

МАРИЯ ВИКТОРОВНА ЧУРОВА

младший научный сотрудник Института биологии, Карельский научный центр РАН
mchurova@yandex.ru

ОЛЬГА ВЛАДИМИРОВНА МЕЩЕРЯКОВА

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института биологии, Карельский научный центр РАН
mesch@krc.karelia.ru

НИНА НИКОЛАЕВНА НЕМОВА

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, директор Института биологии, Карельский научный центр РАН
nemova@krc.karelia.ru

ВЗАИМОСВЯЗЬ АКТИВНОСТИ ФЕРМЕНТОВ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА С ТЕМПАМИ РОСТА И РАЗМЕРАМИ РЫБ

В статье рассматривается вопрос о значении уровня аэробного и анаэробного энергетического обмена для роста и развития рыб в раннем онтогенезе. Обобщены данные по взаимосвязи активности ферментов энергетического обмена цитохромоксидазы, цитратсинтазы, малатдегидрогеназы, лактатдегидрогеназы, пируваткиназы в мышцах с темпами роста и размерами рыб. Приведены сведения о регуляции активности ферментов на уровне транскрипции у разных по размерам рыб.

Ключевые слова: аэробный и анаэробный обмен, ферменты, рыбы, темпы роста, размеры, экспрессия генов

ЗНАЧЕНИЕ УРОВНЯ АЭРОБНОГО И АНАЭРОБНОГО ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА ДЛЯ РОСТА И РАЗВИТИЯ РЫБ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Важнейшим фактором, определяющим нормальное функционирование организма и его способность адаптироваться к постоянно изменяющимся условиям окружающей среды, является уровень энергетического обмена. В процессе роста организма энергия в виде АТФ прежде всего необходима для синтеза структурных соединений, функциональных молекул и запасных веществ [1], [33]. Основополагающими процессами образования энергии АТФ у высших животных являются два метаболических пути: аэробный путь синтеза АТФ и анаэробный – гликолиз, идущий до образования молочной кислоты [10]. Оба эти процесса имеют важное значение для энергообеспечения клеток различных органов и тканей организма, однако интенсивность каждого из них определяется метаболическими условиями, скоростью потребления АТФ и функцией клеток того или иного органа.

Аэробный синтез АТФ (тканевое дыхание) в энергетическом плане гораздо экономичнее и эффективнее анаэробного. Аэробный метаболизм свойственен клеткам большинства тканей и органов высших животных, он и обуславливает активный рост и развитие организма рыб, особенно в период раннего онтогенеза [7], [8], когда требуются большие энергетические затраты на синтез структурных и функциональных соединений. Аэробный обмен имеет особое значение для роста мышечной массы рыб, увеличение

ние объема которой определяет общие темпы роста особи. Рост мышц обусловлен главным образом приростом белых анаэробных волокон. Белые скелетные мышцы составляют примерно половину массы тела рыб, на их долю приходится 40 % от общего количества синтезируемого организмом белка [27]. Активный рост мышечной массы характеризуется интенсивным процессом синтеза белков в мышечных волокнах [27], [33]. Следует уточнить, что энергообеспечение сокращения белых мышц осуществляется преимущественно за счет АТФ, образованной анаэробным путем, а все биосинтетические процессы, требующие большого количества энергии, протекают за счет энергии АТФ, образуемой аэробным путем. Как было установлено для некоторых видов рыб [27], на синтез белка тратится количество АТФ, эквивалентное 40 % от всего кислорода, потребляемого организмом. В целом на долю обменных процессов в мышцах приходится более половины АТФ, образованной аэробным путем [24]. Поэтому уровень аэробного метаболизма является одним из факторов, определяющих интенсивность белкового синтеза в мышечных тканях [25], [40].

Несмотря на высокий количественный выход АТФ и возможность окисления различных субстратов (промежуточных продуктов распада углеводов, жиров и белков), аэробный процесс характеризуется относительно низкой скоростью образования энергии (мощностью) и зависимостью от поступления кислорода. При определенных физиологических состояниях организма, сопровождающихся высокой скоростью потреб-

ления АТФ, например при интенсивной работе скелетных мышц, энергетические потребности сокращающихся мышц превышают возможности синтеза АТФ в аэробном метаболизме и компенсируются за счет анаэробного обмена.

