



УДК: 639.214: 639.211.4: 639.215.44: [577.115+ 574.24]

ЛИПИДНЫЙ СОСТАВ ОРГАНОВ И ТКАНЕЙ РЫБ, ОБИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

О.Б. Васильева^{1*}, М.А. Назарова² и Н.Н. Немова¹

¹Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, Пушкинская 11, 185910 Петрозаводск, Россия; e-mail: vasil@krc.karelia.ru

²Вологодский государственный университет, Ленина 15, 160000 Вологда, Россия

РЕЗЮМЕ

В ИБ КарНЦ РАН в течение ряда лет проводятся мониторинговые исследования состояния ихтиофауны оз. Костомукшского (Карелия, Россия), являющегося захоронением хвостов – техногенных отходов переработки сырья Костомукшского ГОКа. Деятельность данного предприятия привела к изменению основных физико-химических характеристик водоема: высокой минерализации и повышенной взмученности озера. С целью определения влияния техногенных стоков на биохимический статус рыб проведен сравнительный анализ липидного и жирнокислотного состава тканей щуки *Esox lucius* Linnaeus, 1758, плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) из двух водоемов: оз. Костомукшское (54°61′30″47′, хвостохранилище Костомукшского ГОКа, опытный водоем) и оз. Каменное (64°28′30″13′, контрольный водоем). Согласно проанализированным липидным параметрам, среди изученных видов рыб наиболее устойчивой к техногенному влиянию является щука. Вероятнее всего, это объясняется особенностями ее экологии: щука, в отличие от плотвы и сига, относится к консументам более высокого порядка, и, возможно, в процессе эволюции у данного вида сформировались особые приспособительные механизмы, в том числе и на биохимическом уровне, позволяющие пластичнее адаптироваться к меняющимся условиям внешней среды. Наиболее выраженные различия в содержании липидов и жирных кислот обнаружены в печени рыб, что, возможно, определяется высокой метаболической активностью этого органа. Установленные изменения в содержании изученных компонентов в жабрах и почках рыб из техногенного водоема, вероятно, связаны с регуляцией осмотического давления и поддержанием ионообмена в условиях высокой минерализации хвостохранилища. Мышцы рыб наименее подвержены токсической нагрузке. Таким образом, степень модификации изученных показателей определяется влиянием высокоминерализованных техногенных стоков предприятия и носит как видовой, так и тканеспецифичный характер.

Ключевые слова: щука, сиг, плотва, липиды, жирные кислоты, техногенное загрязнение

THE LIPID CONTENT IN ORGANS AND TISSUES OF FISH FOUND IN LAKE CONTAMINATED BY MINING WASTES

O.B. Vasil`eva^{1*}, M.A. Nazarova² and N.N. Nemova¹

¹Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the RAS, Pushkinskaya St. 11, 185910 Petrozavodsk, Russia; e-mail: vasil@krc.karelia.ru

²Vologda State University, Lenina st. 15, 160000 Vologda, Russia

ABSTRACT

For several years in Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences carried out monitoring studies state fish fauna of Lake Kostomuksha (Karelia, Russia), which is the burial of tech-

*Автор-корреспондент / Corresponding author

nogenic waste materials of Kostomuksha ore dressing mill. The activity of the enterprise has led to a change in the basic physical and chemical characteristics of the water: high mineralization and increased turbidity in Lake Kostomuksha. Comparative analysis of contents of lipids and fatty acids in tissues pike, roach and whitefish from the two points (Lake Kostomuksha (experimental) and Lake Kamennoe (control)) was conducted to determine the effect of mining wastes on the biochemical status of fishes. According to lipids analysis, pike was the most resistant to anthropogenic influence among the studied species of fishes. This result is explained by the peculiarities of ecology pike: pike, unlike the roach and whitefish, belongs to a higher order of the consumers. Possibly, in the evolution of this species formed special adaptive mechanisms, including at the biochemical level, allowing more plastic to adapt to changing environmental conditions.

The most pronounced difference in the content of lipids and fatty acids found in fish liver, it may be connected by a high metabolic activity of this organ. Change in the content of lipid components in the gills and kidneys of fishes in the mining water was likely to be associated with the regulation of the osmotic pressure and the maintenance of ion exchange of fishes under conditions of high mineralization of tailing. The muscles of fish less vulnerable to the toxic effects. The degree of modification of the studied parameters was depended on influence of highly technological enterprises and waste is a specific and tissue-specific in nature.

Key words: pike, whitefish, roach, lipids, fatty acids, industrial pollution

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время деятельность человека является одним из наиболее значимых экологических факторов, приводящих к трансформации экосистем внутренних водоемов. В зависимости от характера и степени техногенного загрязнения реакция гидробионтов может варьировать от неспецифического ответа, носящего адаптивный характер, до патологических изменений, возможно, необратимых, вплоть до гибели организма, поэтому, как никогда, актуальной становится проблема выбора наиболее информативных биологических критериев оценки состояния рыб, объективно отражающих уровень техногенной нагрузки на водные экосистемы. Известно, что эколого-биохимическое тестирование является одним из наиболее универсальных инструментов для исследования механизмов развития приспособительных реакций у рыб в ответ на токсическое воздействие (Немова и Высоцкая [Nemova and Vysotskaya] 2004).

Среди широкого спектра биохимических параметров, используемых в качестве биоиндикаторов, следует выделить липидные показатели, которые благодаря своей гетерогенности играют важную роль в развитии адаптивного ответа у рыб при антропогенном воздействии (Nochachka and Somero 2002; Tocher 2003). Общие липиды (ОЛ) в зависимости от выполняемых ими функций можно подразделить на запасные и структурные. К запасным липидам относятся триацилглицерины (ТАГ) – энергетические субстраты клетки,

накопление или снижение содержания которых в первую очередь зависит от интенсивности аэробных процессов. Фосфатидилхолин (ФХ) и фосфатидилэтаноламин (ФЭА), а также холестерин (ХС) являются основными компонентами биологических мембран и выполняют не только структурообразующую функцию, но и влияют на жидкость бислоя, тем самым определяя функциональную активность многих мембран-связанных ферментов (Nochachka and Somero 2002; Zaman et al. 2008). Минорные фосфолипиды, такие как фосфатидилинозитол (ФИ), фосфатидилсерин (ФС) и лизофосфатидилхолин (ЛФХ), относятся к биоэфекторам и выполняют моделирующую функцию в биомембранах (Tocher et al. 2008). Фосфолипиды и жирные кислоты можно охарактеризовать как наиболее чувствительные реагирующие компоненты клетки, изменяющие свою концентрацию в органах и тканях рыб уже на ранних этапах влияния различных факторов среды (Zain 2011).

