

УДК 597.554.3/583.1.591.133

## НЕКОТОРЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ В МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ, ПЕЧЕНИ И ГОНАДАХ СУДАКА *SANDER LUCIOPERCA* И ЧЕХОНИ *PELECUS CULTRATUS* ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2019 г. А. А. Паюта<sup>1, \*</sup>, Е. А. Флёрова<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>Ярославский научно-исследовательский институт животноводства и кормопроизводства, пос. Михайловский, Ярославская область, Россия

<sup>2</sup>Ярославский государственный университет, Ярославль, Россия

\*E-mail: a.payuta@mail.ru

Поступила в редакцию 26.02.2018 г.

После доработки 02.08.2018 г.

Принята в печать 11.10.2018 г.

Проанализировано содержание общей влаги, сухого вещества, липидов, белка, золы и безазотистых экстрактивных веществ в мышцах, печени и гонадах судака *Sander lucioperca* и чехони *Pelecus cultratus* Горьковского водохранилища. В мышцах самок этих видов рыб продукты жирового и белкового обмена накапливаются интенсивнее, чем у самцов. У судака и чехони половые различия в накоплении липидов, белка, безазотистых экстрактивных веществ в печени, а также белка и безазотистых экстрактивных веществ в гонадах аналогичны. При созревании судака и чехони в гонадах расходуются различные по химической природе вещества. Выявлено сходство в характере накопления конечных продуктов метаболизма в мышцах и печени с возрастом. В мышцах чехони выявлена прямая зависимость содержания липидов от возраста, у судака — обратная, что может быть связано с особенностями питания рыб.

**Ключевые слова:** судак *Sander lucioperca*, чехонь *Pelecus cultratus*, обмен веществ, мышечная ткань, печень, гонады, пол, возраст, стадия зрелости, Горьковское водохранилище.

**DOI:** 10.1134/S004287521902019X

В организме животных, в том числе рыб, идёт непрерывный процесс обмена веществ, при котором различные по природе химические вещества синтезируются и распадаются. Представление о соотношении синтеза и распада можно получить путём определения содержания органических и минеральных веществ, необходимого для жизнедеятельности и построения клеток тела, и количества, которое откладывается в организме, а затем выводится в виде конечных продуктов метаболизма за определённый период времени (Кизеветтер, 1973; Маляревская, 1979). На метаболизм влияют условия среды, кормовые ресурсы, жизненный цикл рыб и другие экологические факторы (Сидоров, 1977; Kalay et al., 2008; Мирошниченко, 2016; Паюта, 2016; Паюта, Флёрова, 2017а). В норме в клетках организма преобладают процессы синтеза. Под действием различных факторов скорость этих процессов может быть разной. К примеру, при неблагоприятных условиях они затормаживаются, и тогда может наблюдаться разрушение органических веществ в клетках и тканях (Маляревская, 1979; Паюта, 2016).

Значительная роль в обменных процессах принадлежит воде, поэтому содержание влаги является показателем, отражающим состояние биокolloидов в организме рыб. Белки, липиды и углеводы — основные материальные субстраты, динамика которых в тканях животных характеризует соотношение пластического и энергетического обменов (Маляревская, 1979).

Среди водоёмов Волжско-Каспийского бассейна Горьковское водохранилище имеет важное рыбопромысловое значение благодаря широкому видовому разнообразию. Его основные промысловые ресурсы находятся на стабильно высоком уровне и значительно недоиспользуются (Постнов, 2013). В составе рыбного населения водохранилища судак *Sander lucioperca* и чехонь *Pelecus cultratus* являются ценными промысловыми видами и объектами любительского рыболовства. Судак — это крупный пелагический хищник из семейства окунёвых (Percidae), который питается мелкими видами рыб (Коновалов, 2004). Чехонь относится к семейству карповых (Cyprinidae), является факультативным планктофагом-хищником. Она имеет широкий спектр питания: молодь

**Таблица 1.** Размеры тела, масса и упитанность исследованных особей (*n*) судака *Sander lucioperca* и чехони *Pelecus cultratus* Горьковского водохранилища

Половозрастная группа	<i>n</i> , экз.	Длина ( <i>SL</i> ), см	Масса, г	Коэффициент упитанности	
				по Фультону	по Кларк
Судак					
Самцы половозрелые	13	42.0 ± 1.8	1185 ± 190	1.41 ± 0.02	1.30 ± 0.02
Самки половозрелые	14	37.7 ± 1.3	795 ± 124	1.35 ± 0.04	1.22 ± 0.03
Чехонь					
Ювенильные особи	7	18.1 ± 0.6	55 ± 8	0.90 ± 0.05	0.81 ± 0.03
Самцы половозрелые	15	23.4 ± 1.2	144 ± 24	0.99 ± 0.02	0.90 ± 0.02
Самки половозрелые	27	24.5 ± 0.9	171 ± 23	1.01 ± 0.02	0.88 ± 0.02

питается планктоном, по мере роста особи начинают питаться насекомыми, а взрослые рыбы в основном кормятся молодь других рыб (Поддубный, 1955).

Цель работы – изучить динамику продуктов обмена веществ в мышечной ткани, печени и гонадах судака и чехони Горьковского водохранилища.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования служили особи судака и чехони, выловленные в конце сентября – начале октября в 2012 и 2013 гг. на стандартных станциях траления Горьковского водохранилища, начиная с костромского расширения и заканчивая станцией в районе города Чкаловск. Всего проанализировали 27 половозрелых особей судака в возрасте 3+–8+ и 49 (7 ювенильных и 42 половозрелых) особей чехони в возрасте 2+–8+.

