

УДК 597.585.2.574.24:577.121

ТКАНЕВЫЕ ОСОБЕННОСТИ АКТИВНОСТИ ФЕРМЕНТОВ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА И СОДЕРЖАНИЯ АДЕНОЗИНТРИФОСФАТА У ЧЕРНОМОРСКОГО ЕРША *SCORPAENA PORCUS* (SCORPAENIDAE)

© 2021 г. А. А. Солдатов^{1,2,*}, И. В. Головина¹, Е. Э. Колесникова¹, И. В. Сысоева¹,
А. А. Сысоев¹, Т. А. Кухарева¹, Е. С. Кладченко¹

¹Институт биологии южных морей имени РАН – ИнБИОМ, Севастополь, Россия

²Севастопольский государственный университет, Севастополь, Россия

*E-mail: alekssoldatov@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.01.2020 г.

После доработки 19.02.2020 г.

Принята к публикации 04.03.2020 г.

Проведён сравнительный анализ активности цитоплазматических оксидоредуктаз (малат- и лактатдегидрогеназы) и содержания аденозинтрифосфата в тканях устойчивого к гипоксии морского ерша *Scorpaena porcus*. Оксифильные ткани (структуры головного мозга, жабры) скорпены преадаптированы к гипоксии: в условиях нормоксии имеют высокую активность малатдегидрогеназы и повышенный индекс малатдегидрогеназа/лактатдегидрогеназа, величина которого в 10–20 раз выше, чем в печени и белых мышцах. При этом для сравнительно “молодых” локусов мозга (средний, передний и промежуточный) характерно преобладание аэробного пути метаболизма углеводов. Содержание аденозинтрифосфата уменьшается в ряду исследованных тканей скорпены следующим образом: белые мышцы → печень → продолговатый мозг → жабры → средний, передний и промежуточный мозг. Уровень аденозинтрифосфата в белых мышцах на порядок выше, чем в оксифильных тканях, что, очевидно, служит для обеспечения бросковой стратегии охоты донного хищника.

Ключевые слова: скорпена *Scorpaena porcus*, мышцы, печень, жабры, мозг, малатдегидрогеназа, лактатдегидрогеназа, аденозинтрифосфат, Чёрное море.

DOI: 10.31857/S0042875221010185

Скорпена, или морской ёрш *Scorpaena porcus*, – представитель донной ихтиофауны Чёрного моря, объект промыслового и любительского рыболовства, хищник-засадчик; питается мелкой рыбой, ракообразными и другими беспозвоночными; репродуктивный период продолжается с июня по сентябрь (Sahin et al., 2019). В природных условиях скорпена обитает в сравнительно широком диапазоне температуры, солёности и концентрации кислорода. Установленные для морского ерша критические и пороговые концентрации кислорода (соответственно 8.0 и 19.3% насыщения воды) являются одними из самых низких для рыб Черноморского региона (Кляшторин, 1982). Особая устойчивость скорпены к гипоксии/аноксии и другим стрессорным средовым воздействиям всегда привлекала внимание исследователей (Эмеретли, 1994; Shulman, Love, 1999; Soldatov et al., 2014; Силкин и др., 2019). Толерантность вида к условиям внешней гипоксии в значительной степени зависит от чувствительности к данному фактору, прежде всего, структур головного мозга. Обычно

авторы используют для биохимического анализа мозг рыб целиком, не разделяя его на отделы (Трусевич, 1978; Lushchak et al., 1998; Panerucci et al., 2000; Tripathi, Singh, 2013). В настоящей работе впервые исследованы параметры энергетического обмена отдельных структур головного мозга костистых рыб.

Цель работы – сравнить соотношения активности ферментов энергетического обмена (малат- и лактатдегидрогеназы) и содержания аденозинтрифосфата (АТФ) в тканях с разной толерантностью к дефициту кислорода (продолговатый, средний, передний и промежуточный отделы головного мозга, жабры, печень, белые мышцы) в условиях нормоксии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования служили 17 половозрелых особей черноморского ерша длиной 15–17 см, массой 90–110 г. Рыб отловили в июле ставным неводом в акватории Севастополя (Крым) и

