

ОСОБЛИВОСТІ ЕНЕРГОЗАБЕЗПЕЧЕННЯ ТКАНИН КОРОПА ЗВИЧАЙНОГО *CYPRINUS CARPIO* L. ЗА ДІЇ ПІДВИЩЕНОЇ ТЕМПЕРАТУРИ ВОДИ

В. М. МАРЦЕНЮК

О. С. ПОТРОХОВ, доктор біологічних наук, старший науковий співробітник

О. Г. ЗІНЬКОВСЬКИЙ, кандидат біологічних наук, старший науковий
співробітник

відділ біології відтворення риб Інституту гідробіології НАН України

E-mail: wmarzenuk@gmail.com

Анотація. Досліджено особливості енергозабезпечення різних тканин коропа за дії підвищеної температури води. Установлено, що процеси енергоутворення та енергозатрати за несприятливого температурного чинника у тканинах м'язів, зябер та печінки цього виду риб характеризуються різною інтенсивністю. У м'язах та зябрах уміст аденілових нуклеотидів за температури 26°C різко знижується, натомість у печінці зміна значень цих показників не настільки помітна. Співвідношення АТФ:АДФ:АМФ із поступовим підвищенням температури від 24°C до 34°C майже у всіх досліджених тканинах порушується в бік збільшення частки АМФ. Що стосується аденілатного енергетичного заряду, то отримані результати можуть свідчити про інактивацію розпаду АТФ, а також про включення організмом коропа компенсаторних механізмів, спрямованих на запобігання зниженню рівня енергетичного забезпечення тканин. Значення основних біоенергетичних коефіцієнтів у відповідних тканинах за температури 26°C також знижуються, проте при подальшому підвищенні температури до 34°C різниця порівняно з контролем зменшується, що може свідчити про розвиток адаптації до несприятливого чинника. У роботі показано залежність перебігу реакцій енергетичного обміну, а саме обміну аденілатів, у тканинах коропа від коливального режиму підвищеної температури води. Отримані дані вказують на різний ступінь енергозабезпечення тканин одного організму за нетипових умов.

Ключові слова: аденілати, нуклеотиди, АТФ, АДФ, АМФ, макроерги, енергетичний обмін, короп, тканини.

Актуальність. Температура – один із найважливіших абіотичних чинників як наземного, так і водного середовища. Її зміна впливає не лише на швидкість протікання хімічних реакцій, але й визначає загальний фізіологічний стан організму [2, 5]. Цей чинник в останні десятиліття став особливо визначальним, адже, за даними доповіді Міжнародної групи експертів з питань зміни клімату, середня температура повітря над суходолом за останні сто років зросла на $0,74 \pm 0,18^\circ\text{C}$ [7].

Живі організми – це відкриті термодинамічні системи, функціонування яких потребую постійного притоку речовин та енергії. Тому кліматичні зміни,

які спостерігаються протягом останнього століття, змушують живі організми формувати компенсаторні механізми до дії несприятливого чинника [5, 11]. Обмеження надходження поживних речовин, різного роду біотичні, абіотичні й антропогенні чинники призводять до реорганізації фізіологічних та біохімічних процесів в організмі, тим самим порушуючи компенсаторну спрямованість основних метаболічних механізмів.

Установлено, що підвищення температури води спричинює порушення енергетичного обміну у тканинах риб, стимулює мобілізацію всіх енергетичних ресурсів клітини, органа або системи органів, а також може бути однією із причин інтенсифікації енергопродукування з наступним розвитком енергодефіциту. Останнє призводить до зниження швидкості окиснення субстратів мітохондрій, роз'єднання окисного фосфорилування та генерування активних форм кисню [8, 9, 10].

Енергетичні процеси в різних тканинах одного організму мають свої особливості. За однакових умов в одних тканинах організму може спостерігатися поступове підвищення активності клітинних біоенергетичних процесів як у сфері енергопродукування, так і в реакціях з використанням енергії, а в інших можуть активуватися зворотні процеси [2, 11, 13]. Енергетичний стан клітин, як відомо, визначається концентраціями АТФ, АДФ, АМФ, сумарною концентрацією аденілових нуклеотидів, їхнім співвідношенням і контролюється енергетичним зарядом [9, 11]. Проте для глибшого розуміння біоенергетичних процесів, що відбуваються в організмі риб, також розраховують значення індексу фосфорилування, коефіцієнта порівняння, термодинамічного контролю дихання та енергетичного потенціалу клітини. Параметри цих показників тісно пов'язані між собою, адже великою мірою залежать від вмісту та співвідношення вищезазначених аденілатів. Також не менш важливу роль при дослідженні цих показників відіграє кількість неорганічного фосфору, утвореного внаслідок відповідних метаболічних процесів [5, 10, 12].

