

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

МАКРОЭРГИЧЕСКИЕ ФОСФОРНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ В МЫШЦАХ РЫБ ПРИ БРОСКОВЫХ СКОРОСТЯХ ПЛАВАНИЯ В УСЛОВИЯХ РАЗЛИЧНОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ

В. В. Трусевич, Б. Е. Аннинский

Институт биологии южных морей НАН Украины

Адаптивные возможности организмов проявляются в наибольшей степени в способности поддерживать необходимый энергетический потенциал тканей, т. е. определенный уровень и соотношение АТФ, АДФ, АМФ тканей при функциональных нагрузках. Как известно, основные энерготраты рыб связаны с мышечной деятельностью — до 70% производимой энергии, по данным Г. Е. Шульмана (1978).

Вследствие этого большинство адаптаций организмов, в первую очередь, направлено на снижение энергетических трат на движение. Выигрыш получают те организмы, которые способны обеспечивать процессы жизнедеятельности при минимальном уровне энерготрат. Исследованиями А. Л. Морозовой и сотрудников (Морозова, Трусевич, 1971; Морозова, Астахова, Силкина, 1978), В. В. Трусевича (Трусевич, 1978, 1979), проведенными в Карадагском отделении ИнБЮМ, дана достаточно полная картина физиолого-биохимических процессов, обеспечивающих адаптацию рыб разной естественной активности к выполнению продолжительных мышечных нагрузок. Исследована энергетическая роль окислительного фосфорилирования и анаэробного гликолиза в обеспечении активного обмена в красных и белых мышцах рыб разной экологии при мышечных нагрузках умеренной интенсивности. Установлено существенное влияние экологической специализации рыб, а именно — уровня естественной активности и типа движения, на количественное соотношение этих процессов в обеспечении плавательных нагрузок, что проявляется в способности активных рыб к более экономичному плаванию.

Важнейшим экологическим фактором, определяющим интенсивность и характер метаболизма рыб, является температура окружающей среды, устанавливающая границы активности и направленность адаптационных процессов в тканях. Изучению особенностей обменных процессов в тканях рыб при адаптации к плавательным нагрузкам в условиях различных температур посвящено множество исследований, показавших, что максимальная выносливость и скорость движения рыб наблюдается в зоне оптимальных температур. Изменение в сторону от оптимальной резко снижает КПД плавания рыб (Матюхин и др., 1984). Воздействие температуры на организм пойкилотермных животных является многоплановым и изучено еще в недостаточной степени. Известно, что изменение температуры воды может приводить к нарушению конформации ферментов, их концентрации в тканях, изоферментного состава, изменять сродство к субстратам, проницаемость мембран и скорость транспорта через них и т. п. Показано, что у пойкилотермных животных при температурных адаптациях большое значение имеют адаптации ферментных систем, причем наибольшую степень температурной зависимости обнаруживают ферментные системы, участвующие в генерировании энергии в клетке (Хочачка, Сомеро, 1977). Но, вместе с тем, неизвестно, каким образом изученные для целостного организма физиологические реакции сопрягаются с процессами клеточного метаболизма (Савина, 1992). Исследованиями О. М. Арсана (Арсан, Соломатина, Романенко, 1984) и В. Д. Соломатиной (1985) показано, что адаптация рыб к сезонному изменению температуры воды приводит к резкому изменению энергопроизводящих процессов в митохондриях тканей, нарушает степень сопряженности процессов окисления и дыхания, снижается энергетический заряд в тканях. Установ-

лена сезонная динамика активности ферментных систем, непосредственно участвующих в обмене макроэргических фосфатов (Билык, 1991). Вместе с тем имеется достаточное количество данных о наличии у рыб некоторых компенсаторных механизмов, позволяющих им поддерживать высокий уровень метаболизма в широком диапазоне температур. Так, ряд авторов отмечает относительную независимость скорости бросковых движений от температуры воды (Brett, 1964; Beamish, 1969; Павлов, Сабуренков, 1974). В естественных условиях рыбы легко переходят из одной температурной зоны в другую. Установлена относительная независимость ферментов гликолиза от температуры (Hochachka, Hayes, 1962).

Нашими предыдущими исследованиями показана зависимость характера метаболизма в мышцах рыб при адаптации к продолжительным плавательным нагрузкам умеренной интенсивности от температуры воды. Установлено резкое снижение выносливости рыб к плавательным нагрузкам в режиме крейсерских скоростей при пониженной температуре воды, обусловленное нарушением энергопродуцирующих процессов в тканях (Трусевич, 1979).