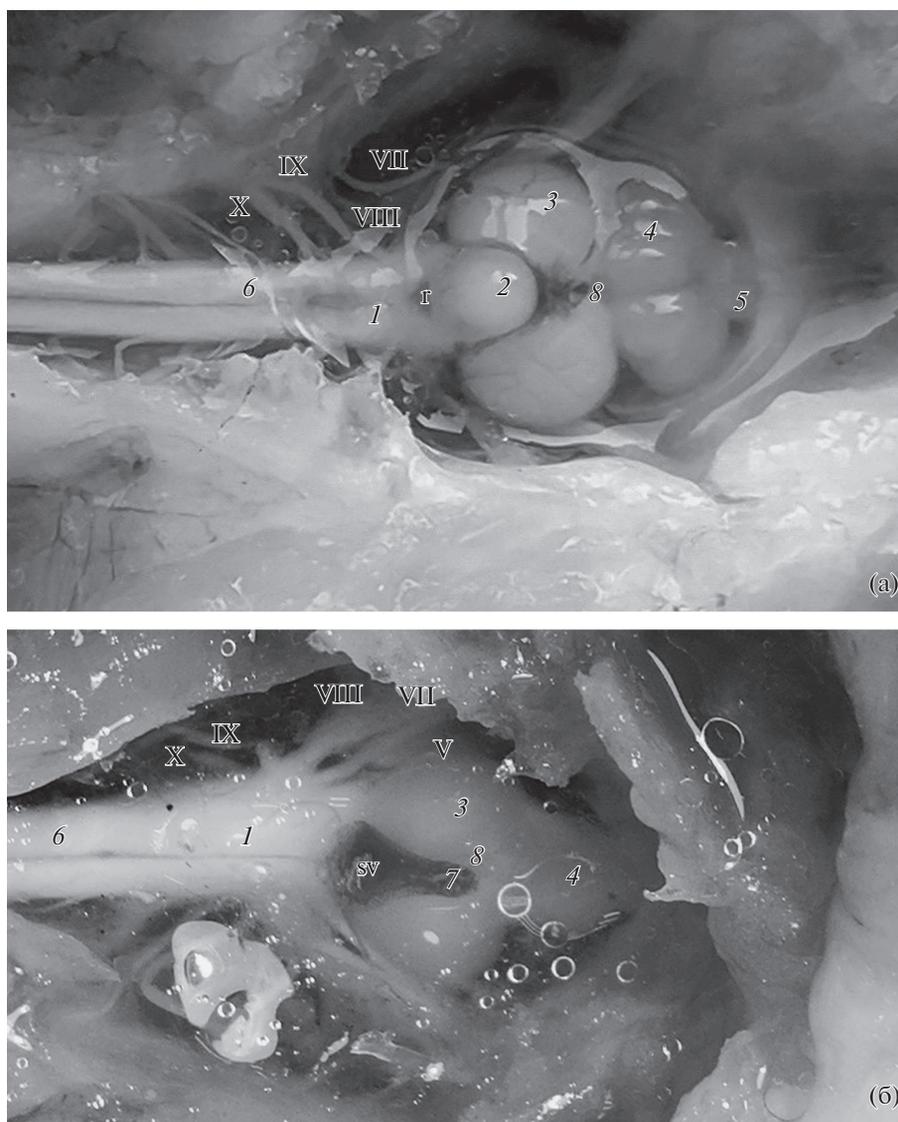


Рис. 1. Мозг скорпены *Scorpaena porcus*, вид сверху (а) и снизу (б): 1 – продолговатый мозг, 2 – мозжечок, 3 – средний мозг, 4 – передний мозг, 5 – обонятельная луковица, 6 – спинной мозг с 1-й парой спинномозговых нервов, 7 – гипофиз, 8 – промежуточный мозг, г – ромбовидная ямка, sv – сосудистый мешок (*saccus vasculosus*); черепно-мозговые нервы: V – тройничный, VII – лицевой, VIII – слуховой, IX – языкоглоточный, X – блуждающий.

доставили в лабораторию в пластиковых баках (объём 60 л) с аэрацией. Для снятия стресса после отлова и транспортировки ершей выдерживали в течение 7 сут в проточном аквариуме; температура воды составляла 21–22°C, концентрация кислорода – 4.5–6.7 мг O₂/л. Ершей кормили рыбным фаршем. Для оценки параметров энергетического обмена в органах и тканях морского ерша в условиях нормоксии использовали только подвижных и активно питающихся особей.

Препарирование тканей, гомогенизацию и центрифугирование проводили при охлаждении (0 ± 4°C). Исследовали белые мышцы (под спинным плавником), печень, жаберные лепестки 1-й жаберной дуги (далее – жабры), средний, перед-

ний, промежуточный (СППМ) и продолговатый (ПМ) мозг (рис. 1). Пробы тканей до анализа хранили при температуре –80°C в морозильной камере Farma 900 Series (“Termo Scientific”, США).

Активность цитоплазматических оксидоредуктаз – малатдегидрогеназы (L-малат: НАД-оксидоредуктаза; МДГ, 1.1.1.37) и лактатдегидрогеназы (лактат: НАД-оксидоредуктаза; ЛДГ, 1.1.1.27) – измеряли спектрофотометрически при 340 нм и 25°C по скорости окисления восстановленной формы кофермента НАДН, используя в качестве среды выделения 0.2 М *трис*-HCl-буфер, рН 7.5 (Мильман и др., 1974). Субстратом для определения активности ЛДГ служил пируват, для МДГ – оксалоацетат. Удельную активность

