

597.08:591.1(262.5)

354

ПРОЗ 2010
АКАДЕМИЯ НАУК АЗЕРБАЙДЖАНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ им.А.И.КАРАЕВА

На правах рукописи

ЭМЕРЕТЛИ ИРИНА ВЛАДИМИРОВНА

УДК 591.1:574:597 (262.5)

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА У ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ

Специальность 03.00.13 -
физиология человека и животных

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

БАКУ - 1985

Работа выполнена в Институте биологии южных морей
им. А.О.Ковалевского АН УССР

Научный руководитель:

- доктор биологических наук, профессор Г.Е.Шульман

Консультант:

- кандидат биологических наук В.Я.Щепкин

Официальные оппоненты:

- доктор биологических наук, профессор В.И.Лукьяненко

- доктор биологических наук Т.М.Агаев

Ведущая организация:

- Институт эволюционной физиологии и биохимии
им. И.М.Сеченова АН СССР

Защита состоится "14" ноября 1985 г. в "14" часов
на заседании Специализированного совета К 004.И.01 по
присуждению ученой степени кандидата наук в Институте
физиологии им. А.И.Караева АН Азерб.ССР по адресу:
370100 Баку, ул. Шариф-заде, 2.

ке
СР

3 октября
1985г.

мирова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. В настоящее время большое внимание привлечено к изучению физиолого-биохимических особенностей состояния популяций и сообществ животных в изменяющихся условиях среды. В основе функционирования этих сложных надорганизменных систем лежат видовые адаптации.

Изучение видовых адаптаций рыб особенно актуально в связи с интенсивным использованием биологических ресурсов морей и океанов и разработкой мероприятий по их охране.

Для глубокой характеристики адаптаций необходимо выявить их метаболические особенности. Интенсивность метаболизма организмов строго зависит от ферментов, поскольку отдельные ферментативные реакции являются "элементарными единицами" процессов обмена. Изучение метаболизма с помощью ферментов может стать мощным средством эколого-физиологического анализа. Путем определения ферментативной активности решаются вопросы, связанные с адаптациями рыб к различным факторам среды (Хочачка, Сомеро, 1977), уровнем филогенеза (Вержбинская, Савина, 1965), интенсивностью роста (Сенкевич, 1967), характером потребления пищи (Кузьмина, 1980), охраной рыбохозяйственных водоемов от химического загрязнения (Лукьяненко, 1983). Преимущество данных по ферментативной активности перед морфологическими и экологическими показателями - в более тонкой и мгновенной характеристике состояния организмов.

Изучение ферментативной активности в связи с эколого-физиологическими проблемами требует особых подходов. Необходимо учитывать видовые условия обитания, уровень функциональной активности, сезонные метаболические ритмы. К сожалению, биохимики, а нередко и физиологи, игнорируют эколого-физиологические особенности исследуемых животных, в частности, ритмичность метаболических процессов на протяжении годовых жизненных циклов видов и популяций.

В своей работе мы стремились показать важность учета названных эколого-физиологических характеристик при изучении активности ферментов энергетического обмена у рыб.

Цель исследования. Целью исследования было выявить эколого-физиологические особенности энергетического обмена на протяжении полного годового цикла у трех видов черноморских рыб,

различающихся своей естественной подвижностью. Для этого определяли активность ферментов энергетического обмена в печени, красных и белых мышцах - тканях, обеспечивающих высокий функциональный уровень организмов.

В качестве показателя скорости аэробного обмена была взята активность митохондриальной сукцинатдегидрогеназы (СДГ) - одного из важнейших ферментов цикла Кребса. Для определения скорости анаэробного обмена измеряли активность цитоплазматической лактатдегидрогеназы (ЛДГ) - фермента, катализирующего заключительный этап анаэробного гликолиза. ЛДГ и СДГ являются ферментами, которые успешно используются исследователями для определения интенсивности анаэробного и аэробного обмена в тканях животных (Fukuda, 1958; Boström, Johansson, 1972; Hoshachka et al., 1978; Somero, Childress, 1980). Соотношение активностей $\frac{СДГ}{ЛДГ}$ определяли для сравнения относительной величины аэробной и анаэробной фаз энергетического обмена в печени, красных и белых мышцах рыб. АТФ-азную активность митохондрий исследовали для оценки интенсивности окислительного фосфорилирования. Этому ферменту принадлежит центральная роль в процессе окислительного фосфорилирования (Рэкэр, 1979). В качестве дополнительных показателей особенностей метаболизма в тканях использовали содержание белка и фосфора неорганического (Фн) в митохондриях.

Научная новизна. Впервые проведено комплексное исследование активности ферментов энергетического обмена (ЛДГ, СДГ, АТФ-азы), содержания Фн и белка в митохондриях тканей рыб с различными эколого-физиологическими особенностями на протяжении полного годового цикла.