В ИБ КарНЦ РАН в течение ряда лет проводятся мониторинговые исследования состояния ихтиофауны оз. Костомукшского, являющегося захоронением «хвостов» – техногенных отходов переработки сырья Костомукшского ГОКа. Деятельность данного предприятия привела к изменению основных физико-химических характеристик водоема: высокой минерализации и повышенной взмученности озера (Табл. 1). С целью определения влияния техногенных стоков на биохимический статус рыб проведен сравнительный

Таблица 1. Гидрохимическая характеристика оз. Костомукшское и оз. Каменное (Лозовик и Кулакова [Lozovik and Kulakova] 2012).

Table 1. The hydrochemical characteristics of Lake Kostomukshskoe and Lake Kamennoe (Lozovik and Kulakova 2012).

Показатели Indicators	Озеро	Озеро
	Костомукшское Lake Kostomukshskoe	Каменное Lake Kamennoe
pH	7.8–8.4	5.9–6.0
Взвешенные частицы, мг/л Suspended particles, mg/L	3.0–5.8	0.3–1.8
K ⁺ , мг/л K ⁺ , mg/L	145.0–160.0	0.3–0.5
Na ⁺ , мг/л Na ⁺ , mg/L	15.0–20.0	0.7–1.0
HCO ₃ ⁻ , мг/л HCO ₃ ⁻ , mg/L	145.0–150.0	4.3–9.4
SO ₄ ²⁻ , мг/л SO ₄ ²⁻ , mg/L	300.0–421.0	1.9–6.0
Li, мкг/л Li, µg/L	96.0–100.0	0.2–0.3
Fe, мкг/л Fe, µg/L	0.3	0.1
Ni, мкг/л Ni, µg/L	5.0–20.0	0.2
Mn, мкг/л Mn, µg/L	190.0–210.0	10.0–22.0

анализ липидного и жирнокислотного состава тканей щуки, сига и плотвы из двух водоемов озерно-речной системы Кенти: оз. Костомукшское (54°61' 30"47') (хвостохранилище Костомукшского ГОКа) и оз. Каменное (64°28' 30"13') (контрольный водоем).

Сокращения учреждений. ВоГУ (VSU) – Вологодский государственный университет, (Вологда, Россия); ИБ КарНЦ РАН (IB KarRC RAS) – Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Россия).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 2011–2013 гг. проводили сбор проб органов и тканей щуки *Esox lucius* Linnaeus, 1758, плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) сига *Coregonus*

lavaretus (Linnaeus, 1758) из двух водоемов: оз. Костомукшское (хвостохранилище Костомукшского ГОКа, опытный водоем) и оз. Каменное (контрольный водоем). Ростовые характеристики рыб, а также число рыб, отловленных для липидного и жирнокислотного анализов их органов и тканей приведены в Табл. 2.

Образцы печени, жабр, почек и мышц рыб массой 0.3–0.5 г фиксировали 5 мл смеси хлороформ:метанол (2:1 по объему). Экстракцию общих липидов из зафиксированного материала проводили по методу Фолча (Folch et al. 1957). Общие липиды разделяли методом тонкослойной хроматографии восходящим способом в системе растворителей: петролейный эфир: диэтиловый эфир: уксусная кислота (в соотношении 90:10:1 по объему) при комнатной температуре. Концентрацию липидов определяли стандартными спектрофотометрическими методами (Сидоров и др. [Sidorov et al.] 1972; Engelbrecht 1974). Анализ отдельных фракций фосфолипидов был проведен с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) в изократическом режиме на жидкостном хроматографе «Стайер» («Аквилон», Россия). Фракционирование фосфолипидов производили по методу, предложенному Arduini et al. (1996) в стальной колонке (250×4 мм), заполненной сорбентом Nucleosil 100-7 («Элсико», Россия). Подвижная фаза (элюент) состояла из смеси растворителей – ацетонитрил: гексан: метанол: фосфорная кислота (918:30:30:17.5 по объему). Скорость потока элюента – 1.0 мл/мин. Детектором служил УФ-спектрофотометр с длиной волны 206 нм. Для анализа жирных кислот общие липиды подвергали прямому метилированию путем добавления к данным компонентам 2 мл метанола, 0.1 мг бегеновой 22:0 кислоты (в качестве внутреннего стандарта) и 0.2 мл хлористого ацетила, служащего катализатором реакции (Цыганов [Tsyganov] 1971). Полученную смесь нагревали в течение 2 ч при температуре 70 °С. Полученные метиловые эфиры жирных кислот разделяли на хроматографе «Хроматэк Кристалл-5000.1» (Россия) с пламенно-ионизационным детектором, с использованием колонок Zebtron ZB-FFAP (внутренний диаметр – 0.32 мм, длина – 50 м). В качестве подвижной фазы служил азот, скорость потока газа 50 мл/мин. Режим разделения – изотермический при температуре термостата колонок 210±1 °С, температуре детек-

Таблица 2. Возраст и линейно-весовые параметры рыб из оз. Каменное и оз. Костомукшское.**Table 2.** Age and length-weight parameters of fishes from Kamennoe Lake and Kostomukshskoe Lake.

Показатели Indicators	Щука Pike		Сиг Whitefish		Плотва Roach	
	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe
Озеро Lake						
n	18	22	25	27	20	24
Возраст рыб Age	4+–5+	4+–5+	4+–5+	4+–5+	4+–5+	4+–5+
Масса рыб, г Weight, g	832.2–928.3	488.4–625.3	97.6–145.2	91.8–112.7	38.4–52.3	31.5–48.0
Длина рыб, см Length, cm	48.9–54.3	36.2–44.1	22.9–26.8	19.1–25.0	13.1–14.8	12.3–14.2

тора 250 ± 2 °C и температуре испарителя 240 ± 2 °C. Идентификацию метиловых эфиров жирных кислот проводили путем сравнения времени выхода пиков экспериментальных образцов и стандартных растворов метиловых эфиров жирных кислот («Supelco»). Количественный анализ метиловых эфиров жирных кислот проводили при помощи компьютерной программы по обработке хроматограмм «Хроматэк Аналитик». Проверка нормальности распределения данных по липидным показателям была проведена с помощью критерия Колмогорова-Смирнова. Поскольку большинство полученных значений не соответствовало нормальному закону распределения, сравнение двух выборок осуществляли с использованием непараметрического критерия Вилкоксона-Манна-Уитни ($p \leq 0.05$) (Гублер и Генкин [Gubler and Genkin] 1989). Достоверными считались различия при $p < 0.05$.

Камеральную обработку проб проводили на оборудовании центра коллективного пользования Института биологии Карельского научного центра Российской академии наук.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ липидного состава печени изученных рыб из оз. Каменное и оз. Костомукшское (хвостохранилище) показал достоверные различия в содержании липидных компонентов у сига и плотвы (Табл. 3). Более высокое содержание липидов в печени сигов из хвостохранилища обусловлено возрастанием доли триацилглицеринов (ТАГ), причем накопление запасных

липидов (ТАГ и эфиров холестерина) выявлено не только у сигов, но и у других исследованных рыб из опытного водоема, хотя и в гораздо меньшей степени (Табл. 3).

