение концентрации ФЭА указывает на изменение жидкостности мембран, так как в его составе много ненасыщенных жирных кислот. В течение эмбрионального развития (от зрелой икры до выклева личинки) снижение нелипидных веществ в 1,6 раза выше, чем липидов.

Личинки в возрасте 39 суток после полной резорбции желтка полностью переходят на экзогенное питание. В этот период содержание ТГ и ФХ имело минимальный уровень, что говорит о преобладании диссимиляционных процессов, связанных с увеличением двигательной активности. В период от выклева и до полной резорбции желтка (в течение 39 суток) содержание липидов уменьшилось на 39%, а нелипидных веществ - на 21,5%,

т.е. липиды в большей степени являются энергетическим субстратом все возрастающей двигательной активности личинки.

В желтке липиды с белками находятся в форме липопротеинового комплекса (липовителлин). Содержание липидов в липовителлине лосося в эмбриональный период составляло от 19% до 15%. Кроме того, липиды в желтке существуют и в свободной форме — жировых глобулах, состоящих в основном из ТГ.

К этапу гастрюляции происходит снижение уровня ТГ и ФХ в желтке и увеличение содержания ЛизоФХ (рис. 2).

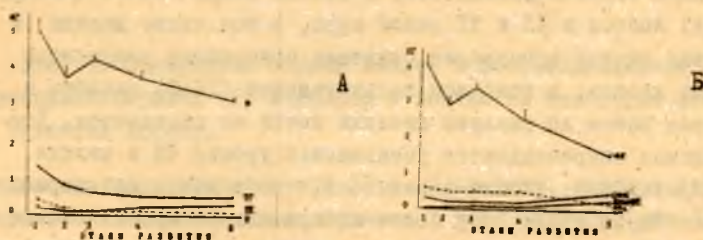


Рис. 2. Содержание отдельных липидов (А) и фосфолипидов (Б) в желтке в процессе эмбрионально-личиночного развития лосося (в мг на 1 желток).

Стапы развития: 1-дробление, 2-гастрюляция, 3-хвостовая почка, 4-пигментация глаз, 5-личинка 4-х сут.

Этап гастрюляции характеризуется активным процессом образования органов и тканей зародыша, что коррелировало со значительным снижением суммарных липидов (около 30% от этапа дробления).

К моменту выклева личинки лосося наблюдается в большей степени уменьшение содержания ФХ и увеличение уровня ЛизоФХ и ФК в желтке, что свидетельствует о возросших гидролитических процессах в этот период развития по сравнению с предыдущими этапами эмбриогенеза.

В зародышевой фракции к этапу гастрюляции, когда дифференцируется бластодиск, происходит повышение относительного содержания ФЭА, ЛизоФХ, ФК и кардиолипина в результате возможного их синтеза из промежуточных продуктов гидролиза

других липидов (в частности ФХ) в перибласте желтка, так как не наблюдается изменений концентрации вышеуказанных липидов в желтке. Другой пик ФХ и ФЭА в теле 4-сут. личинки коррелировал с их снижением в желтке.

3. Изменение жирнокислотного состава липидов в процессе эмбрионально-личиночного развития лосося. П процессе развития лосося соотношение связанных жирных кислот ФХ и ТГ в целой системе (икра), так и в отдельных ее морфологических структурах (зародыш, желток, жировые капли, оболочки) определенным образом изменяется. В начале эмбриогенеза (гастрюляция) лосося в ФХ и ТГ целой икры, в том числе желтка и жировых каплях происходит снижение содержания насыщенных жирных кислот, в основном пальмитиновой (16:0) кислоты и, которое затем до выклева личинки почти не изменяется. Эти изменения сопровождаются уменьшением уровня ФХ в желтке. Вышеприведенные данные показывают, что в начальный период эмбриогенеза происходит более избирательное использование липидов, обогащенных насыщенными жирными кислотами, которые, как известно, являются более предпочтительным субстратом для дыхания, чем липиды с ненасыщенными жирными кислотами. Уровень 16:0 и 18:0 кислот постепенно начинает повышаться в липидах зародыша с этапа хвостовой почки, что связано, вероятно, с их синтезом (рис.3). Концентрация 16:0 кислоты заметно увеличилась в теле 4-сут. личинки и была выше, чем в желтке и почти в 2 раза по сравнению с зародышевой фракцией на этапе дробления.