Аналіз останніх досліджень та публікацій. Чимало вітчизняних та зарубіжних вчених вивчали вплив температури на фізіолого-біохімічний стан гідробіонтів. Особливої уваги заслуговують роботи останніх декількох років. Зокрема, вплив астатичності температури на ріст і розвиток риб висвітлює А. С. Константинов. Подібною проблематикою характеризуються статті В. А. Власова. Не менш цікавими є дослідження В. К. Голованова, у яких автор розкриває механізми розвитку термостійкості у риб [2]. У роботах F. Seebacher та M. Jobling також досліджується температурний вплив на живі організми [12, 13]. Проте біоенергетичні зміни за згаданих умов у риб дослідженні недостатньо.

Метою роботи було встановити вміст і співвідношення аденілових нуклеотидів у тканинах коропа за дії температури води, яка перевищує кліматичні норми, а також установити значення основних біоенергетичних коефіцієнтів у відповідних тканинах за таких умов.

Матеріали та методи дослідження. Дослідження проведено у червні 2017 р. на дворічках коропа звичайного *Cyprinus carpio* L. на Білоцерківській експериментальній гідробіологічній станції Інституту гідробіології НАН України. Риб поміщали в експериментальні акваріуми об'ємом 75дм³, наповнені водою з р. Рось, яка змінювалась 1 раз на 3 доби, облаштовані системою нагрівання та аерації. Умови перебування риб були такі: 5

експериментальних акваріумів, у яких вода протягом дня поступово нагрівалася до 26°C, 28°C, 30°C та максимальної температури 34°C, а на ніч нагрівачі вимикались, що знижувало температуру води в кожному акваріумі на 2°C, 4°C, 6°C та 7-8°C відповідно. Контролем слугував акваріум із температурою 24°C, у якому цей параметр підтримувався постійно (без коливань). Уміст розчиненого у воді кисню підтримувався в межах $5,5 \pm 0,9 \text{ мг/дм}^3$ (з підвищенням температури вміст кисню у воді дещо знижувався), рН – $7,0 \pm 0,2$. Період аклімації риб становив 14 діб, що є достатнім для формування адаптивної відповіді на дію стрес-чинника. Коропа під час експерименту годували комбікормом.

Після 14-добової аклімації риб відбирали тканини зябер і м'язів та в подальшому їх гомогенізували. Визначали концентрації АТФ, АДФ і АМФ у тканинах відповідних органів методом висхідної одномірної тонкошарової хроматографії на силікагелевих пластинках «Sorbfil» з використанням системи розчинників: 1,4-діоксан, ізопропанол, аміак, вода у співвідношенні (4:2: 1:4).

Наважку кожного органа ($0,50 \pm 0,05$ г) змішували з однаковим об'ємом 0,6Н тетрахлорної кислоти. Потім суміш центрифугували при 4000об./хв протягом 10хв і відбирали 0,5мл супернатанту, який нейтралізували змішуванням з 0,06мл 2М розчину K_2CO_3 . Прозорий надосадовий розчин наносили в кількості 0,03мл на пластинку для хроматографії. Хроматографували протягом 60–90хв. Плями нуклеотидів детектували під ультрафіолетовим світлом та елюювали їх із пластин 3мл 0,1Н соляної кислоти протягом 30 хв. Елюат спектрофотометрували за $\lambda = 260$ нм.

Показники, що характеризують стан енергетичного обміну, розраховували за формулами: аденілатний енергетичний заряд (ЕЗ) – $(\text{АТФ} + 1/2 \text{АДФ}) / (\text{АТФ} + \text{АДФ} + \text{АМФ})$; енергетичний потенціал (ЕП) – $\text{ЕП} = \text{АТФ} / \text{АДФ}$; індекс фосфорилування (ІФ) за співвідношенням $(\text{АТФ} / \text{АДП} + \text{P}_i)$; термодинамічний контроль дихання (ТДК) – $(\text{АДФ} / \text{АМФ})$; коефіцієнт порівняння (Кп) – $((\text{АТФ} + \text{АМФ}) / \text{АДФ})$ [8, 9, 10]. Також розраховували відсоткове співвідношення аденілових нуклеотидів у тканинах коропа. Кількість неорганічного фосфору визначали за методом [1].

Статистичне оброблення даних проводили з використанням програм Statistica 10.0 та програми Excel із пакета Microsoft Office.

Результати дослідження. У результаті досліджень встановлено, що вміст аденілових нуклеотидів та їхнє співвідношення у різних тканинах риб значною мірою залежать від температурного режиму води, зокрема від його астатичності. Так, за температури 26°C у м'язах коропа виявлено зниження вмісту АТФ у 2,53 разу відносно контролю (рис. 1), та зниження суми аденілатів у 1,88 разу (рис. 2) щодо контролю. Такі зміни відобразились і на співвідношенні основних компонентів аденілатної системи, а саме супроводжувалися підвищенням частки АДФ і АМФ (на 11%) у м'язах риб порівняно із співвідношенням у контролі, що свідчить про порушення метаболізму аденілатів. Наступні дослідні групи коропа, які витримувалися в умовах температурного режиму 28°C, 30°C та 34°C, характеризувалися також зниженням вмісту АТФ, АДФ та АМФ порівняно з контролем, але не настільки значним, як за попередньої температури (рис. 1).