Биохимические механизмы адаптаций рыб при техногенном воздействии прежде всего связаны с изменением функционирования биологических мембран, одним из показателей которого является соотношение структурных липидов – холестерина и фосфолипидов (ФЛ) (индекс Дьердии). Обнаружены различия ($p \leq 0.05$) в содержании данных компонентов в печени сига и плотвы из двух водоемов: снижение доли фосфолипидов и возрастание уровня холестерина, что соответствует большему значению индекса Дьердии в печени рыб из хвостохранилища Костомукшского ГОКа по сравнению с контролем. Более высокий уровень холестерина в печени рыб из опытного водоема, возможно, также связан с индукцией синтеза стероидных компонентов при неблагоприятном воздействии внешней среды. Согласно литературным данным, влияние техногенного загрязнения на метаболизм печени рыб приводит к ингибированию ферментов ЦТК и, как следствие, увеличению концентрации ацетил-КоА, который поступает на синтез холестерина и жирных кислот, что с возрастом может привести к стеаторозу и жировому перерождению печени рыб (Katti and Sathyanesan 1983; Prasada and Ramana 1984; Speranza and Colombo 2009).

Различия в содержании фосфолипидов в печени рыб из двух водоемов характеризуются не только количественным, но и качественным составом. Обнаружен низкий уровень основ-

Таблица 3. Содержание липидов (% сухой массы) и жирных кислот (% суммы) в печени рыб.
Table 3. Content of lipids (% dry weight) and fatty acids (% total fatty acids) in liver of fishes.

Показатели Indicators	Щука Pike		Сиг Whitefish		Плотва Roach		
	Озеро Lake	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe
Общие липиды Total lipids		18.2±2.4	18.1±1.6	16.5±0.7	20.5±2.8*	10.5±1.9	11.5±1.4
Фосфолипиды Phospholipids		12.3±2.1	10.3±1.5	11.5±1.3	5.8±1.1*	6.5±0.7	4.2±0.4*
Триацилглицерины Triacylglycerols		2.7±0.3	3.4±0.4*	2.3±0.4	10.5±2.1*	1.4±1.3	2.6±0.3*
Холестерин Cholesterol		2.3±0.4	2.6±0.2	2.5±0.3	3.8±1.2*	1.9±0.4	3.1±0.4*
Эфиры холестерина Cholesterol esters		1.1±0.5	1.8±0.3	0.1±0.04	0.3±0.1*	0.8±0.5	1.7±0.3*
Холестерин / фосфолипиды Cholesterol / phospholipids		0.2±0.1	0.3±0.05	0.2±0.1	0.7±0.1*	0.3±0.1	0.7±0.05*
Фосфатидилинозитол Phosphatidylinositol		0.39±0.09	0.32±0.10	0.27±0.01	0.28±0.01*	0.08±0.05	0.1±0.05
Фосфатидилсерин hosphatidylserine		0.41±0.06	0.43±0.08	0.19±0.01	0.17±0.01*	0.14±0.02	0.08±0.03*
Фосфатидилэтаноламин Phosphatidylethanolamine		3.46±0.08	2.38±0.11*	2.26±0.13	0.97±0.15*	1.47±0.09	0.72±0.04*
Фосфатидилхолин Phosphatidylcholine		7.59±1.11	4.93±0.08*	8.28±1.20	2.8±1.15*	4.46±0.07	2.15±0.09*
Лизофосфатидилхолин Lysophosphatidylcholine		0.19±0.02	0.75±0.11*	0.18±0.04	0.59±0.08*	0.14±0.01	0.33±0.03*
Сфингомиелин Sphingomyelin		0.14±0.01	0.21±0.01*	0.14±0.02	0.33±0.04*	0.14±0.01	0.18±0.01
Неидентифицированные фосфолипиды Unidentified phospholipids		0.12±0.02	1.33±0.11*	0.19±0.04	0.65±0.02*	0.08±0.02	0.66±0.15*
Фосфатидилхолин / фосфатидилэтаноламин Phosphatidylcholine / Phosphatidylethanolamine		2.2±0.1	2.1±0.1	3.8±0.1	3.0±0.1*	3.0±0.2	3.1±0.1
Фосфатидилхолин / лизофосфатидилхолин Phosphatidylcholine / Lysophosphatidylcholine		39.6±2.3	6.6±1.3*	46.0±4.5	4.8±1.1*	31.9±1.5	6.5±2.2*
16:0 пальмитиновая кислота 16: 0 palmitic acid		24.3±0.9	21.1±1.1*	23.1±0.8	19.6±0.7*	22.5±1.2	18.7±2.2*
Сумма насыщенных кислот Saturated acids		36.8±3.3	31.4±1.2*	33.2±1.3	27.6±2.7*	34.8±2.5	26.4±2.2*
18:1(n-9) олеиновая кислота 18: 1 (n-9) oleic acid		20.2±1.5	22.9±3.0	21.9±3.3	31.7±2.6*	27.9±1.9	38.4±3.1*
Сумма моноеновых кислот Monoenic acid		43.9±1.9	47.6±2.3*	42.5±2.6	56.8±3.1*	44.3±1.5	57.6±2.1*
18:2 (n-6) линолевая кислота 18: 2 (n-6) linoleic acid		4.3±0.6	4.2±0.4	2.9±0.3	1.6±0.5*	2.7±0.5	1.5±0.3*

Таблица 3. Продолжение
Table 3. Continued

Показатели Indicators	Щука Pike		Сиг Whitefish		Плотва Roach	
	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe
Озеро Lake						
20:4 (n-6) арахидоновая кислота 20: 4 (n-6) arachidonic acid	1.9±0.3	2.1±0.4	1.9±0.3	2.4±0.2	2.0±0.1	2.4±0.2*
Сумма n-6 ПНЖК n-6 PUFAs	8.0±0.4	9.2±0.9	9.5±1.2	4.6±0.5*	7.8±0.4	5.0±1.0*
18:3 (n-3) линоленовая кислота 18: 3 (n-3) linolenic acid	1.4±0.5	1.8±0.8	0.9±0.1	0.6±0.1*	1.0±0.2	0.6±0.1*
20:5 (n-3) эйкозапентаеновая кислота 20: 5 (n-3) eicosapentaenoic acid	2.4±0.3	2.6±0.7	2.5±0.8	2.7±0.3	2.4±0.4	2.3±0.8
22:6(n-3) докозагексаеновая кислота 22: 6 (n-3) docosahexaenoic acid	3.1±0.5	3.6±1.1	6.4±0.3	4.2±0.5*	5.8±0.9	3.9±0.6*
Сумма n-3 ПНЖК n-3 PUFAs	9.4±0.9	10.2±1.5	12.4±0.9	10.1±0.5*	11.1±0.7	9.3±1.1*
Сумма ПНЖК PUFAs	19.3±2.3	21.0±1.8	24.3±0.3	15.6±2.6*	20.9±1.2	16.0±2.1*
n-6 PUFAs /n-3 PUFAs	0.9±0.2	0.9±0.4	0.8±0.1	0.5±0.1*	0.7±0.05	0.5±0.1*

Примечание: * – отличие от контроля достоверно при $p \leq 0.05$.

