

УДК 639.2:574.5:547.458.63

ОСОБЕННОСТИ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ГЛИКОГЕНА В МЫШЦАХ И ПЕЧЕНИ У РЫБ РАЗНОЙ ПЛАВАТЕЛЬНОЙ СПОСОБНОСТИ ПОСЛЕ ВЫЛОВА ДОННЫМ ТРАЛОМ

© 2020 г. Е. Н. Силкина^{1,*}, Ю. А. Силкин¹, М. Ю. Силкин¹

¹Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН, Феодосия 298100, Россия

*e-mail: ysilkina@mail.ru

Поступила в редакцию 22.05.2019 г.

После доработки 10.10.2019 г.

Принята к публикации 12.10.2019 г.

Исследовали динамику восстановления гликогена в мышцах и печени камбалы *Plathichthys flesus* (Linnaeus, 1758) и шпрота *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) после воздействия тралового лова. Показано, что при стрессовом воздействии лова содержание гликогена в органах у малоподвижной камбалы мало изменялось, а у активно плавающего шпрота оно снижалось в белых, красных мышцах и печени. Динамика восстановления гликогена в органах камбалы после воздействия лова имела волновой характер, в результате этого полное восстановление гликогена происходило через 12 ч и сопровождалось 100% выживаемостью рыб. Предполагается, что ресинтез гликогена в органах камбалы происходил за счет активизации метаболизма углеводов в печени. У шпрота, помещенного после лова для восстановления гликогена в тканях в 100-литровый аквариум, через 3 ч “отдыха” наблюдалось увеличение в 4.5 раза уровня полисахарида в белых мышцах при низком содержании гликогена в печени. Компенсация гликогена у шпрота происходила, очевидно, за счет реверсного вовлечения лактата в ресинтез полисахарида в белых мышцах. Последующие 3 ч “отдыха” характеризовались значительным снижением уровня гликогена в белых мышцах (в 1.7 раза) по сравнению с его концентрацией в предыдущий восстановительный период. За весь период “отдыха” восстановления гликогена в печени шпрота не происходило. По-видимому, данный орган не участвовал в процессах восстановления полисахарида. Низкая выживаемость шпрота (30%) обусловлена длительным стрессовым воздействием, вызванным как поимкой, так и аквариумным содержанием этого “возбужденного” вида рыб.

Ключевые слова: гликоген, стресс, восстановление, выживаемость, мышцы, печень, рыбы

DOI: 10.31857/S0134347520040075

В обменных процессах в тканях рыб гликоген является важным энергетическим субстратом, так как окисляется с выделением энергии без использования кислорода. В многочисленных исследованиях было показано, что при интенсивных мышечных нагрузках гликоген служит “запальным топливом”, обеспечивающим мгновенное включение двигательной активности рыб. В этих условиях запасы гликогена в мышцах истощаются (Black et al., 1962; Морозова и др., 1978; Силкина, 1991). Пути его восстановления до сих пор обсуждаются в литературе и до настоящего времени являются сложным, а также малоизученным направлением исследований физиологии и биохимии (West T.G. et al., 1994; Weber et al., 2016).

В мышцах высших позвоночных гликоген, использованный при гипоксии, обычно окисляется до лактата, который поступает в печень и восстанавливается до глюкозы. Образующаяся глюкоза

поступает в мышцы при активации гликогенсинтетазы и превращается в гликоген (Кухта и др., 2008). У рыб эти процессы выражены не так ярко и имеют особенности. Было показано, что мышцы рыб слабо используют глюкозу крови и она не является основным субстратом для восстановления гликогена (Frolow, Milligan, 2004). Другие исследователи установили, что только 10% лактата, образующегося в мышцах, выделяется в кровь у форели и 3% у камбалы (Pagnotta, Milligan, 1991). Таким образом, у рыб использование лактата печенью для превращения его в глюкозу, а затем в гликоген представляется маловероятным процессом. Регуляция восстановления гликогена в мышцах рыб тоже имеет особенности. Канадские ученые установили, что не только гормоны стресса оказывают влияние на гликогенез, но и количество остаточного гликогена в мышцах является

регулятором синтеза данного полисахарида в локомоторном органе (Frolow, Milligan, 2004).