Вместе с тем следует отметить, что сравнительно слабо изучены особенности энергетических процессов в тканях рыб при бросковом режиме плавания, составляющем основной объем плавательной активности рыб. В естественных условиях практически все виды рыб характеризуются нестационарным режимом плавания, состоящим из отдельных или серии бросковых движений, связанных с добыванием пищи или избеганием хищников. Их количество, интенсивность и в связи с этим, энерготраты и характер метаболизма у рыб разной экологии существенно различаются, и должны быть четко определены при общем подсчете энерготрат на активный обмен. А. Л. Морозовой и сотрудниками выполнен большой объем исследований особенностей углеводного обмена в тканях рыб разной экологии при бросковом режиме плавания (Морозова, Астахова, Силкина, 1978).

Учитывая, что макроэргическим фосфорным соединениям принадлежит ведущая роль в регуляции всех метаболических процессов, данные об их динамике могут достаточно полно характеризовать как общее состояние организма, так и направленность метаболических процессов, определяющихся степенью нарушения энергетического баланса в тканях. Вследствие этого, нами было предпринято исследование динамики макроэргических фосфатов в белых и красных мышцах рыб разной экологии при различных температурных режимах в море.

Материал и методы

Работа проведена на трех видах черноморских рыб, различающихся по уровню естественной активности. Ставрида (*Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev) — характерный представитель быстроплавающих стайных рыб, приспособленных к продолжительному плаванию с высокими скоростями. Ласкирь (*Diplodus annularis* L.) — менее подвижная рыба, ведущая полуседлый образ жизни. Основным способом передвижения его являются кратковременные невысокой интенсивности броски. И наименее подвижная придонная, передвигающаяся с невысокими скоростями рыба — барабуля (*Mullus barbatus* L.).

Исследовали динамику содержания АТФ, АДФ, АМФ, креатинфосфата (КФ) и неорганического фосфата (НФ) в белых и красных мышцах рыб в состоянии относительного покоя и после мышечной нагрузки при бросковом режиме плавания. За состояние относительного покоя принимали состояние рыб, находившихся в бассейне с проточной морской водой без кормления в течение суток после вылова. Мышечную нагрузку создавали в гидродинамической трубе. За бросковую ско-

рость принимали ту скорость, которую способна рыба выдерживать в течение 2 минут. Для ставриды она составляет 1,9 — 2,1 м/сек, ласкиря — 1,5 — 1,6 м/сек и для барабули — 1,3 м/сек.

Адениловые нуклеотиды разделяли методом тонкослойной хроматографии на Силуфоле, КФ и НФ определяли по методу Северина и Мешковой. Работу проводили с соблюдением необходимого уровня охлаждения. Содержание адениловых нуклеотидов, КФ и НФ выражали в микромолях на грамм сырого веса ткани. Исследовали динамику макроэргов при трех температурных режимах, соответствующих температурным режимам в море: 20—22°, 15—16° и 11—12°. На диаграммах представлены величины содержания макроэргических фосфатов в процентах к уровню относительного покоя, принятому за 100%.

Результаты и обсуждение

Бросковое плавание ставриды при температуре воды 20—22° не сопровождается существенными изменениями в содержании макроэргов в белых мышцах (рис. 1, табл. 1). Отмеченная тенденция к снижению содержания АТФ и КФ и накоплению АДФ и НФ хотя и указывает на определенную направленность биохимических изменений в мышцах, однако все изменения, за исключением НФ, статистически недостоверны. Энергетический заряд Аткинсона практически не изменяется (0,89 — 0,86).