Наиболее значительные различия в отношении содержания моноеновых 16:1 и 18:1 кислот отмечается в теле и желтке 4-сут. личинки лосося, при этом более высоким уровнем (почти в 2 раза) характеризуются липиды желтка по сравнению с телом личинки. Надо полагать, что существует избирательное расходование отдельных жирных кислот из липидов желтка и жировых капель, которое для моноеновых кислот осуществляется немного позднее в развитии (в основном в личиночный период), чем для других жирных кислот.

К моменту выклева личинки наибольшее снижение жирных кислот в ФХ и ТГ желтка было отмечено для полиеновых кислот,



Рис. 3. Содержание жирных кислот в фосфатидилхолине (А) и триацилглицеринах (Б) зародыша и желтка на некоторых этапах развития лосося.

в частности докозагексаеновой 22:6 ω 3 кислоты, которое коррелировало с подъемом их содержания в теле личинки (рис.3). Сразу после выклева личинки активизируются процессы гидролиза липидов в желтке, обеспечивающие освобождение ее и поступление в тело личинки. Повышение потребности в ней (и следовательно увеличение концентрации) на данном этапе, возможно, связано с повышением жизнедеятельности организма, поскольку предполагается, что эта кислота способствует активации ферментов.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что в зрелой (преднерестовой) икре содержание суммарных липидов, в том числе триацилглицеринов, эфиров холестерина и, в несколько меньшей степени, фосфолипидов (главным образом фосфатидилхолина) зависит в основном от экологических условий развития икры (времени нереста, продолжительности развития, степени активности личинок после выклева).

2. Зрелая икра всех исследованных видов рыб накапливает больше эфиров холестерина, чем свободного холестерина.

3. Показано, что в эмбрионально-личиночный период развития лосося наибольшие изменения в соотношении липидных фракций происходят в начале эмбриогенеза (на этапах дробления, гаструляции, хвостовой почки) и к моменту выклева личинки,

т.е. на тех этапах, которые признаны наиболее критическими по степени выживаемости развивающегося зародыша. В частности, для этапа дробления характерно уменьшение в целой икре содержания ФХ, ЛизоФХ, ЭХ и увеличение ТГ, а для этапа гастрюляции – увеличение концентрации ФХ и снижение ТГ. К моменту выклева снижается уровень триацилглицеринов как наиболее энергоемких веществ, который коррелировал с увеличением двигательной активности личинки, тогда как содержание ФХ, ФЭА, Эх и холестерина увеличивается, что можно связать с возрастанием их синтеза в данный период.

4. В период от выклева и до полной резорбции желтка (на 39 сут. развития личинки) расходование липидов (в основном ФХ, ТГ, ЭХ) в личинке выше, чем в эмбриональный период развития, что говорит о преобладании диссимиляционных процессов связанных с увеличением двигательной активности.

5. Содержание липидов (ТГ, ФХ, холестерина) в желтке развивающейся икры лосося постепенно уменьшается от момента оплодотворения до выклева личинки, причем наиболее резко это снижение происходит на этапе гастрюляции и к моменту выклева личинки. Для триацилглицеринов жировых капель желтка характерна такая же зависимость. Однако концентрация эфиров холестерина и СФМ в желтке сохраняется и к моменту выклева личинки несколько повышается. Факт повышения уровня ЛизоФХ и ФХ в желтке особенно к моменту выклева личинки говорит о возрастании гидролиза фосфолипидов в этот период.

6. Для энергетических нужд в начале эмбриогенеза используются насыщенные (главным образом 16:0) кислоты.

7. Показано, что существует избирательное расходование отдельных жирных кислот из липидов желтка и жировых капель, которое для моноеновых (16:1, 18:1) кислот осуществляется намного позднее в развитии (в основном в личиночный период), чем для других жирных кислот.

8. В процессе развития эмбриона лосося наблюдаемое изменение липидного статуса (увеличение доли ФЭА, кардиолипина, холестерина и его эфиров) коррелирует с морфогенезом, а изменение жирнокислотного состава липидов (увеличение доли 16:0 и 22:6 ω 3 кислот) личинки связано с синтезом данных кислот, что коррелирует также с увеличением подвижности их по сравнению с эмбрионом.

Список опубликованных работ по теме диссертации

1. Сидоров В.С., Лизенко Е.И., Болгова О.М., Нефедова З.А. Дипиды рыб. I. Методы анализа. Тканевая специфичность липидов ряпушки // Лососевые *Salmo salar* L. Карелии.- Петрозаводск, 1972.- С. 152-163.