Note: * – differences from control significant at $p \leq 0.05$.

ных фосфолипидов (фосфатидилхолина (ФХ) и фосфатидилэтаноламина (ФЭА)) и более высокое содержание сфингомиелина (СФМ) и лизофосфатидилхолина (ЛФХ) в печени рыб из хвостохранилища. Известно, что данные модификации связаны с жировой дистрофией печени (Schlemmer et al. 2005; Marí and Fernández-Checa 2007; Tessari et al. 2009). Лизофосфатидилхолин играет моделирующую роль в биомембранах и в небольших концентрациях выполняет медиаторную функцию, однако значительное возрастание доли ЛФХ по отношению к своему метаболическому предшественнику (ФХ/ЛФХ) может свидетельствовать о деструкции биомембран гепатоцитов. Следует отметить высокое количество неидентифицированных фосфолипидов у рыб из хвостохранилища (Табл. 3), и, учитывая, что в состав данной группы соединений входят лизированные и окисленные ФЛ, можно предположить об активизации ПОЛ в печени рыб из водоема, подверженного антропогенной нагрузке. Хотелось бы обратить внимание, что различия в фосфолипидном спектре установлены не только у сига и плотвы, но и у щуки, хотя сравнение общих липидов в печени щук из исследованных водо-

емов достоверных отличий не выявило (Табл. 3). Вероятно, данный факт свидетельствует о большей чувствительности состава индивидуальных ФЛ к изучаемым влияниям.

Анализ жирнокислотного состава печени рыб из опытного и контрольного водоемов показал значительные различия в соотношении основных групп жирных кислот (ЖК) у сига и плотвы. Установлен более низкий уровень полиеновых жирных кислот (ПНЖК) в печени данных видов рыб из хвостохранилища (Табл. 3). Снижение соотношения сумм семейств n-6 и n-3 жирных кислот во многом определяет изменение жидкостных свойств биомембран гепатоцитов. Содержание моноеновых ЖК значительно преобладало в печени сига из хвостохранилища, по сравнению с контролем (13,3 и 3,1 мг/г, соответственно) и положительно коррелировало с уровнем ТАГов ($r=0,98$; $p \leq 0,05$). Вероятно, это связано с тем, что именно моноеновые ЖК преимущественно входят в состав триацилглицеринов, которые с возрастом накапливаются в печени рыб. Достоверно низкое содержание эссенциальных ЖК в печени сига и плотвы из техногенного озера (Табл. 3), свидетельствует о недостаточном поступлении

Таблица 4. Содержание липидов (% сухой массы) и жирных кислот (% суммы) в жабрах рыб.
Table 4. Content of lipids (% dry weight) and fatty acids (% total fatty acids) in gills of fishes.

Показатели Indicators	Щука Pike		Сиг Whitefish		Плотва Roach		
	Озеро Lake	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe
Общие липиды Total lipids		7.8±1.1	7.9±1.4	10.3	13.0±1.4	10.8±1.9	10.0±0.7
Фосфолипиды Phospholipids		4.8±0.8	4.3±1.1	6.8	7.0±0.6*	3.8±1.3	3.1±0.5
Триацилглицерины Triacylglycerols		0.3±0.3	0.8±0.3*	0.5	3.3±0.7*	2.7±0.3	4.7±0.2*
Холестерин Cholesterol		2.5±0.2	1.9±0.1*	2.3	1.4±0.2*	2.6±0.2	1.6±0.4*
Эфиры холестерина Cholesterol esters		0.2±0.1	0.9±0.1*	0.1	1.3±0.2*	1.7±0.4	0.5±0.2*
Холестерин / фосфолипиды Cholesterol / Phospholipids		0.5±0.03	0.4±0.1	0.3	0.2±0.02*	0.7±0.1	0.5±0.1
Фосфатидилинозитол Phosphatidylinositol		0.31±0.1	0.19±0.4*	0.14±0.05	0.04±0.04*	0.05±0.03	0.03±0.03
Фосфатидилсерин Phosphatidylserine		0.08±0.04	0.18±0.05*	0.07±0.04	0.25±0.1*	0.04±0.01	0.08±0.02*
Фосфатидилэтаноламин Phosphatidylethanolamine		0.13±0.05	0.2±0.06	1.31±0.14	2.04±0.13*	0.54±0.09	0.69±0.07*
Фосфатидилхолин Phosphatidylcholine		4.03±0.06	2.9±0.11*	4.58±0.15	3.13±0.22*	2.97±0.15	1.92±0.12*
Лизофосфатидилхолин Lysophosphatidylcholine		0.11±0.02	0.62±0.06*	0.29±0.03	0.73±0.07*	0.11±0.05	0.18±0.09
Сфингомиелин Sphingomyelin		0.11±0.03	0.11±0.06	0.21±0.08	0.09±0.03	0.07±0.05	0.04±0.01
Неидентифицированные фосфолипиды Unidentified phospholipids		0.05±0.03	0.11±0.06	0.21±0.03	0.47±0.04*	0.03±0.01	0.17±0.02*
Фосфатидилхолин / фосфатидилэтаноламин Phosphatidylcholine / Phosphatidylethanolamine		31.0±2.3	14.5±3.1*	3.5±0.9	1.5±0.5*	5.5±0.3	2.8±0.9*
Фосфатидилхолин / лизофосфатидилхолин Phosphatidylcholine / Lysophosphatidylcholine		36.6±1.9	4.9±0.7*	15.8±1.5	4.4±0.7*	29.7±1.8	10.7±0.9*
16:0 пальмитиновая кислота 16: 0 palmitic acid		24.9±3.1	20.7±1.6	22.7±2.2	21.4±3.5	20.7±0.9	19.8±1.3
Сумма насыщенных кислот Saturated acids		39.9±2.2	32.1±1.1*	35.7±0.9	22.2±2.3*	32.1±2.0	24.6±1.1*
18:1(п-9) олеиновая кислота 18: 1 (n-9) oleic acid		19.6±0.8	18.8±1.3	20.1±0.9	23.9±2.4	22.3±1.9	24.0±2.5
Сумма моноеновых кислот Monoenic acid		38.1±3.4	38.2±1.3	41.1±1.5	49.4±1.0*	42.4	48.4*
18:2 (п-6) линолевая кислота 18: 2 (n-6) linoleic acid		2.5±0.4	2.9±0.7	2.8±0.3	3.1±0.4	2.7±0.4	2.9±0.5