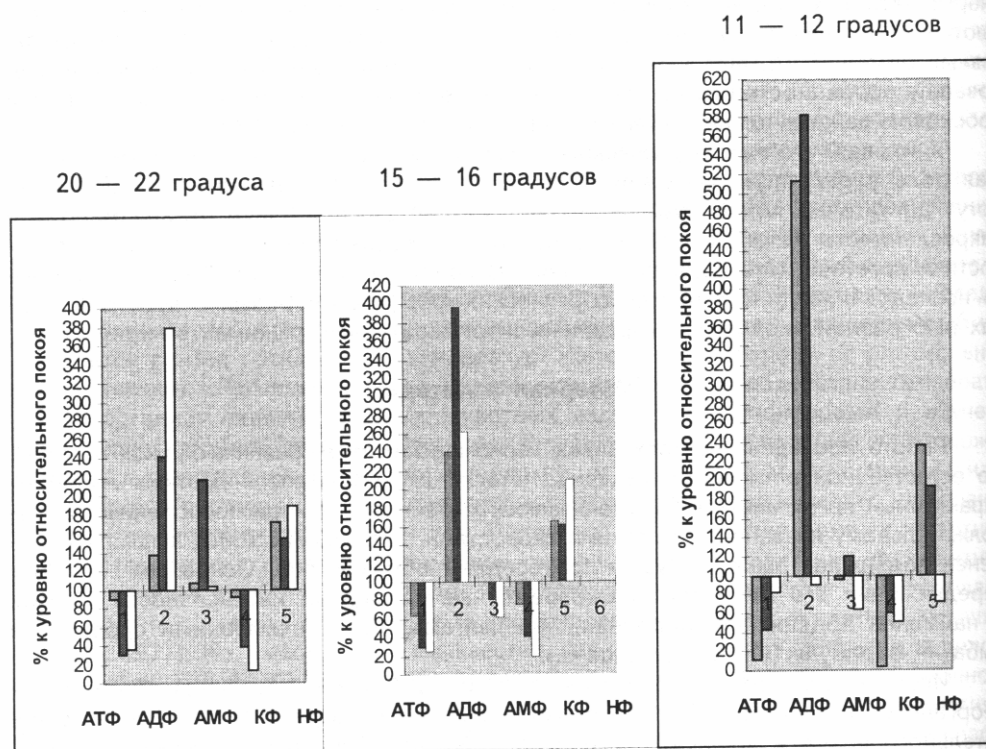


Рис. 1. Содержание макроэргических фосфатов в белых мышцах ставриды, ласкиря и барабули при бросковом плавании в условиях различной температуры воды

Таблица 1

Содержание макроэргических фосфатов в белых и красных мышцах ставриды при бросковом плавании.

Температура воды 20-22°.

Белые мышцы						Красные мышцы						
	Покой	n	Бросок	n	% к уровню покоя	p	Покой	n	Бросок	n	% к уровню покоя	p
АТФ	6,3±0,25	8	5,7±0,2	14	90,4	0.1>p>0.05	2.39±0.1	7	2.17±0.17	15	90.8	0.2<p<0.5
АДФ	0.73±0.03	7	1.0±0.1	14	137.0	0.05<p<0.02	0.45±0.0	6	1.13±0.1	14	251.1	p<0.001
АМФ	0.46±0.05	9	0.49±0.05	10	106.5	p>0.5	0.49±0.0	6	0.62±0.03	9	126.5	0.02<p<0.05
АЭЗ	0.89		0.86				0.79		0.70			
КФ	13.56±1.2	7	12.4±1.3	9	91.7	p>0.5	8.5±0.82	9	7.5±0.6	18	87.9	0.2<p<0.5
НФ	13.4±3.05	8	23.0±1.0	14	172.1	p<0.001	8.02±1.0	9	9.74±0.9	15	117.7	0.1<p<0.2

Температура воды 15-16°.

Белые мышцы						Красные мышцы						
	Покой	n	Бросок	n	% к уровню покоя	p	Покой	n	Бросок	n	% к уровню покоя	p
АТФ	5,1±0,45	9	3,24±0,14	13	65,3	p<0.001	1.62±0.12	7	1.08±0.09	18	66.7	0.01>p>0.001
АДФ	0.45±0.06	7	1.08±0.09	13	240	p<0.001	0.84±0.12	7	1.12±0.07	15	133.3	0.05<p<0.1
АМФ	0.26±0.04	8	0.26±0.02	11	100	p>0.5	0.39±0.06	9	0.34±0.04	14	87.2	0.5<p>0.2
АЭЗ	0.92		0.78				0.72		0.65			
КФ	13.2±2.1	8	9.8±0.8	12	74.3	0.1<p<0.2	8.02±0.87	9	7.7±0.5	14	95.5	0.5<p
НФ	13.6±1.0	9	22.5±0.43	18	165.3	p<0.001	16.5±1.0	9	7.28±0.45	16	69.3	p<0.001

Температура воды 11-12°.