2. Нефедова З.А., Лизенко Е.И., Богдан В.В. Содержание фосфолипидов в икре некоторых рыб // Тез. докл. III Всесоюз. конф.: "Эколог. физиология рыб".- Киев, 1976.- С. 132-133.

3. Нефедова З.А., Лизенко Е.И. Липидный состав гонад различных видов рыб // Эколог. биохимия животных.- Петрозаводск, 1978.- С. 19-23.

4. Лизенко Е.И., Сидоров В.С., Нефедова З.А., Потапова О.И. О содержании липидных компонентов в икре и молоках ряпушки // Вопр. ихтиологии.- 1979.- Т. 19.- С. 368-370.

5. Нефедова З.А. Сравнительная характеристика фосфолипидного состава икры и молок пресноводных рыб Карелии // Тез. докл. IV Всесоюз. конф. "Эколог. физиология и биохимия рыб".- Астрахань 1979.- Т. II.- С. 142.

6. Лизенко Е.И., Нефедова З.А., Сидоров В.С. Экологическая характеристика липидного состава икры некоторых видов рыб // Биохимия пресноводных рыб.- Петрозаводск, 1980.- С. 6-14.

7. Сидоров В.С., Лизенко Е.И., Нефедова З.А. Фосфолипидный состав зрелых гонад пресноводных рыб // Деп. в ВИНТИ, 1981. УДК. 591.147.8.05:547.953:597.5.

8. Нефедова З.А., Лизенко Е.И. Липидный состав пресноводного лосося в процессе эмбриогенеза // Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. эмбриологов.- М., 1981.- С. 133.

9. Лизенко Е.И., Нефедова З.А. Характеристика жирнокислотного состава некоторых морфологических структур в процессе эмбрионального развития лосося // Тез. докл. V Всесоюз. конф. по эколог. физиологии и биохимии рыб.- Киев, 1982.- Ч. 3.- С. 84.

10. Нефедова З.А., Лизенко Е.И., Федоренко О.М. Динамика жирнокислотного состава лосося в процессе эмбриогенеза // Тез. докл. V Всесоюз. конф. по эколог. физиологии и биохимии рыб.- Киев, 1982.- Ч. 3.- С. 99.

11. Лизенко Е.И., Нефедова З.А., Титова В.Ф., Стерлигова О.П. Липидный состав и биологическая роль различных групп липидов в икре и молоках пресноводных рыб // Сравнит. биохимия водных

животных.- Петрозаводск, 1983.- С.28-43.

12.Сидоров В.С., Лизенко Е.И., Нефедова З.А. Генетическая стабильность соотношений индивидуальных классов фосфолипидов зрелых половых продуктов пресноводных рыб // Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры.- М.: "Дег.и лиц. пром-сть", 1983.- С.47-53.

13.Нефедова З.А., Лизенко Е.И. Энергетическая и структурная роль желтка при утилизации из него основных липидов в эмбриогенезе лосося // Тез. докл. Всесоюз. совещ.: "Энергетический обмен рыб".- Москва, 1986.- С.45.

14.Нефедова З.А., Лизенко Е.И., Сидоров В.С. Динамика жирнокислотного состава двух основных липидных фракций (фосфатидилхолина и триацилглицерина) желтка в раннем онтогенезе лосося // Тез. докл. УП Всесоюз. совещ. эмбриологов : Закономерности индивидуального развития животных". Москва, 1986.- С. 119.

15.Нефедова З.А. Особенности жирнокислотного состава желтка и зародыша в процессе развития лосося // Первый симпоз. по эколог. биохимии рыб: Тез. докл. Ярославль, 1987. С.152-154.

16.Нефедова З.А., Лизенко Е.И., Сидоров В.С. Особенности липидного обмена на "критических" этапах раннего онтогенеза лосося // Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря: Тез. докл.- Вильнюс, 1987.- С.136.

17.Нефедова З.А., Калиман П.А. Липидный статус оболочек икры в период раннего онтогенеза лосося // Тез. докл. У1 Всесоюз. симпоз. "Роль циклич. нуклеотидов и вторич. посредников в регуляции ферментативных реакций".- Петрозаводск, 1988.- С.186.

18.Нефедова З.А. Фосфатидилхолин - один из возможных источников энергии, используемых в период эмбриогенеза лосося // "Экологич. энергетика животных". Тез. докл. Всесоюз. совещ. - Пушкино, 1988. - С.121-122.

19.Нефедова З.А., Лизенко Е.И. Содержание липидов и связанных жирных кислот на ранних этапах онтогенеза лосося // Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевид. рыбам.- Тольятти, 1988.- С.152-154.