

ОБЩАЯ
БИОЛОГИЯ

УДК 577.1:[57.045:597.541]

ОСОБЕННОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО МЕТАБОЛИЗМА БЕЛОМОРСКОЙ
СЕЛЬДИ *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae)
ОНЕЖСКОГО, ДВИНСКОГО И КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВОВ
БЕЛОГО МОРЯ

© 2016 г. Член-корреспондент РАН Н. Н. Немова, О. В. Мещерякова*, М. В. Чурова, С. А. Мурзина

Поступило 14.03.2016 г.

Исследовали активность ферментов энергетического и углеводного обмена (цитохромоксидаза, лактатдегидрогеназа, альдолаза, альфа-глицерофосфатдегидрогеназа) у беломорской сельди (возраст 1+, 2+, 3+) из Онежского, Двинского и Кандалакшского заливов Белого моря, различающихся гидрологическими и трофо-экологическими условиями. Межиндивидуальная изменчивость активности ферментов в наибольшей степени проявлялись у сельди в возрасте 1+. Изменения интенсивности и направления ключевых метаболических реакций, возможно, обеспечивают поддержание энергетического гомеостаза, обуславливают выбор способов эффективного расходования ресурсов, регуляцию синтеза структурных и запасаемых веществ, а также определяют стратегию адаптации каждой из групп сельди к гидрологическим, экологическим и кормовым условиям своего залива в соответствии с возрастными особенностями.

DOI: 10.7868/S0869565216190294

Уникальность экосистемы Белого моря и прилегающих акваторий связана с комплексом особых гидрологических, экологических и климатических характеристик. Наличие градиента глубин, рельефа дна, температуры и солености, а также разнообразия видового состава кормовых организмов приводит к формированию многочисленных биотопов со специфичными гидрологическими и трофо-экологическими условиями [1–3]. Беломорская малоопозвонковая сельдь *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae) является одной из близких форм тихоокеанской сельди и относится к числу важнейших промысловых рыб Белого моря. Гидрологическая неоднородность среды разных районов Белого моря прямо или косвенно приводит к формированию многочисленных пространственных и морфо-экологических группировок беломорской сельди, различающихся размерно-возрастными параметрами и сроками нереста [4–6]. Эколого-биохимические исследования беломорской сельди очень немногочисленны, но могли бы способствовать более глубокому пониманию механизмов формирования сложно дифференцированной и при

этом единой биологической и генетической внутривидовой структуры. Одним из важнейших факторов, определяющих активный рост и развитие рыб, а также их выживание в условиях изменения факторов среды, является энергетический метаболизм [7–10].

В связи с этим мы провели сравнительное исследование активности некоторых ферментов энергетического и углеводного обмена у беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg разного возраста, выловленной из Онежского, Двинского и Кандалакшского заливов Белого моря.

Беломорская сельдь возрастом 1+, 2+ и 3+ была собрана в трех районах Белого моря – Онежском, Двинском и Кандалакшском заливах, различающихся гидрологическими характеристиками и кормовой базой [1, 3]. Отлов рыб производили в июне 2012 г. Некоторые характеристики мест сбора и размерные параметры рыб представлены в табл. 1. Исследуемые группы особей 2+ и 3+ не различались по соотношению полов. У рыб определяли активность ферментов энергетического и углеводного обмена: цитохромоксидазы (ЦО, КФ 1.9.3.1), лактатдегидрогеназы (ЛДГ, КФ 1.1.1.27), альдолазы (КФ 4.1.2.13) и альфа-глицерофосфатдегидрогеназы (1-ГФДГ, КФ 1.1.1.8) – общепринятыми методами [11] в белых мышцах, печени, почках и жабрах.