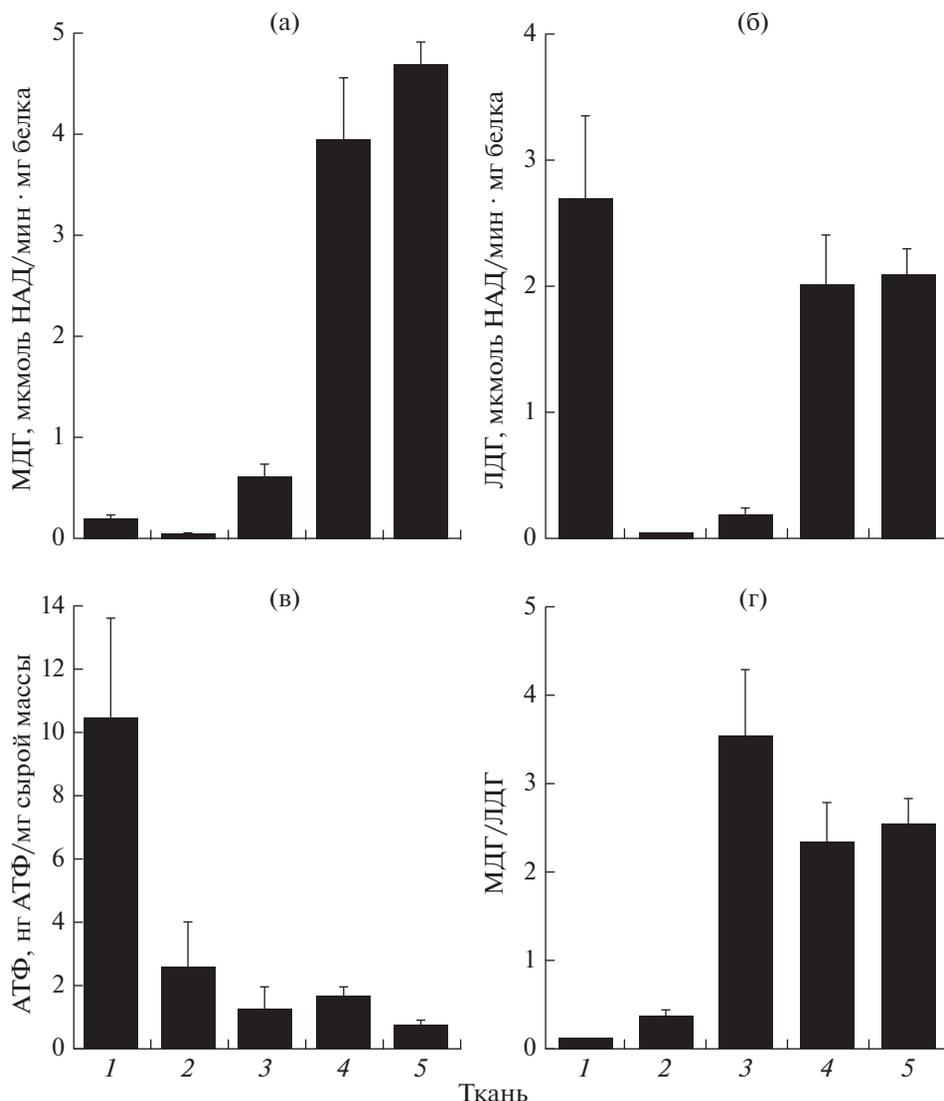


Рис. 2. Активность малатдегидрогеназы, МДГ (а) и лактатдегидрогеназы, ЛДГ (б), а также содержание АТФ (в) и индекс МДГ/ЛДГ (г) в тканях скорпены *Scorpaena porcus*: 1 – белые мышцы, 2 – печень, 3 – жабры, 4 – продолговатый мозг, 5 – средний, передний и промежуточный мозг; (■) – средние значения, (I) – ошибка среднего.

ферментов выражали в мкмольх НАДН/мин·мг белка супернатанта; содержание белка определяли микробиуретовым методом. Содержание АТФ в тканях регистрировали хемилюминисцентным методом с применением АТР-Luminometer (LKB-1250, Швеция) (Holm-Hansen, Booth, 1966) и выражали в нг АТФ/мг сырой массы ткани. Средняя масса пробы белых мышц составляла 200 мг, печени – 50 мг, жабр – 38 мг, СППМ – 28 мг, ПМ – 12 мг.

Результаты представлены в виде среднего значения и его ошибки ($M \pm m$). Статистические сравнения выполнены на основе *t*-критерия Стьюдента. Нормальность распределения проверена при помощи критерия Пирсона.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Активность МДГ (рис. 2а). В СППМ и ПМ зарегистрирована самая высокая удельная активность МДГ – соответственно 4.70 ± 0.21 и 3.95 ± 0.60 мкмоль НАДН/мин·мг белка. В белых мышцах и жабрах активность фермента была многократно ниже (в 6–21 раз, $p < 0.001$) – соответственно 0.22 ± 0.03 и 0.62 ± 0.15 мкмоль НАДН/мин·мг белка; различия между мышцами и жабрами достоверны ($p < 0.05$). Минимальная активность МДГ установлена в печени – 0.0026 ± 0.0006 мкмоль НАДН/мин·мг белка ($p < 0.001$). Исследованные ткани по снижению активности МДГ распределяются в следующем порядке: СППМ \geq ПМ $>$ жабры $>$ белые мышцы $>$ печень.