Белые мышцы						Красные мышцы						
	Покой	n	Бросок	n	% к уровню покоя	p	Покой	n	Бросок	n	% к уровню покоя	p
АТФ	5,68±0,2	24	0,85±0,22	14	15	p<0.001	2,29±0,11	23	1,6±0,13	15	44,4	p<0.001
АДФ	1,09±0,06	24	5,28±0,32	12	512	p<0.001	1,15±0,08	23	0,67±0,17	15	58,3	0,01<p<0,001
АМФ	0,53±0,08	24	0,51±0,05	12	96,2	p>0,5	0,64±0,04	23	0,49±0,07	15	76,6	0,1<p<0,2
АЭЗ	0,84		0,53				0,70		0,70			
КФ	11,5±0,52	24	0,36±0,06	12	3,13	p<0.001	1,73±0,12	23	1,73±0,2	15	100	p>0,5
НФ	19,6±0,3	24	46,2±0,71	12	235,7	p<0.001	14,56±0,62	23	18,07±0,86	15	124,1	0,01<p>0,001

В красных мышцах при этой температуре воды также не отмечено значительных изменений в уровне содержания АТФ и КФ (табл. 1, рис. 2). Напротив, содержание АДФ увеличивается в 2,5 раза, отмечена тенденция к увеличению содержания АМФ и НФ. Указанные изменения позволяют считать, что в процессе бросковых движений работа белых и красных мышц ставриды вполне обеспечивается достаточной интенсивностью гликолитического ресинтеза АТФ, активация которого, вероятно, обусловлена накоплением в тканях НФ и АДФ, некоторым снижением АТФ и КФ и уменьшением энергетического заряда аденилатной системы тканей. Бросковое плавание, как пример немедленной адаптации (Хочачка, Сомеро, 1977), вызывает в организме включение каскада компенсаторных механизмов мобилизации энергетических ресурсов, приводящих к активации гликолиза и подготовке активации окислительного фосфорилирования. Известно, что в тканях быстроплавающих рыб при кратковременных интенсивных нагрузках скорость гликолиза может возрастать в десятки раз с использованием в качестве субстрата гликогена (Хочачка, Сомеро, 1977). Этот вывод подтверждается данными А. Л. Морозовой (Морозова, Астахова, Силкина, 1978), полученных в аналогичных с нами условиях эксперимента. Ими показано, что за время броска содержание гликогена в белых и крас-

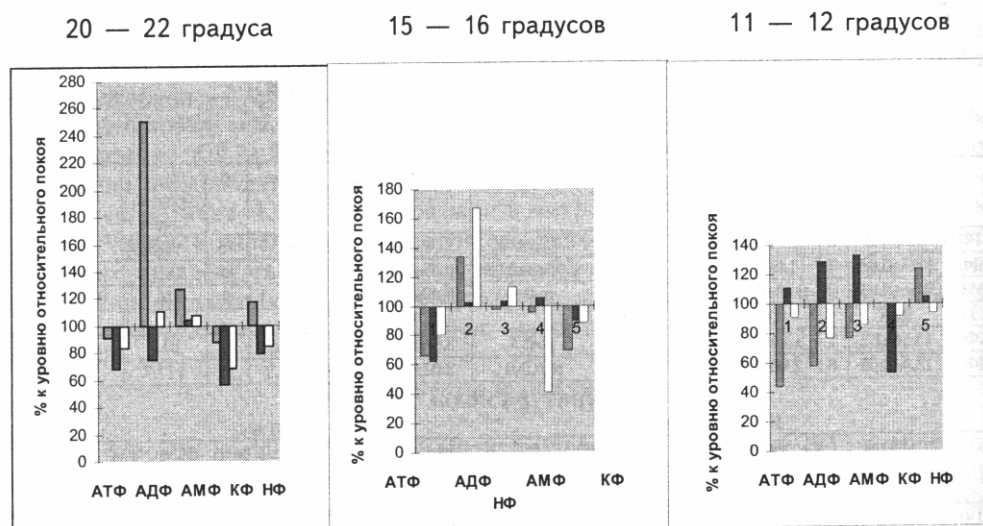


Рис. 2. Содержание макроэргических фосфатов в красных мышцах ставриды, ласкиря и барабули при бросковом плавании в условиях различной температуры воды

ных мышцах ставриды снижается на 30—40%, в печени — на 30%, а содержание лактата увеличивается на 40—60%.

Считают, что совершение бросковых движений обеспечивается, в основном, белыми мышцами, при этом красные мышцы в осуществлении бросков не участвуют (Wittenberger, 1973; Love, 1980; Lawrence et al., 1986). В то же время накопление высокого уровня АДФ и повышение АМФ свидетельствует об активации процессов перефосфорилирования в красных мышцах с преимущественно гликолитическим ресинтезом макроэргов. На это же указывают и данные А. Л. Морозовой (Морозова, Астахова, Силкина, 1978), касающиеся динамики гликогена и накопления лактата в красных мышцах ставриды при бросковом плавании.