Обнаружены значительные изменения величин изученных показателей в тканях рыб в течение годового цикла. Установлено, что не только величина, но и соотношение активностей ферментов энергетического обмена в тканях рыб изменяется в каждом из периодов годового цикла. Важной сезонной особенностью метаболизма исследованных видов рыб является активация более эффективных энергетических систем (цикл Кребса) в периоды повышенной жизненной активности (преднерестовый и нерестовый).

Выявлены различия в величине изученных показателей и характере их сезонной динамики в тканях в зависимости от естес-

твенной подвижности рыб. Показано, что подвижные рыбы обладают в целом более высоким уровнем активности ферментов энергетического обмена и содержания Фн и белка в митохондриях по сравнению с менее подвижными рыбами.

Установлена градация в уровнях активности ферментов и содержания Фн и белка в митохондриях печени, красных и белых мышц рыб.

Практическое значение. Проведенная работа показала, что активность ферментов в тканях рыб необходимо изучать с учетом периодов годового цикла.

Полученные результаты углубляют представления о механизмах адаптации рыб к условиям существования и значительно дополняют физиолого-биохимическую характеристику периодов годового цикла рыб.

Сведения о годовой динамике ферментативной активности и содержании фосфора неорганического и белка в митохондриях тканей рыб с различным образом жизни и функциональными особенностями могут быть использованы для решения вопросов экологической и эволюционной физиологии и биохимии.

Данные по активности ферментов энергетического обмена использовались при чтении курса лекций по биохимии для студентов Симферопольского университета.

Уровень активности ферментов энергетического обмена и их соотношение могут служить тонкими индикаторами состояния рыб, что может найти практическое применение в эколого-физиологических и рыбохозяйственных исследованиях.

Апробация работы. Результаты исследований доложены на конференции "Современное состояние качества воды и продуктивность пресноводных и морских водоемов СССР" (Севастополь, 1981), на II Всесоюзной конференции по морской биологии (Владивосток, 1982), на V и VI Всесоюзных конференциях по экологической физиологии и биохимии рыб (Севастополь, 1982; Вильнюс, 1985).

Объем и структура диссертации. Диссертация представлена на 153 страницах машинописного текста и содержит 12 таблиц и 17 рисунков. Диссертация включает введение, обзор литературы, результаты исследования, обсуждение и выводы. Библиография состоит из 232 источников (163 отечественных и 69 зарубежных ав-

торов).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 4 научных работы.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Объекты и методы исследования.

Исследование проведено в течение 1978-1982 гг. Объектами исследования служили три вида черноморских рыб: скорпена *Scorpaena porcus* L., ставрида *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev, смарида *Spicara smaris* (Linne). Эти виды близки по систематическому положению (отр. окунеобразных *Perciformes*). Созревание половых продуктов и нерест происходят у них в весенне-летний период, четко выражен осенний нагул и зимовка, питание в основном хищное. Но они различаются уровнем естественной подвижности. Скорпена - малоподвижная донная рыба, хищник-засадчик; ставрида - активная пелагическая рыба; смарида - придонная рыба средней подвижности. Указанные эколого-физиологические особенности дают возможность выявить взаимосвязь активности ферментов энергетического обмена, естественной подвижности и сезонных метаболических ритмов рыб.

Рыбу отлавливали ставными сетями в районе Севастополя. Перед опытом для снятия стрессового состояния после вылова и перевозки рыб содержали сутки в ваннах с проточной морской водой, температура воды в которых была такая же, как в море (зимой: 5-9°, весной и осенью: 10-17°, летом: 19-22° C). Исследование охватывает полностью годовой цикл каждого вида рыб.

Для анализа были взяты половозрелые рыбы. Каждую особь взвешивали, измеряли длину от рыла до развилки хвостового плавника, определяли под и стадию зрелости гонад (Правдин, 1966). Общее число использованных в работе рыб - 1151, из них: 376 скорпен, 368 смарид, 376 ставрид. При определении ЛДГ-ной активности в преднерестовый период для сравнения был использован дополнительный материал по бычкам, мерлангу и кефали - 31 экземпляр.

Ткани для исследования брали сразу после декапитации рыб. Все операции по приготовлению гомогенатов, получению супернатанта, выделению митохондрий методом дифференциального центрифугирования проводили при температуре 0-4° C.

Для получения митохондрий из ткани печени использовали среду выделения, содержащую 0,25 M сахарозу, 10mM ЭДТА, pH 7,4 (Вино-

градусов и др., 1977). Осадок митохондрий промывали в 0,2-0,3 мл 0,25 М сахарозы и использовали для определения СДГ-ной либо АТФ-азной активности.

При определении ЛДГ-ной активности печени в качестве среды выделения брали фосфатный буфер, pH 7,4. Гомогенат центрифугировали 10 мин при 15000 об/мин, супернатант фильтровали через два слоя марли для удаления жира.

