

ПРОВ 2010

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ

Карадагский природный заповедник

ПРОВ 2020

КАРАДАГ

ИСТОРИЯ, БИОЛОГИЯ, АРХЕОЛОГИЯ

Сборник научных трудов,
посвященный 85-летию Карадагской научной станции

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 38807

Симферополь
СОНАТ
2001

КОМПЛЕКСНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ МЫШЕЧНЫХ НАГРУЗОК НА ОБМЕН ВЕЩЕСТВ У РЫБ С РАЗЛИЧНЫМИ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИМИ ОСОБЕННОСТЯМИ

А. Л. Морозова, Т. П. Кондратьева, **О. С. Русинова**

Карадагский природный заповедник НАН Украины

Введение

В конце 60-х годов в лаборатории биохимии рыб Карадагского отделения Института биологии южных морей Академии наук УССР был установлен биогидродинамический стенд (БГС), изготовленный в отделе гидробионики института Гидромеханики АН УССР (г. Киев). Благодаря появлению этого уникального стенда появилась возможность комплексного исследования влияния экспериментальных нагрузок на углеводный, белковый, ионный и фосфорный обмены в тканях рыб с различными эколого-физиологическими особенностями, а также на их физиологические функции и ультраструктуру тканей.

В условиях усиливающегося антропогенного воздействия на окружающую среду одной из важнейших проблем гидробиологии, имеющей как фундаментальное, так и прикладное значение, является изучение механизмов адаптации гидробионтов. Поскольку движение обеспечивает реализацию наиболее важных жизненных функций — дыхание, питание, размножение, бегство от хищника и т. д., то можно считать, что оно, в конечном итоге, обуславливает выживание вида.

В настоящем сообщении предпринята попытка обобщения экспериментального материала, полученного за два десятилетия сотрудниками лаборатории биохимии рыб при использовании БГС. Представленный материал отражает сезонную динамику исследуемых веществ, их видовую и тканевую специфичность, индивидуальную вариабельность всех показателей.

Мышечную нагрузку дозировали по времени и интенсивности, учитывая температуру окружающей среды и физиологическое состояние рыбы. Нагрузка условно поделена на два типа: кратковременное интенсивное плавание с максимальными скоростями (несколько минут) и продолжительное плавание в течение нескольких часов с крейсерскими скоростями до утомления.

Методы исследования

Биогидродинамическая установка замкнутого типа предназначалась для изучения энергетического баланса, оценки гидродинамических качеств и характеристик морских гидробионтов в условиях различных скоростей плавания в потоке воды. БГС представляет собой замкнутую герметичную систему, состоящую из рабочей камеры (прямоугольный параллелепипед длиной 1500 мм, поперечное сечение 300 × 300 мм), движителя — четырехлопастного винта и конструктивных участков трубы для изменения направления движения жидкости на 360° и формирования потока перед поступлением в рабочий участок. С обоих торцов рабочая камера снабжена заградительными решетками с целью удержания в ней испытываемых объектов. Боковые стенки камеры остеклены оргстеклом. Объем жидкости в трубе до 2 м³. Обеспечивается плавная регулировка скорости потока от 0,3 м/сек до 3 м/сек. Питание электромотора постоянного тока (мощность 13 кВт, напряжение 220 В, число оборотов 1440 об/мин) производится от 3-х фазной сети пе-

ременного тока напряжением 380 в. Принцип работы стенда основан на реофильной реакции рыб.

Эксперименты по влиянию дозированных мышечных нагрузок на динамику исследуемых параметров (согласно поставленных в экспериментах задач) проводились по единой схеме.

Рыбу, отловленную ставным неводом в районе Карадага, помещали в бассейны с проточной морской водой, где выдерживали в течение суток без кормления. Партию рыб (6—12 шт.) после суточной акклимации в бассейне считали контрольной. Физиологическое состояние рыб из этой партии принимали за состояние относительного покоя. Другую партию рыб (около 20 шт.) отсаживали в рабочую камеру БГС, где и подвергали нагрузкам, дозированным по времени и скорости потока воды. В опыт и контроль брали одноразмерную (для каждого вида) рыбу.

Классификация рыб по подвижности

Рыбы в зависимости от условий обитания подразделяются на пелагических, донных, они обитают как стайные и одиночные, являются фитофагами или хищниками, мигрантами или оседлыми. Все это определяет режим движения, пути миграции, скорости плавания, выносливость. В процессе эволюции это определило формирование их морфологических, физиологических и биохимических особенностей. Издавна исследовались и изучались форма тела рыб, зависимость скорости от формы тела.

Не претендуя на полное и хронологическое описание, остановимся лишь на некоторых попытках дать научную терминологию подвижности.

В определении понятия «крейсерская скорость» нет единого мнения. Brett (Brett, 1964), Павлов и Сабуренков (Павлов, Сабуренков, 1965) считают крейсерской скоростью ту, которую рыба может удерживать в течение 60 минут, Fry, Hart (Fry, Hart, 1948) — 20—30 минут. Beamish (Beamish, 1966) для каждого вида указывал свою индивидуальную скорость и различное время плавания. Комаров, указывая на то, что рыбы, совершая продолжительные миграции в естественных условиях, инстинктивно выбирают наиболее эффективные скорости плавания, т. е. такие, при которых на единицу пути окисляется наименьшее количество органического вещества и создается наиболее выгодный гидродинамический режим, дает определение «крейсерская скорость» как скорости, при которой физиологический и гидродинамический коэффициенты полезного действия одновременно достигают максимального значения (Комаров, 1976).

Выскребенцев делает вывод о том, что для «донных» рыб, тесно связанных с субстратом, оптимальным вариантом поведения является использование неподвижности как средства маскировки при приближении раздражителя на критическую дистанцию. Для пелагических рыб, уже демаскированных движением, более выгодна тактика ускорения движения на предельных дистанциях обнаружения опасности (Выскребенцев, 1984а; 1984б).

Пол У. Узбб (Узбб, 1984), показывая корреляцию между формой тела и способом плавания рыб, подошел к построению функционально-морфологической плоскостной модели типов плавания рыб, имеющей форму треугольника, в углах которого помещены рыбы, специализированные на каком-то типе плавания и названные «специалист в бросковом плавании», «специалист в крейсеровании», «специалист в маневрировании». Центр модели (треугольник) занимают «генералисты» — рыбы, способные совершать броски, маневрирование, крейсерование, но не так искусно, как «специалисты».

Исходя из литературных данных и собственных наблюдений за поведением рыб в эксперименте, мы провели условное разделение исследуемых видов на три группы: быстроплавающие — ставрида, умеренно подвижные — смарида, барабуля (султанка), ласкирь, и малоподвижные — скорпена, звездочет.

Две крайние группы рыб различаются по типу движения как «стайеры» и «спринтеры». Умеренноподвижные виды занимают промежуточное положение и, в свою очередь, различаются по образу жизни и типу движения.

В треугольнике Уэбба они могли бы занять место сообразно экологической специализации: ставрида — (тунец), скорпена — (щука), ласкирь — (бабочки). Учитывая экологическую специализацию исследуемых нами рыб, мы считаем ставриду «специалистом крейсирования», ласкиря — «специалистом в маневрировании», скорпену — «специалистом в бросковом плавании».

Путем постановки специальной серии опытов с использованием гидродинамического стенда и многократными визуальными наблюдениями, нами были определены максимальные и крейсерские скорости плавания у исследуемых рыб (табл. 1). Величина крейсерской и максимальной скоростей и выносливость рыб (т. е. время плавания рыб до утомления) зависят от степени естественной подвижности рыб и тренированности их к конкретному режиму плавания. Быстроплавающие рыбы значительно выносливее и характеризуются более высокими скоростями плавания (табл. 1). К крейсерским скоростям относятся скорости

Таблица 1

Общая характеристика объектов исследования

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ					
Эколого-биологическая характеристика	Плавательные характеристики (м/с)				
	Литературные данные		В эксперименте		Длительность крейсирования до утомления (час)
	максим.	крейсир.	максим.	крейсир.	
СТАВРИДА					
Пелагическая, активная, стайная, мигрант, хищник	2,9	0,3	3,0	1,2	10-14
СМАРИДА					
Прибрежно-пелагическая, активная, мигрант, хищник	2,4	-	1,7	0,8	5-6
БАРАБУЛЯ					
Придонная, относительно подвижная, слабый мигрант, хищник	1,1	0,3	1,8	0,9	2-4
ЛАСКИРЬ					
Прибрежно-пелагическая, стайная, слабый мигрант, питание смешанное	-	-	1,8	0,9	4-6

плавания, которые выдерживаются рыбами более часа, а к максимальным — в течение нескольких минут. Для каждого исследуемого вида рыб подбирались в специальных экспериментах режимы нагрузок, когда при крейсерских скоростях абсолютное большинство рыб (до 90%) утомлялось после нескольких часов плавания (для разных видов время до утомления колебалось от 2 до 10 часов), а при максимальных скоростях — после 2—3 мин плавания. Иначе плавание с максимальными скоростями можно называть кратковременным интенсивным плаванием или броском.

Углеводный обмен при плавании рыб

Начало исследованиям углеводного обмена у рыб в нашей лаборатории положила А. Л. Морозова. У ставриды и скорпены определяли содержание в крови молочной кислоты и глюкозы, в скелетных мышцах и печени — содержание гликогена и молочной кислоты. Эти материалы вошли в кандидатскую диссертацию, которая была защищена в 1971 г. Было установлено, что первые 15 мин. нагрузки характеризуются высокой скоростью гликолитического распада углеводов, при дальнейшем плавании, от 15 до 120 мин наблюдается стабилизация уровня гликогена в мышцах и печени и снижение концентрации молочной кислоты в тканях. При плавании свыше 8 часов (утомление) отмечается накопление молочной кислоты и резкая гипогликемия (Морозова, 1967а, 1967б, 1971, 1988; Морозова, Трусевич, 1969а, 1969б, 1969в, 1970, 1971б).