Рассмотренный характер биохимических изменений в мышцах позволяет заключить, что этот режим плавания для ставриды не является критическим и энергетические потребности полностью компенсируются за счет гликолитического использования гликогена.

Отмеченные изменения являются наглядным примером срочной адаптации, когда происшедшие в мышцах изменения направлены на активацию метаболизма, а дальнейший характер будет определяться множеством факторов и, в первую очередь, интенсивностью нагрузки и адекватностью ее возможностям организма, его состоянием, тренированностью и другими факторами среды. И, в случае со ставридой мы встречаемся с организмом, естественно тренированным для обеспечения броскового режима плавания.

Характер изменений в белых мышцах ласкиря и барабули существенно отличается от описанного для ставриды. В результате нагрузки у ласкиря содержание АТФ снижено на 70%, АДФ увеличивается в 2,4 раза, накапливается АМФ — 217%. Энергетический заряд адениловой системы уменьшается с 0,84 до 0,59. При этом содержание КФ снижено на 60%, в мышцах накапливается НФ. В мышцах барабули изменения еще глубже: АТФ снижено на 65%, накопление АДФ составляет 379% от уровня покоя. Заряд адениловой системы снижен с 0,87 до

Таблица 2

Содержание макроэргических фосфатов в белых и красных мышцах ласкиря при бросковом плавании

Температура воды 20-22°.

БЕЛЫЕ МЫШЦЫ						КРАСНЫЕ МЫШЦЫ						
	Покой	n	Бросок	n	% к уровню покоя	p	Покой	n	Бросок	n	% к уровню покоя	p
АДФ	2.01±0.41	6	4.87±0.32	6	242.3	p<0.001	1.34±0.14	6	1.32±0.21	6	74.6	0.5<p
АТФ	6,34±0,49	6	1,88±0,18	6	29,7	p<0.001	1.57±0.49	6	1.08±0.21	6	68.7	0.02<p<0.01
АМФ	0.24±0.03	6	0.52±0.05	6	216.6	p<0.001	0.55±0.05	6	0.57±0.02	6	103.7	0.5<p
АЭЗ	0.84		0.59				0.62		0.58			
КФ	2.57±0.45	6	0.98±0.2	6	38.1	0.01<p>0.001	1.81±0.03	6	1.02±0.17	6	56.4	0.01<p>0.001
НФ	24.4±3.70	6	30.1±2.2	6	124.6	0.02<p<0.01	10.4±0.9	6	8.23±0.68	6	79.5	0.2<p<0.5

Температура воды 15-16°.

БЕЛЫЕ МЫШЦЫ						КРАСНЫЕ МЫШЦЫ						
	Покой	n	Бросок	n	% к уровню покоя	р	Покой	n	Бросок	n	% к уровню покоя	р
АТФ	5.05±0.25	6	1.46±0.16	12	28.9	p<0.001	1.12±0.06	6	0.73±0.08	11	65.2	0.01<p>0.001
АДФ	0.81±0.1	6	3.21±0.13	12	396.3	p<0.001	0.79±0.16	8	0.81±0.09	11	102.5	p>0.5
АМФ	0.37±0.1	6	0.3±0.03	12	81.1	0.01<p>0.001	0.3±0.05	8	0.31±0.03	17	103.3	p>0.5
АЭЗ	0.88		0.62				0.69		0.61			
КФ	7.2±0.6	11	2.86±0.41	16	39.7	p<0.001	6.3±0.4	12	6.6±0.50	18	105.0	p>0.5
НФ	18.9±3.6	11	25.4±1.1	16	162.4	0.01>p>0.001	10.5±0.53	12	9.4±0.47	17	89.1	0.1<p<0.2

Температура воды 11-12°.

БЕЛЫЕ МЫШЦЫ						КРАСНЫЕ МЫШЦЫ						
	Покой	n	Бросок	n	%к уровню покоя	p	Покой	n	Бросок	n	% к уровню покоя	p
АТФ	4,91±0,19	6	2,11±0,12	6	43,1	0,01>p>0,001	1,36±0,08	6	1,51±0,09	6	111,1	p>0,5
АДФ	0,49±0,08	6	2,86±0,12	6	583,4	p<0,001	0,49±0,07	6	0,63±0,13	6	128,6	p>0,5
АМФ	0,4±0,13	6	0,48±0,09	6	120	0,05<p<0,02	0,18±0,09	6	0,24±0,04	6	133,3	0,02<p>0,01
АЭЗ	0,89		0,65				0,79		0,77			
КФ	5,1±0,35	6	3,09±0,29	6	60,6	0,02<p<0,01	6,3±0,27	6	3,22±0,16	6	52,7	p<0,001
НФ	14,8±1,75	6	28,5±1,4	6	192	p<0,001	9,49±1,01	6	9,97±0,36	6	105,1	p>0,5