После поимки рыб в контейнерах с речной водой переносили в лабораторию судна. У рыб определяли стандартную длину (*SL*), массу (общую и без внутренностей) и стадию зрелости гонад по общепринятой методике (Правдин, 1966). Затем на хладагенте вдоль позвоночника вырезали мышечную ткань, из внутренней полости иссекали печень и гонады, определяли массу пробы и замораживали. Образцы хранили при температуре –8°C до проведения анализов. Возраст рыб определяли по зонам роста на чешуе.

В мышцах и органах рыб определяли относительное содержание влаги, сухого вещества, липидов, белка, минеральных веществ (зола) и безазотистых экстрактивных веществ (БЭВ). Для определения данных показателей в печени и гонадах готовили интегральную пробу из нескольких образцов. Количество влаги и сухого вещества получали с помощью двухступенчатого метода определения влаги. Содержание липидов определяли по методу обезжиренного остатка в аппарате Соксле-

та, экстракцию проводили петролевым эфиром, определяя при этом количество неполярных липидов, выполняющих главным образом функцию запасных энергетических веществ. Содержание белка определяли методом Кьельдаля. Минеральные вещества получали, используя гравиметрический метод сжигания пробы в муфельной печи до белого цвета зола при температуре 550°C. Количество БЭВ – углеводистой части – определяли расчётным путём (Флёрова, 2014).

Данные представлены в виде средних значений и их ошибок ( $M \pm m$ ). Достоверность различий оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента при  $p < 0.05$ .

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Коэффициент упитанности по Фультону у исследованных особей судака варьирует в пределах 1.19–1.52 (в среднем 1.38), коэффициент упитанности по Кларк – 1.08–1.36 (1.26), у чехони соответственно – 0.76–1.29 (0.99) и 0.73–1.18 (0.87) (табл. 1).

Мышцы судака в среднем содержат 80.21 ± 0.14% влаги, 19.79 ± 0.14% сухого вещества, 0.68 ± 0.05% липидов, 16.67 ± 0.15% белка, 1.18 ± 0.08% минеральных веществ и 1.25 ± 0.16% БЭВ. Мышцы самцов по сравнению с самками содержат достоверно больше сухого вещества, зола и БЭВ, а липидов – меньше; при этом уровень белка в мышечной ткани самок несколько выше (табл. 2). В печени самцов судака выявлено более высокое содержание сухого вещества, в том числе липидов, белка и БЭВ, по сравнению с самками.

В гонадах самцов судака по сравнению с самками содержание сухого вещества, белка, липидов и БЭВ ниже, а минеральных веществ выше (табл. 2). В яичниках III стадии зрелости отмечено увеличение содержания сухого вещества, липидов и БЭВ при снижении доли белка и зольных

**Таблица 2.** Химический состав мышечной ткани, печени и гонад у самок и самцов судака *Sander lucioperca* и чехони *Pelecus cultratus* Горьковского водохранилища

Орган, пол	Относительное содержание, %					
	Общая вода	Сухое вещество	Липиды	Белок	Зола	БЭВ
Судак						
Мышечная ткань:						
– самцы	79.92 ± 0.24	20.08 ± 0.24	0.58 ± 0.07	16.60 ± 0.30	1.36 ± 0.15	1.54 ± 0.28
– самки	80.49 ± 0.12*	19.51 ± 0.12*	0.77 ± 0.06*	16.74 ± 0.12	1.02 ± 0.05*	0.99 ± 0.13*
Печень:						
– самцы	63.74 ± 0.58	36.26 ± 0.58	9.24 ± 0.49	13.25 ± 0.78	1.17 ± 0.16	12.60 ± 0.36
– самки	72.15 ± 2.25*	27.85 ± 2.25*	4.91 ± 0.44*	13.15 ± 0.95	1.61 ± 0.27*	8.19 ± 1.06*
Гонады:						
– самцы	78.21 ± 0.03	21.79 ± 0.03	2.55 ± 0.12	15.28 ± 0.66	2.34 ± 0.04	1.63 ± 0.85
– самки	72.79 ± 0.30*	27.21 ± 0.30*	6.90 ± 0.69*	15.86 ± 0.48	1.60 ± 0.08	2.86 ± 0.23
Чехонь						
Мышечная ткань:						
– самцы	75.76 ± 0.32	24.24 ± 0.32	3.79 ± 0.41	17.75 ± 0.21	0.99 ± 0.05	1.71 ± 0.19
– самки	75.23 ± 0.40*	24.77 ± 0.40*	4.34 ± 0.41*	17.89 ± 0.23	1.06 ± 0.04*	1.47 ± 0.20*
– ювенильные особи	76.41 ± 0.64*, f	23.59 ± 0.64*, f	2.66 ± 0.42*, f	18.02 ± 0.30	1.07 ± 0.04*	1.85 ± 0.23 <sup>f</sup>
Печень:						
– самцы	50.87 ± 0.47	49.13 ± 0.47	22.71 ± 0.43	19.47 ± 0.66	1.49 ± 0.11	5.47 ± 0.74
– самки	79.79 ± 0.40*	20.21 ± 0.40*	7.92 ± 0.29*	8.94 ± 0.88*	1.22 ± 0.02	2.14 ± 0.76*
Гонады:						
– самцы	64.00 ± 2.30	36.00 ± 2.30	24.37 ± 4.82	8.74 ± 3.76	0.61 ± 0.28	2.29 ± 1.66
– самки	65.87 ± 1.72	34.13 ± 1.72	10.36 ± 3.86*	16.78 ± 1.44*	1.79 ± 0.31*	5.21 ± 0.75*

Примечание. Здесь и в табл. 3–5: БЭВ – безазотистые экстрактивные вещества; \*, <sup>f</sup> – отличия соответственно от самцов и от самок достоверны при  $p < 0.05$ .