Эти исследования на ставриде, скорпене и смариде были продолжены Л. П. Астаховой совместно с Е. Н. Силкиной. Было показано, что при плавании с крейсерскими скоростями в мышцах ставриды и смариды в первые 15 минут отмечены наиболее резкие изменения уровня гликогена и лактата. Скорость снижения уровня мышечного гликогена для белых мышц ставриды в этот период равна 5,1 мг% в минуту, и, соответственно, максимальная скорость образования лактата равна 13,5 мг% в минуту. В красных скелетных мышцах ставриды скорость использования гликогена, в первые 15 минут работы в 7 раз выше, чем в белых мышцах и равна 37 мг% в минуту, а вместе с тем прирост молочной кислоты в этих типах мышц почти одинаков (Морозова и др., 1978а).

После 30-минутного плавания в режиме крейсерских скоростей в скелетных мышцах ставриды и смариды отмечается четкая тенденция к стабилизации показателей углеводного обмена. Скорость распада мышечного гликогена после 15 минут плавания резко падает с 5,1 до 1,6 мг% в минуту в белых мышцах, и с 37 до 10 мг% в минуту в красных мышцах ставриды. одновременно отмечается существенное снижение уровня лактата в мышцах и особенно в крови (Морозова, 1973б; Силкина, 1989а).

Относительно стабильное состояние углеводного баланса в мышцах исследованных рыб наступает при разной степени использования гликогена и сохраняется до появления первых признаков утомления рыб (Морозова, 1973а; Морозова и др., 1976). Степень использования мышечного гликогена при плавании рыб с разными эколого-физиологическими особенностями различна и находится в обратной зависимости от уровня естественной подвижности рыб. У быстроплавающей ставриды гликоген красных мышц используется на 96%, а в белых — на 50%, у менее активных смариды — на 88 и 83, султанки — на 84 и 82 и у ласкиря на 68 и 66% соответственно. Необходимо заметить, что у активного пловца ставриды утомление наступает почти при полном расходе гликогена в красных мышцах (6 — 8% содержания при состоянии покоя), а у менее активных смариды при 10%,

у султанки при 17% и у ласкиря при 34% (Морозова, Астахова, 1972; Морозова и др., 1976, 1987).

В пусковой период нагрузки содержание лактата в белых мышцах ставриды наряду с использованием гликогена увеличивается на 20%, после чего на протяжении всего дальнейшего периода концентрация этого показателя постепенно снижается, затем в состоянии утомления вновь увеличивается (Морозова, Астахова, 1972; Морозова и др., 1978а). У смарицы концентрация лактата в белых мышцах к концу пускового периода увеличивается вдвое и сохраняется на этом уровне до утомления рыб (Морозова и др., 1978а).

В красных мышцах, в первые 15 минут нагрузки, содержание лактата у ставриды увеличивается на 41% от исходного уровня. При утомлении содержание молочной кислоты несколько повышается, но все же остается ниже нормы на 34%. В белых мышцах в состоянии утомления концентрация лактата выше нормы на 48% (Морозова, Астахова, 1972; Морозова и др., 1978а).

В крови, в первые 15 мин работы, отмечается резкое увеличение гликемии, что указывает на усиленное использование гликогена тканей. В период устойчивого состояния, когда отмечается относительный углеводный баланс, содержание глюкозы продолжает возрастать с довольно высокой скоростью, и в конце устойчивого состояния гликемия достигает очень высокого уровня (в 8—12 раз выше исходного), но в начальный период утомления содержание сахара начинает резко падать в крови. При мышечной работе характер изменения содержания лактата в крови и скелетных мышцах практически одинаков, но в крови этот прирост происходит более интенсивно, чем в мышцах. Уровень лактата в тканях рыб считают показателем интенсивности выполненной работы и одной из причин утомления и гибели рыб при мышечной нагрузке (Морозова и др., 1978а; Кондратьева, 1985).

В первые 15 минут гликоген печени используется менее интенсивно по сравнению с гликогеном мышц. В конце 60-минутного периода градиент расходования гликогена в печени становится выше, чем в мышцах, что подтверждает факт о роли углеводов в печени при длительных нагрузках, когда происходит значительное истощение гликогена мышц (Морозова и др., 1978а).

В мозгу ставриды содержание гликогена при всех режимах крейсерского плавания сохраняется постоянным и даже в состоянии утомления этот показатель не отличается от уровня покоя (Астахова, 1972, 1976; Морозова, Астахова, 1972; Морозова и др., 1976). Однако у менее подвижных рыб отмечается существенное снижение уровня гликогена в мозгу. Так, в мозгу султанки после 2-часового умеренного плавания уровень гликогена падает до 65%, а в мозгу ласкиря после 4-часового плавания — до 45% от состояния покоя (Морозова и др., 1976, 1978а).

В сердечной мышце ставриды в пусковой период нагрузки концентрация гликогена снижается на 10%, в период устойчивого состояния содержание гликогена увеличивается по сравнению с состоянием покоя на 10%, а состояние утомления сопровождается резким падением уровня гликогена на 75% от исходной величины (Астахова, 1972; Морозова, Астахова, 1972; Морозова, 1973а; Морозова и др., 1976; Морозова и др., 1978а). В сердечной мышце ласкиря в состоянии утомления сохраняется 45% гликогена по сравнению с состоянием покоя, а у султанки — около 20% (Морозова и др., 1976, 1978а).

Плавание с максимальными скоростями, величина которых превышала в 2 раза крейсерские (табл. 1), рыбы выдерживают не более 5 минут. В белых мышцах после нагрузки указанного режима резко падает уровень гликогена, причем малоподвижные рыбы (султанка) используют гликоген белых мышц на 86% со скоростью 57 мг% в минуту, а активные (ставрида) расходуют на 25% со ско-

ростью 39 мг% в минуту. В красных мышцах султанки и ставриды при плавании в этом режиме изменения концентрации гликогена менее значительны, чем в белых, и наиболее выражены также у малоподвижных видов. Так, у султанки гликоген красных мышц тратится на 37% со скоростью 68 мг% в минуту, а у ставриды — на 6% со скоростью 32 мг% в минуту (Силкина, Астахова, 1977; Морозова и др., 1978а).

При кратковременном интенсивном плавании белые мышцы также характеризуются более высокой скоростью накопления лактата, что свидетельствует об интенсивном гликолизе в этих мышцах. Причем степень увеличения уровня лактата в скелетных мышцах малоподвижной султанки выше, чем у быстроплавающей ставриды (Морозова и др., 1978а).

В мозгу рыб при плавании с максимальными скоростями отмечено незначительное (до 10%) увеличение уровня гликогена. В сердце же ставриды уровень гликогена несколько снижается по сравнению с состоянием покоя, а в сердце султанки — увеличивается почти на 15%. Также противоположно направлены кривые, характеризующие динамику содержания гликогена в печени этих видов рыб: в печени ставриды уровень гликогена увеличивается на 20%, а у султанки — снижается на 50% (Морозова и др., 1978а).

Л. П. Астаховой было показано, что в крови быстроплавающей ставриды под действием максимальной нагрузки уровень гликемии снижается на 20%, а в крови менее активных рыб, султанки и ласкиря, этот показатель, напротив, значительно возрастает (200 и 140% соответственно) (Астахова, 1982; Кондратьева, 1985). После суточного отдыха в крови ставриды отмечена гипергликемия (140%), а у менее подвижных султанки и ласкиря наблюдается снижение уровня гликемии на 30% и 70% соответственно к послерабочему уровню. У быстроплавающей ставриды содержание глюкозы в крови остается таким же, как и после нагрузки (Астахова, 1982).

Кроме нагрузки, были также исследованы особенности восстановительного периода или отдыха после плавания у рыб с разными эколого-физиологическими особенностями. После плавания в крейсерском режиме до утомления после суточного отдыха отмечено восстановление уровня гликогена в белых скелетных мышцах у всех видов рыб. Так, у ставриды в момент утомления после 8—10 часов плавания содержание гликогена в белых скелетных мышцах ставриды составляет лишь 50% к уровню относительного покоя, через 12 часов отдыха он полностью восстанавливается (100%), а после двух суток отдыха уровень гликогена превышает на 25% исходную величину. В красных мышцах султанки и ласкиря такого восстановления уровня гликогена не отмечается. В этих мышцах у ставриды в состоянии утомления содержание гликогена составляет лишь 6—8% к контролю. После 24 часов отдыха он увеличивается лишь на 10% по сравнению с уровнем утомления, а к концу 48-часового отдыха уровень гликогена поднимается только до 40% от уровня контроля (Силкина, Астахова, 1977; Морозова и др., 1978).

В состоянии утомления красные и белые скелетные мышцы ставриды характеризуются различным уровнем содержания молочной кислоты — в белых мышцах уровень лактата выше нормы на 15—20%, а в красных, напротив, — на 25—30% ниже исходной величины. Восстановление исходного уровня лактата в этих тканях в первые 60 минут отдыха обеспечивается противоположно направленными процессами: в белых мышцах уровень лактата снижается, а в красных повышается. При дальнейшем отдыхе направленность и интенсивность этих процессов в обоих типах мышц выравнивается и характеризуется наличием двух типов суперкомпенсации — после 6- и 24-часового отдыха (Морозова и др., 1978б).

Полностью отсутствуют какие бы то ни было признаки восстановления гликогена в печени ставриды, содержание которого даже после 48-часового отдыха

равно таковому при состоянии утомления, что, вероятно, обусловлено отсутствием кормления рыб во время отдыха (Морозова и др., 1978б).

В сердце ставриды количество гликогена снижается при утомлении до 70% и продолжает падать в первые 60 мин отдыха. После 6 часов отдыха содержание гликогена в сердечной мышце начинает быстро увеличиваться, а после 12 часов отмечено восстановление и незначительная суперкомпенсация гликогена. Сердечная мышца султанки и ласкиря также восстанавливает исходное содержание гликогена в течение 24 часов отдыха, причем для ласкиря отмечено значительное сверхвосстановление гликогена в сердечной мышце — на 40% (Морозова и др., 1978б).