Для рыб попадание в трал — это большое стрессовое воздействие. Кроме того, в процессе траления рыба, пытаясь покинуть трал, совершает броски и расходует значительное количество мышечного гликогена. Ответная реакция на стресс и мышечную нагрузку у разных видов рыб существенно различается. Это обусловлено особенностями их стрессоустойчивости и локомоторными возможностями. К рыбам, имеющим разную реакцию на стресс и плавательную активность, относятся черноморская речная камбала *Plathichthys flesus* (Linnaeus, 1758) и шпрот *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758).

Шпрот в Черном море встречается повсеместно, в наибольшем количестве у юго-восточных берегов Крыма и в северо-восточной части кавказского побережья. Это холодолюбивый вид. Рыба довольно быстрая, постоянно находится в движении, не наделена стрессоустойчивостью и может образовывать большие скопления. Длительных миграций не совершает (Световидов, 1964). Шпрот считается “жирной” рыбой, содержание жира в его органах в некоторые периоды года превышает 12%. Основные запасы липидов сосредоточены в белых мышцах, что отличает шпрота от так называемых тощих рыб (скорпена, налим и т.д.), у которых основные жировые запасы накапливаются в печени (Шульман, 1972; Милюк и др., 1997).

Речная камбала по образу жизни отличается от шпрота. Она относится к донным малоподвижным хищным рыбам; приспособлена к резким колебаниям солености, температуры и гипоксии, т.е. это стрессоустойчивый вид. Больших миграций камбала не совершает и является промысловым видом (Световидов, 1964).

Цель настоящей работы — изучение динамики восстановления гликогена в мышцах и печени камбалы *P. flesus* и шпрота *S. sprattus* после стрессового воздействия, вызванного попаданием в донный трал.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рыбы были отловлены у кавказского и крымского побережий Черного моря в июне 2013 г. при температуре воды от 12 до 15°C. Придонное траление происходило со скоростью 6.5–8.5 км/ч в течение 30 мин на глубине 35–40 м. Часть рыб, взятых из трала, сразу подвергали биохимическому анализу, других рыб помещали в емкости с проточной морской водой объемом 100 л для “отдыха”. Исследовано 27 экз. камбалы и 42 экз. шпрота. Камбала была представлена только самками с гонадами на III–IV стадиях зрелости. Масса тела рыб составляла 131.0 ± 12.0 г, длина те-

ла — 23.6 ± 1.7 см. У шпрота это также были самки с массой тела 7.4 ± 0.7 г и длиной 10.8 ± 0.7 см, имевшие гонады на IV стадии зрелости.

Содержание гликогена в тканях рыб определяли по общепринятой методике, основанной на цветной реакции с антроном (Seifter et al., 1950). У шпрота концентрацию гликогена определяли в белых и красных мышцах, а также в печени. У камбалы анализировали только белые мышцы и печень, так как красные мышцы у этого вида камбалы почти отсутствовали (менее 1%). Навески тканей (белые мышцы — 100 мг, красные мышцы — 50 мг, печень — 20 мг) брали у рыб, находившихся в холодильной камере при температуре -17°C . Содержание гликогена в тканях оценивали у рыб разного физиологического состояния: а) стрессовое состояние после трала, б) состояние восстановления (“отдых”) в течение 1, 3, 6 и 12 ч. Полученные результаты выражали в мг% сырой массы тканей, динамику изменения концентрации гликогена ($\Delta\text{Сгл.} = \text{Сгл. “отдых”} - \text{Сгл. трал}$) в тканях рыб — в процентах. Рассчитывали среднее арифметическое \pm стандартное отклонение этих показателей. Все результаты получены при проведении 6–11 независимых экспериментов. Значимость различий оценивали с использованием критерия Стьюдента; различия считали значимыми при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Колебание уровня гликогена в органах рыб после воздействия тралового лова и в период восстановления имело тканевые и видовые особенности. Содержание гликогена в печени и белых мышцах камбалы после пребывания рыб в трале было высоким. В печени камбалы оно было в 6 раз выше, чем в мышцах, и составляло 3025.0 и 486.0 мг% соответственно (табл. 1). В первый час “отдыха” после траления содержание гликогена в белых мышцах камбалы увеличилось на 38%. В печени, напротив, было отмечено снижение концентрации гликогена на 63% по сравнению с таковой у рыб, извлеченных из трала (рис. 1).

