

УДК 591.473:577.151:597.2/.5 (470.2)

МЕЖВИДОВЫЕ, ВОЗРАСТНЫЕ И ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ В АКТИВНОСТИ ЦИТОХРОМ С-ОКСИДАЗЫ БЕЛЫХ МЫШЦ РЫБ ИЗ ВОДОЕМОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

О. В. Мещерякова, М. В. Чурова, Н. Н. Немова

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Исследована активность фермента дыхательной цепи митохондрий, индикатора уровня аэробного метаболизма – цитохром с-оксидазы (ЦО) в белых мышцах у различных видов пресноводных и морских рыб, обитающих в водоемах Республики Карелия и Мурманской области. Отмечена широкая межвидовая вариабельность активности фермента. Наиболее высокая активность ЦО характерна для морских (беломорской сельди и камбалы) и проходных (атлантического лосося и кумжи) видов рыб. Наблюдается также относительное сходство в активности фермента у близкородственных видов – атлантического лосося и кумжи (сем. Лососевые), у окуня и судака (сем. Окуневые), а также у леща и плотвы (сем. Карповые). Установлена одинаковая тенденция возрастных изменений в активности фермента для всех изученных видов: максимальные значения показателя наблюдаются в возрасте 0+, 1+, 2+, с возрастом активность фермента постепенно снижается. У некоторых видов рыб (беломорская сельдь, кумжа, ряпушка, плотва) в возрасте, соответствующем половому созреванию, наблюдались достоверные половые различия в активности цитохромоксидазы, при этом активность фермента у самок была выше, чем у самцов.

К л ю ч е в ы е с л о в а : цитохром с-оксидаза, активность, рыбы, межвидовые различия, возрастные особенности, половые различия.

O. V. Meshcheryakova, M. V. Churova, N. N. Nemova. SPECIES-, AGING- AND SEX-RELATED DIFFERENCES IN CYTOCHROME C OXIDASE ACTIVITY IN WHITE MUSCLES OF SOME FISH IN NORTHWEST RUSSIA

The activity of cytochrome *c* oxidase (EC 1.9.3.1) in white skeletal muscles of some fish species from Northwest Russia was studied. The activity ranged widely among species. The highest level of activity was found in the White Sea herring *Clupea pallasii marisalbi* and Arctic flounder *Liopsetta glacialis*, and in the muscles of anadromous fish – Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*. Some related species such as *Salmo salar* and *Salmo trutta* (*Salmonidae*), perch *Perca fluviatilis* and European pike-perch *Stizostedion lucioperca* (*Percidae*), roach *Rutilus rutilus* and bream *Abramis brama* (*Cyprinidae*) had similar levels of cytochrome *c* oxidase activity. Age-related changes in the enzyme activity were identical in all the species independent of the taxonomy. The activity was the highest in 0+, 1+ and 2+ fish, decreasing thereafter. Sex-related differences in cytochrome *c* oxidase activity were observed at the age of maturation in the White Sea herring, brown trout, roach, and vendace. The enzyme activity in the muscles was higher in females than in males.

Key words : cytochrome *c* oxidase, activity, fish, aging- and sex-related differences.

Введение

Важнейшим аспектом, определяющим нормальное функционирование организма, темпы роста, а также способность адаптироваться к постоянно изменяющимся условиям окружающей среды, является уровень энергетического обмена. Главным процессом образования энергии в клетках большинства органов высших животных является аэробный синтез АТФ (тканевое дыхание), протекающий в митохондриях. Аэробный синтез АТФ в энергетическом плане является очень эффективным и позволяет использовать различные субстраты (глюкозу-6-фосфат, жирные кислоты, кетоновые тела, молочную кислоту и некоторые аминокислоты) для образования энергии, что имеет большое значение, например, при несбалансированном питании и в условиях адаптации к различным факторам среды. Аэробный метаболизм свойствен клеткам большинства тканей и органов высших животных и обуславливает активный рост и развитие организма рыб, особенно в период раннего онтогенеза [Озернюк, 2000; Новиков, 2000], когда требуются большие энергетические затраты на синтез структурных соединений.