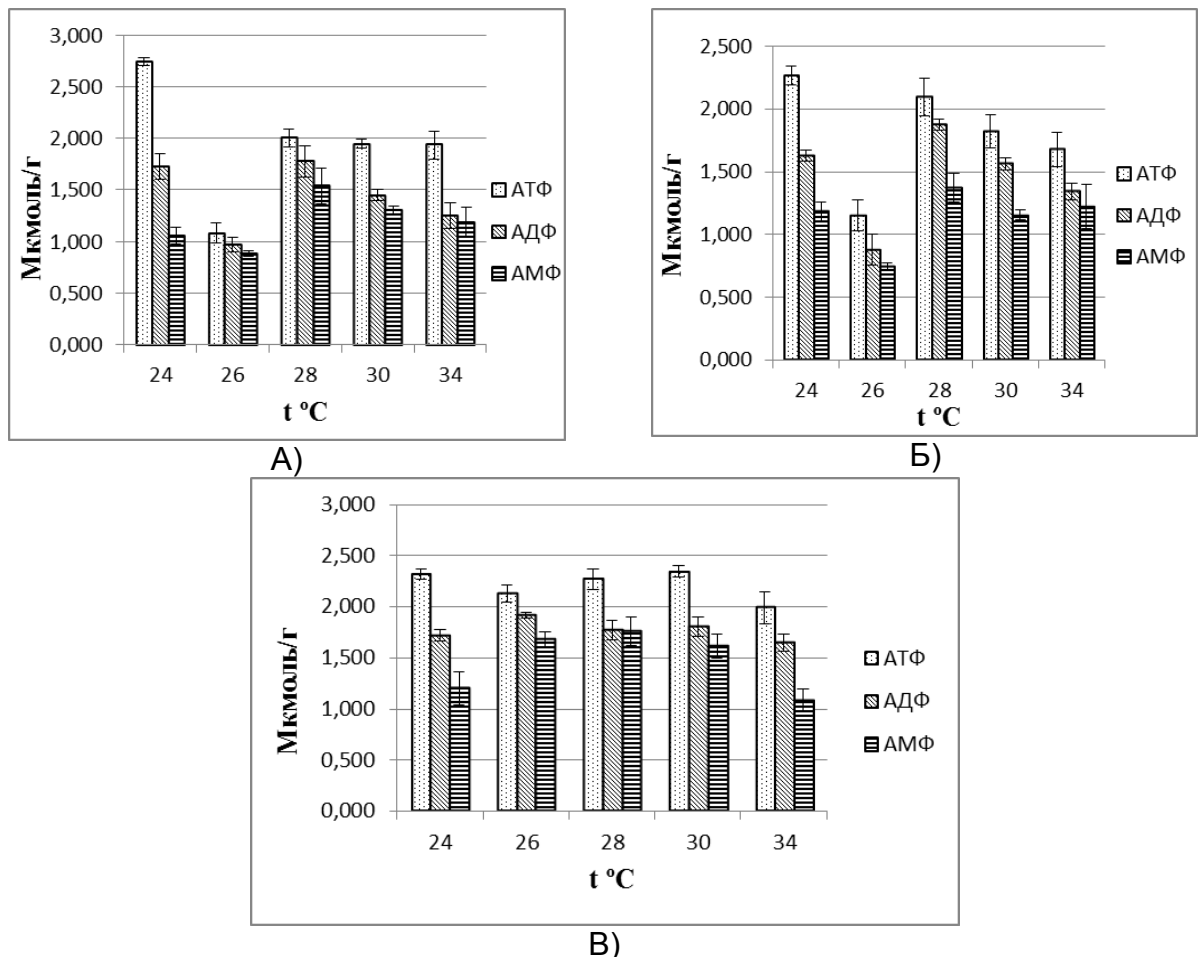


Рис. 1. Вміст аденілових нуклеотидів у м'язах (А), зябрах (Б) та печінці (В) коропа за дії підвищеної температури води ($M \pm m$, $n=5$)