В последующие 3 ч “отдыха” динамика тканевого содержания гликогена ($\Delta\text{Сгл.}$) у камбалы сильно изменилась. В белых мышцах она стремительно снизилась и была в 3.3 раза ниже, чем после первого часа “отдыха”. Концентрация гликогена в белых мышцах камбалы за 3 ч “отдыха” снизилась на 59% по сравнению с таковой после поимки. В печени наблюдалось такое же быстрое восстановление концентрации гликогена, которая в 2 раза превышала его содержание после первого часа “отдыха”, но была на 22% ниже, чем сразу после траления. Последующее время “отдыха” характеризовалось продолжением восстановления уровня гликогена в мышцах и печени камбалы: в белых мышцах в этот период гликоге-

Таблица 1. Содержание гликогена в белых мышцах и печени камбалы

Показатель	Камбала							
	из трала		в состоянии “отдыха”					
			1 ч		3 ч		12 ч	
	мышцы	печень	мышцы	печень	мышцы	печень	мышцы	печень
Среднее значение, мг%	486	3205	670*	1187*	200**	2487	543	3731
Стандартное отклонение	50	381	53	101	24	250	60	402
Объем выборки, экз.	12	13	7	9	7	7	6	6

*Значимое различие между содержанием гликогена в тканях при поимке камбалы и после “отдыха” ($p < 0.05$); **значимое различие содержания гликогена в мышцах между выборками 1- и 3-часового “отдыха” ($p < 0.05$).

на было в 1.1 раза, а в печени — в 1.2 раза больше, чем у рыб, извлеченных из трала (табл. 1, рис. 1). В экспериментах все подопытные особи *Plathichthys flesus* остались живыми в течение периода “отдыха”.

После траления в мышцах и печени шпрота концентрация гликогена была низкой и на порядок отличалась от таковой в тканях камбалы. В мышцах шпрота гликогена было в 3–3.5 раза меньше, чем в печени. Различий в уровне остаточного гликогена между белыми и красными мышцами у шпрота не выявлено. У большинства рыб в состоянии относительного покоя уровень

гликогена в красных мышцах был в 3–5 раз выше, чем в белых (табл. 2).

В восстановительный период в мышцах и печени шпрота, в отличие от таковых камбалы, не было отмечено дальнейшего снижения концентрации гликогена ниже уровня, характерного для рыб сразу после вылова (табл. 2). Через 3 ч содержания рыб в искусственных условиях покоя в белых мышцах наблюдали самый высокий прирост концентрации гликогена, которая почти в 5 раз превышала ее начальное значение. В красных мышцах концентрация гликогена увеличилась в меньшей степени и составляла 69% (рис. 2). На этом этапе “отдыха” рыб соотношение концен-

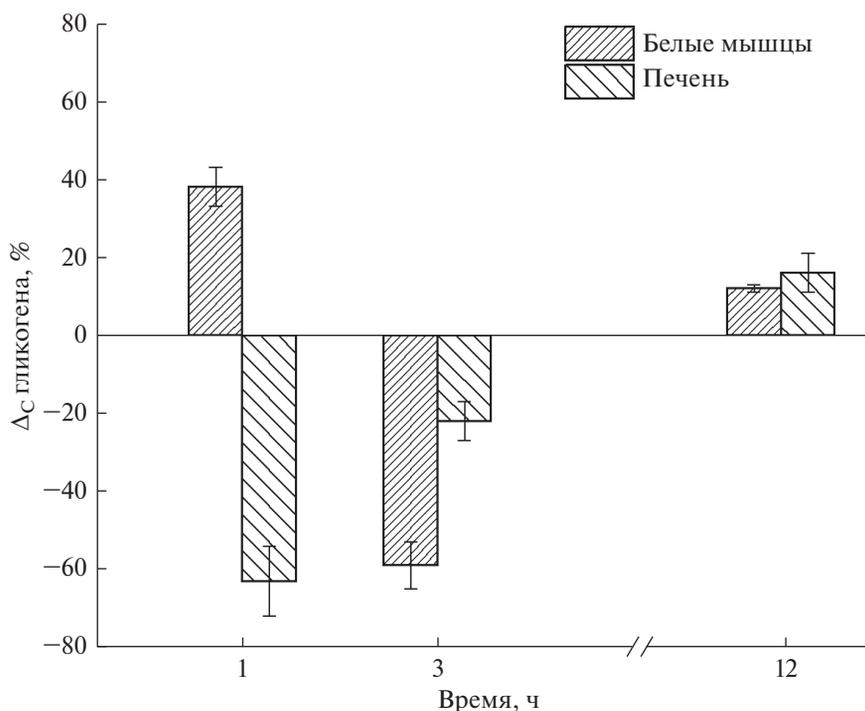


Рис. 1. Динамика изменения концентрации гликогена в белых мышцах и печени камбалы в процессе “отдыха” через 1, 3 и 12 ч. Здесь и на рис. 2: концентрация гликогена у рыб, взятых на анализ при подъеме трала, принята за 100% как нулевой уровень.