Институт биологии Карельского научного центра
Российской Академии наук, Петрозаводск

*E-mail: o-mesch@yandex.ru

Таблица 1. Характеристика районов отлова сельди и ее размеры

Заливы	Онежский	Двинский	Кандалакшский	
Координаты	65°02' с.ш., 36°44' в.д.	65°13' с.ш., 39°39' в.д.	67°03' с.ш., 32°23' в.д.	
Температура, °C	5.57	8.50	6.66	
Соленость, ‰	27.33	26.5	25.19	
Глубина в месте отлова, м	28	39	21	
1+, <i>n</i> = 15	АВ, см	12.82 ± 0.31	12.18 ± 0.22	14.33 ± 0.41
2+, <i>n</i> = 12	АВ, см	14.35 ± 0.25	14.05 ± 0.20	14.7 ± 0.21
3+, <i>n</i> = 12	АВ, см	14.95 ± 0.21	15.21 ± 0.18	15.61 ± 0.17

АВ – абсолютная (зоологическая) длина рыбы; здесь и в табл. 2 и 3 $M \pm m$, *n* – число особей в группе.

В организме рыб наибольшее количество энергии тратится для обеспечения роста и сократительной функции мышц. Белые мышцы рыб составляют значительную часть тела (около 60% веса), активно потребляют энергию для совершения физической работы, вносят наибольший вклад в синтез и запасание белка у растущих рыб и поэтому во многом определяют уровень и особенности энергетического метаболизма всего организма, использование и перераспределение энергетических субстратов (липидов, углеводов и аминокислот) между тканями и органами. Химический состав белых мышц морских арктических рыб, в особенности сельдевых, характеризуется значительным содержанием запасных липидов [12] и высокой активностью ферментов аэробного метаболизма [13], что обеспечивает эффективное и экономичное энергообеспечение мышечной ткани, активный миогенез, адаптацию к низким температурам и вариациям гидрологических условий биотопов [14].

При исследовании активности ферментов энергетического и углеводного обмена обнару-

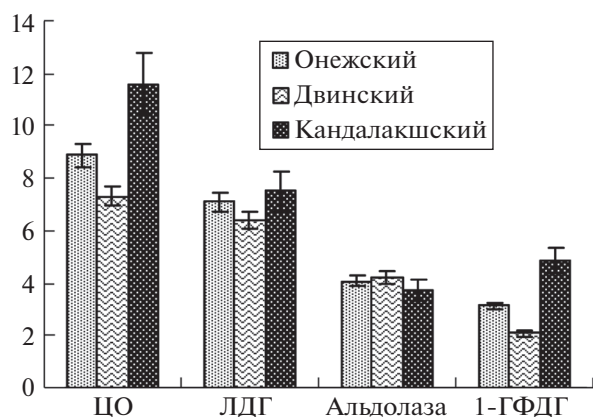


Рис. 1. Активность (смоль/мин · г, $M \pm m$, *n* = 15) ЦО, ЛДГ, альдолазы и 1-ГФДГ в мышцах беломорской сельди 1+ из трех заливов Белого моря.

жили, что сельди (1+) из Онежского, Двинского и Кандалакшского заливов значительно различались по активности фермента аэробного синтеза АТФ – цитохромоксидазы (рис. 1). Наименьший уровень аэробного энергетического обмена мы зарегистрировали у рыб из Двинского залива, а наибольший – у рыб из Кандалакшского залива. У особей старших возрастных групп 2+ и 3+ достоверных различий в активности аэробных ферментов особей разных заливов не обнаружили. Для всех групп сельди, независимо от места обитания, отмечена общая тенденция – снижение уровня аэробного метаболизма у более старших рыб (на 25–30%). Сравнительный анализ активности фермента анаэробного гликолиза ЛДГ у сельди из исследованных районов не выявил зависимости уровня анаэробного синтеза АТФ от места обитания ни у одной из изученных возрастных групп.

Метаболизм в белых мышцах сельди из Кандалакшского залива характеризовался также высокой активностью 1-ГФДГ – в 1.5–2 раза больше, чем у рыб из Онежского и Двинского заливов (рис. 1), что указывает на более высокий уровень синтеза 1-глицерофосфата из углеводов. Данная особенность была свойственна также сельди возрастом 2+ и 3+. Субстрат 1-глицерофосфат является предшественником структурных и запасных липидов и увеличение его образования может свидетельствовать о более высоком уровне синтеза и запасания липидов. Наши предположения подтверждаются сведениями о том, что в сравнении с другими биотопами Белого моря Кандалакшский залив имеет более высокий уровень продуктивности бактерио- и фитопланктона и является наиболее благоприятным местом для нереста беломорской сельди, роста и активного питания ее молоди [1]. Кроме того, результаты более ранних сравнительных исследований липидного состава сельди [12] показывают, что кандалакшская сельдь отличается более высоким уровнем общих липидов, в том числе количе-