Таблица 4. Продолжение
Table 4. Continued

Показатели Indicators	Щука Pike		Сиг Whitefish		Плотва Roach		
	Озеро Lake	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe
20:4 (n-6) арахидоновая кислота 20: 4 (n-6) arachidonic acid		3.7±1.1	6.6±0.3*	2.7±0.8	5.6±0.4*	2.5±0.1	4.3±0.8*
Сумма n-6 ПНЖК n-6 PUFAs		9.1±2.3	11.8±1.9	6.0±0.7	10.1±1.1*	5.8±1.1	9.7±0.7*
18:3 (n-3) линоленовая кислота 18: 3 (n-3) linolenic acid		0.6±0.4	0.8±0.3	1.0±0.4	1.4±0.7	0.8±0.3	1.1±0.4
20:5 (n-3) эйкозапентаеновая кислота 20: 5 (n-3) eicosapentaenoic acid		2.1±0.2	4.1±0.4*	2.3±0.3	2.6±0.9	2.5±0.5	2.9±0.3
22:6(n-3) докозагексаеновая кислота 22: 6 (n-3) docosahexaenoic acid		5.1±1.5	6.5±1.2	5.1±0.4	3.4±0.3*	5.0±0.3	3.2±0.5*
Сумма n-3 ПНЖК n-3 PUFAs		10.9±2.3	12.3±1.0	11.6±1.2	10.3±0.8	12.3±2.1	10.8±1.2
Сумма ПНЖК PUFAs		22.0±1.5	29.7±0.9*	23.2±1.2	28.4±0.9*	25.5±0.6	27.0±0.4*
n-6 PUFAs / n-3 PUFAs		0.8±0.2	0.8±0.3	0.5±0.1	1.0±0.2*	0.5±0.1	0.9±0.1*

Примечание: * – отличие от контроля достоверно при $p \leq 0.05$.

Note: * – differences from control significant at $p \leq 0.05$.

линолевой и линоленовых кислот в составе пищи, и, возможно, определяется различием в кормовых базах исследуемых водоемов. В печени щук можно отметить только более низкое относительное содержание насыщенных ЖК у рыб хвостохранилища, которое компенсируется соответствующим повышением доли моноеновых ЖК (Табл. 3).

Таким образом, установленные различия в составе индивидуальных ФЛ, соотношении n-6 ПНЖК/n-3 ПНЖК и индекса Дьердьи свидетельствуют об изменении проницаемости биомембран печени сигов и плотвы из хвостохранилища, и, как следствие, снижении функциональной активности мембрансвязанных ферментов и клеточных рецепторов, а также уменьшении скорости транспорта ионов, метаболитов и воды. Данные модификации связаны со снижением аэробного метаболизма в гепатоцитах (Чурова и др. [Churova et al.] 2011; Churova et al. 2014) и сопровождаются накоплением запасных липидов – триацилглицеринов, что в дальнейшем приводит к дисфункции печени и ее жировому перерождению. Согласно анализу липидных показателей печени щук из двух водоемов установленные различия носят адаптивный характер.

У пресноводных рыб, обитающих в гипотоничной среде, вода проникает в организм через жабры, кожу и перорально с пищей. Для предупреждения обводнения организма в почках хорошо развит фильтрационный аппарат (многочисленные клубочки и каналы) и выделяется большое количество гипотоничной мочи. Потеря солей компенсируется реабсорбцией их в дистальных почечных канальцах, а также проникновением через жабры и поступлением с кормом (Анисимова и Лавровский [Anisimova and Lavrovskiy] 1983). Высокая минерализация хвостохранилища Костомукшского ГОКа создает непривычную (гипертоничную) среду обитания для пресноводных рыб, что влияет прежде всего на функционирование их жабр и почек, регулирующих водно-солевой баланс организма.

Сравнительный анализ состава общих липидов жабр и почек у всех изученных видов рыб достоверных различий не выявил (Табл. 4, 5), однако установлены изменения в концентрации как запасных, так и структурных компонентов.

Показано повышенное содержание ($p \leq 0.05$) триацилглицеринов в жабрах рыб из хвостохранилища по сравнению с контролем. Важнейшим

Таблица 5. Содержание липидов (% сухой массы) и жирных кислот (% суммы) в почках рыб.
Table 5. Content of lipids (% dry weight) and fatty acids (% total fatty acids) in kidneys of fishes.

Показатели Indicators	Щука Pike		Сиг Whitefish		Плотва Roach		
	Озеро Lake	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe
Общие липиды Total lipids		13.2±0.3	11.6±1.4	14.5±1.5	16.1±0.5	17.0±2.6	15.6±1.1
Фосфолипиды Phospholipids		8.0±0.4	7.3±2.4	9.6±0.9	10.2±0.3	7.0±1.3	6.8±0.7
Триацилглицерины Triacylglycerols		0.3±0.1	0.4±0.4	1.3±0.3	3.6±0.6*	3.2±0.9	5.0±0.8*
Холестерин Cholesterol		4.1±0.1	2.8±0.8*	3.4±0.4	2.2±0.8*	4.2±0.5	3.1±0.5*
Эфиры холестерина Cholesterol esters		0.8±0.3	1.1±0.5	0.2±0.1	0.1±0.02	2.6±0.6	0.7±0.3*
Холестерин / фосфолипиды Cholesterol / phospholipids		0.5±0.03	0.4±0.3	0.4±0.01	0.2±0.02*	0.6±0.3	0.5±0.05
Фосфатидилинозитол Phosphatidylinositol		0.09±0.04	0.08±0.03	0.05±0.02	0.04±0.02	0.06±0.02	0.05±0.02
Фосфатидилсерин Phosphatidylserine		0.27±0.01	0.21±0.01*	0.11±0.02	0.49±0.03*	0.08±0.02	0.16±0.03*
Фосфатидилэтаноламин Phosphatidylethanolamine		0.62±0.15	1.03±0.21*	1.85±0.34	3.67±0.14*	0.97±0.28	1.06±0.14
Фосфатидилхолин Phosphatidylcholine		6.48±0.27	4.73±0.44*	6.29±0.44	4.72±0.14*	5.42±0.81	4.71±0.39
Лизофосфатидилхолин Lysophosphatidylcholine		0.43±0.11	0.64±0.09*	0.32±0.11	0.86±0.21*	0.22±0.13	0.43±0.22*
Сфингомиелин Sphingomyelin		0.09±0.03	0.32±0.11*	0.29±0.02	0.32±0.01*	0.24±0.12	0.21±0.09
Неидентифицированные фосфолипиды Unidentified phospholipids		0.02±0.01	0.29±0.04*	0.71±0.03	0.1±0.01*	0.06±0.03	0.18±0.01*
Фосфатидилхолин / фосфатидилэтаноламин Phosphatidylcholine / Phosphatidylethanolamine		11.1±1.1	4.6±0.9*	3.4±0.7	1.3±0.4*	5.6±0.9	4.4±1.1
Фосфатидилхолин / лизофосфатидилхолин Phosphatidylcholine / Lysophosphatidylcholine		15.1±1.5	7.4±0.7*	19.7±2.5	5.5±1.0*	27.0±4.2	11.0±0.8*
16:0 пальмитиновая кислота 16: 0 palmitic acid		26.2±3.1	26.0±1.6	27.6±4.2	27.4±2.3	26.9±0.9	25.2±3.1
Сумма насыщенных кислот Saturated acids		41.6±0.9	44.1±1.2*	41.0±0.7	38.9±1.0*	40.1±2.1	36.7±0.9*
18:1(n-9) олеиновая кислота 18: 1 (n-9) oleic acid		17.0±1.4	17.5±2.3	19.7±2.2	22.9±3.1	20.4±0.9	22.0±2.4
Сумма моноеновых кислот Monoenic acid		34.7±3.1	33.7±1.4	43.4±4.2	43.7±0.9	41.6±1.4	42.1±1.6
18:2 (n-6) линолевая кислота 18: 2 (n-6) linoleic acid		2.2±0.5	2.3±0.5	2.3±0.4	2.5±0.7	2.2±0.8	2.4±0.6
20:4 (n-6) арахидоновая кислота 20: 4 (n-6) arachidonic acid		4.4±0.9	4.6±0.8	1.0±0.4	1.1±0.3	0.9±0.5	0.9±0.2