Поскольку аэробный метаболизм играет ведущую роль в энергетическом обмене рыб, особенно на ранних стадиях онтогенеза, то воздействие различных неблагоприятных факторов среды, влияющих на дыхательную функцию рыб, или факторов, повреждающих структуру и функции митохондрий, ингибирующих активность ферментов аэробного метаболизма, имеет серьезные последствия для жизнедеятельности всего организма в целом. Снижение уровня аэробного синтеза АТФ в органах и тканях рыб проявляется замедлением темпов их роста, снижением физической активности, иммунной защиты и способности адаптироваться к новым условиям среды, что, в свою очередь, сказывается на их выживаемости [3], [5], [38].

Вторым процессом получения энергии служит анаэробный путь синтеза АТФ – гликолиз, идущий с образованием молочной кислоты (лактата). Этот процесс характеризуется высокой максимальной скоростью образования АТФ, однако с точки зрения количественного выхода АТФ он является неэффективным процессом образования энергии и ограничивается возможностью использования и запасаания углеводов. Фактором, лимитирующим интенсивность этого процесса, является также сдвиг рН клеток в кислую сторону, обусловленный накоплением избыточных количеств конечного продукта гликолиза – молочной кислоты.

Активизация анаэробного пути синтеза АТФ во многих клетках организма рыб происходит в условиях, сопровождающихся дефицитом АТФ, который может возникать в результате высокой скорости потребления АТФ и/или снижения уровня аэробного синтеза АТФ. Так, при интенсивных сокращениях в миоцитах белых скелетных мышц в сотни раз возрастает потребление АТФ, которое не может быть обеспечено только за счет синтеза АТФ аэробным путем в силу его низкой скорости и невозможности адекватного увеличения объемов дыхания. Недостающее количество АТФ при субмаксимальной нагрузке на мышцу образуется главным образом за счет анаэробного гликолиза, достигающего большой скорости. Как известно, молодь рыб характеризуется высоким уровнем физической активности [8], [9], что необходимо для удержания особи в потоке воды, поиска и добычи пищи, защиты от хищников. Поэтому в период раннего онтогенеза большой вклад в энергообеспечение организма рыб и, в частности, скелетных мышц вносит анаэробный гликолиз.

Интенсификация гликолиза в клетках различных органов и тканей рыб может носить ха-

рактер компенсаторной реакции, направленной на поддержание уровня энергетического обмена в условиях снижения интенсивности процесса окислительного фосфорилирования, вызванного различными факторами [3], [5], [6], [41]. Анаэробный синтез АТФ является одним из важнейших механизмов регуляции энергетического обмена клеток различных органов и тканей рыб, особенно в раннем онтогенезе, а также при адаптациях к изменению условий окружающей среды.

Исключительная значимость энергетического метаболизма для жизнедеятельности, роста и развития молоди рыб определяет необходимость исследования уровня аэробного и анаэробного обмена при изучении темпов роста молоди рыб, возрастных, половых, сезонных, экологических и эволюционных закономерностей этого процесса, механизмов формирования размерной разноразличности рыб в раннем онтогенезе, в том числе при влиянии различных факторов среды. Достоверную оценку параметров энергетического обмена, интенсивности и направления составляющих его путей можно проводить на основании определения активности ключевых ферментов аэробного и анаэробного метаболизма. Важнейшим показателем уровня аэробного обмена является цитохром с оксидаза (цитохром-оксидо-оксидаза, ЦО), ключевой фермент дыхательной цепи [23], [25]. Этот фермент катализирует конечный этап переноса электронов с цитохрома с на кислород в процессе окислительного фосфорилирования. ЦО отражает уровень синтеза АТФ из всех промежуточных субстратов распада – углеводов, липидов и белков. В оценке уровня аэробного обмена используются также активность ферментов цикла трикарбоновых кислот – малатдегидрогеназы (МДГ) и регуляторного фермента – цитратсинтазы (ЦС). В качестве индикатора уровня гликолиза используется активность пируваткиназы (ПК), катализирующей превращение фосфоенолпирувата в пируват, который дальше может окисляться в аэробном метаболизме или превращаться в гликолизе в молочную кислоту под действием лактатдегидрогеназы (ЛДГ) [42]. Лактатдегидрогеназа катализирует взаимопревращения лактата и пирувата. Направление реакции, катализируемой ЛДГ, определяется изоформами фермента. В мышцах преобладает изофермент ЛДГ-А₄, который катализирует реакцию восстановления пирувата в лактат и характеризует уровень анаэробного обмена.

АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА И ТЕМПЫ РОСТА РЫБ

Как было сказано выше, белые мышцы вносят наибольший вклад в синтез и запасаение белка растущей рыбы, составляют большую часть тела. Таким образом, прирост мышечной массы

отражает темпы роста всего организма рыб [27]. В литературе имеется много данных о взаимосвязи активности ферментов аэробного и анаэробного обмена в белых мышцах молоди различных видов рыб с темпами их роста. Например, показано, что активность ферментов цитохром с оксидазы и цитратсинтазы в мышцах коррелирует с темпами роста ювенильной атлантической трески *Gadus morhua* [18], [21], [40], молоди сайды *Pollachius virens* [32] и окуня *Perca flavescens* [23]. Таким образом, высокий уровень аэробного синтеза АТФ обеспечивает необходимым количеством энергии процессы синтеза структурных, функциональных и запасных соединений в мышцах и поэтому обуславливает необходимый темп роста и развития молоди рыб.

Согласно многочисленным литературным данным, активность ферментов гликолиза – лактатдегидрогеназы и пируваткиназы в белых мышцах коррелирует с темпами роста атлантической трески [18], [39], молоди сайды [32] и пятнистой зубатки *Anarhichas minor* [28], что свидетельствует о наличии положительной взаимосвязи между высоким уровнем энергетического обмена в скелетных мышцах и скоростью прироста мышечной ткани. Это объясняется тем, что при высокой физической активности особей, характеризующейся быстрыми сокращениями белых мышц, значительно усиливается синтез сократительных белков в мышце и увеличивается объем мышечной массы [15]. Например, на некоторых видах рыб показано, что существует положительная корреляция между активностью изофермента ЛДГ-А₄ и приростом мышечной массы [14], а также между общей активностью ЛДГ и скоростью плавания рыб [26]. Установлена также положительная корреляция активности ЛДГ в белых мышцах с уровнем экспрессии генов сократительных мышечных белков [28]. Подтверждением этому являются наши собственные данные, полученные на микиже *Parasalmo mykiss* [12] и сигах *Coregonus lavaretus* [11], согласно которым активность ЛДГ коррелирует с уровнем экспрессии гена миозина – главного сократительного белка белых мышечных волокон.

Некоторые сравнительные исследования по активности ферментов у быстрорастущих и медленно растущих рыб доказывают наличие взаимосвязи уровня энергетического обмена и темпов роста рыб. Так, Д. С. Павлов с коллегами [9] проводили исследование по сравнению активности ферментов энергетического обмена у двух групп лососей *Salmo salar* одной генерации, расселившихся после вылупления в различные биотопы реки, отличающиеся гидрологическими и кормовыми условиями. Сеголетки лосося, расселившиеся в притоке реки, имели лучшие кормовые условия, отличались высокой физической активностью, выживаемостью и большими раз-

мерами по сравнению с особями, оставшимися в русле реки. Их метаболизм характеризовался более высокой активностью ферментов ЦО, МДГ, ЛДГ. Высокая активность ферментов аэробного и анаэробного синтеза АТФ у сеголеток лосося, обитающих в притоке, обусловлена необходимостью окисления большого количества поступающих питательных веществ и образованием значительного количества АТФ, который расходуется на поддержание высокой физической активности и восстановительные реакции пластического обмена – образование структурных и запасных веществ для роста и развития молоди лосося. Аналогичные данные получены для озерной форели *Salvelinus namaycush* [34]. При сравнении особей этого вида рыб из двух озер, отличающихся по своей кормовой базе, было обнаружено, что у быстрорастущей молоди активность ферментов аэробного обмена ЦС и ЦО была значительно выше, чем у медленно растущих рыб.

В исследовании на заводской молоди лосося [36] показаны различия в активностях ЛДГ и ЦО у особей одного поколения, различавшихся по интенсивности питания. Та группа особей, которая начала питаться раньше и питалась больше, преуспевала в росте и была крупнее по размерам. Уровень активности ЦО и ЛДГ в мышцах особей из этой группы лососей был значительно выше, чем у более мелких рыб.

Многочисленные исследования, проведенные на различных видах рыб, показывают, что быстрорастущая молодь имеет высокий уровень энергетического обмена, определяющийся высокой активностью ферментов аэробного и анаэробного синтеза АТФ в белых скелетных мышцах.