Таблица 2. Активность ЦО, ЛДГ, альдолазы, 1-глицерофосфатдегидрогеназы и 1-ГФДГ (смоль/мин · г) в печени беломорской сельди из трех заливов Белого моря

Фермент	Возраст рыб	Заливы Белого моря		
		Онежский	Двинский	Кандалакшский
ЦО	1+	3.8 ± 0.25	3.5 ± 0.15	3.2 ± 0.11
	2+	2.7 ± 0.17	3.2 ± 0.14	1.4 ± 0.08
	3+	2.5 ± 0.22	2.8 ± 0.16	2.6 ± 0.10
ЛДГ	1+	3.6 ± 0.12	4.8 ± 0.11 ^а	4.5 ± 0.12 ^а
	2+	11.6 ± 0.56	9.1 ± 0.21	8.7 ± 0.45 ^а
	3+	11.3 ± 0.45	13.7 ± 0.37 ^а	17.8 ± 0.63 ^{а, б}
Альдолаза	1+	2.4 ± 0.11	4.3 ± 0.21 ^а	4.6 ± 0.19 ^а
	2+	1.2 ± 0.06	5.2 ± 0.12 ^а	4.3 ± 0.15 ^{а, б}
	3+	2.8 ± 0.09	5.6 ± 0.24 ^а	4.5 ± 0.19 ^{а, б}
1-ГФДГ	1+	3.1 ± 0.14	5.4 ± 0.22 ^а	7.2 ± 0.26 ^{а, б}
	2+	3.5 ± 0.14	6.3 ± 0.25 ^а	8.6 ± 0.41 ^{а, б}
	3+	4.9 ± 0.20	6.9 ± 0.26 ^а	10.4 ± 0.47 ^{а, б}

Примечание. Здесь и в табл. 3 (а) $p < 0.05$ по сравнению со значением Онежского залива, (б) $p < 0.05$ по сравнению со значением Двинского залива.

ством запасных триацилглицеринов, структурных фосфолипидов и холестерина.

Отмеченные особенности энергетического обмена мышц сельди из трех заливов говорят о том, что приспособление вида к специфическим условиям биотопов может проходить преимущественно за счет регуляции основополагающего процесса синтеза АТФ — аэробного метаболизма и, главным образом, на ранних этапах развития, в возрасте 1+. Сочетание механизмов регуляции аэробного энергетического обмена и активного превращения углеводов в липиды приводит к формированию устойчивой адаптации в возрасте 2+ и 3+ и постепенному выравниванию энергетического статуса между особями из исследованных заливов.

При изучении активности ферментов печени не установлено существенных различий в активности фермента аэробного обмена — ЦО между группами сельди из исследованных районов для всех возрастов (табл. 2). При этом отмечены значительные вариации в активности ферментов углеводного метаболизма — ЛДГ, альдолазы и 1-ГФДГ (табл. 2). Наибольший уровень ЛДГ — индикатора анаэробного процесса синтеза АТФ — наблюдался у рыб 1+ из Двинского залива, у рыб 2+ из Онежского залива и у рыб 3+ из Кандалакшского залива. При этом у всех исследуемых групп сельди уровень анаэробного метаболизма значительно увеличивался с возрастом. Анализ активности альдолазы — фермента гликолитического расщепления углеводов — и 1-ГФДГ показывает, что метаболизм сельди из Двинского и

Кандалакшского заливов характеризовался высоким уровнем окисления углеводов с одновременным увеличением синтеза 1-глицерофосфата — предшественника структурных и запасных липидов. Это свидетельствует об активном использовании углеводов на пластические нужды и высокой биосинтетической функции печени рыб из Двинского и Кандалакшского заливов. Для всех групп сельди, независимо от места ее обитания, с возрастом отмечено увеличение использования углеводов и синтеза 1-глицерофосфата, вероятно, связанное с возрастным усилением процессов накопления запасных веществ. На основании выявленных особенностей в метаболизме печени сельдей из трех заливов можно сделать вывод, что регуляция метаболизма печени при адаптациях сельди к специфическим условиям заливов связана не столько с вариациями энергетического обмена, сколько с тонкой настройкой направления и интенсивности процессов пластического обмена, окисления углеводов, биосинтеза структурных и запасных веществ.