Окрім цього, спостерігалась тенденція до поступового зниження частки АДФ та АМФ починаючи від температури 28°C та майже стала кількість АТФ у м'язах коропа, що за температури 34°C мали співвідношення АТФ:АДФ:АМФ – 44%:29%:27% (рис. 3). Сумарний уміст нуклеотидів за цих умов знижувався та за температури 34°C був нижчим від контролю у 1,24 разу (рис. 2). Можна припустити, що відповідні зміни спричинено сповільненням катаболічних процесів у метаболізмі аденілатів, а також пригніченням окислювального фосфорилування [5, 6]. Також причиною може бути порушення утилізації основного макроерга (АТФ). У зябрах коропа за температури 26°C спостерігається також вірогідне зниження вмісту АТФ, АДФ і АМФ, відповідно, у 1,96, 1,85 та 1,58 разу відносно контрольного значення (рис. 1). За температури 28°C різниця в концентрації АТФ дещо менша (в 1,08 разу менше відносно контролю), а в діапазоні температур 28-34°C помітне поступове зниження концентрацій аденілатів у зябрах коропа. Для нормального функціонування клітин тканини істотним є не стільки абсолютний вміст аденілових нуклеотидів, а їхнє співвідношення [4]. Що стосується відсоткового співвідношення макроергів у тканині, то за температури 28°C спостерігається незначне підвищення вмісту АДФ, що становить 35,1% від загального вмісту аденілатів у зябрах проти 31,6% у контролі (рис. 3). Також за температури 28°C встановлено незначну

тенденцію до збільшення сумарного вмісту аденілових нуклеотидів щодо контрольного значення (рис. 2).

Серед можливих причин зниження вмісту АТФ у м'язах та зябрах коропа за підвищеного температурного режиму можна припустити підсилення інтенсивності енергозалежних процесів у тканинах і обмеження швидкості окислювального фосфорилування в мітохондріях [5, 8, 13]. Часто згідно з науковими даними це порушення пов'язане з роз'єднанням окислювального фосфорилування за рахунок стимуляції перекисного окиснення ліпідів у клітині [3, 5, 11].

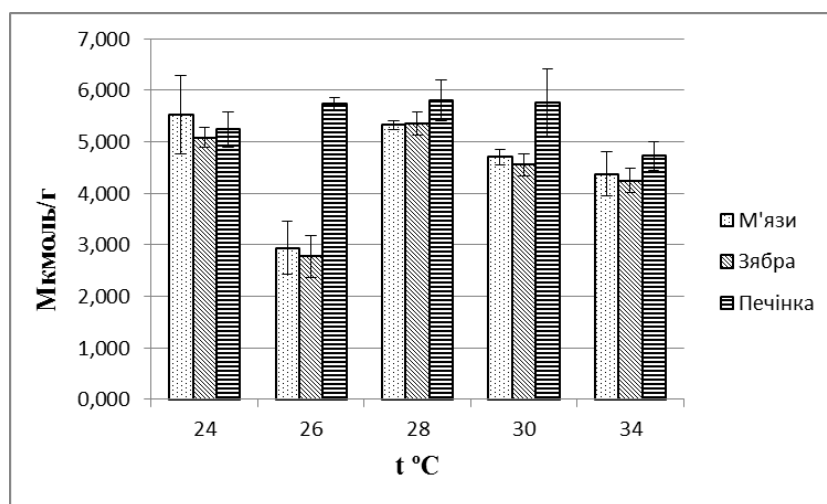


Рис. 2. Сумарний уміст аденілових нуклеотидів (АТФ+АДФ+АМФ) у тканинах коропа за дії підвищеної температури води ($M \pm m$, $n=5$)

Також з аналізу характеру змін у співвідношенні макроергічних речовин можна зробити висновок, що відбувається розвиток адаптивних реакцій організму до несприятливих чинників середовища існування, оскільки незначне підвищення температури води на 2°C порівняно з контролем зумовлює первинні зміни у вмісті та співвідношенні аденілатів (вірогідне зниження всіх значень), а також розвивається залежність зазначених показників від подальшого підвищення температури [2, 5, 12].

У гепатоцитах коропа за температури 26°C спостерігається достовірне зниження вмісту АТФ у 1,10 разу відносно контролю та підвищення вмісту АДФ та АМФ у 1,11 та 1,40 разу, відповідно, відносно контрольного значення. При цьому спостерігається порушення у співвідношенні аденілатів за цієї температури, а саме АТФ:АДФ:АМФ – 37,1%:33,4%:29,3% проти 44,2%:32,8%:22,9% у контролі (рис. 3). За температури 28°C частки АДФ і АМФ у печінці коропа стали майже однаковими (30,5%:30,3%). Незначне посилення синтезу АТФ у аденілаткіназній реакції підтверджується тенденцією до підвищення вмісту АТФ за температури 30°C, проте незначна різниця у співвідношенні АДФ:АМФ – 31,3%:27,9% свідчить про переважання енергозатратних процесів над енергопродукуванням. За температури 34°C вміст усіх аденілатів вірогідно знижувався.