Таблица 2. Содержание гликогена в мышцах и печени шпрота

Показатель	Шпрот								
	из трала			в состоянии "отдыха"					
				3 ч			6 ч		
	б. м.	кр. м.	печ.	б. м.	кр. м.	печ.	б. м.	кр. м.	печ.
Среднее значение, мг%	65	71	243	305*	120*	259	178**	150**	247
Стандартное отклонение	7	8	25	7	5	30	19	5	29
Объем выборки, экз.	10	10	11	7	7	9	6	6	7

Примечание. Б. м. – белые мышцы; кр. м. – красные мышцы; печ. – печень. *Значимое различие между содержанием гликогена в тканях при поимке шпрота и после "отдыха" ($p < 0.05$); **значимое различие содержания гликогена в мышцах между выборками после 3- и 6-часового "отдыха" ($p < 0.05$).

трации гликогена в двух типах мышц было нестандартным: в белых мышцах концентрация гликогена была в 2.5 раза выше, чем в красных (табл. 2). В дальнейшем отмечено снижение концентрации гликогена в белых мышцах; к концу шестого часа эксперимента она была почти в 2 раза ниже, чем через 3 ч "отдыха", но на 174% превышала уровень гликогена, зарегистрированный у рыб сразу после поимки. В красных мышцах шпрота в последующие 3 ч "отдыха" концентрация гликогена увеличилась на 42% по сравнению с таковой в первые 3 ч наблюдений (рис. 2) и была на 211% выше, чем у рыб сразу после поимки (табл. 2). Содержание гликогена в печени шпрота

оставалось неизменным в течение всего эксперимента (табл. 2, рис. 2).

В процессе экспериментов в течение периода "отдыха" живыми остались 30% подопытных особей *Sprattus sprattus*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Гликоген как энергетический субстрат, обладающий легкой мобилизуемостью, высокой степенью восстанавливаемости и способностью освобождать энергию в анаэробных условиях, играет важную роль в метаболизме рыб. Как известно, это основной источник энергии при анаэробном состоянии организма. В теле рыб гликоген в основ-

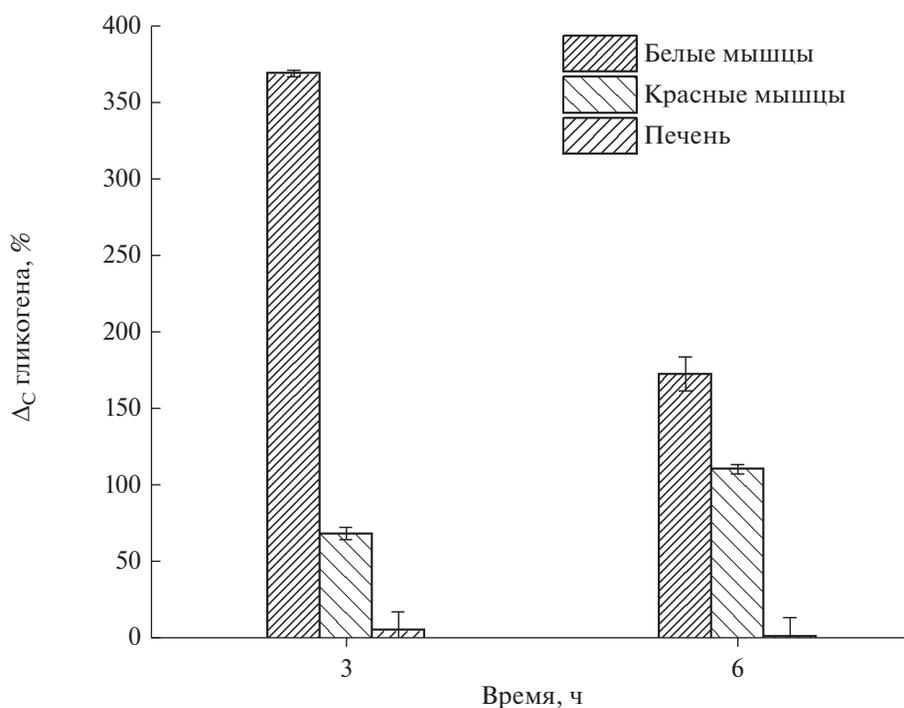


Рис. 2. Динамика изменения концентрации гликогена в тканях шпрота в процессе 3- и 6-часового "отдыха".