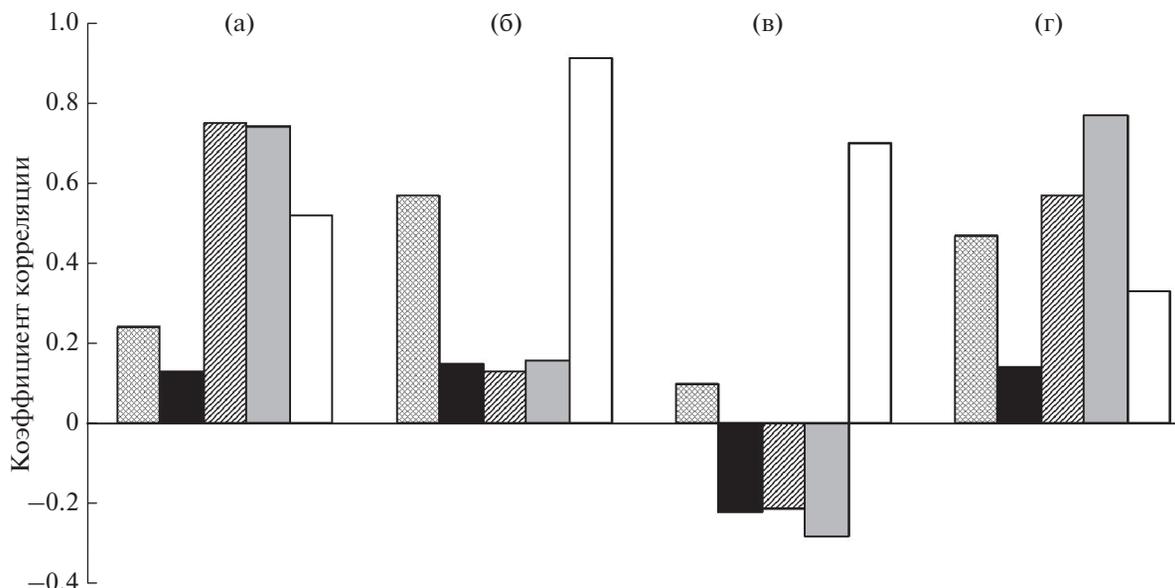


Рис. 3. Корреляция между активностью ферментов и содержанием АТФ в тканях скорпены *Scorpaena porcus*: а – малатдегидрогеназа (МДГ)–лактатдегидрогеназа (ЛДГ), б – АТФ–МДГ, в – АТФ–ЛДГ, г – АТФ–МДГ/ЛДГ; (▨) – мышцы, (■) – печень, (▩) – жабры, (▧) – продолговатый мозг, (□) – средний, передний и промежуточный мозг.

Активность ЛДГ (рис. 2б). Максимальная удельная активность ЛДГ выявлена в белых мышцах – 2.69 ± 0.66 мкмоль НАДН/мин·мг белка. Высокая активность этого фермента отмечена также в СППМ и ПМ – 2.09 ± 0.22 и 2.00 ± 0.41 мкмоль НАДН/мин·мг белка. В сравнении с мозгом активность ЛДГ в жабрах в 10.5 раза ниже – 0.19 ± 0.04 мкмоль НАДН/мин·мг белка ($p < 0.001$). Минимальная активность ЛДГ зарегистрирована в печени – 0.0091 ± 0.0028 мкмоль НАДН/мин·мг белка ($p < 0.001$). Активность ЛДГ снижается в ряду: белые мышцы \geq СППМ = ПМ $>$ жабры $>$ печень.

Соотношение активности ферментов (рис. 2г). Величина индекса МДГ/ЛДГ нарастает в ряду: белые мышцы $<$ печень $<$ ПМ \leq СППМ \leq жабры. В оксифильных тканях (жабры, ПМ, СППМ) индекс МДГ/ЛДГ варьирует в пределах 2.31–3.50, что в 10–20 раз выше, чем в печени и белых мышцах ($p < 0.001$). Индекс МДГ/ЛДГ в печени в три раза выше, чем в белых мышцах ($p < 0.01$).

Содержание АТФ (рис. 2в). Максимальное содержание АТФ зафиксировано в белых мышцах, минимальное – в СППМ: 10.40 ± 3.15 против 0.74 ± 0.17 нг АТФ/мг сырой массы ткани ($p < 0.001$). В сравнении с белыми мышцами в печени содержание АТФ в четыре раза ниже – 2.52 ± 1.40 нг АТФ/мг сырой массы ткани ($p < 0.01$) и значительно не отличается от такового в жабрах и мозгу. Различия между ПМ и СППМ по содержанию АТФ достоверны ($p < 0.05$). Содержание АТФ уменьшается в ряду тканей следующим об-

разом: белые мышцы $>$ печень \geq ПМ \geq жабры \geq СПМ.

Корреляционные отношения (рис. 3). Положительная корреляционная связь отмечена между активностью МДГ и ЛДГ в жабрах ($r = 0.75, p < 0.05$) и в ПМ ($r = 0.74, p < 0.05$). Высокие значения коэффициентов корреляции отмечены также для систем активности МДГ–содержание АТФ (СППМ, $r = 0.91, p < 0.01$), активность ЛДГ–содержание АТФ (СППМ, $r = 0.70, p \leq 0.05$) и МДГ/ЛДГ–содержание АТФ (ПМ, $r = 0.77, p < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Основополагающими процессами достижения метаболического гомеостаза и образования АТФ у позвоночных животных являются два метаболических пути: аэробный синтез АТФ (тканевое дыхание) и анаэробный – гликолиз (Хочачка, Сомеро, 1977). Аэробные пути продуцируют в 15 раз больше АТФ, чем анаэробные (Ночачка, Сомеро, 2002). Вместе с тем гликолиз характеризуется высокой максимальной скоростью образования АТФ, однако этот процесс ограничивается возможностью использования и запасания углеводов. Оценку параметров энергетического обмена, его интенсивности и направления составляющих его частей обычно проводят на основании определения активности маркерных ферментов аэробного и анаэробного метаболизма – МДГ (НАД⁺-оксидоредуктаза) и ЛДГ (L-лактат: НАД-оксидоредуктаза). Соотношение активности цитоплазматической МДГ и ЛДГ используется как показатель ин-

тенсивности и направленности окислительных процессов в тканях (Хочачка, Сомеро, 1977; Rapenrussi et al., 2000).