Индикатором уровня аэробного метаболизма является активность фермента цитохром *c*-оксидазы – важнейшего компонента дыхательной цепи митохондрий (комплекс IV) (ЦО, КФ 1.9.3.1.). Цитохромоксидаза катализирует конечный этап переноса электронов с цитохрома *c* на кислород в процессе окислительного фосфорилирования. Фермент представляет собой димер с молекулярной массой 200 кДа, прочно ассоциированный с молекулами фосфолипидов мембран. У млекопитающих и рыб фермент состоит из 13 субъединиц: 3 основных каталитических, кодируемых митохондриальным геномом, и 10 минорных, которые кодируются ядерным геномом [Kadenbach, Arnold, 1999; Duggan et al., 2011]. Субъединицы, кодируемые митохондриальным геномом, непосредственно принимают участие в катализе. С субъединицей COX1 связаны гем *a* и двухъядерный центр гем *a*3-CuB. Субъединица COX2 включает CuA-центр и участвует в связывании цитохрома *c*. Субъединица COX3, вероятно, участвует в протонной проводимости ЦО. Остальные субъединицы цитохром *c*-оксидазы кодируются в ядерном геноме и синтезируются в цитоплазме. Функции этих полипептидов связаны с регуляцией активности фермента, а также определяют его тканевую специфичность [Carr, Winge, 2003]. Некоторые ядерные

субъединицы имеют изоформы, причем у разных классов животных изоферментный состав может различаться [Kadenbach et al., 2000; Little, 2010].

Активность цитохром *c*-оксидазы используется как показатель уровня аэробного метаболизма в тканях и органах рыб, что имеет значение для оценки их состояния, физической активности, процессов роста и изучения адаптационного потенциала. Цель работы состояла в исследовании уровня активности цитохромоксидазы у различных видов рыб, выявлении межвидовых особенностей, характера возрастных изменений и половых различий.

Материалы и методы

Материал для исследования собирали в летний сезон в течение трех лет. Беломорскую сельдь *Clupea pallasii marisalbi* и полярную камбалу *Liopsetta glacialis* отлавливали в Белом море в районе п-ова Картеш. Атлантического лосося *Salmo Salar* (морскую форму) – в реках бассейна Белого моря (Кольский п-ов, Мурманская обл.). Сига *Coregonus lavaretus* отлавливали в оз. Сямозеро. Остальные виды пресноводных рыб – кумжу (форель, *Salmo trutta*), ряпушку *Coregonus albula*, щуку *Esox lucius*, плотву *Rutilus rutilus*, леща *Abramis brama*, окуня *Perca fluviatilis*, судака *Stizostedion lucioperca*, колюшку трехиглую *Gasterosteus aculeatus* собирали в бассейне Онежского озера. Возраст рыб определяли стандартными ихтиологическими методами [Чугунова, 1959].

Активность цитохром *c*-оксидазы определяли в белых мышцах рыб по методике Smith [Smith, 1955]. Ткань гомогенизировали в 0,01 М трис-HCl буфере с pH = 7,4, с добавлением 0,1% неионогенный детергент тритон X-100 в соотношении 1:10. Полученный гомогенат центрифугировали при 9000 г в течение 5 мин при 4 °С. Цитохром *c* получали путем добавления 30 мг аскорбиновой кислоты к 15 мг окисленного цитохрома *c* и растворением этой смеси в 1 мл 0,1 М фосфатного буфера с выдерживанием 2 часа в темноте. Полученный восстановленный цитохром *c* очищали от избытка аскорбиновой кислоты на колонке, заполненной сефадексом G-25, диаметром 1,5 см и высотой 40 см, в 0,02 М фосфатном буфере. На спектрофотометре СФ-2000 измеряли увеличение количества окисленного цитохрома *c* при 550 нм.

Исследования выполнены с использованием приборной базы Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН.