ВЗАИМОСВЯЗЬ АКТИВНОСТИ ФЕРМЕНТОВ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА С РАЗМЕРАМИ РЫБ

Различные факторы – наследственность, условия среды обитания, особенности питания, сезонные ритмы и другие могут в значительной степени определять и задавать темпы роста особей одного поколения, что приводит к формированию вариаций линейно-весовых характеристик особей [2]. Этот процесс особенно выражен в период раннего онтогенеза рыб. С возрастом различия в размерах рыб одной популяции сглаживаются, становятся менее существенными. Исследования взаимосвязи активности ферментов с размерами рыб носят общее название «масштабирование ферментов» (enzyme scaling). Эта взаимосвязь наиболее выражена для ферментов аэробного и анаэробного обмена в мышцах рыб [35]. Так, установлена положительная корреляция активности малатдегидрогеназы скелетных мышц с массой тела рыб для ювенильных особей атлантической трески [30] и клариевого сома *Clarias batrachus* [44]. В работе Каупа [29] также

показана положительная взаимосвязь активности цитратсинтазы белых мышц с размерами тела личинок и ювенильных особей морских рыб 5 видов. Активность ферментов гликолиза ЛДГ и ПК в мышцах повышается с увеличением массы тела разных видов рыб, что показано для клариевого сома [44], некоторых видов морских окуней [19], [37], пятнистой зубатки [28], ювенильных особей атлантической трески [30] и других видов морских рыб [42], а также для заводской радужной форели [16], [43]. Как уже говорилось выше, подобная взаимозависимость активности ферментов гликолиза в белых мышцах с массой тела связана с локомоторной функцией мышц, усиление которой сопровождается активным синтезом сократительных белков и приростом мышечной массы.

В некоторых упомянутых выше исследованиях [16], [19], [37], [42], [43] не установлена положительная взаимосвязь активности аэробного фермента ЦС мышц с массой тела рыб. В связи с этим авторами выдвинуто предположение, что снижение активности аэробных ферментов у более крупных особей того или иного вида связано с более низким уровнем потребления кислорода мышцами. Возможно, степень кровоснабжения мышц определяется отношением поверхности тела и размеров органов дыхания и сердечно-сосудистой системы к объему мышечной массы тела. Однако эти предположения остаются спорными [10]. Следует обратить внимание также на то обстоятельство, что в упомянутых работах изучали большой размерный ряд рыб без учета их возраста (от мальков до взрослых или только взрослых особей), что могло повлиять на значение степени взаимосвязи ферментов с размерами.

Как известно, возраст, стадия развития и пол оказывают существенное влияние на энергетический и пластический обмен рыб [13], и эти факторы должны обязательно учитываться при проведении подобного рода исследований. В частности, нами была изучена зависимость активности ферментов аэробного и анаэробного синтеза АТФ и размерно-весовых характеристик у разновозрастных групп ряпушки *Coregonus albula* [4] и сига *Coregonus lavaretus* [11]. Показано, что, несмотря на снижение активности ЦО и МДГ белых мышц с возрастом, внутри групп одновозрастных рыб корреляция активности ферментов с массой и длиной особей была положительная. При исследовании искусственно выращиваемой микижи *Parasalmo mykiss* [12] установлена достоверная корреляция длины и массы рыб с активностью ферментов ЦО и ЛДГ белых мышц и уровнем экспрессии гена тяжелой цепи миозина. При этом уровень экспрессии гена миозина и активность ЛДГ, а также значение коэффициента их корреляции с размерами и между собой были выше у микижи 2+ по сравнению с особями возраста 1+. Это, видимо, связано с тем,

что у трехлеток (2+) прирост скелетной мускулатуры и массонакопление происходят более интенсивно, чем у двухлеток (1+), при этом у самцов уровень синтеза мышечного белка в том и другом возрасте значительно выше, чем у самок.

Для ферментов анаэробного обмена в некоторых исследованиях также показано различие во взаимосвязи с размерами, связанное с возрастом. Так, для ювенильных особей колюшки *Gasterosteus aculeatus* наблюдалась положительная корреляция ЛДГ с массой, а для взрослых особей зависимости не было [22]. В исследованиях Нортон с коллегами [37] на морском серебристом окуне *Morone Saxatilis* W. было показано, что активность ЛДГ и ПК была положительной для маленьких рыб, для особей с весом больше одного килограмма взаимосвязи с размерами не наблюдалось.