Для выделения митохондрий из мышц пользовались солевой средой: 0,0001 М $MgCl_2$; 0,1 М KCl; 0,05 М трис-HCl, pH 7,4. Навески белых мышц (5-13 г) брали из спинной мышцы. Красные мышцы (0,5-7 г) выделяли вдоль боковой линии. Масса навески зависела от вида рыб. Чем подвижнее рыба, тем меньше по массе навески можно было использовать для выделения митохондрий.

В качестве экстрагирующей среды для определения ЛДГ-ной активности мышц использовали фосфатный буфер, pH 7,4. Супернатант получали так же, как и для печени. Навески мышц брали в среднем по 500 мг. В период малой активности фермента навески увеличивали.

Определение активности ферментов проводили при температуре 25° С. Активность ЛДГ измеряли спектрофотометрически на СФ-16 при 340 нм по скорости окисления НАД-Н (Мильман и др., 1974) и выражали в мкмольях окисленного НАД-Н в мин на мг белка супернатанта.

Активность СДГ определяли по восстановлению феррицианида (Мильман и др., 1974) на СФ-16 при 420 нм и выражали в мкмольях сукцината в мин на мг белка митохондрий.

АТФ-азную активность митохондрий определяли по нарастанию содержания Фн в среде инкубации (Виноградов и др., 1977). Для определения Фн пользовались методом, основанным на измерении поглощения в УФ-свете невосстановленной фосфорномолибденовой кислоты, экстрагированной изобутиловым спиртом (Туракулов и др., 1967). Оптическую плотность раствора определяли против изобутанола на ФЭК-56 при 365 нм. АТФ-азную активность выражали в мкмольях Фн в мин на мг белка митохондрий.

Содержание белка определяли биуретовым методом (Методы химии белков, 1965).

Результаты исследований обработаны статистически. Вычисляли: средний арифметический (М), среднее квадратическое

отклонение (δ), среднюю квадратическую ошибку (m), достоверность различий выборочных средних (p).

Результаты и обсуждение

1. Ферментативная активность тканей с различными морфо-функциональными особенностями.

Проведенное исследование показало, что имеются четкие различия в ферментативной активности, содержании Φ и и белка в митохондриях печени, красных и белых мышц рыб.

Печень рыб по сравнению с красными и белыми мышцами характеризуется наименьшей активностью ЛДГ и наибольшей активностью СДГ, не уступает мышцам по активности АТФ-азы и значительно превышает их по содержанию Φ и и белка (рис. 1). Величина активности ЛДГ печени исследованных рыб соответствует литературным данным (Dando, 1969) и хорошо согласуется с низким содержанием молочной кислоты в печени по сравнению с мышцами скорпены, смарида, ставриды (Морозова и др., 1978). Более высокая активность СДГ гомогенатов печени по сравнению с белыми мышцами показана для смарида, ставриды, ласкиря, скумбрии (Щепкин, 1978). Полученные нами результаты свидетельствуют о большей интенсивности процессов аэробного обмена и меньшей - анаэробного в печени по сравнению с мышцами. Высокое содержание белка и Φ и в митохондриях печени по сравнению с мышцами исследованных рыб, возможно, является результатом большей концентрации ферментов, а также более интенсивного синтеза белка и нуклеиновых кислот - одной из важнейших функций митохондрий (Ленинджер, 1974).

Активность ЛДГ и АТФ-азы красных мышц выше, чем в печени и ниже, чем в белых. В белых мышцах активность этих ферментов достигает наибольших величин среди исследованных тканей. Результаты соответствуют существующему представлению о том, что красные мышцы сокращаются медленнее, но сокращение их более продолжительно, они не так быстро утомляются. Более высокая активность СДГ и более низкая активность ЛДГ в красных мышцах свидетельствуют о том, что скорость аэробного окисления субстратов в них выше, а анаэробного - ниже по сравнению с белыми мышцами. Содержание Φ и и белка в митохондриях исследованных тканей наименьшее в белых мышцах. Полученные результаты согласуются с литературными данными. Установлено, что в красных