Результаты и обсуждение

Межвидовые различия в активности цитохромоксидазы. По уровню аэробного энергетического обмена рыбы занимают промежуточное положение между факультативными анаэробами – беспозвоночными и типичными аэробами – высшими позвоночными животными [Сравнительная физиология животных, 1977]. Уровень окислительных процессов и активность цитохромной системы в их органах и тканях ниже, чем у теплокровных животных, а структурная организация молекулы фермента проще, чем у птиц и млекопитающих [Montecucco et al., 1987]. При этом внутри класса рыб существуют значительные межвидовые различия в уровне энергетического обмена, аэробного метаболизма и, соответственно, активности цитохромоксидазы, что обусловлено многими факторами [Dalziel et al., 2006; Bremer, Moyes, 2011]. Уровень окислительного метаболизма рыб определяется эволюционным положением вида, зависит от его размеров, двигательной активности и других особенностей биологии и экологии.

Известно, что более примитивные представители надкласса рыб – хрящевые рыбы (акулы и скаты) – имеют более низкий уровень аэробного обмена и активность цитохромоксидазы по сравнению с костными рыбами [Dalziel et al., 2006; Little et al., 2012]. В связи с ранним филогенетическим происхождением их метаболизм характеризуется высокой интенсивностью более древнего процесса образования энергии – анаэробного гликолиза, а энзиматический статус скелетных мышц этих видов рыб отличается высокой активностью ферментов анаэробного обмена и меньшей специализацией различных форм ферментов. Селективный отбор

среди костных рыб и увеличение их адаптивного потенциала сопровождались повышением уровня высокоэффективного окислительного метаболизма, увеличением активности ЦО, усложнением ее структуры – количества субъединиц или изоформ и механизмов ее регуляции [Little et al., 2010; Little et al., 2012]. При сравнении активности ЦО у исследованных нами видов рыб (табл. 1) сложно выделить характер влияния таксономического положения на этот параметр, так как все они относятся к одному классу – костных рыб. Кроме того, в литературе отсутствуют сравнительные сведения об активности фермента у представителей различных семейств пресноводных рыб Северо-Запада России. Наши результаты указывают на относительное сходство в активности фермента у близкородственных видов – атлантического лосося и кумжи (сем. Лососевые), у окуня и судака (сем. Окуневые), а также у леща и плотвы (сем. Карповые). Сходство в активности ферментов у близкородственных видов животных, в том числе и рыб, обусловлено структурным сходством молекул фермента, количеством субъединиц и их специфической ролью в обеспечении каталитических и аллостерических эффектов [Dalziel et al., 2006].

Наблюдаемые межвидовые различия в активности фермента могут быть обусловлены не только таксономической принадлежностью вида, но и их экологическими особенностями. Так, заметного сходства в активности фермента между представителями отряда Сиговые ряпушкой и сигом не установлено. Активность фермента у сига почти вдвое больше, чем у ряпушки (табл. 1). По-видимому, принадлежность этих видов к различным трофо-экологическим группам является более сильным фактором, определяющим уровень активности ЦО. Известно,

Таблица 1. Активность цитохром с-оксидазы в белых мышцах исследованных видов рыб разных возрастных групп, мкмоль/мин/мг белка

Виды рыб	Возраст					
	0+	1+	2+	3+	4+	5+
Морские виды						
Беломорская сельдь	16,26±0,151	17,90±0,14	15,13±0,21	11,90±0,08	10,56±0,09	-
Камбала	9,31±0,20	9,20±0,21	8,63±0,21	7,71±0,13	5,26±0,15	-
Проходные виды						
Атлантический лосось (морская форма)	9,60±0,10	10,51±0,10	9,21±0,19	8,33±0,12	-	-
Кумжа (пресноводная форма)	10,71±0,14	10,98±0,19	9,63±0,18	7,45±0,20	6,40±0,23	-
Пресноводные виды						
Щука	7,34±0,05	7,81±0,12	6,79±0,11	4,50±0,20	3,35±0,13	3,11±0,09
Сиг	8,25±0,11	8,52±0,12	7,96±0,09	5,13±0,15	4,21±0,13	3,51±0,12
Ряпушка	3,80±0,19	4,31±0,19	4,11±0,17	2,87±0,12	2,66±0,20	2,45±0,20
Окунь	7,78±0,11	6,76±0,09	6,93±0,11	4,89±0,16	4,56±0,15	3,75±0,25
Судак	8,14±0,10	7,06±0,10	5,08±0,13	4,81±0,22	3,93±0,10	3,26±0,09
Плотва	3,45±0,09	3,39±0,10	2,76±0,10	2,71±0,13	2,43±0,14	1,74±0,10
Лещ	3,18±0,11	3,72±0,12	3,43±0,12	2,25±0,09	2,31±0,09	2,05±0,15
Колюшка трехиглая	2,80±0,11	3,44±0,09	3,58±0,09	2,93±0,09	2,20±0,13	1,89±0,10