Характер взаимосвязи активности ферментов энергетического обмена с размерами особей определяется не только возрастом рыб, но и их образом жизни. Так, было показано, что взаимосвязь активности ферментов гликолиза с массой тела у наиболее активных пелагических видов рыб была положительной, в отличие от малоактивных бентосных видов, у которых эта взаимосвязь не установлена или была отрицательной [20], [43], [45]. Кроме того, у рыб пелагических видов активность ЛДГ, ПК в скелетных мышцах выше по сравнению с бентосными видами [20], [43]. Было предположено, что менее активные рыбы, ведущие «спокойный» образ жизни, не нуждаются в дополнительной энергии гликолиза по мере увеличения размеров.

Таким образом, литературные и собственные данные указывают на наличие сложной взаимосвязи между активностью ферментов энергетического обмена в мышцах и размерами тела рыб, зависящей от возраста особей, пола, стадии зрелости, видовых особенностей. При этом большинство исследователей отмечают тенденцию снижения уровня аэробного обмена и увеличения степени анаэробного обмена в ходе развития рыб с увеличением их возраста и массы.

РЕГУЛЯЦИЯ АКТИВНОСТИ НЕКОТОРЫХ ФЕРМЕНТОВ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА ПРИ ФОРМИРОВАНИИ РАЗМЕРНОЙ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ РЫБ

В последние годы механизмы и закономерности роста, развития, формирования размерной разнокачественности рыб активно изучаются не только на биохимическом, но и на молекулярно-генетическом уровне. До сих пор остается открытым вопрос о том, регулируется ли изменение активности ферментов аэробного и анаэробного обмена, связанное с размерами тела рыб, на уровне транскрипции генов или на посттранскрипционном уровне [35]. Показана положительная корреляция активности и концентрации

мРНК пируваткиназы в белых мышцах с массой тела для годовиков заводской форели [16] и морских окуней четырех видов одного семейства ушастых окуней (Centrarchidae) [19]. Положительная корреляция уровня экспрессии гена ПК с размерами тела, а также активностью фермента свидетельствует о регуляции концентрации фермента с увеличением массы тела на уровне транскрипции. Однако для форели массой больше килограмма [16] такой взаимосвязи не было установлено, при этом значение концентрации мРНК ПК было ниже. Авторы объясняют это тем, что с возрастом у более крупных особей в мышцах, возможно, меняется скорость синтеза и распада белков, в связи с чем требуется меньшее количество мРНК.

Исследования Янга и Сомеро [46] по взаимосвязи экспрессии гена лактатдегидрогеназы-А *LDH-A* в белых мышцах с размерами особей полосатого песчаного окуня *Paralabrax nebulifer* установили наличие положительной взаимосвязи активности ЛДГ с массой тела и отсутствие корреляции количества мРНК *LDH-A* с массой. Также отсутствовала корреляция между активностью фермента и уровнем экспрессии гена, что предполагает наличие регуляции концентрации фермента на посттранскрипционном уровне. В проведенном нами исследовании [11] по взаимосвязи активности ЛДГ, уровня экспрессии гена *LDH-A* с размерами сигов двух возрастных групп 2+ и 3+ наблюдалась корреляция количества мРНК *LDH-A* с размерами особей и активностью ЛДГ независимо от возраста. Можно предположить, что механизмы регуляции активности ферментов могут зависеть от видовых особенностей рыб. На различия в результатах исследований могут влиять также особенности выборки рыб. В частности, Янг и Сомеро [46] исследовали рыб разных возрастных групп большого размерного ряда весом от 60 до 1500 г. В нашем исследовании разброс показателей массы был меньше (50–110 г) и учитывался возраст рыб.

Изучение уровня экспрессии гена цитратсинтазы, проведенное на ушастых окунях [19] и годовиках форели [16], не показало взаимосвязи количества мРНК с активностью фермента и массой тела особей.

В наших собственных исследованиях изучали соотношение активности фермента цитрохром-оксидазы, уровня экспрессии гена ее субъединицы IV (*COX IV*) в белых мышцах с размерами разновозрастных особей микижи [12] и сигов [11]. Следует уточнить, что молекула цитохром с оксидазы состоит из 13 субъединиц: 3 основных каталитических (*COX I*, II, III), кодируемых митохондриальным геномом, и 10 минорных, которые кодируются ядерным геномом. Функции ядерных субъединиц, вероятно, связаны с регуляцией активности цитохром с оксидазы и также определяют тканевую специфичность фер-