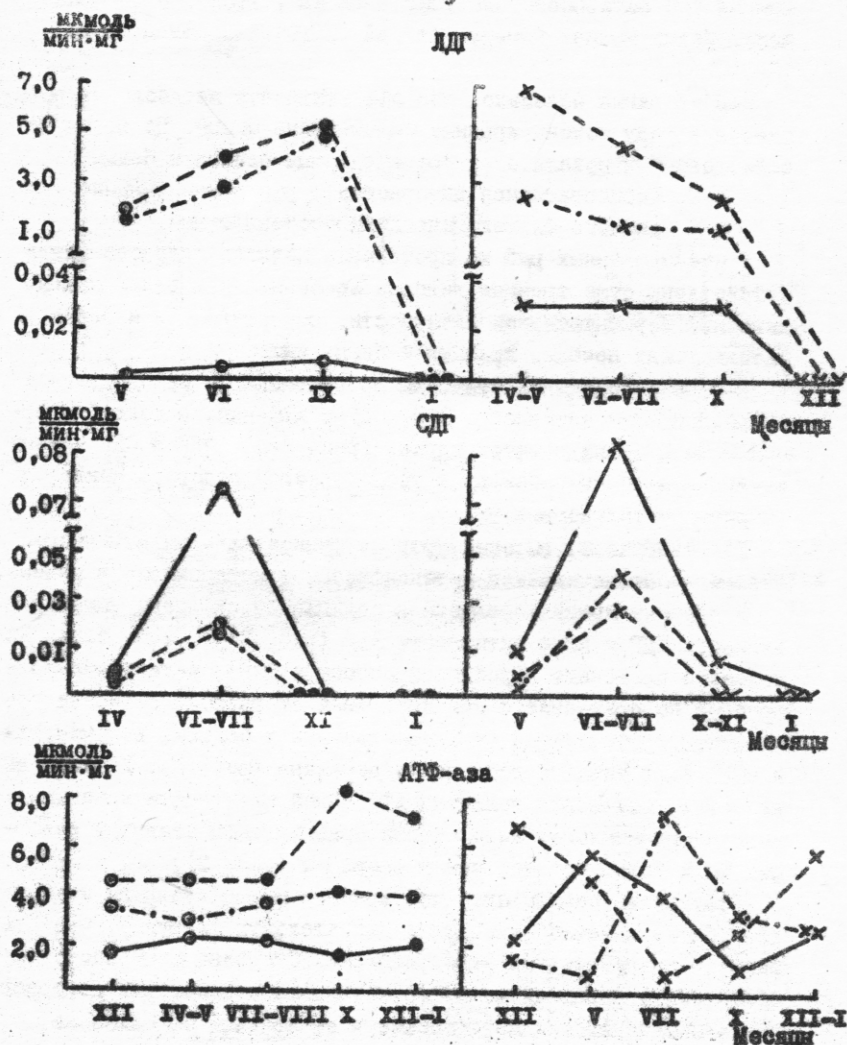


Рис. 1. Активность ЛДГ, СДГ и АТФ-азы в тканях скорпены (•) и ставриды (×):

- печень
- - - - красные мышцы
- · - · - белые мышцы

мышцах рыб активность СДГ выше (Fukuda, 1958), а ЛДГ ниже, чем в белых мышцах (Gurru et al., 1979; Mommsen et al., 1980).

Исследование показало, что эффективность метаболизма понижается в ряду печень-красные мышцы-белые мышцы. По величине исследованных показателей красные мышцы близки к белым.

2. Ферментативная активность у рыб с различными эколого-физиологическими особенностями.

У исследованных рыб на протяжении полного годового цикла установлены существенные видовые особенности в величинах и динамике ферментативной активности, содержании Фн и белка в митохондриях печени, красных и белых мышц.

В печени подвижной ставриды по сравнению с малоподвижной скорпеной выше активность ЛДГ, СДГ и АТФ-азы, а также содержание Фн и белка в митохондриях (рис. 2-3). ЛДГ и СДГ печени ставриды активно работают в трех периодах годового цикла, у скорпены - только в двух.

Таким образом, высокий уровень функциональной активности ставриды обеспечивается интенсификацией метаболизма в печени.

В красных мышцах ставриды в отличие от скорпены выше активность СДГ и ниже активность ЛДГ (рис. 2-4), т.е. более интенсивно протекают аэробные процессы и менее интенсивно анаэробные по сравнению с малоподвижной скорпеной. АТФ-азная активность красных мышц ставриды достигает больших величин, динамика ее в течение года четко выражена (рис. 1). У скорпены, напротив, изменения величины АТФ-азной активности красных мышц незначительны. Митохондрии красных мышц ставриды содержат Фн и белка больше, чем у скорпены (рис. 3).

Результаты показывают, что красные мышцы ставриды испытывают большую метаболическую и двигательную нагрузку, что связано со значительными перемещениями. Скорпена же - постоянный обитатель прибрежной зоны, значительных перемещений не совершает, интенсивность метаболизма в ее красных мышцах ниже.