что трофический фактор играет большую роль в развитии специфических особенностей метаболизма. Хищные виды рыб характеризуются более высоким уровнем аэробного обмена, чем растительноядные, что обусловлено их более высокой физической активностью и составом пищи. Переваривание белковой пищи, характеризующейся высоким содержанием липидов, требует высокого уровня потребления кислорода [Шмидт-Ниельсен, 1982], что предопределяет более высокую активность ферментов аэробного обмена. Среди исследованных нами пресноводных видов рыб у хищных видов – щуки, сига, окуня и судака – наблюдается более высокая активность ЦО по сравнению с рыбами со смешанным типом питания или растительноядными – ряпушкой, плотвой, колюшкой.

Важнейшим фактором, определяющим активность ЦО у рыб, является интенсивность дыхания и уровень потребления кислорода. Соответственно, экологические факторы или особенности биологии рыб, которые так или иначе определяют уровень поглощения кислорода, будут оказывать влияние на активность фермента. Один из основных факторов, определяющих уровень потребления кислорода у рыб, – это температура окружающей среды. Известно, что холодолюбивые виды рыб имеют более высокий уровень аэробного обмена и активности соответствующих ферментов. Адаптация к холоду сопровождается увеличением потребления тканями кислорода, изменением структурно-функциональных свойств митохондрий и эффективности действия митохондриальных ферментов [Guderley, 2004; Somero, 2012; White et al., 2012]. Повышение эффективности работы цитохромоксидазы при компенсации температурных эффектов связано с изменением активности (концентрации) фермента. Более высокая концентрация и, соответственно, активность фермента компенсирует низкую скорость реакций метаболизма при низких температурах [Guderley, 2004; O'Brien, 2011; Somero, 2012]. Повышение активности ЦО при холодовой акклимации показано для трески [Speers-Roesch, Ballantyne, 2005; Kraffe, 2007], карпа [Wodtke, 1981] и форели [Bouchard, Guderley, 2003].

Результаты наших исследований подтверждают сказанное. Наиболее высокая активность ЦО среди исследованных видов рыб отмечена у морских видов – обитателей высоких широт – беломорской сельди и камбалы, а также у холодолюбивых проходных видов – атлантического лосося и кумжи (табл. 1). Следует отметить, что одним из механизмов регуляции активности ЦО является изменение уровня экспрессии генов ее регуляторных и каталити-

ческих субъединиц [Lucassen et al., 2003; Guderley, 2004; O'Brien, 2011; Duggan et al., 2011]. В собственных исследованиях на кумже [Meshcheryakova et al., 2012] показано, что холодовая акклимация рыб сопровождается увеличением активности фермента и уровня экспрессии его субъединицы 4 (COX4), которая необходима для сборки фермента, имеет сайт связывания с АТФ и является аллостерическим центром регуляции его активности [Arnold, Kadenbac, 1997].

Сравнительно высокая активность ЦО у исследованных морских рыб (табл. 1) может быть также связана с адаптацией их метаболизма к солёности среды. Известно, что приспособление к обитанию в солёной воде характеризуются повышенными энергетическими затратами для обеспечения регуляции и интенсификации ионного транспорта у рыб. У морских рыб, а также рыб, акклимированных к высокому уровню солёности, наблюдается более высокий уровень потребления кислорода и аэробного энергетического обмена по сравнению с пресноводными рыбами [Yung-Che Tseng, Pung-Pung Hwang, 2008]. При изучении европейского угря *Anguilla anguilla* и сибаса *Dicentrarchus labrax* установлено также, что повышение активности ЦО при адаптации к солёности сопровождается изменением уровня экспрессии генов ее каталитических субъединиц 1 и 3, а также упомянутой выше 4-й субъединицы.