0,64. Это сопровождается практически полным исчерпанием запасов КФ, накоплением высокого уровня НФ. Указанные изменения свидетельствуют о неспособности энергетических систем белых мышц малоподвижных рыб обеспечивать поддержание уровня энергопродукции при работе мышц в этом режиме. К аналогичному выводу приходят А. Л. Морозова (Морозова, Астахова, Силкина, 1978), показавшие, что малоподвижные рыбы используют в 9 раз, а умеренной подвижности — в 3,3 раза больше гликогена, чем быстроплавающие.

Напротив, в красных мышцах ласкиря и барабули изменения в содержании макроэргических фосфатов и их метаболитов неглубоки и статистически недостоверны, за исключением КФ, содержание которого снижено почти на 60%. Это является достаточно убедительным подтверждением того факта, что нагрузки высокой интенсивности обеспечиваются преимущественно белыми мышцами, и с увеличением интенсивности нагрузки доля участия красных мышц в обеспечении двигательной нагрузки уменьшается (Трусович, 1979; Parkhouse, Dobson, Hochachka, 1988).

В условиях пониженной температуры воды (15 — 16°) при бросковом плавании изменяется характер адаптивных биохимических процессов в тканях рыб. Бросковое плавание вызывает более глубокое нарушение энергетического баланса в белых мышцах рыб, чем при температуре 20—22° (рис. 2, табл. 1, 2, 3). Степень нарушения энергетического баланса выше в белых мышцах малоподвижных рыб. Так, в белых мышцах ставриды содержание АТФ снижено на 37%,

Таблица 3

Содержание макроэргических фосфатов в белых и красных мышцах барабули при бросковом плавании

Температура воды 20-22°.													
БЕЛЫЕ МЫШЦЫ							КРАСНЫЕ МЫШЦЫ						
	Покой	n	Бросок	n	% к уровню покоя	p	Покой	n	Бросок	n	% к уровню покоя	p	
АТФ	6,57±0,95	12	2,34±0,17	24	35,6	0,01<p>0.001	3,43±0.2	12	2,43±0.13	22	83	0.05<p>0.02	
АДФ	0.96±0.09	10	3.64±0.11	22	379.2	p<0.001	1.4±0.12	9	1.55±0.11	23	110.7	p>0.2	
АМФ	0.55±0.07	10	0.56±0.05	22	102	p>0.5	0.59±0.06	11	0.63±0.04	22	107.3	p>0.5	
АЭЗ	0.87		0.64				0.76		0.7				
КФ	7.95±1.34	12	1.01±0.18	23	12.7	p<0.001	2.77±0.33	10	1.9±0.19	14	68.6	0.1<p>0.05	
НФ	18.9±1.36	12	35.6±1.39	24	188.4	0.01<p>0.001	11.9±0.46	11	10.1±0.6	24	84.9	0.2<p>0.1	
Температура воды 15-16°.													
БЕЛЫЕ МЫШЦЫ							КРАСНЫЕ МЫШЦЫ						
	Покой	n	Бросок	n	% к уровню покоя	p	Покой	n	Бросок	n	% к уровню покоя	p	
АТФ	4,23±0,37	9	1,06±0,12	13	25,1	p<0.001	1,76±0.28	9	1,41±0.2	16	80.1	p>0.2	
АДФ	1.02±0.09	8	2.68±0.15	11	262.8	p<0.001	0.94±0.17	8	1.57±0.2	16	167.4	0.05<p>0.02	
АМФ	0.81±0.09	8	0.51±0.05	13	62.8	0.02<p>0.01	0.51±0.1	8	0.57±0.06	16	112.8	p>0.5	
АЭЗ	0.78		0.56				0.70		0.62				
КФ	4.87±0.7	8	0.97±0.13	13	19.9	p<0.001	2.06±0.5	7	0.86±0.19	10	41.7	0.01<p>0.001	
НФ	18.2±0.2	12	38.2±2.2	22	210	p<0.001	9.28±0.59	9	8.2±0.61	16	88.5	p>0.2	
Температура воды 11-12°.													
БЕЛЫЕ МЫШЦЫ							КРАСНЫЕ МЫШЦЫ						
	Покой	n	Бросок	n	% к уровню покоя	p	Покой	n	Бросок	n	% к уровню покоя	p	
АТФ	3,99±0,46	6	3,29±0,24	6	82,3	p>0.5	1,79±0.02	6	1,63±0.05	6	91.1	p>0.5	
АДФ	1.81±0.14	5	1.68±0.32	6	89.4	p>0.5	1.29±0.08	6	0.99±0.13	6	76.7	p>0.5	
АМФ	0.87±0.09	6	0.55±0.08	6	63.5	0.2<p>0.5	0.78±0.08	6	0.67±0.06	6	85.9	0.5<p>0.2	
АЭЗ	0.73		0.75				0.63		0.65				
КФ	5.81±0.98	6	3.34±0.3	6	53.4	0.1<p>0.05	3.0±0.09	6	2.75±0.14	6	91.7	p>0.5	
НФ	19.8±1.94	6	14.14±0.81	6	71.3	p>0.5	8.03±0.1	6	8.57±0.29	6	94.3	p>0.5	