В белых мышцах подвижной ставриды максимальная активность ЛДГ и СДГ выше по сравнению с белыми мышцами малоподвижной скорпены (рис. 2). Несколько более низкая активность АТФ-азы белых мышц ставриды характеризуется сильно выраженной динамикой в течение года, у скорпены активность фермента мало изменяется (рис. 1). Содержание белка в митохондриях белых

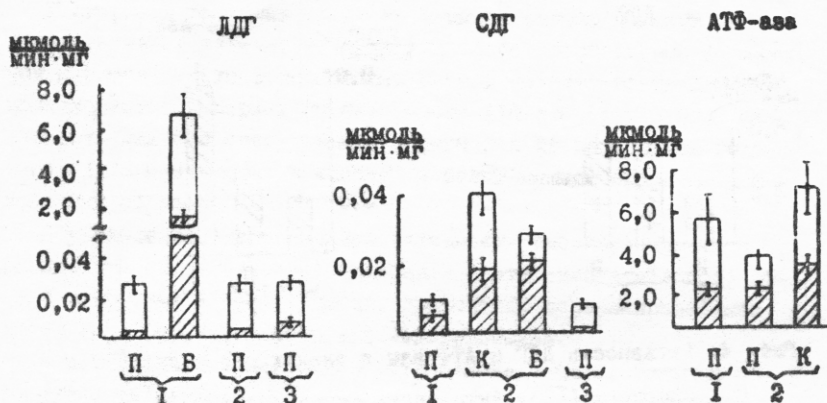


Рис. 2. Активность ЛДГ, СДГ и АТФ-азы в тканях ставриды (□) и скорпены (▨). Активность ферментов выше у ставриды, $p < 0,05$. П - печень, К - красные мышцы, В - белые мышцы, I - преднерестовый, 2 - нерестовый, 3 - посленерестовый, 4 - зимовальный периоды. Вертикальные линии на столбиках - средняя квадратическая ошибка, ш.

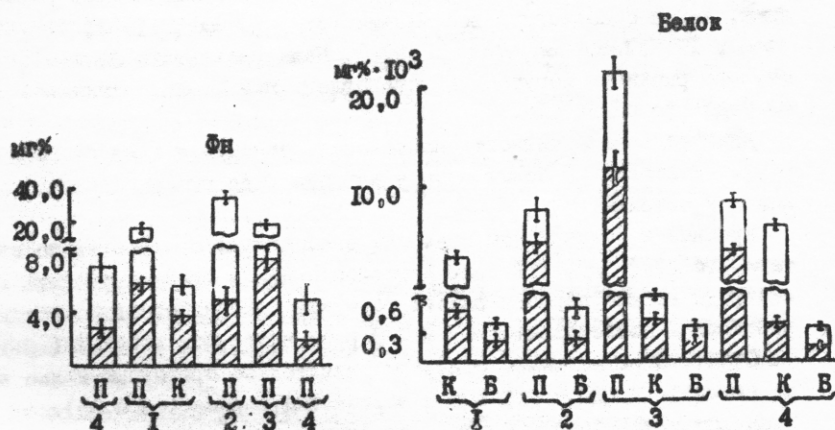


Рис. 3. Содержание Фн и белка в митохондриях тканей ставриды и скорпены, $\text{mg}\%$ на сырую массу ткани. Содержание Фн и белка выше у ставриды, $p < 0,05$. Обозначения - как на рис. 2.

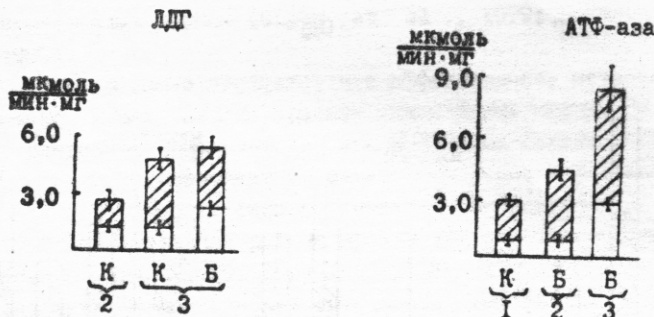


Рис. 4. Активность ЛДГ и АТФ-азы в тканях ставриды (□) и скорпены (▨). Активность ферментов выше у скорпены, $p < 0,05$. Обозначения - как на рис. 2.

мышц ставриды выше, чем у скорпены (рис. 3).

Полученные результаты соответствуют ультраструктурным особенностям красных и белых мышц рыб разной подвижности (Граф, 1982).

По литературным данным активность ферментов энергетического обмена в мышцах рыб разной подвижности выражается как разными, так и одинаковыми величинами (Кнох et al., 1980; Johnston, 1977; Johnson, Tota, 1974). Наши результаты показывают, что различия могут быть установлены при исследовании всего годового цикла рыб.

Двигательная активность накладывает отпечаток и на степень различий красных и белых мышц у каждого вида рыб по исследованным показателям.

Красные и белые мышцы ставриды значительно отличаются по активности ЛДГ, СДГ, АТФ-азы. Активность ЛДГ в красных мышцах ставриды во все периоды работы фермента (преднерестовый, нерестовый и посленерестовый) в 2-3 раза ниже, чем в белых ($p < 0,05$). Красные мышцы ставриды значительно превышают белые по активности СДГ и АТФ-азы в нерестовый период ($p < 0,05$). Динамика активности АТФ-азы в красных и белых мышцах ставриды в течение года прямо противоположна (рис. 1). Вероятно, это связано с изменением метаболической нагрузки разных типов мышц в течение года. Возможно, что в этом "переклещении" обмена участвует и печень, так как динамика АТФ-азной активности

печени выражена так же сильно, как и в мышцах.