Еще одним важным фактором, определяющим видовую специфику энергетического обмена, и в том числе активность цитохромоксидазы, является уровень двигательной активности вида. Более высокая физическая активность и скорость плавания требуют больших затрат энергии, что определяет высокий уровень всего энергетического метаболизма вида и его аэробной составляющей. Так, например, показано, что скелетные мышцы пелагических видов – морского окуня *Paralabrax clathratus* и пресноводной радужной форели *Salmo gairdneri* – обладают в 2–4 раза большей активностью ферментов энергетического обмена по сравнению с бентосным малоактивным видом рыб – камбалой *Microstomus pacificus* [Sullivan, Somero, 1980]. Режим плавания также оказывает влияние на активность ферментов аэробного синтеза АТФ: на примере колюшки *Gasterosteus aculeatus* и трески *Gadus morhua* продемонстрировано возрастание активности ЦО при увеличении объемов нагрузки [Guderley, 2004]. Согласно нашим результатам, активность цитохром с-оксидазы у нектонного вида – беломорской сельди – в 1,5–2 раза выше, чем у бентосного вида – камбалы (табл. 1). Среди изученных

пресноводных видов рыб отсутствуют бентосные виды, поэтому не было возможности провести аналогичные сравнения.

Возрастные особенности в уровне активности ЦО рыб. Энергетический обмен на разных этапах индивидуального развития имеет свои особенности, связанные с возрастным изменением различных параметров организма в процессе жизнедеятельности. Прежде всего, в разные периоды онтогенеза меняется скорость потребления и аккумуляции энергии. Соотношение этих двух процессов на каждой стадии индивидуального развития характеризует уровень энергетического обмена организма. Так, например, вклад в суммарное потребление энергии такого процесса, как рост на разных стадиях развития, значительно меняется. Другим примером является функция движения, осуществление которой на различных этапах онтогенеза требует неодинаковых затрат [Озернюк, 2000]. В течение ювенильного периода происходит интенсивный линейный и весовой рост рыб. В этот период активно протекают биосинтетические процессы, происходит интенсивный синтез структурных и запасных веществ, что требует большого количества энергии АТФ. В органах и тканях рыб значительно увеличивается содержание углеводов и незастерифицированных жирных кислот, обеспечивающих растущий активный обмен, продолжает повышаться жирность и калорийность организма [Шатуновский, 2001]. Результаты исследования показывают, что все изученные виды рыб имеют наиболее высокую активность ЦО именно в период раннего онтогенеза, в возрасте 0+ и 1+. Незначительные межвидовые различия проявлялись в возрасте, на который приходилось максимальное значение активности фермента: у камбалы, окуня, судака, плотвы – в возрасте 0+, а у сельди, лосося, кумжи, щуки, сига, ряпушки, леща и колюшки – в возрасте 1+. У некоторых видов высокая активность фермента отмечена также и в возрасте 2+. В ходе развития рыб с увеличением их возраста и массы отмечается тенденция снижения уровня аэробного обмена и увеличения степени анаэробного обмена [Goolish, 1991; Moyes, Genge, 2010], что связано с возрастным ухудшением кровообращения тканей и органов и уменьшением двигательной активности особей [Forgan, Forester, 2012]. Наблюдаемая нами возрастная динамика активности цитохромоксидазы подтверждает этот факт – отмечено снижение уровня активности фермента у более старших рыб, независимо от их вида, особенностей биологии и экологии. Уменьшение с возрастом активности ЦО, а также снижение уровня экспрессии генов ее субъединиц и других

белков, вовлеченных в биогенез митохондрий, показано на примере животных различных таксонов – крыс, собак, приматов [Navarro, 2004]. Связывают это с возрастным ухудшением кровоснабжения органов и тканей, замедлением процессов роста, уменьшением двигательной активности особей, что приводит к снижению уровня потребления кислорода.