В мозгу ставриды в первые 60 минут отдыха содержание глюкозы продолжает снижаться, но после часового отдыха оно быстро увеличивается и к концу 6-часового отдыха превышает контроль на 57%. Но к окончанию суточного отдыха уровень глюкозы снова падает и составляет лишь 80% от величины покоя (Морозова и др., 1978б).

Концентрация глюкозы в крови утомленных рыб на 40% ниже исходной величины. Некоторое восстановление глюкозы отмечается в первые минуты отдыха рыб, но исходной величины гликемии не достигает даже за 24 часа отдыха (Морозова и др., 1978б).

Е. Н. Силкиной в 1991 г. была защищена кандидатская диссертация «особенности углеводного обмена в скелетных мышцах и печени рыб различной естественной подвижности». Как было показано и ранее (Морозова и др., 1978а), у рыб умеренной подвижности (смарида, султанка, ласкирь) четких различий в тратах гликогена между белыми и красными мышцами при длительном крейсерском плавании не найдено. Наиболее существенные различия между типами мышц отмечены лишь в количестве избыточного лактата: красные мышцы в меньшей степени накапливают лактат, чем белые мышцы. Выявлено, что наибольшие траты гликогена происходят в первые 15—30 мин, а увеличение лактата — после 60, 120-минутного крейсирования. При длительном крейсерском плавании после использования гликогена мышц у ставриды, смариды, ласкиря наблюдается падение его содержания в печени, но в печени султанки в период 30-минутного плавания отмечено восстановление гликогена до контрольного уровня. Более длительное крейсирование (после 60 минут) сопровождается стабилизацией уровней гликогена и лактата. Наиболее высокий уровень гликогена в этот период отмечен в мышцах смариды, а наиболее низкий — в тканях ласкиря. Период утомления, который наступал у смариды после 5, у султанки — после 3, у ласкиря — после 4 часов плавания с крейсерской скоростью, сопровождался резким снижением уровня тканевого гликогена (в печени ставриды — на 50%, у ласкиря и смариды на 85% и 94% соответственно, а у султанки на 60%), незначительным увеличением лактата в белых мышцах и существенным его уменьшением (ниже контрольного) в красных мышцах и печени (Морозова и др., 1978б; Силкина, 1979, 1985, 1986, 1989, 1990а, 1990б, 1991, 1992).

Наибольшая интенсивность снижения уровня гликогена и увеличения уровня лактата при кратковременном интенсивном плавании у ставриды, смариды, султанки, ласкиря и скорпены отмечена в белых скелетных мышцах. При этом наименьшие изменения показателей углеводного обмена показаны у ставриды — быстроплавающего вида, а наибольшие — у придонной умеренно подвижной султанки. В красных мышцах изменения содержания гликогена и лактата менее интенсивны, чем в белых мышцах. Наименьшая интенсивность гликолиза в красных мышцах отмечена у ставриды и ласкиря, наибольшая у султанки (Морозова и др., 1978б; Силкина, 1979, 1990б, 1991, 1992; Силкин и др., 1988).

Кратковременное интенсивное плавание в условиях пониженной температуры воды (15 — 16°C) сопровождалось более усиленным гликогенолизом и накоплением избыточного лактата в мышцах, чем при 20 — 22°C. При более низкой температуре у ставриды в белых мышцах гликоген снижается на 70%, вместо 30% и на 45%, вместо 5% в красных мышцах, у смирды на 90%, вместо 50% в белых мышцах и на 50%, вместо 45% в красных мышцах. Если в белых мышцах смирды при 15 — 16°C лактат достигает 300% по сравнению с контролем, то при 20 — 22°C только 160% (Силкина, 1988).

В печени при кратковременном интенсивном плавании происходит незначительное изменение уровня гликогена и интенсивное накопление лактата. У ставриды, ласкиря и скорпены уровень гликогена при мышечной нагрузке в печени мало отличается от его контрольного состояния, а у смирды снижается на 23%. Наиболее высокий уровень (до 250%) избыточного лактата в печени отмечен у ставриды и ласкиря (Силкина, 1985, 1991).

После длительного крейсерского плавания до утомления содержание гликогена в белых скелетных мышцах султанки и ласкиря, как и у ставриды (Морозова и др., 1978а), восстанавливается до исходного уровня. В красных мышцах, в течение 24 часов отдыха, уровень гликогена у султанки составляет лишь 42%, а у ласкиря — 28% от контрольного. После кратковременного интенсивного плавания в красных и белых мышцах султанки происходит восстановление гликогена и лактата до уровня контроля, а у ставриды почти полностью (90% и 80% соответственно), но в печени оно составляет только 24% от контроля. В период суточного «отдыха» наблюдается полное восстановление уровня лактата во всех тканях исследуемых рыб, независимо от режима мышечной нагрузки (Силкина, 1991).

Фосфорный обмен при плавании

А. Л. Морозовой было показано, что первые 15 минут нагрузки у ставриды являются периодом адаптации организма рыб к новому уровню мышечной активности и характеризуются снижением уровня легкогидролизуемых фосфатов и накоплением неорганического фосфата. Во время следующих 120 минут нагрузки происходит постепенное восстановление фосфорсодержащих фракций за исключением неорганического фосфора в крови и мышцах, но при утомлении он накапливается в значительных количествах (Морозова, Астахова, 1971; Морозова, Трусевич, 1971а; Морозова, 1973а, 1973б;).

Дальнейшее изучение фосфорного обмена у рыб при плавании продолжил В. В. Трусевич, по этому материалу в 1979 г. защищена кандидатская диссертация. Установлено, что в начальный период нагрузки при крейсерском плавании сохранение баланса АТФ обеспечивается за счет креатинкиназной реакции (Морозова и др., 1970; Трусевич, 1972а, 1973). В белых мышцах ставриды при высоких температурах воды (19—22°C) плавание, в течение первых 15 минут, снижает содержание креатинфосфата на 57% и увеличивает содержание неорганического фосфора на 41% по сравнению с уровнем покоя, а содержание АТФ и АДФ увеличивается на 107 и 114% соответственно (Трусевич, 1972а, 1972б, 1972в, 1973, 1974, 1978, 1979). Дальнейшее плавание характеризуется некоторым восстановлением уровня креатинфосфата и одновременно снижением содержания АТФ, и увеличением содержания АДФ и неорганического фосфора (Морозова, Трусевич, 1972; Трусевич, 1979, 1986). Длительное плавание приводит рыб к утомлению, которое при температуре 19 — 22°C сопровождается снижением уровня АДФ и неорганического фосфора и стабилизацией уровня АТФ, что может свидетельствовать об активном процессе

фосфорилирования в мышцах (Морозова, Трусевич, 1972; Трусевич, 1972а, 1972б, 1973в, 1973, 1974, 1978, 1979). При низких температурах воды (11 — 12°C) в белых мышцах ставриды первые 15 минут крейсерского плавания содержание креатинфосфата снижается на 79%, АТФ — на 19%, а концентрация АДФ увеличивается на 33% и неорганического фосфора на 55% к уровню покоя (Трусевич, 1972б, 1972в, 1973, 1974, 1978, 1979). Период устойчивого состояния выражен при этой температуре менее четко, а утомление наступает через 50—60 минут, вместо 5 часов плавания при 19 — 22°C (Морозова, Трусевич, 1972; Трусевич, 1972в, 1979, 1986). При этой температуре запасы АТФ (18—20% от уровня покоя) и креатинфосфата исчерпываются практически полностью (на 85—90%), а уровень АДФ и неорганического фосфора в несколько раз превышает исходную величину (Морозова, Трусевич, 1972; Трусевич, 1972б, 1972в, 1973, 1974, 1986). При высоких температурах (19—22°C) в красных и белых мышцах ставриды фосфорный метаболизм не имеет принципиальных отличий (Трусевич, 1979). При плавании ставриды в условиях пониженной температуры (11—12°C) в красных мышцах, в отличие от белых, запасы макроэргов снижаются только в первые 15 минут, при дальнейшем плавании отмечается интенсивное восстановление их уровней, которое к моменту утомления остается сравнительно высоким, причем уровень креатинфосфата приближается к уровню покоя (Трусевич, 1976, 1978, 1979, 1986).

Показано, что при плавании с максимальными скоростями при температуре воды 20—22°C у быстроплавающей ставриды не выявлены достоверные изменения макроэргических фосфатов, в отличие от менее активных пловцов — султанки и ласкиря, у которых происходит заметное нарушение энергетического баланса в белых мышцах. В условиях пониженной температуры воды (16—17°C) этот тип нагрузки вызывает глубокое нарушение энергетического баланса в мышцах всех трех видов рыб, красные мышцы в этом типе плавания участия не принимают (Трусевич, Аннинский, 1988). Более подробно этот материал описан в статье В. В. Трусевича и Б. Е. Аннинского в этом сборнике.

Белковый обмен при плавании

Экспериментальное плавание с крейсерской скоростью

Исследование влияния мышечных нагрузок на содержание общего белка и фракционный состав сыворотки крови, мышц и печени ставриды, смарида, барабули и ласкиря, проведенные Т. П. Кондратьевой, показали существенные изменения концентрации общего белка и фракционного состава в исследуемых тканях. Характер этих изменений определяется продолжительностью нагрузки и экологией вида (Кондратьева, 1975, 1978).

При плавании с крейсерскими скоростями в начальный период нагрузки (первые 15 минут), когда рыба находится в состоянии, для которого характерна повышенная мобилизация энергетических ресурсов анаэробного дыхания, наблюдается увеличение содержания общего белка в крови быстроплавающих видов на 20%. В сыворотке крови малоподвижного ласкиря наступает резкое — на 110% — увеличение уровня белка (Кондратьева, 1976).