У скорпены различия между красными и белыми мышцами по ферментативной активности выражены слабо: достоверные различия имеются только в нерестовый период по активности ЛДГ и в посленерестовый период по активности АТФ-азы ($p < 0,05$). Активность каждого исследованного фермента на протяжении годового цикла изменяется в красных и белых мышцах скорпены аналогичным образом.

С увеличением плавательной активности рыб увеличиваются различия в интенсивности и направленности энергетического обмена в красных и белых мышцах, происходит перераспределение активности ферментов энергетического обмена.

В результате исследования установлена в целом большая интенсивность метаболизма в исследованных тканях подвижной ставриды по сравнению с малоподвижной скорпеной (рис. 2-3). Показатели, уровень которых достоверно выше в некоторые периоды годового цикла у скорпены, немногочисленны (рис. 4):

Смарида, рыба средней подвижности, по изученным показателям в течение года приближается то к скорпене, то к ставриде, или занимает промежуточное положение.

Результаты исследования показывают, что биохимические и эколого-физиологические особенности видов находятся в тесной связи друг с другом. Как указывают П.Хочачка и Дж.Сомеро (1977), любое изменение в анатомии, физиологии и даже поведении животного в конечном счете будет "биохимическим" в строгом смысле этого термина.

3. Связь ферментативной активности тканей с особенностями физиологического состояния рыб на протяжении годового цикла.

Проведенное исследование показало, что активность ферментов энергетического обмена, содержание F_n и белка в митохондриях печени, красных и белых мышц рыб, а также относительная активность конкурирующих путей обмена изменяется на протяжении годового цикла.

Наиболее низкие величины исследованных показателей установлены в тканях рыб в зимовальный период, несмотря на то, что определение ферментативной активности проводилось при стандартной температуре 25°C во все периоды годового цикла. Это, вероятно, указывает на наличие сезонного ритма ферментативной

активности, связанного с изменяющимся физиологическим состоянием рыб на протяжении годового цикла и непосредственно не зависящего от температуры среды обитания. Данные по динамике активности пищеварительных ферментов рыб подтверждают это предположение (Ананичев, 1959; Кузьмина, 1979).

Зимовальный период исследованных нами рыб характеризуется следами активности ЛДГ и СДГ, уменьшением активности АТФ-азы (исключение - белые мышцы ставриды) и содержания Фн в митохондриях, понижением содержания белка в митохондриях (исключение - красные мышцы ставриды и смариды). Очевидно это связано с понижением уровня обмена веществ у рыб в зимнее время (Строганов, 1962; Пульман, 1972). В этот период питание снижено, рыбы малоактивны, энерготраты минимальны, окислительные процессы в организме понижены. У скорпены зимой интервалы в приеме пищи могут достигать 10 дней (Фортунатова, 1949). Тканевое дыхание белых мышц скорпены минимально в зимний период (Дркевич, 1972). При голодании рыб объем митохондрий в мышечных волокнах уменьшается (Patterson, Goldspink, 1973), снижается активность СДГ, фосфатаз (Molhotra, Sharma, 1981).

В преднерестовый период у всех исследованных рыб начинают активно функционировать ЛДГ, СДГ, проявляется тенденция к увеличению активности АТФ-азы печени скорпены и ставриды, увеличивается содержание Фн в митохондриях тканей, возрастает содержание белка в митохондриях красных мышц смариды и ставриды. Это свидетельствует о направленности обменных процессов на подготовку к нересту, активации эндокринных желез, возрастании двигательной активности и потребления пищи. Для пресноводных рыб установлено, что даже в начале преднерестового периода активность пищеварительных ферментов в десятки раз выше, чем зимой (Кузьмина, 1980).

В нерестовый период в исследованных тканях возрастает интенсивность гликолиза и цикла Кребса, что согласуется с существующим представлением об исключительно высоком уровне метаболизма у рыб в нерестовый период (Шульман, 1972). Активность СДГ в это время в 10 и более раз выше, чем в другие периоды годового цикла. Соотношение активности $\frac{СДГ}{ЛДГ}$ во всех тканях малоподвижной скорпены и подвижной ставриды увеличивается (табл. I). Таким образом в нерестовый период преимущественно возрастает роль более эффективных аэробных

энергетических процессов. Однако роль печени и мышц в достижении высокого уровня метаболизма в нерестовый период у малоподвижных и быстроплавающих рыб неодинакова. У донной скорпены интенсивность обмена увеличивается в основном в печени, в чем проявляется компенсаторная роль этого органа у малоподвижных рыб. Соотношение активностей $\frac{СДГ}{ЛДГ}$ в печени скорпены возрастает