Половые различия в активности ЦО у некоторых видов рыб. Половые различия в активности ЦО изучали на примере беломорской сельди, кумжи, плотвы, ряпушки и сига (табл. 2). Как показывают результаты, половые особенности в активности цитохромоксидазы имеют видовую и возрастную специфику. Известно, что в течение ювенильного периода процессы дифференцировки и первичного роста половых клеток не связаны со значительными затратами пластических и энергетических веществ [Шатуновский, 2001]. Генеративный обмен, как форма пластического обмена, в этот период не играет существенной роли в организме. Большая часть образующейся энергии в этот период тратится на синтез структурных веществ, обеспечивающих процессы соматического роста. Видимо, поэтому у всех пяти видов исследованных рыб в возрасте 0+ и 1+ достоверные половые различия отсутствовали.

Таблица 2. Активность цитохром с-оксидазы в мышцах самцов и самок некоторых исследованных видов рыб, мкмоль/мин/мг белка

Виды рыб	Возраст	Самцы	Самки
Беломорская сельдь	2+	10,67 ± 0,25 n = 26	21,56 ± 0,30 * n = 30
	3+	9,23 ± 0,19 n = 27	14,48 ± 0,25 * n = 35
Кумжа (пресноводная форма)	2+	9,30 ± 0,29 N = 10	10,46 ± 0,28 n = 11
	3+	6,90 ± 0,09 n = 10	9,70 ± 0,08 * n = 10
	4+	5,90 ± 0,30 n = 9	6,70 ± 0,28 * n = 8
Плотва	2+	2,28 ± 0,10 n = 24	3,20 ± 0,23 * n = 28
	3+	2,21 ± 0,15 n = 18	3,04 ± 0,18 * n = 20
	4+	2,53 ± 0,19 n = 15	2,32 ± 0,28 n = 15
Сиги	2+	7,97 ± 0,14 n = 16	7,91 ± 0,14 n = 12
	3+	5,38 ± 0,20 n = 10	5,03 ± 0,20 n = 14
	4+	4,29 ± 0,45 n = 14	4,08 ± 0,45 n = 13
Ряпушка	2+	3,80 ± 0,22 n = 18	4,58 ± 0,19 * n = 18
	3+	2,41 ± 0,20 n = 15	3,50 ± 0,18 * n = 16
	4+	2,30 ± 0,24 n = 15	2,95 ± 0,24 n = 17

* – различия достоверны при p < 0,05

В конце ювенильного периода начинается подготовка к переходу в следующий период развития, в пределах которого достигается половая зрелость. Непосредственно в год достижения половой зрелости скорость линейного роста у рыб замедляется, так как значительная часть ассимилированной пищи используется не на прирост белка, а на отложение жира. В период достижения половой зрелости в систему общего обмена включается генеративный обмен. С этого времени в организме в первую очередь обеспечиваются оптимальные метаболические условия для роста и развития гонад. Как показывают результаты исследования, достоверные различия в активности цитохромоксидазы между самцами и самками некоторых видов рыб начинают проявляться к моменту достижения ими половой зрелости. Для беломорской сельди, кумжи и плотвы различия появляются в возрасте 2+, сохраняются у трехлетних рыб, а в возрасте 4+ они уже слабо выражены. У сига и ряпушки достоверных половых различий в активности фермента не было обнаружено. Следует отметить, что у видов с наблюдавшимися половыми различиями наибольшую активность цитохромоксидазы имеют самки, это свидетельствует о больших затратах энергии при созревании икры. Наиболее выраженные различия между самцами и самками показаны для беломорской сельди, что, вероятно, связано со специфическими особенностями энергетического обмена этого вида рыб, обитающего в условиях солёности и относительно низких температур.