ном локализован в печени и мышцах. Его содержание в скелетных мышцах у активных форм (в нашем случае – это шпрот) ниже, чем у малоактивных форм (оседлые формы рыб, в нашем случае – камбала). Содержание гликогена в печени, мозге и сердце также выше у малоподвижных рыб по сравнению с таковым у активно плавающих видов (Плисецкая, 1972; Морозова и др., 1978). Эти особенности в содержании гликогена в тканях рыб, различающихся уровнем естественной подвижности, несомненно, связаны с повышенной ролью гликолитического пути мобилизации энергии у малоподвижных форм по сравнению с таковой у активных видов рыб. Тем не менее, значение углеводов в метаболизме активных видов рыб тоже очень важно (Шульман, 1972; Эмеретли, Русинова, 2001).

Проведенные исследования по влиянию траления на содержание гликогена в тканях рыб выявили различия в их ответе на стрессовую нагрузку. В тканях шпрота уровень гликогена снизился почти до нулевых отметок, тогда как в тканях камбалы в течение 30 мин поимки и траления он сохранялся на довольно высоком уровне (табл. 1, 2). На наш взгляд, решающую роль играет видовая стрессоустойчивость рыб.

Камбала – стрессоустойчивый вид, который не относится к активно плавающим рыбам. Попав в трал, она не может совершать интенсивные движения из-за своей плоскотелой формы и ограниченного пространства. Эти условия, по-видимому, способствовали минимизации энергетических затрат, а также наблюдаемому отсутствию снижения уровня гликогена в мышцах и печени рыб сразу после траловой поимки. Однако стрессовое воздействие лова на организм рыб, как известно, сопровождается выбросом гормонов тревоги – катехоламинов (адреналин, норадреналин) и пептидного гормона глюкагона (Плисецкая, 1972), которые способны вызвать активацию гликогенолиза уже после поимки, в период так называемого отдыха рыб. В первый час “отдыха” особенно интенсивный гликогенолиз наблюдался в печени камбалы; по-видимому, он необходим для регенерационной компенсации последствий стресса в тканях и для поддержания углеводного баланса гликогена, а также для стабилизации уровня глюкозы в крови рыб. После трех часов относительного покоя на фоне роста глюконеогенеза в печени за счет увеличения двигательной активности рыб в аквариумах, а также, по-видимому, из-за влияния еще довольно высокого уровня стрессовых гормонов наблюдалось более чем двукратное снижение концентрации гликогена в белых мышцах рыб.

Как показали недавно проведенные исследования, мышцы рыб обладают определенным свойством в отношении расхода или накопления

гликогена под действием гормонов (Frolow, Milligan, 2004). При высоком содержании гликогена в мышцах (более 5 мкмоль/г, что соответствует 90 мг%) гормоны стресса стимулируют активность гликогенфосфорилазы и активизируют гликогенолиз. Колебания уровня содержания гликогена в мышцах рыб в первые 3 ч “отдыха” соответствовали установленным нами закономерностям (табл. 1, рис. 1). При более длительном 12-часовом “отдыхе” рыб наблюдалось полное восстановление запасов гликогена в мышцах и печени камбалы, что свидетельствовало о преодолении рыбами стрессовых последствий траловой поимки. Выживаемость камбалы в этих условиях составила 100%.

Таких рыб, как хамса, сельдь, ставрида, сарган и шпрот, многие исследователи относят к “легковозбудимым” рыбам (Шульман и др., 1978; Минюк и др., 1997). Для этих рыб характерно высокое содержание катехоламинов в крови (адреналин, норадреналин), а также пептидного гормона глюкагона и стероидного гормона кортизола в ответ на стресс от поимки и транспортировки (Плисецкая, 1975). В данных условиях гормоны стресса сложным опосредованным путем вызывают стимуляцию в тканях гликогенфосфорилазы – регуляторного фермента, который мобилизует гликоген в мышцах и других тканях для компенсации энергетических издержек в ответ на внешние воздействия. Гликогенфосфорилаза является регуляторным ферментом гликогенолиза, интенсивность которого за считанные секунды может более чем в 10 раз увеличиваться под действием этого фермента (Хочачка, Сомеро, 1977). Траление по своему физиологическому воздействию на шпрота можно приравнять к плаванию с максимальной скоростью. Как было установлено ранее (Силкина, 1991), после такого режима нагрузки падение уровня гликогена в мышцах рыб приобрело драматический характер.