ласкиря и барабули — практически на 75%, накапливаются высокие концентрации АДФ и НФ, составляющие для двух последних видов 396,4 и 262,8% и 162,4 и 210% соответственно. При этом содержание КФ в мышцах ставриды снижено на 25%, ласкиря — на 40% и барабули — на 80%. Эти изменения обуславливают и более глубокое нарушение АЭЗ.

Таким образом, приведенные материалы свидетельствуют о глубоком нарушении энергопродуцирующих процессов и уменьшении возможности энергетических систем ласкиря и барабули обеспечивать поддержание энергетического баланса в белых мышцах в этих условиях. Энергообеспечение плавательных нагрузок осуществляется в основном за счет использования легкоомобилизуемых энергетических субстратов — гликогена и КФ. По данным Е. Н. Силкиной, содержание гликогена в белых мышцах ставриды и ласкиря снижается на 70 и 90%, а в красных мышцах — на 45 и 50% соответственно.

Напротив, в красных мышцах изменения в содержании макроэргических фосфатов менее глубоки, чем в белых мышцах, и большей частью статистически недостоверны. Это свидетельствует о том, что красные мышцы в обеспечении мышечной нагрузки при данной температуре воды не принимают участия. На уменьшение доли участия красных мышц в обеспечении мышечной нагрузки при пониженной температуре воды и увеличении интенсивности нагрузки указывает также

ряд зарубежных исследователей (Johnston, Moon, 1980; Lawrence et al., 1986, 1990; Johnston, Mufungi, 1987). При ступенчатом увеличении нагрузки с понижением температуры воды красные мышцы значительно раньше прекращают функционирование, чем при оптимальной температуре воды (Lawrence, Paul, Goldspink, 1985).

При температуре воды 11—12° бросковое плавание выдерживает только ставрида и ласкирь. Барабуля не способна сопротивляться потоку и сразу же прибывает к ограничительной решетке рабочей камеры гидродинамической трубы.

Бросковое плавание рыб при температуре воды 11—12° сопровождается еще более глубокими нарушениями энергетического баланса в белых мышцах ставриды и ласкиря (табл. 2, 3, рис. 1, 2), чем при температуре 15—16°. Степень нарушения баланса выше в мышцах ставриды, что обусловлено, очевидно, различиями в уровне адаптированности этих видов рыб к обеспечению броскового плавания в этих условиях. Если содержание АТФ и КФ в мышцах ставриды снижено до 15% и 3% от уровня покоя, то в мышцах ласкиря на 60 и 40% соответственно. При этом в мышцах ставриды и ласкиря концентрация АДФ увеличивается до 513 и 580% соответственно, НФ — в 2 и 2,3 раза.

В красных мышцах ласкиря и ставриды изменения неглубоки, при этом обращает на себя внимание разнонаправленность изменений в мышцах ставриды и ласкиря, что, очевидно, является результатом дискоординации метаболических процессов в них при этой температуре воды. В мышцах ставриды отмечается глубокое снижение АТФ, АДФ, в то время как содержание КФ не изменяется. И, напротив, в мышцах ласкиря отмечено глубокое снижение КФ при возрастании уровня АТФ, АДФ и АМФ. В литературе содержится достаточное количество материалов, свидетельствующих о высокой термолабильности ферментных систем красных мышц рыб, представленных преимущественно ферментными системами окислительного фосфорилирования (Матюхин, 1973; Storey, 1991).