К концу часовой нагрузки у быстроплавающих видов, как правило, количество белка в сыворотке восстанавливается до исходного уровня. В крови ласкиря такое восстановление отмечено только к концу двухчасового плавания, что, вероятно, отражает более продолжительный, чем у быстроплавающих рыб, период адаптации к интенсивной продолжительной мышечной работе (табл. 2).

Таблица 2

**Содержание общего белка сыворотки крови у рыб различной экологии
после мышечной нагрузки (в г%)**

Нагрузка	Вид рыб			
	Ставрида	Смарида	Барабуля	Ласкирь
Крейсерская скорость				
Покой	$2,8 \pm 0,15$ (27)	$4,1 \pm 0,41$ (35)	$3,6 \pm 0,17$ (24)	$3,5 \pm 0,25$ (12)
15 мин	$3,4 \pm 0,18$ (28)	$5,1 \pm 0,32$ (32)	$4,8 \pm 0,24$ (23)	$7,4 \pm 0,25$ (13)
30 мин	$3,1 \pm 0,31$ (21)	$4,8 \pm 0,10$ (13)	$4,1 \pm 0,11$ (19)	$6,1 \pm 0,05$ (10)
60 мин	$2,8 \pm 0,14$ (13)	$4,3 \pm 0,40$ (24)	$3,5 \pm 0,14$ (24)	$4,8 \pm 0,64$ (12)
Скорость, близкая к максимальной				
5-6 мин	$3,1 \pm 0,01$ (11)	$5,34 \pm 0,12$ (12)	-	$5,2 \pm 0,18$ (9)

Примечание: в скобках — количество рыб в опыте.

Динамика изменений фракционного состава сыворотки крови исследуемых видов рыб несет индивидуальные особенности, однако можно отметить и ряд общих закономерностей. При кратковременной нагрузке в кровяное русло у всех видов выделяется значительное количество гамма-глобулина и альбумина. Выход альбумина в крови смариды несколько запаздывает, наступая после 30-минутного плавания (Кондратьева, 1975).

После работы продолжительностью 60 минут для сыворотки крови ставриды и смариды характерно возвращение количества альбумина к норме. У ставриды наблюдается также восстановление уровня гамма-глобулинов, у смариды — бета-глобулинов. Содержание альфа-глобулинов к концу нагрузки у обоих видов ниже исходного. В крови ласкиря после кратковременной нагрузки резко уменьшается количество альбумина и гамма-глобулина, и увеличивается содержание альфа- и бета-глобулинов. После часового плавания ни одна из белковых фракций не восстанавливается до исходного уровня. Вероятно, организм ласкиря еще недостаточно адаптировался к интенсивной мышечной работе, не свойственной для этого вида в естественных условиях. Барабуля занимает промежуточное положение между ставридой, смаридой и ласкирем. Так, после 15-минутного плавания, подобно ставриде и смариде, в крови барабули увеличивается содержание альбумина и гамма-глобулинов. общим для барабули и ласкиря является увеличение содержания альбумина при кратковременном 15 и 30-минутном плавании (Кондратьева, 1977, 1979, 1988).

Продолжительное плавание ставриды — 4—6 часов (до утомления), в режиме крейсерских скоростей сопровождается падением, на 20% ниже уровня покоя, содержания общего белка в непосредственно работающем органе — белой скелетной мышце и увеличением уровня общего белка в системе обеспечения: крови, печени, красных мышцах. Исследования белковой системы белых, красных мышц и печени показали: содержание общего белка в белых мышцах и печени выше, чем в красных (4,1; 3,2; 2,6 г% соответственно) (Кондратьева, 1985).

При действии нагрузок изменения содержания общего белка в печени носят несколько иной характер, чем в мышцах и крови. Для подвижных ставриды и смарида характерно повышение в начале нагрузки, затем к концу часового плавания возвращение к исходному уровню. В печени барабули увеличение, сопровождающее кратковременную нагрузку, сохраняется до конца часового плавания. У ласки кратковременная нагрузка сопровождается резким падением белка в печени, но к концу часового плавания уровень белка не только восстанавливается, но и превышает дорабочий (Кондратьева, 1982а, 1982б).

Фракционный состав белков мышц и печени под действием нагрузок изменяется незначительно и менее четко, чем в сыворотке крови. Наблюдалось некоторое уменьшение саркоплазматических и увеличение миозиноподобных белков.

Литературные данные об энергетическом значении белков крови и мышечных белков в обеспечении мышечной функции противоречивы и малочисленны. Ряд авторов считает, что мышечные белки и белки сыворотки крови не участвуют в энергетическом обмене (Суровкина, Макаревич, 1959), однако есть данные, говорящие в пользу участия мышечных белков наряду с другими энергетическими субстратами при интенсивных превращениях энергии в работающем организме (Попова, 1951; Чаговец, 1962). Возникшее суждение о «неучастии» белков мышц и крови при мышечной работе, вероятно, обязано использованию для стимуляции мышечной деятельности электрического тока, что в полной мере не могло отражать истинного физиологического процесса при мышечной активности. Полезно также обратиться к результатам изучения биохимических изменений в мышцах, в период отдыха после мышечной работы. Исследования содержания белка одновременно в мышцах и крови у одного животного показали, что при отдыхе наблюдается интенсивное использование остаточного азота отдыхающей мышцей из крови и увеличение белкового азота мышц, что свидетельствует в пользу активного участия мышечных белков в энергетическом обмене при работе. Суперкомпенсация белка мышц при этом более длительна, чем у гликогена, и наступает значительно позднее (Чаговец, 1962).

Экспериментальное плавание со скоростями, близкими к максимальным

Работа в режиме истинных максимальных скоростей затруднена в связи с резким повышением скорости свертывания крови у рыб в этих условиях. Плавание в течение 5—6 минут со скоростью, близкой к максимальной, подобным явлением в крови рыб не сопровождается.

Из литературы известно, что у высших позвоночных мышечная работа проходит на фоне повышения вязкости крови, увеличения числа тромбоцитов, что в свою очередь повышает ее свертывание. Изменения в составе крови у спортсменов при мышечной работе являются следствием выхода крови из кровяных депо и ее перераспределением. У хорошо тренированных спортсменов при одной и той же мышечной работе сдвиги в этих показателях менее выражены, чем у недостаточно тренированных лиц (Физиология..., 1969).

У всех исследуемых видов рыб плавание со скоростями, близкими к максимальным, сопровождается увеличением содержания общего белка в сыворотке крови. Это увеличение составляет: у ставриды 10,4%, у смариды 30,0%, у ласкиря 48% (против 21,1%, 24,3%, 110% соответственно, при плавании с крейсерской скоростью) (Кондратьева, 1982б, 1985; Кондратьева, Астахова, 1982).

Из приведенных данных следует, что кратковременные мышечные нагрузки при плавании со скоростями, близкими к максимальным, оказывают меньшее воздействие на белковую систему крови, чем плавание с крейсерской скоростью. Данные, полученные в параллельных опытах по углеводному обмену, позволяют допустить, что белковые субстраты при кратковременных нагрузках, как и липиды, лишь частично включились в энергетический обмен, и в начальный период интенсивной мышечной работы основными энергетическими субстратами, обеспечивающими двигательную активность рыб, являются углеводы (Силкина, Астахова, 1977).

В заключение можно констатировать, что характер влияния мышечной нагрузки на уровень белка и его фракционный состав в крови, печени, белых и красных мышцах указывает на определенное участие этого энергетического субстрата в обеспечении активного обмена у рыб. Существенное влияние на динамику содержания белка в тканях при экспериментальном плавании оказывает естественная подвижность исследуемых рыб.

Влияние температуры воды на динамику белкового обмена рыб при мышечных нагрузках

Существенное влияние на динамику белкового обмена оказывает температура воды и физиологическое состояние рыб в различные сезоны года. Изменяется выносливость рыб к экспериментальному плаванию.

Ставрида в преднерестовый период (стадия зрелости гонад IV, IV—V) при температуре воды 15,5°C и 17,5°C в крейсерском режиме плавала соответственно 2 и 4 часа. В период осеннего нагула (стадия зрелости гонад VI—II) при температуре воды 12,5°C плавает всего один час.

Двухчасовое плавание в крейсерском режиме до утомления в преднерестовый период ($t^{\circ}=16,5^{\circ}\text{C}$) и часовое плавание в период осеннего нагула ($t^{\circ}=12,5^{\circ}\text{C}$) сопровождаются аналогичными изменениями в тканях ставриды: уменьшается содержание общего белка в мышцах (на 10—15%) и увеличивается общий белок в крови (на 15%). Содержание общего белка в красных мышцах практически не изменяется. В печени в период осеннего нагула имеет место некоторое уменьшение содержания белка.

Продолжительное четырехчасовое плавание до утомления в преднерестовый период ($t^{\circ}=17,5^{\circ}\text{C}$) завершается значительным увеличением содержания общего белка в сыворотке крови, белых и красных мышцах, соответственно на 33,3; 21,0; 25,0 %, при незначительном его уменьшении в печени.

Ласкирь в преднерестовый период (стадия зрелости гонад IV—V) при температуре воды 19,5°C плавает 1 час, а в период нагула (стадия зрелости гонад VI—II) 6 часов.

В преднерестовый период плавание до утомления сопровождается у ласкиря значительным (более 40%) увеличением общего белка в сыворотке крови, а также в белых мышцах и печени (на 25 и 18%). В красных мышцах уровень белка резко падает (около 20%). В период нагула увеличение белка в печени, белых и красных мышцах несколько меньше, чем в преднерестовый период. В крови уровень белка падает на 15—20%.

Исследование влияния максимальных мышечных нагрузок на характер белкового обмена проводили в преднерестовый период при температуре воды 18°C.