веществ относительно уровня этих показателей в яичниках II стадии (табл. 3).

Мышечная ткань чехони содержит  $75.55 \pm 0.26\%$  влаги,  $24.45 \pm 0.26\%$  сухого вещества,  $3.94 \pm 0.28\%$  липидов,  $17.87 \pm 0.15\%$  белка,  $1.04 \pm 0.03\%$  золы,  $1.60 \pm 0.13\%$  БЭВ. Содержание сухого вещества и липидов достоверно повышается в ряду: ювенильные особи → самцы → самки (табл. 2). Доля белка увеличивается в ряду: самцы → самки → ювенильные особи. В мышцах самцов достоверно меньше минеральных веществ, чем у самок и ювенильных особей. Содержание БЭВ в мышцах уменьшается в ряду: ювенильные особи → самцы → самки. В печени самок меньше сухого вещества, липидов, белка, минеральных веществ и БЭВ, чем у самцов.

В гонадах самцов чехони по сравнению с самками уровень липидов выше, а белка, золы и БЭВ – ниже (табл. 2). В процессе созревания гонад и у самцов, и у самок наблюдается достоверное сни-

жение доли сухого вещества и липидов и повышение белка и минеральных веществ; тогда как содержание БЭВ в семенниках уменьшается, а в яичниках возрастает (табл. 3).

В мышцах и печени исследуемых видов рыб выявлены количественные изменения показателей обмена веществ с возрастом. В мышечной ткани судака в возрасте 3+–8+ прослеживается одинаковая динамика содержания общей влаги и липидов: увеличение показателей в период с 3+ до 4+ с последующим их снижением (табл. 4). Доля белка в мышцах судака уменьшается с возраста 3+ до 5+, затем до 8+ отмечено её увеличение. Содержание минеральных веществ в мышцах имеет восходящий тренд. Доля БЭВ повышается с возраста 3+ до 6+, после чего снижается (7+) и вновь увеличивается (8+).

В печени судака накопление сухого вещества и липидов имеет сходную тенденцию: с возраста 3+

**Таблица 3.** Химический состав гонад разных стадий зрелости у самок и самцов судака *Sander lucioperca* и чехони *Pelecus cultratus* Горьковского водохранилища

Пол	Стадия зрелости	Относительное содержание, %					
		Общая вода	Сухое вещество	Липиды	Белок	Зола	БЭВ
Судак							
Самцы	III	78.21 ± 0.03	21.79 ± 0.03	2.55 ± 0.12	15.28 ± 0.66	2.34 ± 0.04	1.63 ± 0.85
Самки	II	74.48 ± 0.10	25.52 ± 0.10	3.02 ± 0.01	18.41 ± 0.66	1.95 ± 0.08	2.14 ± 0.65
	III	72.36 ± 0.05*	27.64 ± 0.05*	7.87 ± 0.11*	15.22 ± 0.21*	1.51 ± 0.05*	3.04 ± 0.23
Чехонь							
Самцы	II	60.56 ± 0.15	39.44 ± 0.15	31.60 ± 0.29	3.21 ± 2.06	0.18 ± 0.01	4.46 ± 2.48
	III	67.43 ± 0.67*	32.57 ± 0.67*	17.14 ± 0.06*	14.28 ± 0.66*	1.03 ± 0.03*	0.13 ± 0.10
Самки	II	57.02 ± 0.08	42.98 ± 0.08	31.44 ± 1.89	9.28 ± 2.16	0.35 ± 0.19	1.92 ± 0.54
	III	66.51 ± 0.74*	33.49 ± 0.74*	8.49 ± 0.56*	17.35 ± 0.52*	1.90 ± 0.18*	5.76 ± 1.24*
	IV	69.64 ± 1.51*	30.36 ± 1.51*	1.69 ± 0.18*	19.97 ± 0.83*	2.40 ± 0.43*	6.30 ± 0.63*

Примечание. \* Отличия от II стадии зрелости достоверны при  $p < 0.05$ .

**Таблица 4.** Химический состав мышечной ткани и печени судака *Sander lucioperca* разных возрастных групп Горьковского водохранилища