Таблица 5. Продолжение
Table 5. Continued

Показатели Indicators	Щука Pike		Сиг Whitefish		Плотва Roach		
	Озеро Lake	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe
Сумма n-6 ПНЖК n-6 PUFAs		8.5±0.5	8.7±1.5	4.9±0.9	4.7±0.5	4.7±0.4	4.8±1.3
18:3 (n-3) линоленовая кислота 18: 3 (n-3) linolenic acid		0.6±0.4	0.5±0.2	0.5±0.1	0.6±0.2	0.5±0.2	0.5±0.1
20:5 (n-3) эйкозапентаеновая кислота 20: 5 (n-3) eicosapentaenoic acid		2.4±0.9	2.7±1.0	3.4±1.2	4.2±0.9	3.2±0.8	4.0±0.6
22:6(n-3) докозагексаеновая кислота 22: 6 (n-3) docosahexaenoic acid		6.9±1.3	7.2±0.9	2.2±0.4	2.3±0.4	2.6±1.0	2.4±0.4
Сумма n-3 ПНЖК n-3 PUFAs		13.3±2.4	13.0±1.6	8.5±1.3	9.1±1.6	8.8±0.9	9.5±1.3
Сумма ПНЖК PUFAs		23.7±1.9	22.2±3.1	15.6±0.8	17.4±0.7*	18.3±1.7	21.2±2.5
n-6 PUFAs / n-3 PUFAs		0.6±0.1	0.7±0.1	0.8±0.2	0.9±0.1	0.5±0.1	0.5±0.1

Примечание: * – отличие от контроля достоверно при $p \leq 0.05$.

Note: * – differences from control significant at $p \leq 0.05$.

условиям оптимального газообмена является постоянная проточность воды в жабрах, однако повышенная взмученность хвостохранилища способствует механическому забиванию тычинок жабр мелкодисперсной взвесью, приводящему к уменьшению оксигенации ткани и снижению аэробного обмена; как следствие, происходит накопление одного из основных субстратов окисления – триацилглицеринов – в жабрах рыб (Моисеенко [Moiseenko] 2009). Вероятно, недостаток поступления кислорода определяет и низкое содержание холестерина (ХС) в жабрах рыб из хвостохранилища (Табл. 4), поскольку его количество в клеточных мембранах во многом зависит от уровня кислорода (Ночачка and Somero 2002). Снижение ХС в почках и жабрах влияет на изменение микровязкости биомембран, что может привести к нарушению осморегуляторной функции данных органов. Подобные модификации липидных компонентов при влиянии техногенного загрязнения были установлены и в ранее проведенных исследованиях (Tkatcheva et al. 2004; Zaman et al. 2008), что позволяет уверенно использовать данные параметры как критерий оценки токсического воздействия на организм.

Значительные различия выявлены в спектре фосфолипидного и жирнокислотного состава

почек и жабр рыб из двух водоемов (Табл. 4, 5). Снижение соотношений фосфатидилхолина к фосфатидилэтаноламину и насыщенных жирных кислот к полиненасыщенным в жабрах рыб из хвостохранилища указывает на увеличение жидкостности биомембран и, как следствие, изменение их проницаемости. Также установлены различия в концентрации минорных фосфолипидных компонентов – фосфатидилсерина и фосфатидилинозитола, выполняющих биоэффекторную функцию и оказывающих влияние на активность ферментов (Ночачка and Somero 2002; Else et al. 2003). Суммарный эффект изменений данных показателей в почках и жабрах рыб из хвостохранилища приводит к снижению активности Na/K-АТФазы (Crocket 1999), которая обеспечивает поддержание электрохимического и осмотического потенциалов, необходимых для нормального функционирования клеток. Фермент играет ключевую роль в генерации возбуждения и регуляции клеточного метаболизма, сопряженных с ионными градиентами (Болдырев и Мельгунов [Boldyrev and Mel'gunov] 1985; Кравцов и Алексеев [Kravtsov and Alekseenko] 1990), и снижение его активности может привести к нарушению осморегуляторной функции жабр и почек рыб.

Таблица 6. Содержание липидов (% сухой массы) и жирных кислот (% суммы) в мышцах рыб.
Table 6. Content of lipids (% dry weight) and fatty acids (% total fatty acids) in muscle of fishes.