Мозг – наиболее сложный, чувствительный к содержанию кислорода орган, состоящий из множества структурных и функциональных компонентов с заметно различающимися и независимо регулируемые уровнями функциональной и метаболической активности. Он отличается крайне высокой чувствительностью к гипоксии, которая определяется аэробным путём окисления основного субстрата мозга – глюкозы. На высокую метаболическую активность мозга рыб, а также почек и жабр указывает тот факт, что в тканях этих органов используется 60–90% глюкозы, потребляемой организмом (Polakof et al., 2011).

К особенностям мозга рыб следует отнести использование лактата (помимо глюкозы) как дополнительного энергетического субстрата в условиях, требующих неотложных энергетических затрат (Soengas, Aldegunde, 2002; Tseng et al., 2014). Транспорт и утилизацию лактата объясняют гипотезой астроцитарно-нейронального лактатного шунта (Tseng et al., 2014), описанной для центральной нервной системы млекопитающих. Согласно этой гипотезе лактат транспортируется из астроцитов в нейроны, где происходит его превращение в пируват с помощью ЛДГ1. В дальнейшем пируватдегидрогеназа (E1) катализирует превращение пирувата в ацетилкофермент А (ацетил-КоА), который поступает в цикл Кребса и принимает участие в синтезе АТФ. Утилизация лактата в ткани мозга костистых рыб обеспечивает источник альтернативного энергетического топлива, прежде всего, в таких глюкозозависимых областях мозга, как гипоталамус и задний мозг (Polakof et al., 2007; Polakof, Soengas, 2008).

Мозг костистых рыб ихтиопсидного типа является ведущим центром рефлекторной деятельности, в котором выделяют пять основных отделов – передний, промежуточный, средний, продолговатый мозг и мозжечок. Наиболее старым в эволюционном отношении является продолговатый отдел мозга, который регулирует в первую очередь совокупность базовых кардиореспираторных рефлексов, обеспечивающих выживание в условиях флуктуации растворённого в воде кислорода. У рыб отделы мозга, составляющие СППМ, включают центры обоняния, зрения, слуха и осуществляют интегрирование и регуляцию функций организма, координируют сложные движения.

Опираясь на вышесказанное, при разделении мозга скорпены на отдельные структуры мы учитывали их эволюционный возраст и функции отделов мозга, полагая, что это может быть сопряжено с особенностями энергетического запроса и, соответственно, с разной устойчивостью анализируемых структур к колебаниям поступления

основного участника энергетического метаболизма – кислорода.

Самый высокий уровень активности МДГ среди исследованных тканей скорпены зарегистрирован в СППМ и ПМ, что отражает интенсивность энергетического метаболизма мозга по сравнению с другими органами и тканями. Высокая активность МДГ в условиях дефицита кислорода обычно характерна для рыб, толерантных к гипоксии/аноксии (Almeida-Val et al., 1995). Цитоплазматическая фракция МДГ сопряжена с гликолитическими процессами через фосфоенолпируваткарбоккиназу (Skorkowski, 1988), трансформирующую фосфоенолпируват в оксалоацетат. МДГ восстанавливает оксалоацетат до малата, который затем посредством малатсукцината переносчика направляется в митохондрии и доводится ферментами ветви цикла Кребса при участии митохондриальной МДГ до сукцината. Подобная ориентация метаболизма ограничивает поток углеводных субстратов в направлении лактата, исключая его чрезмерное накопление, и одновременно поддерживает энергетический статус ткани.

Определённый интерес представляет тот факт, что ткани мозга скорпены по уровню активности ЛДГ занимают вторую позицию после белых мышц. По данным Хоулихана с соавторами (Houlihan et al., 1993), сокращения белых мышц обеспечиваются энергией АТФ, образуемой преимущественно анаэробным путём в оксифильной ткани мозга. Присущая ему изоформа ЛДГ, обладая высоким сродством к молочной кислоте, переводит её в пировиноградную, стремясь поднять концентрацию пирувата для включения его в цикл трикарбоновых кислот. Выявленная нами повышенная активность ЛДГ в структурах мозга указывает на «анаэробизацию» путей энергетического метаболизма и может служить признаком потенциала адаптационных механизмов скорпены, которые поддержат продукцию макроэргов и немедленно компенсируют нехватку энергии даже при незначительном изменении содержания кислорода в придонных слоях воды. Сравнительно высокую активность ЛДГ можно объяснить и с позиции астроцитарно-нейронального лактатного шунта (Tseng et al., 2014).

Жабры. Уровни анализируемых показателей жабровой ткани близки к таковым структур головного мозга: повышенная активность МДГ, высокие значения индекса МДГ/ЛДГ при низком уровне АТФ.

Жабренный аппарат морского ерша, как и у других бентосных видов рыб, обладает относительно небольшой площадью по сравнению с активными, быстро плавающими рыбами (Gray, 1954). С точки зрения цитоморфологии, жабренный эпителий рыб представляет собой мозаику

респираторных, слизистых и содержащих большое количество митохондрий хлорсекретирующих клеток-ионоцитов (Payan et al., 1984). Респираторные клетки напрямую связаны не только с газообменом в жаберном аппарате, но и с регуляцией кислотно-щелочного баланса, выделением аммония и других продуктов азотного катаболизма (Mommsen, 1984b).