Базовый (контрольный) уровень гликогена в тканях шпрота нам неизвестен. Можно полагать, что шпрот, будучи холодолюбивым оксифильным видом, относится к рыбам с активным липидным обменом и, возможно, поэтому изначально не имеет больших запасов полисахарида в организме. Тем не менее, можно приблизительно оценить концентрацию гликогена до траления, сравнив ее с таковой в мышцах и печени другого “жирного” черноморского вида со сходными физиолого-биохимическими характеристиками – барабули *Mullus barbatus ponticus*. Это придонная рыба, имеющая активный липидный метаболизм (Шульман и др., 1978). Более ранние исследования, проведенные нами, показали, что в белых и красных мышцах барабули уровень гликогена в покое составлял соответственно 134.0 и 371.0 мг%. Содержание гликогена в печени этой рыбы не превышало 1665.0 мг%, что является довольно

низким показателем по сравнению с таковым у других видов (Силкина, 1991). Таким образом, уровень гликогена в белых мышцах шпрота в состоянии покоя мог колебаться в пределах 120–150.0 мг%, в красных мышцах ~300–350.0 мг%, а в печени ~1300–1700.0 мг%.

Траловую поимку для шпрота можно считать стрессом антропогенной природы, которая, по-видимому, соответствует пределу адаптационных возможностей данного вида. Подтверждением этому служит низкая (30%) выживаемость шпрота в процессе “отдыха”. Динамика быстрого восстановления гликогена в мышцах шпрота после трех часов “отдыха” и его снижение в белых мышцах через 6 ч свидетельствовали о противоречивом характере данного процесса. Четырехкратное увеличение содержания гликогена в белых мышцах и почти двукратное – в красных мышцах шпрота через 3 ч “отдыха” стимулировали интерес к рассмотрению вопроса о метаболитах и механизмах, обеспечивающих такую впечатляющую динамику восстановления резервов мышечного гликогена. Можно предположить, что для восстановления мышечного гликогена задействована глюкоза, которую легко доставить в мышцы по транспортной системе крови. Однако наши данные свидетельствуют о том, что у шпрота после траления в основном “депо” резервного гликогена (в печени) данного субстрата почти нет. Это полностью исключает глюкозу из процесса мышечного глюконеогенеза в восстановительном периоде. Кроме того, при изучении роли глюкозы крови рыб в восстановлении мышечного гликогена после изнурительных нагрузок получен отрицательный ответ. В экспериментах, проведенных на форели *Oncorhynchus mykiss* и зимней камбале *Pseudopleuronectes americanus*, было убедительно показано, что глюкоза крови рыб не вносит значительного вклада в восстановление мышечного гликогена. Поэтому, в отличие от млекопитающих, у рыб цикл Кори не играет заметной роли в тканевом обмене глюкозы и гликогена (Pagnotta, Milligan, 1991). Однако быстрое восстановление гликогена в мышцах шпрота в период “отдыха” показывает, что в мышцах рыб существует мощная регенерационная система глюконеогенеза, позволяющая быстро восстанавливать израсходованные запасы гликогена. Недавние исследования свидетельствуют о том, что восстановление гликогена в мышцах рыб осуществляется путем реверсивного использования лактата, накопленного в процессе гипоксии и физической нагрузки (Weber et al., 2016).

Высокая гликолитическая способность мышц рыб известна давно, как и способность накапливать и переносить большие концентрации молочной кислоты (Хочачка, Сомеро, 1977). Лактат играет важную роль в углеводном метаболизме рыб не только как конечный продукт гликолиза, но и

как субстрат для глюконеогенеза и внутриклеточной сигнализации (Philp et al., 2005). Показано, что накопленный в белых мышцах рыб лактат выделяется в кровь в 10 раз медленнее, чем из мышц у млекопитающих (Wang et al., 1997). Это обусловлено малым числом транспортеров в мембранах мышечных клеток рыб по сравнению с таковым у млекопитающих (Omlin, Weber, 2013). Поэтому мышцы рыб в отношении превращений гликогена ведут себя как квазизакрытая система, распад и ресинтез которого осуществляются по внутриклеточному замкнутому циклу (Weber et al., 2016). Глюконеогенезу из лактата в мышцах рыб после поимки должен способствовать и низкий уровень гликогена. Как показали Фролов и Миллиган (Frolov, Milligan, 2004), на фоне низкой концентрации гликогена и высокого уровня мышечного лактата у рыб происходит резкая активация глюконеогенеза. Скорее всего, низкий уровень гликогена и, возможно, накопление высоких концентраций лактата в мышечных клетках у шпрота после поимки и обеспечивали быстрое реверсное превращение лактата в гликоген у этого вида во время 3-часового “отдыха”.