Выводы

1. Установлено, что уровень активности цитохромоксидазы одновозрастных рыб определяется различными факторами – таксономическим положением вида, особенностями его биологии и экологии. Наблюдается относительное сходство в активности фермента у близкородственных видов – атлантического лосося и радужной форели (сем. Лососевые), у окуня и судака (сем. Окуневые), а также у леща и плотвы (сем. Карповые). Наиболее высокая активность ЦО характерна для морских видов рыб – беломорской сельди и камбалы, а также холодолюбивых видов рыб – атлантического лосося и кумжи.

2. Установлена одинаковая тенденция возрастных изменений в активности фермента для всех изученных видов: максимальные значения показателя наблюдаются в возрасте 0+, 1+, у более старших возрастных групп активность фермента постепенно снижается.

3. Выявлены достоверные половые различия в активности фермента у беломорской сельди, кумжи, ряпушки и плотвы в возрасте,

соответствующем половому созреванию (2+ и 3+), при этом активность фермента у самок была выше, чем у самцов.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта Президента РФ НШ–1642.2012.4, проекта РФФИ № 11-04-00167_а, проектов ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 гг.» (соглашение № 8050 и г. к. 14.740.11.1034), программы фундаментальных исследований Президиума РАН на 2012–2014 гг. «Живая природа» и программы фундаментальных исследований ОБН РАН на 2012–2014 гг. «Биоресурсы».

Авторы выражают глубокую благодарность сотрудникам лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных ИБ КарНЦ РАН д. б. н. А. Е. Веселову, д. б. н. О. П. Стерлиговой, д. б. н. Н. В. Ильмасту и к. б. н. Д. С. Савосину за помощь в сборе материала для исследования.

Литература

Новиков Г. Г. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 296 с.

Озернюк Н. Д. Биоэнергетика онтогенеза. М.: Изд-во МГУ. 2000.

Сравнительная физиология животных: в 3-х томах / Edited by С. Ladd Posser; Пер. с англ. под ред. Т. М. Турпаева. 1977. М.: Мир. Т. 1. 608 с.

Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР. 1959. 162 с.

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.

Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных: прикосновение и среда. 1982. М.: Мир. 416 с.

Arnold S., Kadenbach B. Cell respiration is controlled by ATP, an allosteric inhibitor of cytochrome c oxidase // Eur. J. Biochem. 1997. Vol. 249, N 1. P. 350–354.

Bouchard P., Guderley H. Time course of the response of mitochondria from oxidative muscle during thermal acclimation of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // J. Exp. Biol. 2003. Vol. 206 (Pt 19). P. 3455–3465.

Bremer K., Moyes C. D. Origins of variation in muscle cytochrome c oxidase activity within and between fish species // J. Exp. Biol. 2011. Vol. 214. P. 1888–1895.

Carr H. S., Winge D. R. Assembly of cytochrome c oxidase within the mitochondrion. Acc. Chem. Res // 2003. Vol. 36. P. 309–316.

Dalziel A. C., Moyes C. D., Fredriksson E., Loughheed S. C. Molecular evolution of cytochrome c oxidase in high-performance fish (teleostei: Scombroidei) // J. Mol. Evol. 2006. Vol. 62, N 3. P. 319–331.

Duggan A. T. Coordination of cytochrome c oxidase gene expression in the remodelling of skeletal muscle / A. T. Duggan, K. M. Kocha, C. T. Monk, K. Bremer, C. D. Moyes // J. Exp. Biol. 2011. Vol. 214. P. 1880–1887.

Forgan L. G., Forster M. E. Oxygen dependence of metabolism and cellular adaptation in vertebrate muscles: a review // J. Comp. Physiol. B. 2012. Vol. 182, N 2. P. 177–188.

Goolish E. M. Aerobic and anaerobic scaling in fish // Biological Reviews. 1991. Vol. 66. P. 33–56.

Guderley H. Metabolic responses to low temperature in fish muscle. // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 2004. Vol. 79, N 2. P. 409–427.

Kadenbach B., Arnold S. A second mechanism of respiratory control // FEBS Lett. 1999. Vol. 447. P. 131–134.

Kadenbach B., Huttemann M., Arnold S., Lee I., Bender E. Mitochondrial energy metabolism is regulated via nuclear-coded subunits of cytochrome c oxidase // Free Radical Biology & Medicine. 2000. Vol. 29. P. 211–221.