Соотношение активностей $\frac{СДГ}{ЛДГ}$

Таблица I

Периоды годового цикла	Ткани	
	печень	белые мышцы красные мышцы
Скорпена		
Преднерестовый	0,8923	0,0020
Нерестовый	19,0789	0,0050
Смарида		
Преднерестовый	2,8333	0,0067
Нерестовый	1,1670	0,0044
Ставрида		
Преднерестовый	0,3322	0,0007
Нерестовый	2,5563	0,0062
		0,0016
		0,0063
		0,0034
		0,0049
		0,0011
		0,0314

по сравнению с преднерестовым периодом в 20 раз, а в мышцах - только в 2-4 раза. Напротив, у пелагической ставриды в этом процессе наибольшую роль играют мышцы: соотношение активностей $\frac{СДГ}{ЛДГ}$ в мышцах увеличивается в 10-30 раз, в печени - в 8 раз. У смариды сильных изменений в соотношении активностей $\frac{СДГ}{ЛДГ}$ не происходит. Это, возможно, связано со своеобразием биологии смариды: инверсией пола, приуроченностью пика нереста к более низким температурам и т.д.

В нерестовый период в красных мышцах рыб по сравнению с белыми уменьшается интенсивность гликолиза, увеличивается интенсивность работы цикла Кребса и окислительного фосфорилирования. Эффективность метаболизма красных мышц в нерестовый период возрастает. С увеличением естественной подвижности в ряду исследованных рыб (скорпена-смарида-ставрида) соотношение ЛДГ-ной активности красных и белых мышц в нерестовый период уменьшается (0,68-0,98:0,29), а соотношение СДГ-ной (0,85:1,09:1,49) и АТФ-азной активности (0,81:1,58:8,62) возрастает.

Посленерестовый период характеризуется падением активности СДГ в тканях исследованных рыб до следовой (исключение - печень

высокоподвижной ставриды). Активность ЛДГ по сравнению с нерестовым периодом у подвижных рыб понижается, у малоподвижной скорпены — повышается, АТФ-азная активность в большинстве случаев понижается (кроме красных и белых мышц скорпены и белых мышц ставриды). Содержание Тн в исследованных тканях рыб уменьшается, за исключением печени скорпены, в которой наблюдается тенденция к увеличению содержания Тн ($p > 0,05$). Содержание белка в митохондриях печени исследованных рыб, а также в большинстве случаев в митохондриях мышц — возрастает. Увеличение содержания белка в митохондриях — "энергетических станциях" клетки, равно как и понижение активности ферментов энергетического обмена, вероятно, является подготовкой к зимовальному периоду. Накопление энергетических резервов для обеспечения выживаемости вида в условиях зимовки — важная особенность посленерестового периода (Шульман, 1972). У скорпены в отличие от других рыб в посленерестовый период происходит увеличение активности ЛДГ печени и мышц и АТФ-азы мышц. Возможно, активация ферментов энергетического обмена у скорпены связана с увеличением ее двигательной активности во время посленерестового откорма.

Таким образом, исследование показало, что ЛДГ — заключительный фермент гликолиза, более древнего пути продуцирования энергии, активно работает в трех периодах годового цикла: преднерестовом, нерестовом и посленерестовом. Цикл Кребса — более позднее достижение эволюции по сравнению с гликолизом. СДГ — один из важнейших ферментов цикла Кребса, активно функционирует только в двух периодах годового цикла: преднерестовом и нерестовом. На возможность интенсификации энергетического обмена в период повышенной жизнедеятельности у земноводных путем включения более прогрессивных и эффективных окислительных систем указывают Н.А.Вержбинская и М.В.Савина (1965). Явление активации цикла Кребса в период размножения установлено также при изучении сезонных изменений окислительного обмена мидий (Вержбинская, Шапиро, 1968). Во все периоды годового цикла изученные ткани рыб обладают четко выраженной АТФ-азной активностью. Динамика АТФ-азной активности митохондрий тканей рыб в течение года, по-видимому, свидетельствует об изменении интенсивности процессов окислительного фосфорилирования. Данные по сезонной динамике АТФ-азной активности митохондрий рыб в

литературе отсутствуют, не установлен факт сезонных ритмов фосфорилирования в митохондриях из мышц и сердца миноги (Савина, Кудрявцева, 1973; Savina et al., 1975), сердца черепахи (Privitera, Merzban, 1966).

Таким образом, тканевые и видовые особенности активности ферментов значительно изменяются у рыб на протяжении годового цикла. Это необходимо учитывать при изучении ферментативной активности в один отдельно взятый период.