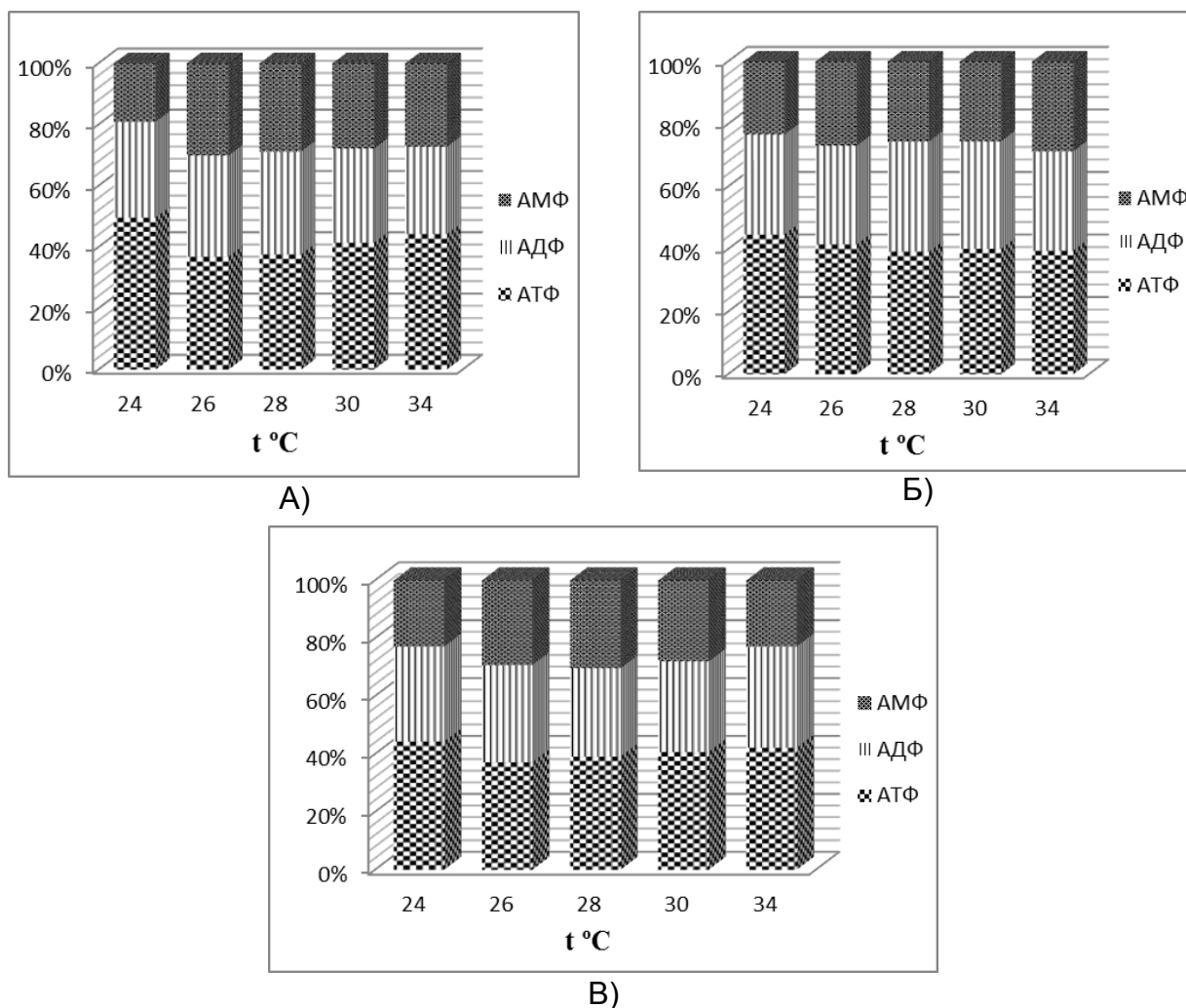


Рис. 3. Співвідношення аденілових нуклеотидів (АТФ+АДФ+АМФ) у тканинах коропа за дії підвищеної температури води ($M \pm m$, $n=5$)

Здатність клітини виконувати енергозалежні процеси (наприклад, транспорт іонів, біосинтез білка) визначається величиною аденілатного енергетичного заряду (ЕЗ) [8, 9, 10]. Перерозподіл між АТФ, АДФ і АМФ визначає зміни цього показника. Збільшення ЕЗ спричинює активацію ферментів, які утилізують АТФ з утворенням АДФ або АМФ та інактивацію реакцій протилежного характеру. Зменшення енергетичного заряду, навпаки, супроводжується активацією синтезу АТФ та інактивацією розпаду [3, 13]. Величина енергетичного заряду підтримується на постійному рівні завдяки збереженню рівноваги між АТФ, АДФ і АМФ [10, 11, 12].

Нами встановлено, що у м'язах коропа, відповідно до вищезгаданого вмісту аденілатів, за температури 26°C відбувається вірогідне зниження значення ЕЗ у 1,26 разу відносно контролю (рис. 4). У подальшому в діапазоні температур 28-34°C спостерігалось незначне зростання ЕЗ, проте його значення залишилось нижчим за контроль (у 1,12 разу за температури 34°C). Подібні зміни значення ЕЗ можуть бути спричинені порушенням рівноваги між АТФ, АДФ та АМФ у бік зростання частки АМФ за відсутності змін вмісту АТФ [5, 10, 13].