Показатели Indicators	Щука Pike		Сиг Whitefish		Плотва Roach		
	Озеро Lake	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe
Общие липиды Total lipids		4.3±0.7	4.6±1.3	5.5±1.1	5.9±0.4	4.2±1.3	4.9±0.8
Фосфолипиды Phospholipids		3.0±0.6	3.3±0.9	2.8±1.8	3.2±0.2	2.4±0.2	2.6±0.8
Триацилглицерины Triacylglycerols		0.4±0.1	0.3±0.2	1.1±0.6	0.9±0.4	0.9±0.2	1.1±0.1
Холестерин Cholesterol		0.8±0.4	0.8±0.6	1.3±0.4	1.2±0.1	0.7±0.1	0.8±0.2
Эфиры холестерина Cholesterol esters		0.1±0.1	0.2±0.1	0.3±0.1	0.3±0.1	0.2±0.1	0.4±0.3
Холестерин / фосфолипиды Cholesterol / Phospholipids		0.3±0.1	0.2±0.1	0.5±0.2	0.4±0.1	0.3±0.03	0.3±0.1
Фосфатидилинозитол Phosphatidylinositol		0.06±0.02	0.04±0.01	0.15±0.04	0.16±0.08	0.08±0.06	0.09±0.02
Фосфатидилсерин Phosphatidylserine		0.05±0.01	0.06±0.02	0.07±0.01	0.09±0.02	0.06±0.02	0.07±0.03
Фосфатидилэтаноламин Phosphatidylethanolamine		0.48±0.22	0.59±0.14	0.66±0.12	0.88±0.11*	0.44±0.21	0.52±0.09
Фосфатидилхолин Phosphatidylcholine		2.33±0.09	2.51±0.11	1.88±0.13	1.98±0.24	1.74±0.18	1.77±0.21
Лизофосфатидилхолин Lysophosphatidylcholine		0.05±0.02	0.03±0.02	0.02±0.01	0.03±0.01	0.03±0.01	0.05±0.02
Сфингомиелин Sphingomyelin		0.01±0.01	0.01±0.01	0.02±0.01	0.03±0.01	0.03±0.02	0.05±0.01
Неидентифицированные фосфолипиды Unidentified phospholipids		0.03±0.01	0.07±0.03	0.01±0.01	0.03±0.01	0.02±0.02	0.08±0.05
Фосфатидилхолин / фосфатидилэтаноламин Phosphatidylcholine / Phosphatidylethanolamine		4.9±1.2	4.3±0.8	2.9±1.0	2.3±0.6	4.0±1.3	3.5±0.9
Фосфатидилхолин / лизофосфатидилхолин Phosphatidylcholine / Lysophosphatidylcholine		46.6±17.3	83.7±8.1	94.0±9.3	66.0±4.5*	58.0±4.7	35.4±2.5*
16:0 пальмитиновая кислота 16: 0 palmitic acid		18.8±1.2	16.9±3.5	21.1±1.1	20.6±4.1	20.9±0.9	19.3±2.5
Сумма насыщенных кислот Saturated acids		27.5±2.7	25.6±1.6	28.8±3.4	29.4±1.8	27.5±0.7	28.0±3.1
18:1(n-9) олеиновая кислота 18: 1 (n-9) oleic acid		13.0±0.8	12.1±0.6	11.7±0.7	17.2±1.9*	10.4±0.8	15.3±1.5*
Сумма моноеновых кислот Monoenic acid		25.6±2.2	27.0±3.1	27.0±3.2	35.0±4.1*	26.4±2.6	33.7±1.9*
18:2 (n-6) линолевая кислота 18: 2 (n-6) linoleic acid		3.1±0.6	3.2±0.4	3.1±0.4	1.3±0.5*	2.9±0.4	1.1±0.7*

Таблица 6. Продолжение
Table 6. Continued

Показатели Indicators	Щука Pike		Сиг Whitefish		Плотва Roach		
	Озеро Lake	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe	Каменное Kamennoe	Костомукшское Kostomukshskoe
20:4 (n-6) арахидоновая кислота 20: 4 (n-6) arachidonic acid		5.3±0.4	6.5±0.9	6.4±0.7	6.8±1.3	6.0±0.6	6.5±1.4
Сумма n-6 ПНЖК n-6 PUFAs		11.1±2.1	11.7±1.9	13.3±3.2	8.5±0.9*	12.9±2.2	8.7±1.3*
18:3 (n-3) линоленовая кислота 18: 3 (n-3) linolenic acid		1.1±0.4	1.3±0.6	3.3±0.4	1.5±0.3*	2.9±0.7	1.7±0.5*
20:5 (n-3) эйкозапентаеновая кислота 20: 5 (n-3) eicosapentaenoic acid		5.3±0.5	7.8±0.4*	6.3±1.1	6.7±0.3	6.8±0.8	7.1±0.5
22:6(n-3) докозагексаеновая кислота 22: 6 (n-3) docosahexaenoic acid		22.7±2.8	19.0±3.1	18.3±3.2	13.0±1.4*	17.0±1.3	14.1±0.9*
Сумма n-3 ПНЖК n-3 PUFAs		33.8±0.9	34.5±1.2	29.5±4.1	25.7±2.8	28.3±3.1	26.6±2.7
Сумма ПНЖК PUFAs		47.0±2.4	47.4±3.1	44.2±2.8	35.6±4.0*	46.1±3.4	38.3±2.9*
n-6 PUFAs / n-3 PUFAs		0.3±0.1	0.3±0.2	0.5±0.1	0.3±0.1	0.5±0.2	0.3±0.1

Примечание: * – отличие от контроля достоверно при $p \leq 0.05$.

Note: * – differences from control significant at $p \leq 0.05$.

Выявленные различия в липидных спектрах почек и жабр у сига, щуки и плотвы из двух водоемов указывают на изменения в регуляции газообмена, поддержании ионного и осмотического гомеостаза в данных органах рыб из хвостохранилища, обусловленные влиянием высокоминерализованных техногенных стоков Костомукшского горнообогатительного комбината и повышенной взмученности водоема.

Интересно отметить, что при анализе липидного и фосфолипидного состава мышц не установлено различий между опытной и контрольной группами рыб (Табл. 6). Учитывая крайнюю чувствительность фосфолипидных компонентов к различному роду воздействий, можно сделать предположение о достаточно высокой адаптивной устойчивости мышц изученных видов рыб к влияниям, исследуемым в данной работе.

Напротив, жирнокислотный спектр мышц сига и плотвы из двух водоемов значительно различался (Табл. 6). Поскольку данные модификации у щуки не установлены, мы предполагаем, что они обусловлены особенностями, связанными с типом питания и доступностью кормовой базы у изучен-

ных видов рыб. Учитывая, что хвостохранилище является дистрофным озером, обитающие в нем планктонофаги могут испытывать определенный недостаток в пище, что, вероятно, и определяет различия в составе жирных кислот у сига и плотвы из двух водоемов. Щука относится к хищным видам рыб, и с точки зрения доступности питания, возможно, нет различий, в каком из изученных водоемов она обитает.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Согласно проанализированным липидным параметрам среди изученных видов рыб наиболее устойчивой к техногенному влиянию является щука. Вероятнее всего, это объясняется особенностями ее экологии: щука, в отличие от плотвы и сига, относится к консументам более высокого порядка, и, возможно, в процессе эволюции у данного вида сформировались особые приспособительные механизмы, в том числе и на биохимическом уровне, позволяющие пластичнее адаптироваться к меняющимся условиям внешней среды. Также

следует подчеркнуть, что наиболее выраженные различия в содержании липидов и жирных кислот обнаружены в печени рыб, что, возможно, определяется высокой метаболической активностью этого органа. Установленные изменения в содержании изученных компонентов в жабрах и почках рыб из техногенного водоема, вероятно, связаны с регуляцией осмотического давления и поддержанием ионообмена в условиях высокой минерализации хвостохранилища. Согласно полученным данным, мышцы рыб наименее подвержены токсической нагрузке. Таким образом, выявленные различия в изученных показателях зависят от вида рыб и определяются прежде всего функциональной специфичностью тканей рыб.