ВЫВОДЫ

1. У скорпены, смарады, ставриды на протяжении полного годового цикла установлены значительные изменения активности ферментов энергетического обмена (ДГТ, СДГ, АТФ-азы), а также содержания фосфора неорганического и белка в митохондриях печени, красных и белых мышц. Эти изученные показатели позволяют выявить физиологические механизмы адаптации рыб к различным уровням обмена и меняющимся условиям среды.

2. Соотношение активностей ферментов энергетического обмена в тканях рыб специфично для каждого периода годового цикла. Интенсивность аэробной и анаэробной фаз продуцирования энергии, а также окислительного фосфорилирования изменяется в течение года, что указывает на сезонную реорганизацию метаболизма в связи с меняющимся физиологическим состоянием рыб.

3. Высокая активность ДГТ обнаружена в тканях исследованных видов рыб во все периоды годового цикла, кроме зимовально-го, во время которого она понижается до следовой. Это свидетельствует о значительной роли анаэробных процессов в энергетическом метаболизме рыб на протяжении большей части года. В преднерестовый и нерестовый периоды происходит интенсификация окислительного энергетического обмена, что проявляется в значительном увеличении активности СДГ. В посленерестовый и зимовальный периоды активность СДГ следовая. АТФ-азная активность в тканях рыб выявляется во все периоды годового цикла.

4. Установлена зависимость активности ферментов энергетического обмена, содержания Фн и белка в митохондриях от естественной подвижности рыб. В тканях быстроплавающей ставриды большинство исследованных показателей выше, их динамика в течение года выражена сильнее, чем у малоподвижной скорпены. ДГТ

и СДГ печени ставриды проявляют свою активность в трех периодах годового цикла, у скорпены — только в двух. Смарида, рыба средней подвижности, по исследованным показателям занимает промежуточное положение.

5. С увеличением видовой естественной подвижности увеличиваются различия в ферментативной активности красных и белых мышц. Наиболее ярко это проявляется в нерестовый период: в ряду скорпена-смарида-ставрида соотношение СДГ-ной активности красных и белых мышц, а также АТФ-азной активности увеличивается, а ЛДГ-ной активности — уменьшается.

6. Показана четкая градация тканей по уровню активности ферментов энергетического обмена и содержания ФН и белка в митохондриях. Печень рыб характеризуется наименьшей активностью ЛДГ, наибольшей активностью СДГ, самым высоким содержанием в митохондриях ФН и белка. Белые мышцы рыб обладают самой высокой активностью ЛДГ, наиболее низкой активностью СДГ, наименьшим содержанием в митохондриях ФН и белка. По изученным показателям красные мышцы занимают промежуточное положение между печенью и белыми мышцами, но гораздо ближе к белым мышцам.

7. В связи с тем, что тканевые и видовые особенности активности ферментов у рыб значительно изменяются в течение года, изучение ферментативной активности необходимо проводить с учетом физиологического состояния рыб во все периоды годового жизненного цикла.

ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ ОПУБЛИКОВАНЫ СЛЕДУЮЩИЕ РАБОТЫ:

1. Эмеретли И.В. Активность лактатдегидрогеназы в тканях рыб Черного моря. — Экология моря, 1981, вып.7, с.57-60.
2. Эмеретли И.В. Активность сукцинатдегидрогеназы в митохондриях тканей рыб Черного моря. — Экология моря, 1981, вып.7, с.60-63.
3. Щепкин В.Я., Эмеретли И.В. Элементы биохимической адаптации энергетического обмена в тканях рыб с разной экологией. — В кн.: Биология шельфовых зон мирового океана: Тез.докл. II Всесоюз. конф. по морской биологии, Владивосток, 1982, ч.2, с.125-126.
4. Щепкин В.Я., Эмеретли И.В. Активность ферментов энергетического обмена в тканях рыб Черного моря. — В кн.: У Всесоюз. конф. по экологической физиологии и биохимии рыб: Тез.докл., Киев, 1982, ч.1, с.183-184.

АЗƏРБАЙҖАН ССР ЕЛМЛƏР АКАДЕМИЈАСЫ
А.И. ГАРАБЕВ АДЫНА ФИЗИОЛОГИЈА ИНСТИТУТУ

Əлҗəзмəсы һуғуғунда

ЕМЕРЕТЛИ ИРИНА ВЛАДИМИРОВНА

УДК 591.1 :574: 597(262.5)

ГАРА ДƏНИЗ БАЛЫГЛАРЫНДА ЕНЕРҖИ МУҖАДИЛƏСИНИ
БИОЛОГИ- ФИЗИОЛОГИ ХУСУСИЈЛƏЛƏРИ

ИЖТИСАС 03.00.13

ИНСАН ВƏ ҺЕЈВАН ФИЗИОЛОГИЈАСЫ

Биологија елилєри намиғєди алимлик дєрєчєси алмғт
уғһи тєғдим олунмуш диссертасијанғ

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т Ы

БАКЫ - 1985