Kraffe E., Marty Y., Guderley H. Changes in mitochondrial oxidative capacity during thermal acclimation of rainbow trout: roles of membrane proteins, phospholipids and its fatty acid composition // J. Exper. Biology. 2007. Vol. 210. P. 149–165.

Little A. G., Kocha K. M., Loughheed S. C., Moyes C. D. Evolution of the nuclear-encoded cytochrome oxidase subunits in vertebrates // Physiol. Genomics. 2010. Vol. 42. N 1. P. 76–84.

Little A. G., Loughheed S. C., Moyes C. D. Evolution of mitochondrial-encoded cytochrome oxidase subunits in endothermic fish: the importance of taxon-sampling in codon-based models // Mol. Phylogenet. Evol. 2012. Vol. 63, N 3. P. 679–684.

Lucassen M., Schmidt A., Eckerle L. G., Pörtner H. O. Mitochondrial proliferation in the permanent vs. temporary cold: enzyme activities and mRNA levels in Antarctic and temperate zoarcid fish // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2003. Vol. 285. P. 1410–1420.

Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Nemova N. N. Mitochondrial lactate oxidation: mechanism and importance at the temperature adaptation // Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology. 2012. Vol. 163 A, N 1. Supplement. P. 5–6.

Montecucco C., Schiavo G., Bacci B., Bisson R. Isolation and characterization of cytochrome c oxidase from bird and fish heart mitochondria // Comp. Biochem. Physiol. B. 1987. Vol. 87, N 4. P. 851–856.

Moyes C. D., Genge C. E. Scaling of muscle metabolic enzymes: an historical perspective // Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol. 2010. Vol. 156, N 3. P. 344–350.

Navarro A. Mitochondrial enzyme activities as biochemical markers of aging // Mol. Aspects Med. 2004. Vol. 25, N 1–2. P. 37–48.

O'Brien K. M. Mitochondrial biogenesis in cold-bodied fishes // J. Exp. Biol. 2011. Vol. 214. P. 275–285.

Smith L. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase // Methods in Biochem. Analysis. 1995. Vol. 2. P. 427–434.

Somero G. N. The physiology of global change: linking patterns to mechanisms // Ann Rev. Mar. Sci. 2012. N 4. P. 39–61.

Speers-Roesch B., Ballantyne J. S. Activities of antioxidant enzymes and cytochrome c oxidase in liver of Arctic and temperate teleosts // Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol. 2005. Vol. 140, N 4. P. 487–494.

Sullivan K. M., Somero G. N. Enzyme activities of fish skeletal muscle and brain as influenced by depth of occurrence and habits of feeding and locomotion // Mar. Biol. 1980. Vol. 60. P. 91–99.

White C. R., Alton L. A., Frappell P. B. Metabolic cold adaptation in fishes occurs at the level of whole animal, mitochondria and enzyme // Proc. Biol. Sci. 2012. Vol. 279, N 1734. P. 1740–1747.

Wodtke E. Temperature adaptation of biological membranes. Compensation of the molar activity of cytochrome c oxidase in the mitochondrial energy-transducing membrane during thermal acclimation of the carp (*Cyprinus carpio* L.) // Biochim. Biophys. Acta. 1981. Vol. 640, N 3. P. 710–720.

Yung-Che Tseng, Pung-Pung Hwang. Some insights into energy metabolism for osmoregulation in fish // Comp. Biochem. And Physiol., Part C. 2008. Vol. 148, P. 419–429.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Мещерякова Ольга Владимировна

и.о. зав. лаб. экологической биохимии, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: mesch@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 571879

Чурова Мария Викторовна

мл. научный сотрудник лаб. экологической биохимии, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: mchurova@yandex.ru
тел.: (8142) 571879

Немова Нина Николаевна

директор, чл.-корр. РАН, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: nemova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 783615

Meshcheryakova, Olga

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: mesch@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 571879

Churova, Maria

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: mchurova@yandex.ru
tel.: (8142) 571879

Nemova, Nina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: nemova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 783615