БЛАГОДАРНОСТИ

Финансовое обеспечение исследования осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания № 0221-2014-0003, при финансовой поддержке проекта № 0221-2015-0003.

ЛИТЕРАТУРА

- Anisimova I.M. and Lavrovskiy V.V. 1983.** Ichthyology. Higher School, Moscow, 255 p. [In Russian].
- Arduini A., Pescechera A. and Dottori S. 1996.** High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies. *J. Lipid Res.*, **37**: 684–689.
- Boldyrev A.A. and Mel'gunov V.I. 1985.** Transportation ATPase. The results of science and technology. Biophysics. VINITI, Moscow, 241 p. [In Russian].
- Churova M.V., Meshcheryakova O.V., Ilmast N.V. and Nemova N.N. 2011.** Health assessment of whitefish coregonus lavaretus l. From the tailing dump of the kostomuksha iron mining and ore dressing mill by several biochemical markers and level of enzyme gene expression. *Transactions of Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences. Biological Series*, **3**: 137–146. [In Russian].
- Churova M.V., Murzina S.A., Meshcheryakova O.V. and Nemova N.N. 2014.** Metabolic enzymes activity and histomorphology in the liver of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and pike (*Esox lucius* L.) inhabiting a mineral contaminated lake. *Environmental Science and Pollution Research*, **21**(23): 13342–13352.
- Crockett E.L. 1999.** Lipid restructuring does not contribute to elevated activities of Na⁺/K⁺-ATPase in basolateral membranes from the gill of seawater-acclimated eel (*Anguilla rostrata*). *Journal of Experimental Biology*, **202**: 2385–2392.
- Else P.L., Wu B.J., Storlien L.H. and Hulbert A.J. 2003.** Molecular activity of Na⁺,K⁺-ATPase relates to the packing of membrane lipids. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **986**: 525–526.
- Engelbrecht F.M., Mari F. and Anderson J.T. 1974.** Cholesterol determination in serum. A rapid direction method. *South African Medical Journal*, **48**(7): 250–356.
- Folch J., Lees M. and Stanley G.H.S. 1957.** A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *Journal of Biological Chemistry*, **226**: 497–509.
- Gubler E.V. and Genkin A.A. 1989.** Application of the criteria nonparametric statistics to assess the differences between two groups of observations in biomedical research. Medicine, Moscow, 29 p. [In Russian].
- Hochachka P.W. and Somero G.N. 2002.** Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution. New York: Oxford University Press, 466 p.
- Katti S.R. and Sathyanesan A.C. 1983.** Lead nitrate induced changes in lipid and cholesterol levels in the freshwater fish *Clarias batrachus*. *Toxicology Letters*, **19** (1–2): 93–96.
- Kravtsov A.V. and Alekseenko I.R. 1990.** Mechanisms of regulation of enzyme vector biomembranes. Nauka, Kiev, 176 p. [In Russian].
- Lozovik P.A. and Kulakova N.E. 2012.** Hydrological and hydrochemical parameters of the tailing dump and Lake Okunevoe. In: Ilmast NV, Ieshko EP, Meshcheryakova OV (eds) Nemova NN. Biota of the northern lakes under anthropogenic transformation Karelian Research Centre of Rassina Academy of Sciences, Petrozavodsk: 28–38. [In Russian].
- Marí M. and Fernández-Checa J.C. 2007.** Sphingolipid signalling and liver diseases. *Liver International*, **27**(4): 440–450.
- Moiseenko T.I. 2009.** Aquatic Ecotoxicology: theoretical and applied aspects. Nauka, Moscow, 400 p. [In Russian].
- Nemova N.N. and Vysotskaya R.U. 2004.** Biological indication of the status of fish. Nauka, Moscow, 215 p. [In Russian].
- Prasada K.S. and Ramana K.V. 1984.** Changes in the tissue lipid profiles of fish (*Oreochromis mossambicus*) during methyl parathion toxicity. *Toxicology Letters*, **21**(2): 147–153.
- Schlemmer H.-P.W., Sawatzki T., Sammet S., Dornacher I., Bachert P., Kaick G., Waldherr R. and Seitz H.K. 2005.** Hepatic phospholipids in alcoholic liver disease assessed by proton-decoupled 31P magnetic resonance spectroscopy. *Journal of Hepatology*, **42**(5): 752–759.
- Sidorov V.S., Lizenko E.I., Bolgova O.M. and Nefedova Z.A. 1972.** Lipids fish. 1. Methods of analysis. The tissue specificity of whitefish *Coregonus albula* L.

- Salmon (Salmonidae) of Karelia. Petrozavodsk: Karelia. Phil. USSR Academy of Sciences*, **1**: 152–163. [In Russian].
- Speranza E.D. and Colombo J. C. 2009.** Biochemical composition of a dominant detritivorous fish *Prochilodus lineatus* along pollution gradients in the Paraná-Río de la Plata Basin. *Journal of Fish Biology*, **74**(6): 226–244.
- Tessari P. Coracina A., Cosma A. and Tiengo A. 2009.** Hepatic lipid metabolism and non-alcoholic fatty liver disease. *Nutrition, Metabolism and Cardiovascular Diseases*, **19**(4): 291–302.
- Tkatcheva V., Hyvärinen H., Kukkonen J., Ryzhkov L.P. and Holopainen I.J. 2004.** Toxic effects of mining effluents on fish gills in a subarctic lake system in NW Russia. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **57**(3): 278–289.
- Tocher D.R. 2003.** Metabolism and Functions of Lipids and Fatty Acids in Teleost Fish. *Reviews in Fisheries Science*, **11**(2): 107–184.
- Tocher D.R., Bendiksen E.Å., Campbell P.J. and Bell J.G. 2008.** The role of phospholipids in nutrition and metabolism of teleost fish. *Aquaculture*, **280**: 21–34.
- Tsiganov E.P. 1971.** The direct methylation of lipids after TLC without elution from the silica gel. *Laboratory business*, **8**: 490–493. [In Russian].
- Zain M.E. 2008.** Impact of mycotoxins on humans and animals. *Journal of Saudi Chemical Society*, **15**(2): 129–144.
- Zaman M.U., Sarker S.R. and Hossain S. 2008.** The effects of industrial effluent discharge on lipid peroxide levels of punti fish *Puntius sophore* tissue in comparison with those of freshwater fish. *Journal of Food Lipids*, **15**(2): 198–208.

Представлена 15 января 2016; принята 18 июля 2016.