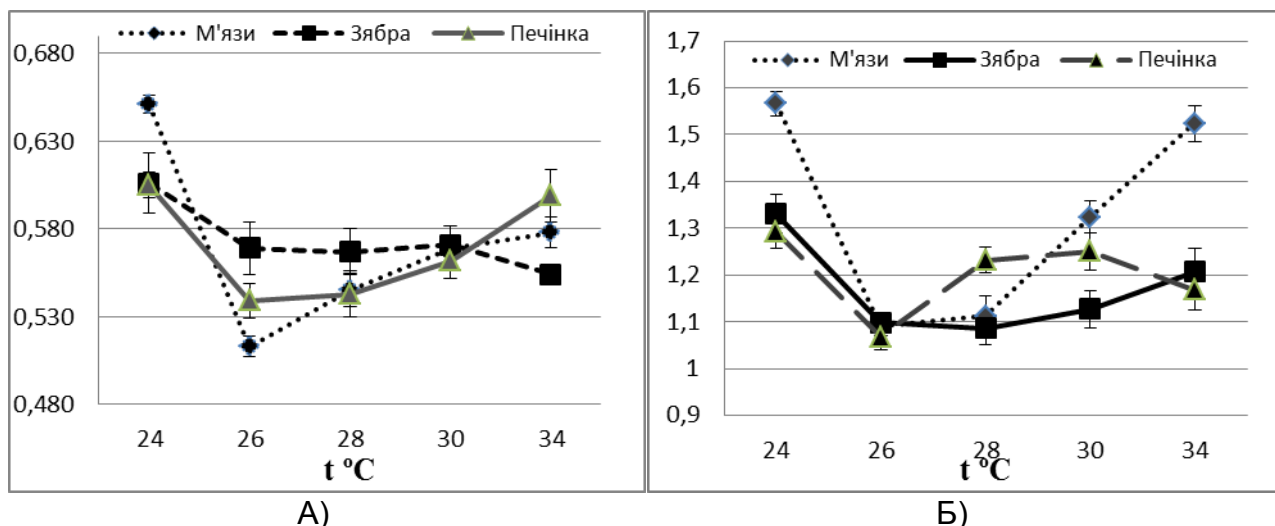


Рис. 4. Динаміка значень аденілатного енергетичного заряду (А) та індексу фосфорилювання (Б) у тканинах коропа за дії підвищеної температури води ($M \pm m$, $n=5$)

У зябрах коропа помітне поступове зниження значення енергетичного заряду. За температури 34°C ЕЗ дорівнював 0,55, що на 9% менше за контроль. Оскільки інтенсифікації утворення АТФ у зябрах коропа не спостерігалось, то отримані результати можуть свідчити про інактивацію розпаду АТФ. У подальшому такі зміни можуть призвести до виникнення енергодефіциту в організмі коропа [5].

Цікаво, що в гепатоцитах коропа спостерігалось незначне поступове зростання ЕЗ в діапазоні 26-34°C при зниженні вмісту всіх аденілатів за максимальної температури. З огляду на значення показника енергетичного заряду в характеристиці рівня енергетичного забезпечення тканини можна припустити, що збільшення швидкості утилізації аденілових нуклеотидів при підвищенні температури супроводжується запуском компенсаторних механізмів, спрямованих на запобігання зниженню рівня енергетичного забезпечення гепатоцитів [9, 12, 13]. Особливого значення серед них в умовах температурної стимуляції енергозалежних процесів, очевидно, набуває підсилення аденілаткіназної реакції та підвищення швидкості утилізації АМФ у 5'-нуклеотидазному шляху, спряженим з утворенням аденозину [10].

Не менш важливим при дослідженні біоенергетичного стану організму є значення індексу фосфорилювання (ІФ) [3, 4, 9, 10]. Особливо важливо проаналізувати динаміку цього показника, оскільки він визначає здатність клітини синтезувати АТФ із АДФ і неорганічного фосфору. Також цей показник являє собою співвідношення «діючих мас», вказуючи на інтенсивність фосфорилювання [5, 6].

Установлено, що у м'язах і печінці коропа мінімальне значення ІФ було за температури 26°C, а у зябрах – за температури 28°C. Також у м'язах у діапазоні температур 28-34°C спостерігалось вірогідне зростання значення ІФ, що за максимальної температури становило 1,52 (майже дорівнювало контролю) (рис. 4). У зябрах коропа теж спостерігається подібна закономірність, проте виражена меншою мірою. У печінці відбувається незначне зростання значення ІФ за температури 28 і 30°C, проте воно

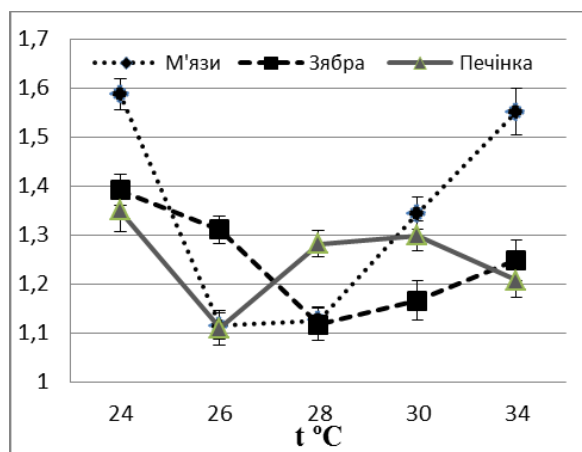
залишилось меншим за контроль. Можна зробити висновок, що найбільш інтенсивні процеси фосфорилювання при пристосуванні коропа до підвищених температур води відбуваються у м'язах та трохи повільніше у печінці.