Возраст, лет	Относительное содержание, %					
	Общая вода	Сухое вещество	Липиды	Белок	Зола	БЭВ
Мышечная ткань						
3+	80.27 ± 0.22 <sup>1,2</sup>	19.73 ± 0.22 <sup>1,2</sup>	0.70 ± 0.06 <sup>1</sup>	17.02 ± 0.16 <sup>1,2,3</sup>	1.09 ± 0.08 <sup>1,2</sup>	0.92 ± 0.15 <sup>1,2</sup>
4+	80.85 ± 0.22 <sup>1,2,3,4</sup>	19.15 ± 0.22 <sup>1,2,3,4</sup>	0.83 ± 0.15 <sup>2</sup>	16.40 ± 0.34 <sup>1,4</sup>	0.95 ± 0.03 <sup>1,2,3</sup>	0.96 ± 0.41
5+	80.45 ± 0.16 <sup>3,5</sup>	19.55 ± 0.16 <sup>3,5</sup>	0.68 ± 0.11 <sup>3</sup>	16.29 ± 0.52 <sup>2,5</sup>	1.07 ± 0.07 <sup>3,4</sup>	1.50 ± 0.46 <sup>1,3</sup>
6+	79.97 ± 0.54 <sup>4</sup>	20.03 ± 0.54 <sup>4</sup>	0.67 ± 0.11 <sup>4</sup>	16.49 ± 0.26 <sup>3,6</sup>	1.14 ± 0.22	1.72 ± 0.49 <sup>2,4</sup>
7+	79.74 ± 0.39 <sup>1,3</sup>	20.26 ± 0.39 <sup>1,3</sup>	0.66 ± 0.12 <sup>5</sup>	17.22 ± 0.34 <sup>4,5,6</sup>	1.55 ± 0.38 <sup>1,3</sup>	0.82 ± 0.17 <sup>3,4</sup>
8+	79.40 ± 0.37 <sup>2,5</sup>	20.60 ± 0.37 <sup>2,5</sup>	0.29 ± 0.11 <sup>1,2,3,4,5</sup>	17.32 ± 0.72	1.49 ± 0.19 <sup>2,4</sup>	1.51 ± 0.91
Печень						
3+	67.93 ± 1.11 <sup>1</sup>	32.07 ± 1.11 <sup>1</sup>	7.72 ± 1.08 <sup>1</sup>	13.22 ± 0.13	0.36 ± 0.21 <sup>1,2</sup>	10.78 ± 0.10 <sup>1,2</sup>
4+	64.62 ± 0.07 <sup>1,2</sup>	35.38 ± 0.07 <sup>1,2</sup>	8.72 ± 0.83 <sup>2,3</sup>	13.47 ± 0.92 <sup>1</sup>	1.05 ± 0.16 <sup>1</sup>	12.14 ± 0.30 <sup>1,3</sup>
5+	65.05 ± 1.98 <sup>3</sup>	34.95 ± 1.98 <sup>3</sup>	6.70 ± 0.84 <sup>2</sup>	14.34 ± 0.75 <sup>2</sup>	1.47 ± 0.06 <sup>1</sup>	12.44 ± 0.63 <sup>2,4</sup>
6+	70.58 ± 0.22 <sup>2,3</sup>	29.42 ± 0.22 <sup>2,3</sup>	5.64 ± 0.27 <sup>3</sup>	14.94 ± 0.27 <sup>1</sup>	2.95 ± 0.06 <sup>1,2</sup>	5.89 ± 0.28 <sup>1,4</sup>
7+	78.73 ± 3.12 <sup>1,2,3</sup>	21.27 ± 3.12 <sup>1,2,3</sup>	3.52 ± 0.44 <sup>1,2,3</sup>	10.74 ± 1.68 <sup>1,2</sup>	1.25 ± 0.30 <sup>2</sup>	5.77 ± 0.74 <sup>2,3</sup>

Примечание. Здесь и в табл. 5: различия значений с одинаковыми индексами достоверны при  $p < 0.05$ .

до 4+ показатели увеличиваются, затем уменьшаются. Содержание белка и золы достоверно увеличивается до возраста 6+, затем снижается. После повышения уровня БЭВ в период с 3+ до 5+ происходит резкое снижение в возрасте 6+ до минимума в возрасте 7+.

В мышечной ткани чехони содержание сухого вещества и липидов с возрастом в целом повышается, незначительное снижение показателей отмечено в возрасте 5+ (табл. 5). Уровень белка при

общем нисходящем тренде достигает наибольшего значения в возрасте 5+. Возрастные изменения в содержании минеральных веществ выражены слабо, тогда как доля БЭВ в мышцах чехони в период с 2+ до 8+ снижается в четыре раза.

В печени чехони с увеличением возраста содержание сухого вещества и липидов снижается. Уровень белка повышается до возраста 5+, а затем падает до минимального значения у 7-летних особей. Содержание зольных элементов характе-

**Таблица 5.** Химический состав мышечной ткани и печени чехони *Pelecus cultratus* разных возрастных групп Горьковского водохранилища

Возраст, лет	Относительное содержание, %					
	Общая вода	Сухое вещество	Липиды	Белок	Зола	БЭВ
Мышечная ткань						
2+	75.95 ± 0.49 <sup>1</sup>	24.05 ± 0.49 <sup>1</sup>	2.78 ± 0.28 <sup>1,2,3</sup>	18.09 ± 0.25 <sup>1,2,3</sup>	1.04 ± 0.03 <sup>1</sup>	2.13 ± 0.13 <sup>1,2</sup>
3+	75.90 ± 0.29 <sup>2</sup>	24.10 ± 0.29 <sup>2</sup>	3.64 ± 0.23 <sup>1</sup>	17.73 ± 0.31 <sup>1,4</sup>	1.04 ± 0.06 <sup>2</sup>	1.69 ± 0.30 <sup>1,3</sup>
4+	75.63 ± 1.07 <sup>3</sup>	24,37 ± 1.07 <sup>3</sup>	3.80 ± 0.81 <sup>2</sup>	18.03 ± 0.42 <sup>5,6</sup>	1.10 ± 0.06 <sup>1,2</sup>	1.45 ± 0.17 <sup>1,3</sup>
5+	75.68 ± 0.66 <sup>4</sup>	24.32 ± 0.66 <sup>4</sup>	3.44 ± 0.57 <sup>3</sup>	18.34 ± 0.49 <sup>4,7,8</sup>	1,06 ± 0.06	1.47 ± 0.37 <sup>2</sup>
7+	75.48 ± 0.89 <sup>5</sup>	24.52 ± 0.89 <sup>5</sup>	5.42 ± 1.21 <sup>1,3</sup>	17.24 ± 0.50 <sup>2,5,7</sup>	0,87 ± 0.13 <sup>1,2</sup>	0.99 ± 0.22 <sup>1</sup>
8+	72.45 ± 0.25 <sup>1,2,3,4,5</sup>	27.55 ± 0.25 <sup>1,2,3,4,5</sup>	8.51 ± 0.08 <sup>1,2,3</sup>	17.47 ± 0.20 <sup>3,6,8</sup>	1.06 ± 0.14	0.52 ± 0.30 <sup>2,3</sup>
Печень						
3+	78.46 ± 0.37 <sup>1</sup>	21.54 ± 0.37 <sup>1</sup>	10.77 ± 0.07 <sup>1</sup>	8.13 ± 0.09 <sup>1</sup>	0.29 ± 0.21	2.35 ± 0.60
4+	78.84 ± 0.15 <sup>2</sup>	21.16 ± 0.15 <sup>2</sup>	9.54 ± 0.69	8.66 ± 0.66	0.22 ± 0.04 <sup>1</sup>	2.74 ± 0.17
5+	79.07 ± 0.04 <sup>3</sup>	20.93 ± 0.04 <sup>3</sup>	8.44 ± 0.06 <sup>1,2</sup>	8.90 ± 0.02 <sup>1</sup>	0.84 ± 0.04 <sup>1</sup>	2.76 ± 0.03
7+	82.29 ± 0.05 <sup>1,2,3</sup>	17.71 ± 0.05 <sup>1,2,3</sup>	6.91 ± 0.02 <sup>2</sup>	7.64 ± 0.01 <sup>1</sup>	0.46 ± 0.03 <sup>1</sup>	2.70 ± 0.02