У обоих видов максимальная нагрузка сопровождается уменьшением общего белка в белых мышцах и увеличением его уровня в сыворотке крови. Изменение содержания общего белка в белых мышцах ласкиря составляет 25%, в сыворотке крови более 30%, что вдвое больше, чем у ставриды. В красных мышцах ставриды изменений не наблюдается, у ласкиря уровень белка падает. В печени ставриды содержание общего белка растет, а у ласкиря, напротив, уменьшается.

Таким образом, уровень белка в тканях рыб при мышечных нагрузках находится в тесной связи с естественной подвижностью и состоянием гонад исследуемых видов рыб. Температура воды в море является фактором, лимитирующим продолжительность плавания рыб в условиях эксперимента (Кондратьева, 1989).

В сыворотке крови ставриды и ласкиря исследовали также влияние мышечных нагрузок на уровень липопротеидов и гликопротеидов. Так, в преднерестовый период кратковременное плавание с максимальной скоростью «бросок» у ставриды сопровождалось уменьшением на 10—13% содержания гликопротеидов в двух фракциях с подвижностью, близкой к альбумину. Общее уменьшение в двух фракциях составило около 25%. В сыворотке крови ласкиря уменьшение содержания гликопротеидов после максимальной нагрузки имело место в 3-й и 4-й фракциях и составило 25—30%.

Содержание липопротеидов в сыворотке крови у обоих видов после «броска» не изменялось.

Продолжительное плавание ставриды с крейсерской скоростью в преднерестовый период продолжалось 6 часов и сопровождалось уменьшением общего количества гликопротеидов сыворотки крови в двух фракциях на 20%. В период осеннего нагула ставрида плавала 5 часов, потери гликопротеидов составили 12—15%.

Ласкирь в преднерестовый период в режиме крейсерской нагрузки плавал около 3 часов. При этом потери гликопротеидов были менее 10%. В период осеннего нагула ласкирь плавал 5 часов, содержание гликопротеидов сыворотки крови уменьшилось на 30—35%. Изменения, как правило, связаны с одной фракцией гликопротеидов. Количество липопротеидов сыворотки крови обоих видов после продолжительного плавания в режиме крейсерских нагрузок также не изменялось, что можно объяснить непосредственным их участием, прежде всего, в обеспечении генеративной функции рыб.

Возможно допустить, что гликопротеиды сыворотки крови рыб различной естественной активности принимают участие в обеспечении двигательной активности при плавании в двух режимах экспериментальных нагрузок (Кондратьева, 1990).

Содержание неэстерифицированных жирных кислот (НЭЖК) в сыворотке крови рыб при плавании

Л. П. Астаховой было установлено, что при кратковременном интенсивном плавании у менее подвижных рыб, таких, как ласкирь, наблюдается резкий выброс НЭЖК в кровь (на 90% от уровня покоя). У быстроплавающей ставриды уровень НЭЖК во время плавания в таком же режиме практически не меняется, у султанки он снижается незначительно.

При плавании с крейсерской скоростью, в первые 15 минут, содержание НЭЖК в сыворотке крови резко увеличивается у султанки (на 110% от уровня покоя) и у

быстроплавающей ставриды (на 221%). Последующие 30 минут плавания несколько снижают уровень НЭЖК до 15% от уровня покоя у султанки и до 100% у ставриды. Плавание с крейсерской скоростью до утомления (4—6 часов) приводит к дальнейшему снижению уровня НЭЖК до 27% от уровня покоя у ставриды, а у султанки наблюдается падение на 20% ниже уровня покоя (Астахова, 1985).

Было показано влияние температуры воды на содержание НЭЖК. В частности, установлено, что при температуре воды 15—16°C плавание ставриды в крейсерском режиме не приводит к существенному изменению уровня НЭЖК в крови. Плавание при температуре воды 20—23°C сопровождается повышением НЭЖК, причем наибольшее (трехкратное увеличение — 321% против 107% в покое) отмечено после 15-минутного плавания, что свидетельствует о том, что при низких температурах воды энергетическое обеспечение мышечной функции идет за счет углеводов (гликолиз и ПФП). В этих условиях из адаптационного процесса выпадает период «устойчивого состояния» и резко снижается выносливость рыб. При более высокой температуре, после периода вработывания (до 15 минут), наступает «устойчивое состояние», характеризующееся преимущественным использованием липидов как энергетического субстрата, преобладанием аэробных энергетических механизмов и, как следствие — значительным увеличением выносливости рыб и времени плавания с крейсерской скоростью (Морозова, Астахова, 1989).

Изменения концентрации ионов калия в эритроцитах рыб при плавании

Исследования концентрации ионов в эритроцитах рыб проводил Ю. А. Силкин. Было показано, что бросковое плавание сопровождается резким падением содержания ионов калия: в эритроцитах ласкиря — на 35%, в эритроцитах ставриды — на 12,5%.

В режиме крейсерского плавания, при 15 минутной нагрузке, в эритроцитах ставриды отмечено падение на 20% концентрации калия. При более продолжительном, 4-х часовом, плавании концентрация ионов калия начинает возвращаться к норме и составляет 90% от исходного уровня. У султанки при плавании 5 часов, со скоростью 0,5 м/сек увеличивается содержание натрия в эритроцитах, а уровень калия несколько снижается с одновременным его ростом в плазме (Силкин, Силкина, 1988; Силкин, 1989).

Исследование ферментов в условиях экспериментальных нагрузок

Изучение субстратов углеводного обмена логически дополнилось исследованием ряда ферментов. Ю. А. Силкиным были проведены эксперименты по изучению активности фосфорилазы, расщепляющей гликоген, в белых и красных мышцах ставриды и ласкиря при плавании в режиме максимальных нагрузок. Установлено, что в этих условиях в красных мышцах ставриды уровень активности фосфорилазы увеличивался в 2 раза по сравнению с контролем, в белых мышцах в 4 раза. Общая активность фосфорилазы в белых мышцах ставриды в 2 раза выше, чем в красных и это соотношение не меняется в процессе нагрузки. У ласкиря общая активность фосфорилазы в белых мышцах составляет $49,7 \pm 4,0$ мкмоль Р_i на 1 г ткани в 1 мин при 30°C, а в красных мышцах $25,6 \pm 2,8$ единиц. Активность активной формы А в белых мышцах ласкиря равна $0,6 \pm 0,1$ единиц, в красных мышцах — $1,4 \pm 0,1$ единиц. После кратковременного интенсивного плавания общая активность возрастает в белых мышцах до $53,1 \pm 2,6$ и в красных мышцах — до $33,7 \pm 1,3$ единиц (достоверно по сравнению с покоем). Активность формы А

достоверно увеличивается только в белых мышцах (на $6,3 \pm 1,0$), но не в красных мышцах (на $1,8 \pm 0,3$ единиц) (Силкин, 1979; Силкин и др., 1988).

Далее А. Л. Морозовой, Е. Н. Силкиной, В. В. Трусевичем совместно с сотрудниками института эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова (Ленинград) Т. П. Серебренниковой, В. К. Шмелевым и В. П. Нестеровым эти исследования были продолжены. При кратковременном плавании (5 мин) с крейсерской скоростью у ставриды и ласкиря активация фосфорилазы происходит независимо от температуры воды, хотя образование активной формы при температуре 14—15°C не наблюдали. В условиях плавания при этой низкой температуре не наблюдали снижение уровня гликогена в белой мышце ласкиря, однако у ставриды этот процесс происходил даже при отсутствии активной формы фосфорилазы. Предполагают, что большое сродство Б-формы фосфорилазы ставриды к субстрату (K_m для глюкозо-1-фосфата у ставриды равна 8 мМ при 30°C и 15 мМ при 5°C) при низкой температуре обуславливает возможность аллостерической активации фермента. Такой процесс наблюдали и в красной мышце ласкиря, где образования А-формы также не наблюдали. очевидно, это связано со снижением при низких температурах уровня АТФ, который является аллостерическим ингибитором Б-формы фосфорилазы. При кратковременном интенсивном плавании в белой мышце ласкиря образование активной формы киназы фосфорилазы наблюдалось независимо от температуры. Напротив, активация гликогенфосфорилазы и использование гликогена в значительной мере определялись температурным фактором: при 20°C в белой мышце ласкиря наблюдали образование А-формы фосфорилазы и уменьшение содержания гликогена на 90%, а при 15°C — отсутствие активации фосфорилазы и незначительную трату гликогена (на 10%) (Серебренникова и др., 1988, 1989).

Гликолиз и пентозофосфатный шунт являются альтернативными путями углеводного обмена, поэтому в 80-х гг. началось изучение активности глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, ключевого фермента пентозофосфатного шунта. Исследованиями О. С. Русиновой было показано, что после часового плавания с крейсерской скоростью 1,2 и 0,7 м/сек в печени ставриды активность глюкозо-6-фосфатдегид-

Таблица 3

Влияние кратременного интенсивного плавания на активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы и моноаминоксидазы

Условия опыта	Активность Г6ФД, нмоль НАДФН мин ⁻¹		Активность МАО
	на 10 ⁹ эритроцитов	на 1 мг белка	
Ставрида			
Контроль	172±35(3)	3,10±0,05(3)	-
Опыт	77±10(4)*	1,72±0,14(4)**	-
Ласкирь			
Контроль	133±30(5)	4,75±0,37(7)	0,8±0,4(3)
Опыт	76±23(6)	4,60±0,67(7)	7,9±0,3(3)**

Примечание: различия достоверны с $p < 0,05$ (*) и $p < 0,001$ (**) по сравнению с контролем, в скобках — число животных.

рогеназы снижалась на 24—25% при обеих скоростях. При плавании со скоростью 0,7 м/сек происходил незначительный подъем уровня активности фермента до $4,8 \pm 0,7$ нмоль НАДФН/мин/мг белка (красные мышцы) и до $1,1 \pm 0,1$ единиц (белые мышцы) по сравнению с уровнем покоя ($3,7 \pm 1,0$ и $0,7 \pm 0,2$ соответственно) [48]. В эритроцитах при кратковременном интенсивном плавании (3 минуты) со скоростью 1,5 м/сек также происходит снижение активности дегидрогеназы и у ставриды, и у ласкиря (табл. 3). Достоверное повышение активности моноаминоксидазы в сыворотке крови у ласкиря в 10 раз свидетельствует, что кратковременное интенсивное плавание является стрессом для рыбы. В состоянии стресса организм рыб обеспечивает энергией возрастающие потребности за счет повышенной утилизации гликогена, через гликолиз при одновременном падении активности глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Силкин и др., 1988).