Для глибшого розуміння процесів енергетичного обміну використовують також коефіцієнт порівняння (K_p), що показує співвідношення прямої та зворотної реакції перетворення АДФ [4, 8]. У м'язах і зябрах коропа було встановлено достовірне зниження значення K_p за температури 26°C у 1,76 та 1,57 разу відповідно (рис. 5).

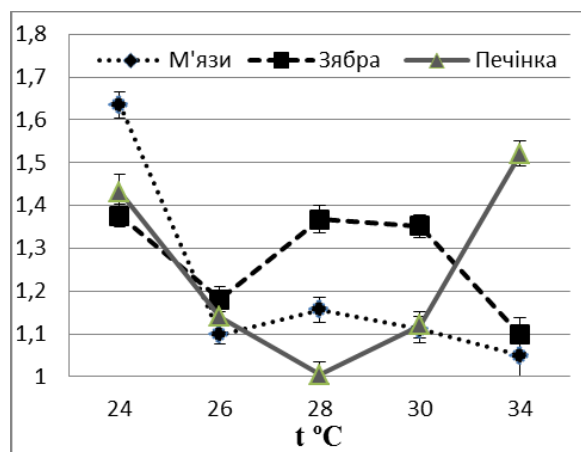
За температури 28°C помітно підвищення значення цього показника, проте воно залишилось нижчим від контролю у м'язах і в зябрах на 14,7 та 6,4% відповідно. У печінці коропа за температур 28 та 30°C значення K_p незначно зросло (на 7,7 та 7,6% відносно контролю), а за максимальної температури знизилось у 1,15 разу щодо контролю (рис. 5). Очевидно, що з підвищенням температури у досліджуваних органах коропа спостерігається порушення прямої реакції перетворення АДФ, що протікає з перевагою синтезу АТФ над його розпадом [3, 5, 12]. Відповідно, тривала дія подібного несприятливого чинника може призвести до граничної межі енергетичного дисбалансу в організмі коропа.

Також нами визначено співвідношення АТФ/АДФ (енергетичний потенціал клітини), що свідчить певною мірою про швидкість мітохондріального дихання у тканинах організму [5, 8, 9].

У результаті дослідження встановлено, що у м'язах та печінці коропа мінімальне значення ЕП було за температури 26°C (на 45% менше за контроль), а в зябрах – за температури 28°C (на 25% менше за контроль). Подальша зміна значень цього показника у тканинах відбувалася подібно до зміни ІФ. Так, у м'язах коропа в діапазоні температур 28-34°C зафіксовано тенденцію до зростання ЕП, який за максимальної температури становив 1,55, що є близьким до контролю значенням (рис. 5). У печінці коропа незначне зростання ЕП спостерігалось за температур 28 та 30°C, проте порівняно з контролем такі зміни слабо виражені, як і значення ІФ. Можна зробити висновок, що за дії підвищеної температури води у тканинах коропа запускаються компенсаторні механізми, спрямовані на відновлення енергетичного гомеостазу організму, про що свідчать отримані дані енергетичного потенціалу тканин коропа [3, 5, 8, 9, 10].



А)



Б)

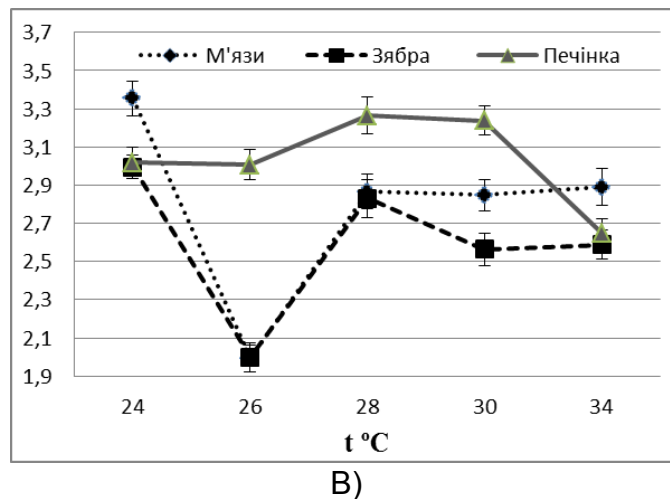


Рис. 5. Динаміка значень енергетичного потенціалу (А), термодинамічного контролю дихання (Б) та коефіцієнта порівняння (В) у тканинах коропа за дії підвищеної температури води ($M \pm m$, $n=5$)