ризуется восходящим трендом, при этом наибольшее значение показателя отмечено у особей в возрасте 5+, наименьшее – 4+. Минимальное содержание БЭВ в печени чехони обнаружено у 3-летних особей, с возраста 4+ до 7+ происходят незначительные колебания этого показателя.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Упитанность рыб зависит от многих экологических факторов (Кулаченко и др., 2011; Коваленко, 2015; Паюта, Флёрова, 2017а, 2017б). У судака из разных водоёмов коэффициент упитанности по Фультону варьирует в пределах 1.04–2.41, по Кларк – 0.65–1.70 (Ландышевская, Живонкина, 1977; Кулаченко и др., 2011; Попов, 2013); у чехони – соответственно 0.60–0.97 и 0.50–0.70 (Кожобаева, 2008; Кузнецов, 2011). Упитанность судака Горьковского водохранилища входит в указанные диапазоны, у чехони показатель оказался выше, чем у особей из других водоёмов.

Накопление белка, липидов, БЭВ и минеральных веществ в органах и тканях рыб находится под влиянием условий места их обитания (Костылева, Флёрова, 2015; Паюта, 2016). Судак и чехонь Горьковского водохранилища уступают своим сородичам, обитающим в Каспийском районе, по количеству белка и минеральных веществ в мышечной ткани, превосходят по содержанию липидов и имеют идентичный уровень общей влаги в скелетных мышцах (Клейменов, 1952).

На метаболизм влияет качественный и количественный состав пищи (Маляревская, 1979; Kalay et al., 2008; Паюта, Флёрова, 2017а). Липиды в организме гидробионтов главным образом образуются из жиров их пищи. Из углеводов липиды синтезируются очень редко, так как в организме гидробионтов нет необходимых для этого витаминов А и В (Клейменов, 1962). Планктон богат питательными веществами, которые нужны для построения организма гидробионтов. Поэтому в мышцах планктофагов установлено высокое содержание белков и липидов (Сидоров, 1977). Микрородосли и организмы зообентоса богаты белками, содержащими много азота (Платонов и др., 2014). У хищников, поедающих крупную рыбу, а не молодь, липиды накапливается более интенсивно (Сидоров, 1977).

Помимо этого различия в накоплении продуктов обмена веществ обусловлены видовыми особенностями. Так, у судака полостной жир залегают в брюшной полости, обволакивая внутренние органы и, главным образом, кишечник. У карповых часть всасывающихся жирных кислот откладывается в этерифицированной форме в виде запасного жира в брыжейке (Клейменов, 1962; Байдалинова, Яржомбек, 2011). Мышцы карповых характеризуются высоким содержанием минеральных веществ, что может быть связано с наличием мелких межмышечных косточек, отделить которые невозможно (Кизеветтер, 1973).

При сравнении рыб разных систематических и трофических групп, обитающих в Горьковском водохранилище, мы установили, что содержание липидов увеличивается в ряду судак → лещ *Abramis brama* → чехонь (Паюта, Флёрова, 2017а). Известная для разных видов рыб обратная корреляция между содержанием влаги и липидов в мышечной ткани рыбы (Ljubojevic et al., 2013; Костылева, Флёрова, 2015) наблюдается и в данном исследовании: содержание влаги в мышцах увеличивается в ряду чехонь → лещ → судак. Стоит отметить, что мышечная ткань чехони содержит больше белка, чем мышцы леща и судака, а золы – меньше (Паюта, Флёрова, 2017а).

В литературе имеются сведения о том, что в мышцах костистых рыб разного пола содержание влаги, белка и липидов различается незначительно (Medford, Mackay, 1978; Костылева, Флёрова, 2015), что соответствует результатам нашего исследования. Вместе с тем имеются данные, что в мышечной ткани самок липиды и белок накапливаются чуть более интенсивно, чем у самцов (Medford, Mackay, 1978; Фатхуллин, 2013; Паюта, Флёрова, 2017а). Полученные результаты подтверждаются нашими исследованиями химического состава мышц судака и чехони. Имеются сведения о низком содержании липидов и высоком количестве белка в мышечной ткани ювенильных особей по сравнению с половозрелыми рыбами (Khawaja, 1966; Паюта, Флёрова, 2017а). Мышцы самцов и самок чехони Горьковского водохранилища содержат больше сухого вещества и липидов, но меньше белка, чем у неполовозрелых особей.

По нашим данным, в печени самцов судака и чехони содержание липидов, белка и БЭВ выше по сравнению с самками, что соответствует результатам исследований ряда авторов (Шатуновский и др., 1975; Vdovin, Antonenko, 2014).