Через 6 ч восстановительного периода реверсное накопление гликогена было отмечено только в красных мышцах шпрота. В белых мышцах наблюдалось снижение концентрации гликогена, а в печени после траления уровень гликогена не изменялся в течение всего восстановительного периода (табл. 2, рис. 2). Отсутствие положительной динамики в восстановлении гликогена в белых мышцах и печени шпрота можно объяснить неспособностью этого вида рыб преодолеть последствия гормональной “бури” в организме, вызванной поимкой. Хотя аквариумы для рыб значительно лучше, чем трал, но шпрот, по-видимому, в этих условиях также переживает стресс неволи, активно передвигаясь. Исследования показывают, что гормоны стресса (адреналин, норадреналин, кортизол) в крови вызывают изменение микровязкости плазматических мембран эритроцитов, что может приводить к катастрофическим последствиям для организма. Структурные переходы с повышением микровязкости в области липид-липидных и белок-липидных взаимодействий приводят к затруднению передвижения эритроцитов рыб в капиллярах и способствуют развитию диффузионной гипоксии. Особенно опасны эти процессы в сердечной мышце, так как диффузионная гипоксия способна вызвать ее остановку. У теплокровных животных и человека данное явление получило название коронарного синдрома Х и проявляется внезапной остановкой сердца у спортсменов на ответственных соревнованиях (Панин и др., 2012). Необходимо отметить, что мы неоднократно наблюдали большую смертность “возбудимых” рыб (ставрида, барабуля, сельдь, сарган, хамса) при транспортировке их с ме-