Динамика физиологических функций рыб при плавании

Изучение механизмов обеспечения активного обмена у рыб позволяет объяснить некоторые вопросы адаптации организмов к мышечным нагрузкам. Для решения этой задачи А. Я. Столбовым исследовались показатели газообмена, сердечно-сосудистой системы, электрофизиологические и структурно-функциональные параметры состояния скелетной мускулатуры при адаптации к различным режимам двигательной активности в условиях гидробиологического стенда. Было показано, что у ласкиря, который является посредственным пловцом, при плавании в течение часа со скоростью 60 см/сек потребление кислорода превышало в 2,1 раза обмен покоя. При увеличении скорости плавания до 80 см/сек активный обмен у ласкиря в 4,3 раза превышал обмен покоя. Кислородная задолженность, возникающая у ласкиря в процессе интенсивного плавания (90 см/сек), снижается и к 1,5 часам восстановление потребления кислорода составляет 12% от обмена покоя (Столбов, Астахова, 1979).

При кратковременном плавании (5 мин, скорость 120 см/сек) активного пелагического вида (черноморской ставриды) потребление кислорода увеличилось в 1,7 раза красными и в 1,8 раза белыми мышцами, в 2,4 раза печенью, а в сердце уровень тканевого дыхания изменялся незначительно. В красных мышцах уровень дыхания отмечался значительно выше, чем в других тканях, что, вероятно, связано с их функциональной ролью при плавании. Дыхательный коэффициент для красных мышц и печени составлял 0,99 и 0,90, что свидетельствует о преимущественном окислении углеводов в состоянии покоя. При кратковременном плавании он снижался до 0,84 и 0,79, что говорит о преимущественном использовании при нагрузке липидов в печени, а углеводов в мышцах (Столбов, 1982).

Далее эти исследования продолжил Ю. С. Аликин совместно с аспиранткой Симферопольского университета В. М. Крикун (впоследствии Ефимова). Было установлено, что частота сердечных сокращений увеличивается у активной ставриды в 1,1 раза, а у менее активной султанки в 2, раза при плавании со скоростью 4 длины тела/сек (Ефимова, 1985). При плавании с крейсерскими скоростями частота сердечных сокращений более стабильна, чем при других режимах плавания (Аликин, Крикун, 1982; Аликин и др., 1982). При увеличении скорости потока до 0,20 м/сек она увеличивается на 37% у активного пловца (ставриды) и на 77% у малоподвижной султанки по сравнению с уровнем покоя (Ефимова, 1985).

Одним из адаптивных механизмов при длительном скоростном плавании у ставриды является переход от бронхиальной к пассивной вентиляции при скорости 0,3 и 0,4 м/сек (Аликин, Крикун, 1982; Аликин и др., 1982). У менее активного

пловца — султанки, такого перехода не наблюдали. Увеличение потребления кислорода при плавании обеспечивается за счет роста количества дыхательных движений, на 180—200% от уровня покоя при скорости 0,4 м/сек (Ефимова, 1985).

Для выяснения особенностей строения и функционирования мускулатуры костистых рыб В. М. Ефимовой было проведено комплексное изучение строения красных и белых мышц, и особенностей функционирования разных типов мышц при плавании у рыб различной экологии. Функционирование красных и белых мышц оценивали по электрической активности по данным электромиограммы. Показано, что первые минуты двигательной нагрузки у ставриды, ласкиря и султанки приводят к резкому увеличению двигательной активности, что отражалось на электромиограмме в виде возрастания максимальной амплитуды спайков в пачке и увеличения количества таких пачек биоэлектрической активности за единицу времени (Аликин и др., 1982; Ефимова, 1982, 1985; Ефимова и др., 1985). Биоэлектрическая активность красных мышц у ставриды, ласкиря и барабули при стабильном плавании увеличивалась в зависимости от уровня физической нагрузки, но в белых мышцах развитие импульсивной активности начиналось при достижении скорости плавания у ставриды до 3—4 длин тела в секунду, у ласкиря — 2—3 длин, у барабули — до 1,5—2 длин тела/сек, что отражало последовательность вовлечения этого типа мышц в двигательный акт у рыб разной экологии (Ефимова, 1982, 1985; Ефимова и др., 1985).

Сравнительный анализ динамики электропневмограммы, электромиограммы и потребления кислорода показал следующее: при плавании со скоростями 0,6 м/сек потребление кислорода увеличивалось экспоненциально, на электропневмограмме регистрировались частые неритмичные движения жаберных крышек. Биоэлектрическая активность белых мышц на электромиограмме возрастала на этом этапе, тогда как уровень активности красных мышц изменялся незначительно (Ефимова, 1982, 1985; Ефимова и др., 1985). При этом выявлена существенная разница темпов убыли содержания гликогена в красных и белых мышцах при крейсерском и кратковременном интенсивном плавании (Морозова и др., 1978а).

Структурно-функциональная адаптация мускулатуры рыб к активному движению

Изучение ультраструктуры белых и красных мышц рыб проводилось И. А. Граф. Установлено, что в белых мышцах интенсивнее развит саркоплазматический ретикулум, а красные мышцы содержат больше митохондрий и липидных включений, поэтому белые мышечные волокна рыб относят к быстрым, а красные к медленным волокнам (Граф, 1980, 1982; Морозова и др., 1987а).

Различия в ультраструктуре мышц разной экологии проявляются в системе, обеспечивающей энергетическую базу мышц (митохондрии) и в системе, регулирующей скорость сокращения мышц (саркоплазматический ретикулум). Быстроплавающие рыбы (ставрида, смарида, катран) характеризуются относительно большим количеством митохондрий и липидных включений в красных мышцах и более развитым саркоплазматическим ретикулом в белых мышцах (Граф, 1982).

Показано, что нагрузка на выносливость приводит к гипертрофии саркоплазмы медленных (красных) волокон, скоростно-силовая работа — к гипертрофии сократительного аппарата в быстрых (белых) мышечных волокнах. Так, у ставриды при плавании до утомления происходит как бы «расплавление» толстых и тонких нитей белых мышц, а в красных мышцах увеличивается количество липидных включений. У малоподвижных султанки и скорпены эти изменения выражены больше, иногда с тенденцией к патологическим (Граф и др., 1986).

В. М. Ефимова установила, что степень развития и тонкое строение красных и белых мышц отражает определенные биологически значимые особенности их функционирования в связи с экологической специализацией изучаемых видов рыб. Так, наличие сухожильных тяжей у ставриды приводит к уменьшению амплитудных поперечных колебаний краниальной части тела при плавании, следовательно, к существенному увеличению скорости передвижения рыбы при уменьшении сопротивления. Показано, что общее отношение массы мышц к массе тела прямо связано с подвижностью исследованных видов и составляет 50% для ставриды, 43% для ласки и 40% для султанки. Весовое соотношение красных и белых мышц имеет некоторые особенности, связанные с подвижностью: у барабули этот показатель составляет 7,39% против 6,09% у ласки (Ефимова, 1985; Ефимова и др., 1985; Морозова и др., 1986а, 1986б).

Литература

- *Аликин Ю. С., Крикун В. М. Некоторые особенности физиологических механизмов обеспечения активного обмена у черноморской ставриды // V Всесоюз. конф. по физиологии и биохимии рыб (Севастополь, 17—19 ноября 1982 г.): Тезисы докладов. — К., 1982. — С. 6—8.
- *Аликин Ю. С., Крикун В. М., Силкина Е. Н. Активный обмен и эффективность работы мышечной системы рыб // II Всесоюз. съезд океанологов (Ялта, 10—17 декабря 1982 г.): Тезисы докладов. — Севастополь, 1982. — С. 83—84.
- *Астахова Л. П. Динамика углеводов в головном мозге и сердце ставриды при адаптации к продолжительной мышечной нагрузке // IV Всесоюз. конф. по экол. физиологии «Морфо-физиологические и биохимические механизмы адаптации животных к факторам среды»: Тезисы докладов. — Краснодар, 1972. — С. 306—307.
- *Астахова Л. П. Влияние мышечной нагрузки и утомления на содержание гликогена в головном мозгу ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. — 1976. — Т. 12. — №1. — С. 82—84.
- *Астахова Л. П. Уровень гликемии у рыб различной подвижности в условиях максимальной работы и отдыха // V Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб (Севастополь, 17—19 ноября 1982 г.): Тезисы докладов. — К., 1982. — Ч. 1. — С. 10—11.
- *Астахова Л. П. Влияние экологии и мышечной работы на содержание жирных кислот и неорганического фосфора в крови черноморских рыб // VI Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб (сентябрь 1985 г.): Тезисы докладов. — Вильнюс, 1985. — С. 11—12.
- Выскребенцев Б. В. Поведение рыб в зоне действия тралящих орудий лова // Биологические основы управления рыб. — М.: Наука, 1984а. — С. 13—18.
- Выскребенцев Б. В. Сравнительно-экологические аспекты изучения поведения некоторых морских рыб // Экологические аспекты поведения рыб. — М.: Наука, 1984б. — С. 13—18.
- *Граф И. А. Ультраструктура скелетных мышц некоторых рыб Черного моря // Всесоюз. симпозиум «Биофизика и биохимия биол. подвижности»: Тезисы докладов. — Львов, 1980.
- *Граф И. А. Морфо-экологическая характеристика скелетных мышц некоторых рыб Черного моря // II Всесоюз. съезд океанологов (Ялта, 10—17 декабря 1982 г.): Тезисы докладов. — Севастополь, 1982. — С. 84—85.
- *Граф И. А., Сухова З. И., Иванецкая В. В. Адаптация скелетных мышечных волокон человека и низших позвоночных к физической нагрузке различной интенсивности (электронно-микроскопическое исследование) // IX Совещ. по эволюц. физиологии (22—24 октября 1986 г.): Тезисы сообщений. — Л., 1986. — С. 72.