При насыщенном воздухом окружающей воде ~58% общего количества кислорода потребляется тканями жабр из перфузирующей крови, в то время как 42% кислорода попадают в жаберные ткани непосредственно из окружающей воды (Johansen, Pettersson, 1981). В покое жаберная ткань потребляет ~27% кислорода, что составляет лишь 3.9% массы тела (Daxboeck et al., 1982), это позволяет отнести её к категории оксифильных тканей. При высокой окислительной способности ткани жабр наиболее важными источниками углерода в них служат глюкоза и лактат (Mommsen, 1984a). Лактат активно поглощается тканями жабр из венозного русла, являясь важным окислительным субстратом (Mommsen, 1984b; Ip, Low, 1990).

По нашим данным, жаберная ткань скорпены обладает существенно более низкими показателями активности ферментов аэробного и анаэробного метаболизма, чем ткани СППМ и ПМ, однако вследствие относительно высокой функциональной активности МДГ её следует отнести к аэробным/оксифильным тканям. Самое высокое соотношение МДГ/ЛДГ в жаберной ткани на фоне низкой активности ЛДГ указывает на высокую интенсивность аэробных окислительных процессов, обеспечивающую её многочисленные функции, которые при как при максимальном насыщении воды кислородом, так и при его существенном дефиците ориентированы на аэробную продукцию АТФ за счёт сохранения высокого пульсового давления и интенсивной перфузии ламелл (Sollid, Nilsson, 2006).

Белые мышцы отличаются от остальных тканей наиболее высоким содержанием АТФ, повышенной активностью ЛДГ и низкими значениями индекса МДГ/ЛДГ. Белые мышцы составляют приблизительно половину массы тела рыб и вносят существенный вклад в общий уровень метаболизма (Houlihan et al., 1993; Kawal et al., 2002). Основное предназначение белых мышц — обеспечение «взрывной» работы большой мощности во время бросковых движений, что связывают с преобладанием энергетических субстратов, ферментных систем и метаболитов, обеспечивающих высокий уровень углеводного обмена (Shulman, Love, 1999). Малоподвижные рыбы получают достаточную компенсацию за малый объём двигательной активности в виде ориентации метаболизма на углеводный катаболизм (гликогенолиз и гликолиз), осуществляемый преимущественно анаэ-

робным путём, который в белых мышцах реализуется на фоне низкой плотности капиллярной сети и, как следствие, значительных диффузионных расстояний (Shulman, Love, 1999; Soldatov, 2006). У морского ерша красная мускулатура составляет <2% массы тела (Shulman, Love, 1999). У таких видов рыб белые мышцы способны дополнительно активно участвовать в аэробном обмене, хотя основным путём энергообеспечения работы белых мышц всё же является анаэробный, что согласуется с установленными нами самым высоким среди тканей показателем активности ЛДГ и низким индексом МДГ/ЛДГ. Высокий уровень АТФ также отражает эту закономерность.

Печень среди исследованных тканей характеризуется минимальной активностью МДГ и ЛДГ при высоком значении индекса МДГ/ЛДГ и повышенном уровне АТФ.

Для рыб характерна высокая метаболическая активность печени (Shulman, Love, 1999). За счёт выраженных депонирующей и трансформационной функций относительная масса печени (гепатосоматический индекс) у малоактивных рыб выше, чем у активных: 3.5–5.0% у морского ерша против 1.5–2.2% у ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus*. Превращение печени в основное энергетическое депо облегчает и ускоряет мобилизацию биохимических субстратов и делает их метаболизм более эффективным. Налицо видовое разнообразие метаболических стратегий у рыб, связанное с характером двигательной активности, что в случае морского ерша характеризует стратегию с низкими затратами энергии при использовании нелипидных субстратов (прежде всего, гликогена и глюкозы) в анаэробном обмене (Leibson, Plisetskaya, 1968). Активность ЛДГ печени достоверно ниже у малоподвижных видов (включая скорпену), чем у рыб средней и высокой функциональной активности (Эмеретли, 1994). В среднем этот показатель скорпены на один–два порядка ниже таковой в мышцах, что определяется разной функциональной активностью органов и их потребностями в макроэргических соединениях (Эмеретли, 1994; Lushchak et al., 1998).

В оксифильных тканях скорпены (жабры, ПМ, СППМ) индекс МДГ/ЛДГ в 10–20 раз выше, чем в печени и белых мышцах. Аналогичные результаты были получены для белых мышц и мозга большеного сома *Rhinelepis strigosa* (Panerucci et al., 2000). Предполагается, что высокие значения соотношения МДГ/ЛДГ могут свидетельствовать об ослаблении преобразования пирувата в лактат, что, как следствие, направляет метаболизм углеводов в сторону их наиболее полного окисления (Almeida-Val, Hochachka, 1995).

АТФ. Поддержание гомеостаза АТФ, особенно в тканях головного мозга, является важнейшим компонентом выживания рыб в условиях варь-

рующего насыщения воды кислородом (Lutz, 1992; Hochachka et al., 1996; Nilsson, Östlund-Nilsson, 2008).

Помимо интенсивности метаболизма уровень АТФ отражает двигательную активность рыб. Так, у пелагической атлантической трески *Gadus morhua morhua* по сравнению с малоподвижной донной морской камбалой *Pleuronectes platessa* концентрация АТФ в белых мышцах выше (Овчинникова, Тимакова, 2008). В летний период содержание АТФ в белых мышцах и мозгу у скорпены в два раза меньше, чем у быстроплавающей ставриды (Трусевич, 1978); при этом в белых мышцах скорпены содержание АТФ в семь раз меньше, чем в мозгу, что согласуется с нашими данными.