ста вылова в море до аквариального комплекса. При этом транспортируемые рыбы не испытывали недостатка в кислороде и не подвергались воздействию неблагоприятных температурных условий, кроме стресс-фактора беспокойства процесса поимки и самой транспортировки в аквариумы. Можно полагать, что в данном случае гибель рыб была обусловлена нарушениями, связанными с коронарным синдромом Х. Низкая выживаемость шпрота (30%), по нашему мнению, также связана с нарушением гормонами “стресса” вязкостных характеристик крови, что приводит к гибели рыб.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы гос. задания № АААА-А19-119012490045-0 “Изучение фундаментальных физических, физиолого-биохимических, репродуктивных, популяционных и поведенческих характеристик морских гидробионтов”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кухта В.К., Морозкина Т.Е., Олецкий З.И., Таганович А.Д.* Биологическая химия: учебник. Минск: Асар. М.: Изд-во БИНОМ. 2008. 688 с.
- Минюк Г.С., Шульман Г.Е., Щепкин В.Я., Юнева Т.В.* Черноморский шпрот (связь динамики липидов с биологией и промыслом). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 1997. 137 с.
- Морозова А.Л., Астахова Л.П., Силкина Е.Н.* Углеводный обмен при плавании рыб, глава VII // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. Киев: Наукова думка. 1978. С. 122–143.
- Панин Л.Е., Мокрушников П.В., Князев Р.А. и др.* Гормоны стресса и коронарный синдром Х (экспериментальные исследования) // Атеросклероз. 2012. Т. 8. № 2. С. 5–13.
- Плисецкая Э.М.* О гормональной регуляции углеводного обмена у низших позвоночных (круглоротых и рыб): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ленинград. 1972. 38 с.
- Плисецкая Э.М.* Гормональная регуляция углеводного обмена у низших позвоночных. Л.: Наука. 1975. 215 с.
- Световидов А.Н.* Рыбы Черного моря. М.; Л.: Наука. 1964. 551 с.
- Силкина Е.Н.* Особенности углеводного обмена в скелетных мышцах и печени рыб различной естественной подвижности: Дис. ... канд. биол. наук. Ленинград. 1991. 139 с.
- Хочачка П., Сомеро Д.* Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир. 1977. 398 с.
- Шульман Г.Е.* Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть. 1972. 336 с.
- Шульман Г.Е., Щепкин В.Я., Яковлева К.К., Хоткевич Т.В.* Липиды и их использование при плавании рыб // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. Киев: Наукова думка. 1978. С. 100–121.
- Эмеретли И.В., Русинова О.С.* Активность ферментов основных путей окисления углеводов в тканях рыб // Гидробиол. журн. 2001. Т. 37. № 1. С. 79–81.
- Black E.C., Connor A.R., Lam K.-C. et al.* Changes in glycogen, pyruvate and lactate in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) during and following muscular activity // J. Fish. Res. Board. Can. 1962. V. 19. P. 409–436.
- Frolow J., Milligan C.L.* Hormonal regulation of glycogen metabolism in white muscle slices from rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) // Am. J. Physiol.: Regul., Integr. Comp. Physiol. 2004. 287. P. R1344–R1353.
- Omlin T., Weber J.-M.* Exhausting exercise and tissue-specific expression of monocarboxylate transporters in rainbow trout // Am. J. Physiol.: Regul., Integr. Comp. Physiol. 2013. V. 304. P. R1036–R1043.
- Pagnotta A., Milligan C.L.* The role of blood glucose in the restoration of muscle glycogen during recovery from exhaustive exercise in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) // J. Exp. Biol. 1991. V. 161. P. 489–508.
- Philp A., Macdonald A.L., Watt P.W.* Lactate – a signal coordinating cell and systemic function // J. Exp. Biol. 2005. V. 208. P. 4561–4575.
- Seifter S., Dayton S., Novic B., Muntwyler E.* The estimation of glycogen with the anthrone reagent // Arch. Biochem. Biophys. 1950. V. 25. № 1. P. 191–200.
- West T.G., Schulte P.M., Hochachka P.W.* Implications of hyperglycemia for post-exercise resynthesis of glycogen in trout skeletal muscle // J. Exp. Biol. 1994. V. 189. P. 69–84.
- Wang Y., Wright P.M., Heigenhauser G.J., Wood C.M.* Lactate transport by rainbow trout white muscle: kinetic characteristics and sensitivity to inhibitors // Am. J. Physiol.: Regul., Integr. Comp. Physiol. 1997. V. 272. P. R1577–R1587.
- Weber J.-M., Choi K., Gonzalez A., Omlin T.* Metabolic fuel kinetics in fish: swimming, hypoxia and muscle membranes // J. Exp. Biol. 2016. V. 219. P. 250–258.

The Pattern of Glycogen Recovery in Muscles and Liver of Fishes with Different Swimming Capabilities after being Caught in a Bottom Trawl

E. N. Silkina^a, Yu. A. Silkin^a, and M. Yu. Silkin^a

^a*T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station, Nature Reserve, Russian Academy of Sciences, Feodosia 298100, Russia*

The dynamics of glycogen recovery in muscles and liver of the European flounder *Plathichthys flesus* (Linnaeus, 1758) and the European sprat *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) after exposure to trawl fishing has been studied. As the results show, the stress-inducing effect of fishing does not alter the glycogen content of the organs in flounder that leads a sedentary life, whereas a sharp decrease in glycogen is observed in white, red muscles, and liver of sprat, an actively swimming species. After the exposure to fishing, the dynamics of glycogen recovery in the organs of flounder has an undulatory pattern. The complete recovery of glycogen occurs within 12 h and is accompanied by a 100% survival rate of flounder. The assumption is made that the resynthesis of glycogen in the organs of flounder is due to the activation of carbohydrate metabolism in the liver. In the sprat that had 3 h of “rest” after being caught and then placed in a 100-liter tank to restore glycogen in tissues, a pronounced (4.5-fold) increase in the level of the polysaccharide was recorded from white muscles, with a simultaneously low glycogen level in the liver. The glycogen compensation in the sprat occurred possibly through the reverse involvement of lactate in the polysaccharide resynthesis in white muscles. The following additional 3-hour rest period was characterized by a significant (1.7-fold) decrease in the glycogen level in white muscles compared to that in the previous rest period. No glycogen recovery in the sprat liver was observed throughout the entire rest period. Apparently, this organ is not involved in the polysaccharide recovery processes. The low survival rate of sprat (30%) is explained by the long exposure to stress caused by both catching and captivity in the tank, to which this species is particularly sensitive.

Keywords: glycogen, stress, recovery, survival rate, muscles, liver, fish