*Ефимова В. М. особенности ЭМГ ставриды при дозированных мышечных нагрузках // Перечень работ молодых ученых и специалистов Крыма на тему «Внедрение в практику здравоохранения результатов научных исследований». — Симферополь, 1982. — С. 13.

*Ефимова В. М. Структурно-функциональные особенности организации костистых рыб разной естественной подвижности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук — К., 1985.

*Ефимова В. М., Крикун Ю. М., Рамирес Р., Станков А. М. Структурно-функциональная адаптация пропульсивной мускулатуры рыб разной экологии к активному движению // VI Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб (сентябрь 1985 г.): Тезисы докладов. — Вильнюс, 1985. — С. 74—76.

Комаров В. Т. Скорости движения нектонных животных. К.: Наукова думка, 1976.

*Кондратьева Т. П. Влияние мышечной нагрузки на содержание общего белка и фракционный состав сыворотки крови черноморской ставриды // III Республиканская гидробиол. конф. «Самоочищение, биопродуктивность и охрана водоемов и водотоков Украины» (Черновцы, 26—29 мая 1975 г.): Тезисы докладов. — К., 1975. — С. 181.

*Кондратьева Т. П. особенности белкового обмена в крови рыб различной экологии при экспериментальных мышечных нагрузках // III Всесоюз. конф. по экол. физиологии рыб (ноябрь 1976 г.): Тезисы докладов. — К., 1976. — С. 46—47.

*Кондратьева Т. П. Экологические особенности обмена сывороточных белков у рыб при мышечной нагрузке // Эколого-физиологические исследования в природе и в эксперименте. — Фрунзе: «ИЛИМ», 1977. — С. 215—216.

*Кондратьева Т. П. особенности белкового состава крови при плавании рыб. — // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — К.: Наукова думка, 1978. — С. 168—174.

*Кондратьева Т. П. Изменение фракционного состава сыворотки крови у рыб различной подвижности при экспериментальных мышечных нагрузках // IV Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб (сентябрь 1979 г.): Тезисы докладов. — Астрахань, 1979. — Т.1. — С. 90—91.

*Кондратьева Т. П. особенности белкового обмена в мышцах и крови рыб различной экологии при экспериментальных мышечных нагрузках // II Всесоюз. конф. по морской биологии «Биология шельфовых зон мирового океана» (сентябрь 1982 г.): Тезисы докладов. — Владивосток, 1982а. — С. 84—85.

*Кондратьева Т. П. Саркоплазматические белки белых и красных мышц рыб различной экологии при экспериментальных нагрузках // V Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб (Севастополь, 17—19 ноября 1982 г.): Тезисы докладов. — К., 1982б. — С. 76—78.

*Кондратьева Т. П. Изменение содержания общего белка в тканях ставриды при плавании в режиме крейсерских и максимальных скоростей // VI Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб (сентябрь 1985 г.): Тезисы докладов. — Вильнюс, 1985. — С. 200.

*Кондратьева Т. П. Энергетическая роль белков сыворотки крови у рыб различной естественной подвижности при экспериментальном плавании // Всесоюз. совещание «Экологическая энергетика животных» (Суздаль 31 октября — 3 ноября 1988 г.): Тезисы докладов. — Пущино, 1988. — С. 86—87.

*Кондратьева Т. П. Влияние температуры воды и физиологического состояния черноморских рыб на динамику белкового обмена при мышечных нагрузках // VII Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб (май 1989 г.): Тезисы докладов. — Ярославль, 1989. — С. 209—211.

*Кондратьева Т. П. Липопротеиды и гликопротеиды сыворотки крови рыб при экспериментальных нагрузках // II Симпозиум по экол. биохимии рыб (Ростов Великий, декабрь 1990 г.): Тезисы докладов. — Ярославль, 1990. — С. 125—126.

*Кондратьева Т. П., Астахова Л. П. Влияние различных скоростей плавания на динамику углеводов и белков морских рыб // II Всесоюз. съезд океанологов. (Ялта, 10—17 декабря 1982 г.): Тезисы докладов. — Севастополь, 1982. — С. 85—86.

*Морозова А. Л. Содержание общего и неорганического фосфора в крови и мышцах некоторых черноморских рыб // Обмен веществ и биохимия рыб. — М.: Наука, 1967а.

*Морозова А. Л. Элементы углеводно-фосфорного обмена в мышцах рыб различной экологии // III Всесоюз. конф. по экол. физиологии, биохимии и морфологии. — Новосибирск, 1967б.

*Морозова А. Л. Исследование содержания углеводов и фосфорных соединений в тканях ставриды и скорпены при различном функциональном состоянии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1971.

*Морозова А. Л. Влияние естественной подвижности и экспериментальной мышечной работы на химический состав тканей морских рыб // Всесоюз. конф. по экол. физиологии рыб (24-26 января 1973 г.): Тезисы докладов. — М., 1973а. — С. 139—140.

*Морозова А. Л. Некоторые особенности углеводно-фосфорного обмена в мышцах рыб разной экологии // Труды Всесоюз. гидробиологич. общества. — 1973б. — Т. 18. — С. 128—136.

*Морозова А. Л. Метаболические адаптации к различному уровню энерготрат у рыб // Всесоюз. совещание «Экологическая энергетика животных» (Суздаль, 31 октября — 3 ноября 1988 г.): Тезисы докладов. — Пущино, 1988. — С. 115.

*Морозова А. Л., Астахова Л. П. Характер метаболической адаптации к мышечной нагрузке у рыб в условиях различной температуры // VII Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб (май 1989 г.): Тезисы докладов. — Ярославль, 1989. — С. 50—51.

*Морозова А. Л., Астахова Л. П. Характер углеводного обмена в тканях рыб при мышечной работе // Симпозиум «Энергетические аспекты роста и обмена водных животных» (Севастополь, 9—11 октября 1972 г.): Тезисы докладов. — К., 1972. — С. 154—155.

*Морозова А. Л., Астахова Л. П., Коваль Е. Н. Особенности углеводного обмена в тканях рыб разной экологии при дозированной мышечной нагрузке и в восстановительный (послерабочий) период // III Всесоюз. конф. по экол. физиологии рыб (ноябрь, 1976 г.): Тезисы докладов. — К., 1976. — С. 95-96.

*Морозова А. Л., Астахова Л. П., Силкина Е. Н. Особенности восстановительного периода у рыб после плавания // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — К.: Наукова думка, 1978. — С. 175—184.

*Морозова А. Л., Астахова Л. П., Силкина Е. Н. Углеводный обмен при плавании рыб // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — К.: Наукова думка, 1978б. — С. 122—144.

*Морозова А. Л., Граф И. А., Ефимова В. И. К вопросу о функциональной роли красных и белых скелетных мышц костистых рыб // Совещание «Энергетический обмен рыб» (Суздаль, 15—17 апреля 1986 г.): Тезисы докладов. — М., 1986а. — С. 40.

*Морозова А. Л., Граф И. А., Ефимова В. М. Структурно-функциональные особенности туловищной мускулатуры черноморской ставриды как представителя активных нектических форм // IX Совещание по эволюционной физиологии (22 — 24 октября 1986 г.): Тезисы сообщений. — Л., 1986б. — С. 190—191.

*Морозова А. Л., Граф И. А., Кондратьева Т. П. Изменения в белковой системе мышц рыб при экспериментальном утомлении // VIII Всесоюз. симпозиум «Биофизика и биохимия биологической подвижности» (Пущино, 16-18 ноября 1987 г.): Тезисы докладов. — Тбилиси, 1987. — С. 24—25.

*Морозова А. Л., Граф И. А., Силкина Е. Н. Изменения содержания гликогена и особенности ультраструктуры красных и белых мышц черноморских рыб при мышечной нагрузке // VIII Всесоюз. симпозиум «Биофизика и биохимия биологической подвижности» (Пущино, 16-18 ноября 1987 г.): Тезисы докладов. — Тбилиси, 1987. — С. 90—91.

*Морозова А. Л., Трусевич В. В. Влияние утомления на содержание углеводов в тканях ставриды // II Всесоюз. симпозиум молодых ученых по вопросам морской биологии (Севастополь, 1969): Тезисы докладов. — К., 1969а. — С. 85—87.

*Морозова А. Л., Трусевич В. В. Влияние физической нагрузки на биохимический состав тканей рыб разной подвижности // Материалы обл. конф. молодых ученых Крыма. — Изд-во «Крым», 1969б.

*Морозова А. Л., Трусевич В. В. Использование углеводов при интенсивной мышечной нагрузке морскими костистыми рыбами // Материалы II Всесоюз. биохимического съезда. — Ташкент: «ФАН», 1969в.

*Морозова А. Л., Трусевич В. В. Содержание некоторых углеводов и фосфатов в тканях черноморских рыб в зависимости от их подвижности и сезона года // Вопросы рыбохозяйственного освоения и санитарно-биологического режима водоемов Украины. Ч. 1. — К.: Наукова думка, 1970.

*Морозова А. Л., Трусевич В. В. Содержание кислоторастворимых фосфатов в скелетных мышцах и крови ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev при мышечной нагрузке // Эволюция вегетативных функций. — Л., 1971а. — С. 48—55.

*Морозова А. Л., Трусевич В. В. Содержание углеводов в тканях ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev при мышечной нагрузке // Эволюция вегетативных функций. — Л., 1971б. — С. 56—63.

*Морозова А. Л., Трусевич В. В. особенности биохимической адаптации к мышечной работе у костистых рыб // VI научное совещание и симпозиум по эволюционной физиологии, посвященные 90-летию со дня рождения академика Л. А. Орбели (Ленинград, 23—27 октября 1972 г.): Тезисы докладов. — Л., 1972. — С. 156—157.