мента. Субъединица IV цитохром с оксидазы является необходимой для сборки структуры и аллостерической регуляции активности фермента [31]. Для микижи было показано, что корреляция уровня экспрессии гена *COX IV* в белых мышцах с размерами особей и активностью фермента была характерна только для двухлеток (1+). У трехлеток (2+) коррелировали только активность ЦО с размерами рыб и отсутствовала корреляция с уровнем экспрессии гена. Можно предположить, что механизмы регуляции активности ферментов при формировании размерных вариаций рыб могут изменяться с их возрастом. Возможно, у двухлеток микижи регуляция активности фермента осуществляется преимущественно на уровне транскрипции, а у трехлеток – на посттранскрипционном уровне. С возрастом у микижи снижалась и активность, и уровень экспрессии мРНК *COX-IV*. У сигов возрастом 2+ и 3+, несмотря на снижение активности ЦО и уровня экспрессии гена *COX IV* с возрастом, внутри возрастной группы с увеличением массы усиливается экспрессия гена *COX IV* и активность этого фермента.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ имеющейся литературы и собственных данных показывает, что у быстрорастущих и крупных рыб уровень активности ферментов аэробного метаболизма (цитохромоксидазы, цитратсинтазы, малатдегидрогеназы и ферментов гликолиза (пируваткиназы и лактатдегидрогеназы)) значительно выше, чем у медленно растущих и мелких особей. Это объясняется тем, что активный рост и развитие молоди рыб сопровождается усилением синтеза структурных и запасных веществ, увеличением содержания сократительных белков в мышцах, высокой локомоторной активностью и приростом мышечной массы, а это, в свою очередь, требует высоких энергетических затрат. На характер взаимосвязи активности ферментов с размерами или темпами роста рыб оказывает влияние их возраст, поли условия окружающей среды. Изучение механизмов и закономерностей регуляции процессов энергетического и пластического обмена рыб при формировании вариаций в размерах и темпах роста молоди рыб указывает на то, что изменение активности ферментов по мере увеличения массы тела или возраста рыб может регулироваться на различных уровнях – транскрипционном и посттранскрипционном. Однако этот вопрос еще требует тщательного изучения. Активность ферментов аэробного и анаэробного обмена наряду с другими биохимическими и молекулярно-генетическими показателями (РНК/ДНК, уровень экспрессии генов ферментов и сократительных белков) могут использоваться в оценке темпов роста рыб и их состояния, при построении моделей развития молоди при изме-

нении условий окружающей среды и питания, условий выращивания.

Собственные исследования, упомянутые в данной работе, выполнены при поддержке гранта Президента РФ для государственной поддержки научных исследований, проводимых ведущими научными школами РФ НШ-3731.2010.4;