Рассмотрение характера изменений в белых и красных мышцах рыб при пониженной температуре воды позволяет считать, что бросковое плавание, как и крейсерское, как было показано нами ранее, по своему характеру аналогично воздействию мышечной нагрузки повышенной интенсивности и сопровождается более быстрым истощением энергетических ресурсов. При этом определяющим фактором, наряду с температурой, является уровень естественной активности рыб. Рыбы высокой естественной подвижности оказываются более приспособленными к обеспечению плавательных нагрузок в широком диапазоне скоростей и температур.

Литература

- Арсан О. М., Соломатина В. Д., Романенко В. Д. Температурная акклимация и внутриклеточные биоэнергетические процессы у карпа // Гидробиологический журнал. — 1984. — Т. 20. — Вып. 6. — С. 55—60.
- Билык Т. И. Сезонные изменения адениновых нуклеотидов в печени рыб // Гидробиологический журнал. — 1991. — Т. 27. — Вып. 3. — С. 67—71.
- Матюхин В. А. Биоэнергетика и физиология плавания рыб. — Новосибирск: Наука (Сиб. отдел.), 1973. — 386 С.
- Матюхин В. А., Хаскин В. В., Шошенко К. А. и др. Исследование энергетики движения рыб. — Новосибирск: Наука, 1984. — 135С.
- Морозова А. Л., Астахова Л. П., Силкина Е. Н. Углеводный обмен в тканях рыб при плавании. // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — К.: Наукова думка, 1978. — С. 122—145.

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., 1971. — С. 48—55.

Павлов Д. С., Сабуренков Б. Н. Скорости и особенности движения рыб. // Основные особенности поведения и ориентации рыб. — М.: Наука, 1974. — С. 155—187.

Савина М. В. Механизмы адаптации тканевого дыхания в эволюции позвоночных. — СПб.: Наука, 1992. — 200 С.

Соломатина В. Д. Обмен адениловых нуклеотидов у рыб при их температурной акклимации // Гидробиологический журнал. — 1985. — Т. 21. — Вып. 6. — С. 56—62.

Трусевич В. В. Фосфорный обмен в тканях рыб. // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — К.: Наукова думка, 1978. — С. 145—168.

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

Хочачка П., Сомеро Л. Стратегия биохимической адаптации. — М.: Мир, 1977. — 398 С.

Шульман Г. Е. Липиды и их использование при плавании рыб // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. — К.: Наукова думка, 1978. — С. 100—122.

Beamish F. W. Swimming endurance of some northwest Atlantic Fishes // J. Res. Bd. Can. — 1969. — V. 23. — P. 341—347.

Brett J.R. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye Salmon // J. Fich. Res. Bd. Can. — 1964. — 21. — V. 5. — P. 1183—1226.

Hochachka P. W., Hayes F. R. The effect of temperature acclimation on pathways of glucose metabolism in the trout // Canad. J. Zool. — 1962. — V. 40. — P. 261—270.

Johnston I. A., Moon T. W. Endurance exercise training in the fast and slow muscle of a teleost fish (*Pollochius vireus*) // J. Comp. Physiol. — 1980. — V. B135. — №2. — P. 147—156.

Johnston I. A., Mufungi G. Effect of pH on shortening velocity and tension development in skinned muscle fibres from the cod (*Gadus morhua*) // J. Physiol. (Gr. Brit.). — 1987. — V. 391. — P. 115.

Lawrence R. C., Loughna P. T., Goldspink G. Muscle fiber activity in carp as a function of swimming speed and muscle temperature // Amer. J. Physiol. — 1984. — V. 247. — №2. — Pt. 2. — P. 272—279.

Lawrence R. C., McNeil A. R., Roel F., Gordon L., Marvin F. Muscle function in carp during swimming. Dil.Dull. — 1986. — V. 171. — №2. — P. 502.

Lawrence R. C., Roel F., McNeil A. R. The influence of temperature on muscle velocity and sustained performance in swimming carp // J. Exp. Biol. — 1990. — V. 354. — P. 163—178.

Love R. M. The chemical biology of fishes. — New York: Acad. Press, 1980. — P. 547.

Parkhouse W. S., Dobson G. P., Hochachka P. W. Organisation of energy provision in rainbow trout during exercise // Amer. J. Physiol. — 1988. — V. 254. — №2. — P. 302—309.

Storey K. B. Metabolic consequences of exercise in organs of rainbow trout // J. Exp. Zool. — 1991. — V. 260. — №2. — P. 157—164.

Wittenberger C. Metabolic interaction between isolate white and red carp muscles // Rev. Roum. Biol. Ser. Zool. — 1973. — V. 18. — P. 71—76.