Сведения о накоплении липидов в гонадах рыб разного пола неоднозначны: у салаки *Clupea harengus membras*, трески *Gadus morhua* и камбалы *Pleuronectes platessa* количество липидов в половых железах самок больше, чем у самцов (Кривобок, Шатуновский, 1971; Шатуновский и др., 1975). В гонадах леща, сельди *Clupea harengus* и пятнистого аргуса *Scatophagus argus*, напротив, содержание липидов у самок ниже, чем у самцов (Bruce, 1924; Venkatesan et al., 2013; Паюта, Флёрова, 2017а). По нашим данным, гонады самок судака содержат больше липидов, чем самцов, а самок чехони – меньше. Самцы судака и чехони уступают самкам по содержанию белка и БЭВ в гонадах, что соответствует данным литературы (Кривобок, Шатуновский, 1971; Паюта, Флёрова, 2017а).

У рыб в процессе созревания в гонадах может происходить как увеличение, так и уменьшение содержания сухого вещества, липидов, белка, золы и

БЭВ (Rao, 1967; Кривобок, Шатуновский, 1971; Шатуновский и др., 1975; Zaboukas et al., 2006; Venkatesan et al., 2013; Паюта, Флёрова, 2017а). У чехони выявлены сходные изменения химического состава гонад самцов и самок, за исключением БЭВ: снижение доли сухого вещества и липидов и повышение белка и минеральных веществ; тогда как в гонадах самок судака в процессе созревания, наоборот, содержание белка и минеральных веществ уменьшается, а липидов увеличивается.

В мышцах судака и чехони установлена тенденция к снижению содержания влаги с возрастом, что соответствует результатам исследований ряда авторов (Маляревская, 1979; Hanna, 1984; Паюта, Флёрова, 2017а).

С возрастом в скелетных мышцах судака содержание липидов снижается, у чехони, наоборот, повышается. В литературе имеются сведения, что жировые запасы в организме рыб являются весьма изменчивыми компонентами из-за своей лабильности (Никольский, 1963; Байдалинова, Яржомбек, 2011; Фатхуллин, 2013). Их содержание во многом зависит от условий обитания, количества и качества пищи, жизненного цикла и других факторов (Кизеветтер, 1973; Паюта, 2016; Паюта, Флёрова, 2017а). В ряде исследований с увеличением возраста у рыб наблюдалось повышение содержания липидов в мышечной ткани (Никольский, 1963; Сидоров, 1977; Hanna, 1984; Паюта, Флёрова, 2017а). В то же время имеются сведения и о сокращении жировых запасов с возрастом у плотвы *Rutilus rutilus* (Фатхуллин, 2013).

Зависимость содержания белка в скелетных мышцах от возраста у судака имеет вид параболы, у чехони – нисходящий тренд. У многих видов рыб наблюдается увеличение содержания белка с возрастом: у особей с короткой и средней продолжительностью жизни этот показатель изменяется по параболе или по прямой (Шульман, 1972; Курант, 1984; Паюта, Флёрова, 2017а). Имеются литературные сведения и о снижении интенсивности белкового обмена с увеличением возраста рыб (Kalay et al., 2008; Паюта, Флёрова, 2017б).

В мышечной ткани судака и чехони не выявлена чёткая зависимость содержания минеральных веществ и БЭВ от возраста. У разных видов рыб отмечается как увеличение этих показателей с возрастом, так и уменьшение, при этом в некоторых случаях изменения были скачкообразны (Строганов, 1962; Hanna, 1984; Паюта, Флёрова, 2017б).

В печени судака и чехони с возрастом содержание общей влаги увеличивается, а сухого вещества и липидов уменьшается, при этом последние два показателя у судака до 4-летнего возраста повышаются. Имеются сведения о неравномерном изменении содержания общей влаги и сухого вещества в печени с возрастом рыб и с увеличением

размеров тела (Козлов, 1972; Паюта, Флёрва, 2017а). Ряд авторов отмечают более высокое содержание липидов в печени взрослых рыб по сравнению с молодыми (Кривобок, Тарковская, 1964; Vinogradov, 1985; Паюта, Флёрва, 2017а). Имеются также данные как о чередовании увеличения и уменьшения накопления липидов с возрастом в печени рыб (Козлов, 1972), так и о снижении (Богоявленская, Вельтищева, 1972).

В нашей работе выявлено увеличение количества белка, золы и БЭВ в печени судака и чехони до определённого возраста с последующим снижением. Сходные возрастные изменения белка и углеводов в печени гидробионтов отмечают и в других исследованиях (Шагуновский, 1980; Rath, Patnaik, 1981; Паюта, Флёрва, 2017а). Кроме того, в литературе встречаются сведения как о накоплении углеводов с возрастом (Coban, Sen, 2011), так и об отсутствии зависимости содержания углеводистой части от возраста в печени рыб (Кривобок, Тарковская, 1964).

Вода является наиболее подвижным веществом, поэтому содержание влаги в однотипных тканях может существенно варьировать (Кизеветтер, 1973; Паюта, Флёрва, 2017а). В организме гидробионтов жиронакопление происходит избирательно, в однотипных тканях и органах количество липидов может различаться в зависимости от вида, пола, возраста, кормовой базы и других экологических факторов (Кизеветтер, 1973; Сидоров, 1983; Паюта, 2016). Мышечная ткань главным образом состоит из азотосодержащих веществ, а углеводы содержатся в ней в малых количествах (Сидоров, 1977; Курант, 1984). Основной запасной углевод животных — гликоген — образуется преимущественно в печени рыб и накапливается в ней с увеличением её размеров. Количество минеральных веществ в организме гидробионтов также непостоянно (Строганов, 1962; Кизеветтер, 1973). Результаты наших исследований соответствуют приведённым выше данным. Содержание влаги в организме судака и чехони весьма вариативно, жиронакопление происходило активнее у чехони, кормовая база которой более питательна. Мышцы чехони содержат меньше минеральных веществ по сравнению с судаком. Углеводная часть у исследованных рыб накапливается в основном в печени. Различия между однотипными тканями судака и чехони достоверны, за исключением содержания БЭВ в мышечной ткани и гонадах самцов, золы в печени самцов, белка и золы в яичниках.