гранта РФФИ № 11-04-00167-а; проектов Программы ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 гг.» (№ г. к. 02.740.11.0700, 14.740.11.1034); программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России 2009–2011 гг.».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бретт Дж. Р., Гроувс Т. Д. Д. Физиологическая энергетика // Биоэнергетика и рост рыб: Пер. с англ. / Под ред. У. Хоара, Д. Рендолла, Дж. Бретт. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1983. 408 с.
2. Дгебуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.
3. Мещерякова О. В., Груздев А. И., Немова Н. Н. Сравнительная энзиматическая оценка углеводного обмена окуней *Perca fluviatilis* L. из водоемов с различным уровнем содержания гуминовых кислот // Известия РАН. Сер. биологическая. 2004. № 1. С. 21–26.
4. Мещерякова О. В., Чурова М. В., Немова Н. Н. Биохимические методы оценки роста и развития рыб. Корреляции активности некоторых ферментов метаболизма с показателями веса и роста особей у разных возрастных групп ряпушки оз. Сямозеро (Республика Карелия) // Материалы Всерос. конф. с междунар. участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований». Вологда, 2008. С. 71–75.
5. Немова Н. Н. Биохимические эффекты накопления ртути у рыб. М.: Наука, 2005. 157 с.
6. Немова Н. Н., Высоцкая Р. У. Биохимическая индикация состояния рыб. М.: Наука, 2004. 215 с.
7. Новиков Г. Г. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 296 с.
8. Озернюк Н. Д. Биоэнергетика онтогенеза. М.: Изд-во МГУ, 2000. 259 с.
9. Павлов Д. С., Мещерякова О. В., Веселов А. Е., Немова Н. Н., Лупандин А. И. Показатели энергетического обмена у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.), обитающей в главном русле и притоке реки Варзуга (Кольский полуостров) // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47. С. 819–826.
10. Хочачка П., Сомеро Д. Биохимическая адаптация: Пер. с англ. М.: Мир, 1988. 586 с.
11. Чурова М. В., Мещерякова О. В., Немова Н. Н. Взаимосвязь линейно-весовых характеристик с активностью некоторых ферментов и молекулярно-генетическими показателями в белых мышцах сигов разных возрастных групп из озера Каменное (Республика Карелия) // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Т. I. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. 320 с.
12. Чурова М. В., Мещерякова О. В., Немова Н. Н., Шатуновский М. И. Соотношение роста и некоторых биохимических показателей рыб на примере микижи *Parasalmo mykiss* Walb. // Известия РАН. Сер. «Биология». 2010. № 3. С. 289–299.
13. Шатуновский М. И. Эколого-физиологические подходы к периодизации онтогенеза рыб // Экологические проблемы онтогенеза рыб: физиолого-биохимические аспекты. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 13–19.
14. Ahmad R., Hasnain A. U. Ontogenetic changes and developmental adjustments in lactate dehydrogenase isozymes of an obligate air-breathing fish *Channa punctatus* during deprivation of air access // Comp. Biochem. Physiol. B. Biochem. Mol. Biol. 2005. Vol. 140. P. 271–278.
15. Burgetz I. J., Rojas-Vargas A., Hinch S. G., Randall D. J. Initial recruitment of anaerobic metabolism during sub-maximal swimming in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // J. Exp. Biol. 1998. Vol. 201. P. 2711–2721.
16. Burness G. P., Leary S. C., Hochachka P. W., Moyes C. D. Allometric scaling of RNA, DNA, and enzyme levels in fish muscle // Am. J. Physiol. 1999. Vol. 277. P. R1164–R1170.
17. Childress J. J., Somero G. N. Metabolic Scaling: A New Perspective Based on Scaling of Glycolytic Enzyme Activities // American Zoologist. 1990. Vol. 30. P. 161–173.
18. Couture P., Dutil J.-D., Guderley H. Biochemical correlates of growth and condition in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*) from Newfoundland // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1998. Vol. 55. P. 1591–1598.
19. Davies R., Moys C. D. Allometric scaling in centrarchid fish: origins of intra- and inter-specific variation in oxidative and glycolytic enzyme levels in muscle // The Journal of Experimental Biology. 2007. Vol. 210. P. 3798–3804.
20. Drazen J. C., Seibel B. A. Depth-related trends in metabolism of benthic and benthopelagic deep-sea fishes // Limnol. Oceanogr. 2007. Vol. 52. P. 2306–2316.
21. Foster A. R., Houlihan D. F., Hall S. I. Effects of Nutritional Regime on Correlates of Growth Rate in Juvenile Atlantic Cod (*Gadus morhua*): Comparison of Morphological and Biochemical Measurements // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. Vol. 50. P. 502–512.
22. Garenc C., Couture P., Laflamme M.-A., Guderley H. Metabolic correlates of burst swimming capacity of juvenile and adult threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology. 1999. Vol. 169. P. 113–122.
23. Gauthier C., Campbell P., Couture P. Physiological correlates of growth and condition in the yellow perch (*Perca flavescens*) // Comparative Biochemistry and Physiology, Part A. 2008. Vol. 151. P. 526–532.
24. Goolish E. M. Aerobic and anaerobic scaling in fish // Biological Reviews. 1991. Vol. 66. P. 33–56.
25. Goolish E. M., Adelman I. R. Tissue specific cytochrome c oxidase activity in largemouth bass: the metabolic cost of feeding and growth // Physiological Zoology. 1987. Vol. 60. P. 454–464.
26. Guderley H. Locomotor performance and muscle metabolic capacities: impact of temperature and energetic status // Comp. Biochem. Physiol. B. Biochem. Mol. Biol. 2004. Vol. 139. P. 371–382.
27. Houlihan D. F., Mathers E. M., Foster A. Biochemical correlates of growth rate in fish // Fish Ecophysiology / J. C. Rankin, F. B. Jensen. Chapter 2. London, UK, 1993. P. 45–71.
28. Imsland A. K., Le Francois N. R., Lammare S. G., Ditlecadet D., Sigurosson S., Foss A. Myosin expression levels and enzyme activity in juvenile spotted wolffish (*Anarhichas minor*) muscle: a method for monitoring growth rates // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2006. Vol. 63. P. 1959–1967.