Анализ корреляционных связей (МДГ–ЛДГ, МДГ/ЛДГ–АТФ) выделяет ПМ и жаберную ткань в специфическую функциональную группу структур – источников первичных защитных кардиореспираторных рефлексов, которые обеспечивают выживание животного в условиях гипоксии/аноксии за счёт регуляции этих рефлексов и поддержания кислотно-щелочного гомеостаза. Очевидно, другим феноменом положительных корреляционных связей (МДГ–АТФ, ЛДГ–АТФ) следует считать обеспечение макроэргами эволюционно молодых отделов мозга (СППМ) с представленными в них высшими интегративными центрами, которые особо нуждаются в них и зависят, прежде всего, от аэробного синтеза АТФ.

Таким образом, условно оксифильные ткани скорпены (отделы головного мозга и жабры) интенсивно используют оба пути образования АТФ; судя по данным исследования, анаэробный путь создаёт дополнительные преимущества для осуществления функций этих тканей у вида, толерантного к дефициту кислорода. При этом для сравнительно молодых локусов СППМ более характерен аэробный путь метаболизма углеводов. В слабооксифильных белых мышцах скорпены реализуются преимущественно процессы анаэробного гликолиза, которые позволяют достичь максимального уровня продукции АТФ (эффект Пастера). Печень скорпены сохраняет соотношение МДГ/ЛДГ на оптимальном для адаптационных возможностей уровне, обеспечивающем полноценное функционирование органа как в условиях нормоксии, так и гипоксии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственных тем № 0828-2019-0003, 0828-2019-0005 и при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 20-44-920001 (материал по оксифильным тканям).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кляшторин Л.Б. 1982. Водное дыхание и кислородные потребности рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 168 с.
- Мильман Л.С., Юровецкий Ю.Г., Ермолаева Л.П. 1974. Определение активности важнейших ферментов углеводного обмена // Методы биологии развития. М.: Наука. С. 346–364.
- Овчинникова С.И., Тимакова Л.И. 2008. Исследование сезонных, половых и видовых особенностей биоэнергетического состояния белых мышц трески и морской камбалы // Вестн. МГТУ. Т. 11. № 3. С. 432–437.
- Силкин Ю.А., Силкина Е.Н., Черняева В.Н., Василец В.Е. 2019. Исследование размерных характеристик и морфологических особенностей эритроцитов у некоторых черноморских рыб разного эволюционного положения и экологической специализации // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 1. С. 87–93.
<https://doi.org/10.1134/S004287521901017X>
- Трусевич В.В. 1978. Фосфорный обмен при плавании рыб // Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. Киев: Наук. думка. С. 145–167.
- Хочачка П., Сомеро Дж. 1977. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 398 с.
- Эмеретли И.В. 1994. Зависимость активности ферментов энергетического обмена черноморских рыб от температуры в различные периоды годового цикла // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 3. С. 395–399.
- Almeida-Val V.M., Hochachka P.W. 1995. Air-breathing fishes: metabolic biochemistry of the first diving vertebrates // Biochemistry and molecular biology of fishes. V. 5 / Eds. Hochachka P.W., Mommsen T. Amsterdam: Elsevier. P. 45–55.
[https://doi.org/10.1016/S1873-0140\(06\)80029-9](https://doi.org/10.1016/S1873-0140(06)80029-9)
- Almeida-Val V.M., Farias I.P., Silva M.N. et al. 1995. Biochemical adjustments to hypoxia by Amazon cichlids // Braz. J. Med. Biol. Res. V. 28. № 11–12. P. 1257–1263.
- Daxboeck C., Davie P.S., Perry S.F., Randall D.J. 1982. Oxygen uptake in a spontaneously ventilating, blood-perfused trout preparation // J. Exp. Biol. V. 101. P. 35–45.
- Gray I.E. 1954. Comparative study of the gill area of marine fishes // Biol. Bull. V. 107. P. 219–225.
- Hochachka P.W., Somero G.N. 2002. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. Oxford: Oxford Univ. Press, 356 p.
- Hochachka P.W., Buck L.T., Doll C.J., Land S.C. 1996. Unifying theory of hypoxia tolerance: molecular/metabolic defense and rescue mechanisms for surviving oxygen lack // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. V. 93. P. 9493–9498.
<https://doi.org/10.1073/pnas.93.18.9493>
- Holm-Hansen O., Booth C.R. 1966. The measurement of adenosine triphosphate in the Ocean and its ecological significance // Limnol. Oceanogr. V. 11. № 4. P. 510–519.
- Houlihan D.F., Mathers E.M., Foster A. 1993. Biochemical correlates of growth rate in fish // Fish ecophysiology / Eds. Rankin J.C., Jensen F.B. London: Springer. P. 45–71.
- Ip Y.K., Low W.P. 1990. Lactate production in the gills of the mudskipper *Periophthalmodon schlosseri* exposed to hypoxia // J. Exp. Zool. V. 253. № 1. P. 99–101.
<https://doi.org/10.1002/jez.1402530113>
- Johansen K., Pettersson K. 1981. Gill O₂ consumption in a teleost fish, *Gadus morhua* // Respir. Physiol. V. 44. P. 277–284.
[https://doi.org/10.1016/0034-5687\(81\)90023-2](https://doi.org/10.1016/0034-5687(81)90023-2)