Таким образом, сравнительный анализ полученных данных выявил как общие закономерности накопления продуктов обмена веществ в тканях и органах рыб разных систематических и экологических групп, так и специфические для каждого вида черты, связанные, вероятно, в боль-

шей степени с особенностями их питания. В мышечной ткани судака содержание сухого вещества, липидов и белка ниже, чем в мышцах чехони. У судака по сравнению с чехонью печень содержит больше БЭВ, но меньше сухого вещества, липидов и белка. Половые различия жирового и белкового обмена в мышцах и печени судака и чехони выражены сходным образом: в мышцах липиды и белок интенсивнее накапливаются у самок, в печени — у самцов. В гонадах самок судака по сравнению с самцами выше содержание этих двух компонентов, у чехони — только белка. В процессе созревания в яичниках самок судака уменьшается содержание белка и золы, в половых железах чехони обоих полов — сухого вещества и липидов.

С возрастом в мышечной ткани судака и чехони сокращается доля общей влаги и соответственно повышается доля сухого вещества; у судака содержание липидов снижается, а у чехони — возрастает; у судака содержание белка изменяется по параболе, у чехони — имеет нисходящий тренд. В печени обоих видов выявлена сходная возрастная динамика показателей обмена веществ: содержание сухого вещества и липидов уменьшается, белка и БЭВ увеличивается до определённого возраста, после чего сокращается.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН за помощь в определении возраста рыб. Отдельно хочется поблагодарить Ю.В. Герасимова, Д.П. Карабанова, М.И. Базарова, Д.Д. Павлова и М.И. Малина (ИБВВ РАН) за помощь в сборе и обработке материала.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Байдалинова Л.С., Яржомбек А.А. 2011. Биохимия сырья водного происхождения. М.: Моркнига, 510 с.
- Богоявленская М.П., Вельтищева И.Ф. 1972. Некоторые данные о возрастных изменениях в жировом и углеводном обмене трески Балтийского моря // Тр. ВНИРО. Т. 85. С. 56–62.
- Кизеветтер И.В. 1973. Биохимия сырья водного происхождения. М.: Пищ. пром-сть, 424 с.
- Клейменов И.Я. 1952. Химический и весовой состав основных промысловых рыб. М.: Пищепромиздат, 60 с.
- Клейменов И.Я. 1962. Химический и весовой состав рыб водоемов СССР и зарубежных стран. М.: Изд-во журн. "Рыб. хоз-во", 143 с.
- Коваленко Е.О. 2015. Морфобиологическая характеристика судака (*Sander lucioperca*, L.) и его роль в экосистеме Краснодарского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар: КубГУ, 24 с.
- Кожабеева Э.Б. 2008. К вопросу о состоянии естественного воспроизводства рыб на нижнем участке