Исследуемые заливов Белого моря различаются особенностями соленостного режима в градиенте глубин и сезонных флуктуаций. В связи с этим представлялось интересным оценить активность ферментов в почках и жабрах рыб. Анализ литературы по этому вопросу показывает, что ведущую роль в адаптивных реакциях органов водно-солевого обмена играет анаэробный метаболизм углеводов, являясь механизмом, быстро реагирующим на изменение потребности энергии АТФ [15]. Определение активности ферментов в

Таблица 3. Активность ЦО, ЛДГ, альдолазы, 1-глицерофосфатдегидрогеназы и 1-ГФДГ (смоль/мин · г) в почках и жабрах беломорской сельди из трех заливов Белого моря

Фермент	Возраст рыб	Заливы Белого моря		
		Онежский	Двинский	Кандалакшский
Почки				
ЦО	1+	5.9 ± 0.30	4.5 ± 0.21	5.3 ± 0.27
	2+	6.7 ± 0.25	5.9 ± 0.33	4.7 ± 0.25 ^a
	3+	7.3 ± 0.34	6.1 ± 0.36	6.0 ± 0.38
ЛДГ	1+	27.4 ± 1.20	38.3 ± 1.12 ^a	46.5 ± 1.34 ^{a, б}
	2+	17.6 ± 0.56	22.6 ± 0.43 ^a	19.3 ± 0.73 ^{a, б}
	3+	17.7 ± 0.53	25.0 ± 0.64 ^a	15.7 ± 0.61 ^{a, б}
Альдолаза	1+	1.0 ± 0.040	0.9 ± 0.041	1.8 ± 0.041 ^{a, б}
	2+	1.6 ± 0.05	1.7 ± 0.05	1.5 ± 0.05
	3+	1.7 ± 0.05	2.2 ± 0.07 ^a	0.7 ± 0.02 ^{a, б}
Жабры				
ЦО	1+	5.0 ± 0.21	5.5 ± 0.22	4.5 ± 0.25
	2+	4.3 ± 0.11	4.7 ± 0.18	5.0 ± 0.31
	3+	4.1 ± 0.13	4.9 ± 0.22	5.0 ± 0.27
ЛДГ	1+	14.4 ± 0.60	13.8 ± 0.53	19.8 ± 0.95 ^{a, б}
	2+	13.2 ± 0.45	11.9 ± 0.56	13.9 ± 0.76
	3+	13.9 ± 0.43	11.0 ± 0.51	14.0 ± 0.97
Альдолаза	1+	3.6 ± 0.11	4.9 ± 0.15 ^a	7.5 ± 0.21 ^{a, б}
	2+	3.8 ± 0.10	4.1 ± 0.10	3.7 ± 0.15
	3+	2.7 ± 0.25	3.5 ± 0.22 ^a	4.1 ± 0.21 ^{a, б}

почках и жабрах (табл. 3) показало, что активность ЛДГ сельди 1+ из Кандалакшского залива почти в 1.5 раза превышала активность фермента у сельди из Онежского и Двинского заливов. При этом уровень анаэробного гликолиза коррелировал с активностью альдолазы, что указывало на значительное использование углеводов для этого процесса. Метаболизм в жабрах сельди 1+ из Кандалакшского залива характеризовался также высоким уровнем активности 1-ГФДГ (на 75% больше, чем активность фермента у рыб Онежского и Двинского заливов). Основываясь на важной функции мембранных структурных липидов в процессах осморегуляции клеток, мы предполагаем, что повышенный уровень синтеза 1-глицерофосфата, может быть связан с количественными и качественными перестройками спектра структурных липидов мембран жаберных клеток для обеспечения функциональной активности в условиях более высокого уровня солености воды Кандалакшского залива. У сельди возрастом 2+ и 3+ указанные различия между рыбами из разных мест обитания не были столь значительны, как в возрасте 1+. Для всех заливов отмечено возрастное снижение уровня анаэроб-

ного синтеза АТФ и использования углеводов в энергетическом обмене. Установленные особенности энергетического обмена в почках и жабрах сельди Онежского, Двинского и Кандалакшского заливов свидетельствуют о том, что реакция на соленость, требующая дополнительных энергетических и пластических ресурсов, в наибольшей степени выражена у молоди сельди из Кандалакшского залива. Однако с возрастом в силу иных метаболических, физиологических или морфофункциональных адаптаций этих органов механизмы регуляции энергетического и углеводного обмена перестают играть существенную роль и метаболизм в почках и жабрах стабилизируется на определенном уровне.