- Kawal H.G., Torres J.J., Sidell B.D., Somero G.N.* 2002. Metabolic cold adaptation in Antarctic fishes: evidence from enzymatic activities of brain // *Mar. Biol.* V. 140. P. 279–286.
<https://doi.org/10.1007/s002270100695>
- Leibson L., Plisetskaya E.M.* 1968. Effect of insulin on blood sugar level and glycogen content in organs of some cyclostomes and fish // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 11. № 2. P. 381–392.
[https://doi.org/10.1016/0016-6480\(68\)90095-6](https://doi.org/10.1016/0016-6480(68)90095-6)
- Lushchak V.I., Bahnjukova T.V., Storey K.B.* 1998. Effect of hypoxia on the activity and binding of glycolytic and associated enzymes in sea scorpion tissues // *Braz. J. Med. Biol. Res.* V. 31. № 8. P. 1059–1067.
<https://doi.org/10.1590/s0100-879x1998000800005>
- Lutz P.L.* 1992. Mechanisms for anoxic survival in the vertebrate brain // *Ann. Rev. Physiol.* V. 54. P. 601–618.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ph.54.030192.003125>
- Mommsen T.P.* 1984a. Metabolism of the fish gill // *Fish physiology.* V. 10B / Eds. Hoar W.S., Randall D.J. N.Y.: Acad. Press. P. 203–238.
- Mommsen T.P.* 1984b. Biochemical characterization of the rainbow trout gill // *J. Comp. Physiol.* V. 154. № 2. P. 191–198.
- Nilsson G.E., Östlund-Nilsson S.* 2008. Does size matter for hypoxia tolerance in fish? // *Biol. Rev.* V. 83. P. 173–189.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00038.x>
- Panepucci L., Fernandes M.N., Sanches J.R., Rantin F.T.* 2000. Changes in lactate dehydrogenase and malate dehydrogenase activities during hypoxia and after temperature acclimation in the armored fish, *Rhinelepis strigosa* (Siluriformes, Loricariidae) // *Rev. Bras. Biol.* V. 60. № 2. P. 353–360.
<https://doi.org/10.1590/s0034-71082000000200021>
- Payan P., Girard J.P., Mayer-Gostan N.* 1984. Branchial ion movements in teleosts: the role of respiratory and chloride cells // *Fish physiology.* V. 10B / Eds. Hoar W.S., Randall D.J. N.Y.: Acad. Press. P. 39–63.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60181-8](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60181-8)
- Polakof S., Soengas J.L.* 2008. Involvement of lactate in glucose metabolism and glucosensing function in selected tissues of rainbow trout // *J. Exp. Biol.* V. 211. P. 1075–1086.
<https://doi.org/10.1242/jeb.014050>
- Polakof S., Míguez J.M., Soengas J.L.* 2007. *In vitro* evidences for glucosensing capacity and mechanisms in hypothalamus, hindbrain, and Brockmann bodies of rainbow trout // *Amer. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* V. 293. P. R1410–R1420.
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.00283.2007>
- Polakof S., Mommsen T.P., Soengas J.L.* 2011. Glucosensing and glucose homeostasis: from fish to mammals // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 160. P. 123–149.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2011.07.006>
- Sahin C., Erbay M., Kalayci F. et al.* 2019. Life-history traits of the black scorpionfish (*Scorpaena porcus*) in southeastern Black Sea // *Turk. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 19. № 7. P. 571–584.
https://doi.org/10.4194/1303-2712-v19_7_04
- Shulman G.E., Love R.M.* 1999. The biochemical ecology of marine fishes // *Advances in marine biology.* V. 36. San Diego: Acad. Press, 351 p.
- Skorkowski E.F.* 1988. Mitochondrial malic enzyme from crustacean and fish muscle // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 90B. P. 19–24.
- Soengas J.L., Aldegunde M.* 2002. Energy metabolism of fish brain // *Comp. Biochem. Physiol. Biochem. Mol. Biol.* V. 131. № 3. P. 271–296.
[https://doi.org/10.1016/s1096-4959\(02\)00022-2](https://doi.org/10.1016/s1096-4959(02)00022-2)
- Soldatov A.A.* 2006. Organ blood flow and vessels of micro-circulatory bed in fish (review) // *J. Evol. Biochem. Physiol.* V. 42. № 3. P. 243–252.
<https://doi.org/10.1134/S002209300603001X>
- Soldatov A.A., Andreeva A.Yu., Novitskaya V.N., Parfenova I.A.* 2014. Coupling of membrane and metabolic function in nucleated erythrocytes of *Scorpaena porcus* under hypoxia *in vivo* and *in vitro* // *Ibid.* V. 50. № 5. P. 409–415.
<https://doi.org/10.1134/S0022093014050056>
- Sollid J., Nilsson G.E.* 2006. Plasticity of respiratory structures – adaptive remodeling of fish gills induced by ambient oxygen and temperature // *Respir. Physiol. Neurobiol.* V. 154. P. 241–251.
<https://doi.org/10.1016/j.resp.2006.02.006>
- Tripathi G., Singh H.* 2013. Impact of alphamethrin on biochemical parameters of *Channa punctatus* // *J. Environ. Biol.* V. 34. P. 227–230.
- Tseng Y.C., Liu S.T., Hu M.Y. et al.* 2014. Brain functioning under acute hypothermic stress supported by dynamic monocarboxylate utilization and transport in ectothermic fish // *Front. Zool.* V. 11. Article № 53.
<https://doi.org/10.1186/s12983-014-0053-1>