- р. Сырдарьи // Матер. Междунар. конф. "Разнообразие, проблемы экологии горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее". Горно-Алтайск: Изд-во ГАГУ. С. 115–117.
- Козлов А.Н. 1972. Некоторые особенности жирового обмена мраморной нототении (*Nototenia rossi marmorata*, Fisher) в преднерестовый период // Тр. ВНИРО. Т. 85. С. 117–128.
- Коновалов А.Ф. 2004. Роль судака (*Stizostedion lucioperca* (L.)) в экосистемах крупных озер Вологодской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: ПетрГУ, 27 с.
- Костылева А.А., Флёрова Е.А. 2015. Особенности химического состава мышечной ткани леща *Abramis brama* Горьковского водохранилища // Вопр. рыболовства. Т. 16. № 4. С. 412–418.
- Кривобок М.Н., Тарковская О.И. 1964. Химическая характеристика желтоперой камбалы, трески и минтая юго-восточной части Берингова моря // Тр. ВНИРО. Т. 49. С. 257–272.
- Кривобок М.Н., Шатуновский М.И. 1971. О некоторых новых проблемах физиологии морских и проходных рыб // Там же. Т. 79. С. 63–71.
- Кузнецов В.А. 2011. Изменение биологических показателей чехони *Pelecus cultratus* в верхней части Куйбышевского водохранилища за время его существования // Уч. зап. Казан. ун-та. Т. 153. № 2. С. 262–273.
- Кулаченко В.П., Кулаченко И.В., Литвинов Ю.Н. 2011. Биологические показатели и пищевая ценность видов рыб в аквакультуре Белгородской области // Вестн. КурГСХА. Т. 2. № 2. С. 53–55.
- Курант В.З. 1984. Содержание белков и нуклеиновых кислот в тканях некоторых пресноводных рыб и их зависимость от возраста и сезона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тернополь: Терноп. ГПИ, 23 с.
- Ландышевская А.Е., Живонкина В.И. 1977. Плодовитость судака (*Lucioperca lucioperca* L.) в условиях зарегулированного стока Дона // Тр. ВНИРО. Т. 127А. С. 74–84.
- Маляревская А.Я. 1979. Обмен веществ у рыб в условиях антропогенного евтрофирования водоемов. Киев: Наук. думка, 256 с.
- Мирошниченко Д.А. 2016. Сравнительная характеристика показателей обмена веществ представителей *Clarias batrachus*, обитающих в естественных и искусственных условиях // Инновации в АПК: проблемы и перспективы. Т. 9. № 1. С. 110–114.
- Никольский Г.В. 1963. Экология рыб. М.: Высш. шк., 368 с.
- Паюта А.А. 2016. Анализ показателей обмена веществ карповых рыб, как одного из способов оценки загрязнений водных экосистем // Сет. журн. ОрелГАУ. Т. 7. № 2. С. 22–28.
- Паюта А.А., Флёрова Е.А. 2017а. Особенности химического состава скелетных мышц, печени и гонад у лещей *Abramis brama* L. разного возраста // Пробл. биологии продукт. животн. № 2. С. 38–50.
- Паюта А.А., Флёрова Е.А. 2017б. Особенности накопления продуктов обмена веществ в мышечной ткани различных половозрастных групп леща *Abramis brama* L. Рыбинского водохранилища // Вестн. АПК Верхневолжья. № 1. С. 23–28.
- Платонов В.В., Хадарцев А.А., Фридзон К.Я., Чуносков С.Н. 2014. Химический состав и биологическая активность сапропеля оз. Глубокое (Татарстан) // Вестн. нов. мед. технологий. Т. 21. № 3. С. 199–204.
- Поддубный А.Г. 1955. Некоторые данные о распределении и возрастном составе чехони Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок». Вып. 2. С. 184–191.
- Понов Н.Н. 2013. Формирование популяции судака (*Stizostedion lucioperca* (L.)) Урало-Каспийского района в современных условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: АГТУ, 22 с.
- Постнов Д.И. 2013. Закономерности формирования и рациональное использование биологических ресурсов Горьковского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград: КГТУ, 24 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Сидоров В.С. 1977. Сравнительная биохимия рыб и их гельминтов. Липиды, ферменты, белки. Петрозаводск: Изд-во Карел. филиала АН СССР, 160 с.
- Сидоров В.С. 1983. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л.: Наука, 240 с.
- Строганов Н.С. 1962. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во МГУ, 444 с.
- Фатхуллин Р.Ф. 2013. К вопросу об упитанности плотвы обыкновенной (*Rutilus rutilus*) в Куйбышевском водохранилище // Вестн. ЧувашГПУ. № 2 (78). С. 171–175.
- Флёрова Е.А. 2014. Физиолого-биохимические методы исследования рыб. Ярославль: Изд-во ЯрГСХА, 40 с.
- Шатуновский М.И. 1980. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 288 с.
- Шатуновский М.И., Богоявленская М.П., Вельтищева И.Ф., Масленникова Н.В. 1975. Исследования генеративного обмена балтийской трески // Тр. ВНИРО. Т. 96. С. 57–62.
- Шульман Г.Е. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть, 368 с.
- Bruce J.R. 1924. Changes in the chemical composition of the tissues of the herring in relation to age and maturity // Biochem. J. V. 18. № 3–4. P. 469–485.
- Coban M.Z., Sen D. 2011. Examination of liver and muscle glycogen and blood glucose levels of *Capoeta umbla* (Heckel, 1843) living in Hazar Lake and Keban Dam Lake (Elazig, Turkey) // Afr. J. Biotech. V. 10. № 50. P. 10271–10279.
- Hanna R.G.M. 1984. Proximate composition of certain Red Sea fishes // Mar. Fish. Rev. № 46 (3). P. 71–75.
- Kalay M., Sangün M.K., Ayas D., Göçer M. 2008. Chemical composition and some trace element levels of thinlip mullet, *Liza ramada* caught from Mersin Gulf // Ekoloji. V. 17. № 68. P. 11–16.
- Khawaja D.K. 1966. Biochemical composition of the muscles of some freshwater fishes during the prematurity phase // Fishery Techn. V. 3. № 2. P. 94–102.
- Ljubojevic D., Trbovic D., Lujic J. et al. 2013. Fatty acid composition of fishes from inland waters // Bulgar. J. Agric. Sci. V. 19. № 1. P. 62–71.

- Medford B.A., Mackay W.C.* 1978. Protein and lipid content of gonads, liver, and muscle of northern pike (*Esox lucius*) in relation to gonad growth // *J. Fish Res. Board Can.* V. 35. № 2. P. 213–219.
- Rao T.A.* 1967. Fat and water contents of the muscle and ovary during the maturation cycle of *Pseudosciaena aneus* (Block) and *Johnius carutta* (Bloch) // *Ind. J. Fish.* V. 14. № 1–2. P. 293–297.
- Rath S.S., Patnaik B.K.* 1981. Age-changes in basic protein contents of liver and muscle of the fresh water teleost, *Channa punctatus* // *Exp. Geront.* V. 16. P. 69–79.
- Vdovin A., Antonenko D.* 2014. Correlation between fat content and features of generative growth of arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* // *J. Coastal Life Med.* V. 2. № 9. P. 679–683.
- Venkatesan V., Gandhi V., Zacharia P.U.* 2013. Observations on the utilization of the biochemical constituents during maturation of the butterfish *Scatophagus argus* (L., 1766) from Palk Bay, south east coast of India // *Ind. J. Mar. Sci.* V. 42. № 1. P. 75–81.
- Vinogradov V.I.* 1985. Fat content of muscle, gonads and liver of silver hake (*Merluccius bilinearis*) and red hake (*Urophycis chuss*) from the continental shelf off southern New England in late winter // *NAFO Sci. Coun. Stud.* № 8. P. 57–59.
- Zaboukas N., Miliou H., Megalofonou P., Moraitou-Apostolopoulou M.* 2006. Biochemical composition of the Atlantic bonito *Sarda sarda* from the Aegean Sea (eastern Mediterranean Sea) in different stages of sexual maturity // *J. Fish Biol.* V. 69. № 2. P. 347–362.