Таким образом, обнаруженные тканеспецифические различия в интенсивности аэробного и анаэробного синтеза АТФ, в уровне использования углеводов в энергетическом обмене и для синтеза 1-глицерофосфата свидетельствуют о наличии специфических особенностей метаболизма у групп сельди из Онежского, Двинского и Кандалакшского заливов Белого моря. Отмеченные различия в энергетическом и углеводном обмене в наибольшей степени проявляются у сель-

ди в возрасте 1+, что указывает на активное формирование эколого-биохимических адаптаций у сельди в этот период. Вариации интенсивности и направления изученных ключевых метаболических реакций обеспечивают поддержание энергетического гомеостаза, выбор стратегии эффективного расходования запасных ресурсов, регуляцию синтеза структурных и запасных веществ, а также определяют возможности адаптации каждой из групп сельди в соответствии с возрастными потребностями к гидрологическим, экологическим и кормовым условиям своего залива. Соотношение эволюционно закреплённой консервативности процесса аэробного энергетического обмена и значительных вариаций уровня анаэробного синтеза АТФ и процессов использования углеводов, с одной стороны, обеспечивает виду эффективное, экономичное и стабильное существование, а с другой стороны, создает необходимую амплитуду адаптивных свойств и качеств отдельных особей или групп для расселения и приспособления в биотопах Белого моря с разным сочетанием гидрологических и экологических факторов.

Работа выполнена на оборудовании Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН в рамках Государственного задания № 0221–2014–003 и при поддержке гранта РФФИ 14–04–00473-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д.* Фитопланктон Белого моря. М.: Янус-К, 2003. 168 с.
2. *Филатов Н.Н., Тержевик А.Ю.* Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 349 с.
3. Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование / Под ред. О.Н. Пугачева. СПб.: ЗИН РАН, 2012. Т. 69 (77). 377 с.
4. *Мухомедьяров Ф.Б.* Биология беломорской сельди // Исслед. фауны морей. 1975. Т. 16 (24). С. 109–125.
5. *Похлюк В.В.* Экология и промысел беломорской сельди. Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: ВНИИ рыб. хоз-ва, 1992. 22 с.
6. *Семенова А.В., Андреева А.П., Карпов А.К., Фролов С.Б., Феоктистов Е.И., Новиков Г.Г.* // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44. № 2. С. 207–217.
7. *Озернюк Н.Д.* Биоэнергетика онтогенеза. М.: МГУ, 2000. 259 с.
8. *Шатуновский М.И.* Экологические проблемы онтогенеза рыб. М.: МГУ, 2001. С. 13–19.
9. *Павлов Д.С., Мещерякова О.В., Веселов А.Е., Немова Н.Н., Лупандин А.И.* // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47. № 6. С. 819–826.
10. *Чурова М.В., Мещерякова О.В., Немова Н.Н.* // Уч. зап. ПетрГУ. 2011. № 4. С. 31–37.
11. *Кочетов Г.А.* Практическое руководство по энзимологии. М.: Высш. шк., 1980. 272 с.
12. *Немова Н.Н., Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Рупатти П.О.* // ДАН. 2015. Т. 460. № 4. С. 475–479.
13. *Мещерякова О.В., Чурова М.В., Немова Н.Н.* // Тр. Карел. науч. центра РАН. 2013. № 3. С. 136–142.
14. *White C.R., Alton L.A., Frappell P.B.* // Proc. Roy. Soc. B: Biol. Sci. 2012. V. 279. № 1734. P. 1740–1747.
15. *Yung-Che Tseng, Pung-Pung Hwang* // Compar. Biochem. and Physiol. Pt C. 2008. V. 148. P. 419–429.