29. Kaupp S. E. The ontogenetic development of the metabolic enzymes citrate synthase and lactate dehydrogenase in the swimming muscles of larval and juvenile fishes: M. S. thesis. University of California, San Diego, 1987.
30. Koedijk R. M., Le François N. R., Blier P. U., Foss A., Folkvord A., Ditlecadet D., Lamarre S. G., Stefansson S. O., Imsland A. K. Ontogenetic effects of diet during early development on growth performance, myosin mRNA expression and metabolic enzyme activity in Atlantic cod juveniles reared at different salinities // *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 2010. Vol. 156. P. 102–109.
31. Ludwig B., Bender E., Arnold S., Hüttemann M., Lee I., Kadenbach B. Cytochrome C oxidase and the regulation of oxidative phosphorylation // *Chembiochem.* 2001. Vol. 2. P. 392–403.
32. Mathers E. M., Houlihan D. E., Cunningham M. J. Nucleic acid concentrations and enzyme activities as correlates of growth rate of the saithe *Pollachius virens*: growth-rate estimates of open-sea fish // *Marine Biology.* 1992. Vol. 112. P. 363–369.
33. Mommensen T. P. Paradigms of growth in fish // *Comp. Biochem. and Physiol. Part B.* 2001. Vol. 129. P. 207–219.
34. Morbey Y. E., Couture P., Busby P., Shuter B. J. Physiological correlates of seasonal growth patterns in lake trout *Salvelinus namaycush* // *Journal of Fish Biology.* 2010. Vol. 77. P. 2298–2314.
35. Moyes C. D., Genge C. E. Scaling of muscle metabolic enzymes: an historical perspective // *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* 2010. Vol. 156. P. 344–350.
36. Nathanailides C., Stickland N. C. Activity of cytochrome c oxidase and lactate dehydrogenase in muscle tissue of slow growing (lower modal group) and fast growing (upper modal group) Atlantic salmon // *Journal of Fish Biology.* 1996. Vol. 48. P. 549–551.
37. Norton S. E., Eppley Z. A., Sidell B. D. Allometric scaling of maximal enzyme activities in the axial musculature of striped bass, *Morone saxatilis* (Walbaum) // *Physiol. Biochem. Zool.* 2000. Vol. 73. P. 819–828.
38. Parke D. V. Molecular mechanisms of chemical toxicity // *Pol. J. Occup. Med.* 1988. Vol. 1. P. 18–38.
39. Pelletier D., Dutil J. D., Blier P., Guderley H. Relation between growth rate and metabolic organization of white muscle, liver and digestive tract in cod, *Gadus morhua* // *J. Comp. Physiol. B.* 1994. Vol. 164. P. 179–190.
40. Pelletier D., Guderley H., Dutil J. D. Does the aerobic capacity of fish muscle change with growth rates? // *Fish Physiol. Biochem.* 1993. Vol. 12. P. 83–93.
41. Richards J. G. Metabolic and Molecular Responses of Fish to Hypoxia // *Fish Physiology.* Vol. 27. Hypoxia / Ed. by J. G. Richards, A. P. Farrell, C. J. Brauner. San Diego: Elsevier, 2009. P. 443–485.
42. Somero G. N., Childress J. J. A violation of the metabolism-size scaling paradigm: activities of glycolytic enzymes in muscle increase in larger size fish // *Physiol. Zool.* 1980. Vol. 53. P. 322–337.
43. Somero G. N., Childress J. J. Scaling of ATP-supplying enzymes, myofibrillar proteins and buffering capacity in fish muscle: relationship to locomotory habit // *J. Exp. Biol.* 1990. Vol. 149. P. 319–333.
44. Tripathi G. Scaling of cytoplasmic and mitochondrial enzymes and proteins in skeletal muscle of a catfish // *J. Anim. Physiol. A.* 1999. 83. P. 50–56.
45. Vetter R. D., Lynn E. A., Garza M., Costa A. S. Depth zonation and metabolic adaptation in Dover sole, *Microstomus pacificus*, and other deep-living flatfishes: factors that affect the sole // *Marine Biology.* 1994. Vol. 120. P. 145–159.
46. Yang T. H., Somero G. N. Activity of lactate dehydrogenase but not its concentration of messenger RNA increases with body size in barred sand bass, *Paralabrax nebulifer* (Teleostei) // *Biol. Bull.* 1996. Vol. 191. P. 155–1588.