*Морозова А. Л., Трусевич В. В., Шульман Е. Г., Щепкин В. Я. Участие углеводов, лабильных фосфатов и липидных фракций в продуцировании энергии для мышечной функции рыб // Симпозиум «Адаптация водных животных. Адаптация к условиям гор и гипоксии» (12—17 октября 1970 г.): Тезисы докладов. — Новосибирск, 1970. — С. 155—156.

Павлов Д. С., Сабуренков Е. Н. Метод определения продолжительности плавания рыб на крейсерских скоростях // Рыбное хозяйство. — 1965. — №9. — С. 14—15.

Попова Н. К. Влияние мышечной деятельности на потребление мышцами азотсодержащих веществ // Физиологический журнал СССР. — 1951. — Т. 37. — №1. — С. 103—109.

*Русинова О. С., Морозова А. Л. Влияние мышечной нагрузки на активность дегидрогеназ пентозофосфатного пути метаболизма углеводов у ставриды // III Всесоюз. конф. по морской биологии (Севастополь, 18—20 октября 1988 г.): Тезисы докладов. — К., 1988. — С. 62.

*Серебrenикова Т. П., Силкина Е. Н., Шмелев В. К., Морозова А. Л., Нестеров В. П. Гликогенолиз в белой и красной мышце ласки *Diplodus annularis* L. при физической нагрузке в зависимости от температуры // Всесоюз. совещание «Экологическая энергетика животных» (Суздаль, 31 октября — 3 ноября 1988 г.): Тезисы докладов. — Пущино, 1988. — С. 166—167.

*Серебrenикова Т. П., Шмелев В. К., Силкина Е. Н., Трусевич В. В., Морозова А. Л., Нестеров В. П. особенности активации гликогенолиза в мышечной ткани черноморских рыб разной экологии // VII Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб (май 1989 г.): Тезисы докладов. — Ярославль, 1989. — С. 130—131.

*Силкин Ю. А. Влияние кратковременной нагрузки на активность фосфоорилазы в мышцах ставриды // IV Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб (сентябрь 1979 г.): Тезисы докладов. — Астрахань, 1979. — Т.1. — С. 123—124.

*Силкин Ю. А. Влияние мышечной нагрузки на концентрацию ионов K^+ в эритроцитах ласки и ставриды // VII Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб (май 1989 г.): Тезисы докладов. — Ярославль, 1989. — С. 140—141.

*Силкин Ю. А., Силкина Е. Н. Изменение некоторых физиолого-биохимических показателей крови ставриды и барабули при экспериментальном плавании // Всесо-

юз. совещание «Экологическая энергетика животных» (Суздаль, 31 октября — 3 ноября 1988 г.): Тезисы докладов. — Пущино, 1988. — С. 167—168.

*Силкин Ю. А., Силкина Е. Н., Русинова О. С. Особенности углеводного метаболизма скелетных мышц ласки (*Diplodus annularis* L.) // Укр. биохим. журнал. — 1988. — Т. 60. — №4. — С. 89—91.

*Силкина Е. Н. Особенности углеводного обмена красных и белых мышц рыб разной экологии при длительном плавании // IV Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб (сентябрь 1979 г.): Тезисы докладов. — Астрахань, 1979. — Т. I. — С. 46—47.

*Силкина Е. Н. Влияние длительного и кратковременного плавания до утомления на содержание гликогена в печени рыб разной экологии // VI Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб (сентябрь 1985 г.): Тезисы докладов. — Вильнюс, 1985. — С. 224—225.

*Силкина Е. Н. Влияние крейсерского плавания до утомления на потребление гликогена белыми и красными мышцами рыб различной экологии // IX Совещание по эволюционной физиологии (22—24 окт. 1986 г.): Тезисы сообщений. — Л., 1986. — С. 258—259.

*Силкина Е. Н. Особенности углеводного обмена мышц некоторых черноморских рыб при плавании в условиях различной температуры воды // III Всесоюз. конф. по морской биологии (Севастополь, 18-20 октября 1988 г.): Тезисы докладов. — К., 1988. — С. 68—69.

*Силкина Е. Н. Влияние броскового плавания на интенсивность использования гликогена белыми и красными скелетными мышцами у рыб разной экологии // VII Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб (май 1989 г.): Тезисы докладов. — Ярославль, 1989а. — С. 143—144.

*Силкина Е. Н. Влияние утомления на содержание тканевого гликогена и выживаемость черноморской султанки и шпрот // Всесоюз. конф. по физиологии морских животных (Апатиты, 1989 г.): Тезисы докладов. — Мурманск, 1989б. — С. 139—140.

*Силкина Е. Н. Содержание гликогена в белых и красных мышцах у рыб различной естественной подвижности // Всесоюз. школа-семинар «Актуальные вопросы локомоции первично-водных позвоночных» (Киев, 1990 г.): Тезисы докладов. — К., 1990а. — С. 50.

*Силкина Е. Н. Содержание гликогена и лактата в скелетных мышцах рыб при кратковременном интенсивном плавании летом и осенью // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. — 1990б. — Т. 26. — №1. — С. 68—72.

*Силкина Е. Н. Особенности углеводного обмена в скелетных мышцах и печени рыб различной естественной подвижности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1991.

*Силкина Е. Н. Содержание гликогена и лактата в белых и красных мышцах рыб различной естественной подвижности при экспериментальном плавании // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. — 1992. — Т. 28. — №6. — С. 657—664.

*Силкина Е. Н., Астахова Л. П. Экологические особенности углеводного обмена в тканях рыб при адаптации к кратковременным мышечным нагрузкам и в период после рабочего отдыха // Эколого-физиологические исследования в природе и в эксперименте. — Фрунзе: «ИЛИМ», 1977. — С. 242—243.

*Столбов А. Я. Интенсивность тканевого дыхания черноморской ставриды при активном плавании // V Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб (Севастополь, 17—19 ноября 1982 г.): Тезисы докладов. — К., 1982. — С. 157—158.

*Столбов А. Я., Астахова Л. П. Энерготраты черноморского ласки при активном плавании // IV Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб (сентябрь 1979 г.): Тезисы докладов. — Астрахань, 1979. — Т. I. — С. 203—204.

Суровкина М. С., Макаревич Н. В. Теория и практика физической культуры. — 1959. — Т. 22. — С. 708—711.

*Трусевич В. В. Влияние мышечной нагрузки и утомления на содержание аденозинтрифосфата и креатинфосфата в скелетных мышцах ставриды *Trachurus mediterraneus* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. — 1972а. — Т. 8. — №6. — С. 629—632.

*Трусевич В. В. особенности обмена макроэргических фосфатов при адаптации рыб к продолжительным мышечным нагрузкам в условиях различных температур // IV Всесоюз. конф. по экол. физиологии «Морфо-физиологические и биохимические механизмы адаптации животных к факторам среды»: Тезисы докладов. — Краснодар, 1972в. — С. 311—312.

*Трусевич В. В. Фосфорный метаболизм в красных и белых мышцах ставриды при функциональной нагрузке // Симпозиум «Энергетические аспекты роста и обмена водных животных» (Севастополь, 9—11 октября 1972 г.): Тезисы докладов. — К., 1972в. — С. 216—217.

*Трусевич В. В. Выносливость рыб к мышечным нагрузкам в различные сезоны года и особенности тканевого метаболизма в этих условиях // Всесоюз. конф. по экол. физиологии рыб (24—26 января 1973 г.): Тезисы докладов. — М., 1973. — С. 210—211.

*Трусевич В. В. Использование макроэргических фосфатов белыми скелетными мышцами ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* при дозированной мышечной нагрузке и утомлении // Физиология и биохимия низших позвоночных. — Л., 1974. — С. 55—61.

*Трусевич В. В. Фосфорный метаболизм в красных латеральных мышцах ставриды *Trachurus mediterraneus* при мышечных нагрузках // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. — 1976. — Т. 12. — №2. — С. 142—147.

*Трусевич В. В. Фосфорный обмен при плавании рыб В кн.: Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — К.: Наукова думка, 1978. — С. 145—167.

*Трусевич В. В. Динамика содержания макроэргических фосфатов в ткани ставриды при плавании: Автореферат дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1979.

*Трусевич В. В. особенности энергообеспечения мышц рыб при плавании в условиях различной температуры воды // Совещание «Энергетический обмен рыб» (Суздаль, 15—17 апреля 1986 г.): Тезисы докладов. — М., 1986. — С. 66.

*Трусевич В. В., Аннинский Б. Е. Энергетический баланс в мышцах рыб разной экологии при бросковом плавании // III Всесоюз. конф. по морской биологии (Севастополь, 18—20 октября 1988 г.): Тезисы докладов. — К., 1988. — С. 78—79.

Чаговец Н. Р. Биохимические изменения в мышцах в период отдыха после физической нагрузки // Укр. биохим. журн. — 1957. — Т. 29. — №4. — С. 450—457.

Чаговец Н. Р. Саркоплазматические белки мышц при работе и отдыхе // Вопр. мед. химии. — 1962. — Т. 8. — №6. — С. 599—602.

Уэбб П. У. Корреляция между формой и функцией в плавании рыб // В мире науки. — 1984. — №9. — С. 34—45.

Физиология мышечной деятельности труда и спорта. — Л.: Наука, 1969. — 584 с.

Beamish R.W.H. Swimming Endurance of some Northwest atlantic fishes // J. Fish. Res. Board Can.. — 1966. — V. 23(3). — P. 341—347.

Brett J.R. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon // J. Fish. Res. Board Can. — 1964. — V.21. — №5. — P. 1183—1226.

Fry F.E.J., Hart I.S. The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish // Biol. Bull. — 1948. — V.94. — №1. — P. 66—67.

* Звездочкой отмечены работы, выполненные на биогиродинамическом стенде.