Термодинамічний контроль дихання (ТДК) – це показник, що вказує на залежність швидкості дихання не від концентрації окремих компонентів аденілнуклеотидної системи, а від стану фосфорилювання [3, 5, 6]. Установлено, що у м'язах коропа величина ТДК за температури 34°C менша за контроль на 35%. При цьому початкове зниження значення показника спостерігалось вже за температури 26°C (на 32% менше від контролю). У зябрах коропа значення показника також було мінімальним за максимальної температури – 1,09, що на 21% менше за контроль. Цікаво, що після зменшення значення ТДК у печінці коропа у 1,4 разу щодо контролю за температури 28°C у подальшому спостерігалось зростання значення цього показника до 1,52, що на 8,6% більше за контроль. З отриманих результатів можна зробити висновок, що метаболізм аденілатів, а саме функціонування фосфорилювання у гепатоцитах коропа, більш адаптований до підвищення температури навколишнього середовища, ніж у інших тканинах [5, 9].

Таким чином, із підвищенням температури води в коропа простежується тенденція до розвитку дисбалансу в системі АТФ-АДФ-АМФ із переважанням енергоспоживаючих процесів у тканині. У відповідь на це в його організмі запускаються компенсаторні механізми, спрямовані на поліпшення протікання енергосинтезуючих реакцій у мітохондріях, шляхом нормалізації концентрацій всіх компонентів аденілової системи та відновлення основних показників енергетичного обміну [10, 11, 13].

Висновки і перспективи. За дії підвищеної температури на організм коропа встановлено низку відмінностей у енергетичному забезпечення його тканин. Характерно, що за цих умов у м'язах, зябрах та печінці коропа переважає розвиток енергодефіциту над енергопродукуванням. Можна припустити, що всі ці зміни переважно спричинено сповільненням катаболічних процесів у метаболізмі аденілатів, а в окремих випадках також пригніченням окислювального фосфорилювання.

Як у м'язах, так і в зябрах коропа за температури 26°C встановлено зниження вмісту всіх досліджуваних нуклеотидів, а також порушення їх співвідношення (АТФ:АДФ:АМФ – 36,8%:33%:30% проти 49,6%:31,2%:19,1%

у контролі м'язів). У печінці також спостерігається порушення у співвідношенні аденілатів за згаданої температури, а саме АТФ:АДФ:АМФ – 37,1%:33,4%:29,3% проти 44,2%:32,8%:22,9% у контролі.

Цікаво, що в гепатоцитах коропа спостерігалось незначне поступове зростання ЕЗ у діапазоні 26-34°C при зниженні вмісту всіх аденілатів за максимальної температури. У зябрах спостерігалось 9%-е зниження ЕЗ щодо контролю, що може свідчити про інактивацію розпаду АТФ. У подальшому такі зміни можуть призвести до виникнення енергодефіциту в організмі коропа.

Установлені значення ІФ, ЕП, Кп та ТДК дають змогу зробити висновок, що за дії підвищеної температури води розвивається адаптація організму коропа до несприятливого чинника середовища існування, оскільки найнижча після контролю температура спричинює первинні зміни в концентрації та співвідношенні аденілатів, а також розвивається залежність цих показників від подальшого підвищення температури.

Подібні дослідження будуть перспективними ще довго, оскільки проблема глобального потепління кожного року стає дедалі гострішою і для її розв'язання потрібно вивчити зміни, які відбуваються в організмі тварин за нетипових умов існування.

Список використаних джерел

1. Асатиани В.С. Новые методы биохимической фотометрии / В.С. Асатиани. – М.: Наука, 1965. – 544 с.
2. Голованов В.К. Влияние скорости нагрева на термоустойчивость карпа *Cyprinus carpio* в различные сезоны года / В.К. Голованов, В.К. Смирнов // Вопр. ихтиологии. – 2007. – Т. 47, №4. – С. 555–561.
3. Нагорна Н.В. Енергетичний обмін клітини в нормі й патології. Можливості його оцінки / Н.В. Нагорна, Н.А. Четверик, А.А. Федорова // Клінічна геронтологія. – 2008. – №6. – С. 58.
4. Орлова О.А. Вплив парафармацевтика «Він-Віта» на стан енергетичного обміну в дорослих щурів / О.А. Орлова, О.О. Лазарчук // Український медичний альманах. – 2009. – Том 12, №5. – С. 124–128.
5. Романенко В.Д. Механизмы температурной акклимации рыб / В.Д. Романенко, О.М. Арсан, В.Д. Соломатина. – Киев: Наукова думка, 1991. – 192 с.
6. Скулачев В.П. Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи / В.П. Скулачев. – М.: АН СРСР, 1962. – 156 с.
7. Abraham J.P. A review of global ocean temperature observations: Implications for ocean heat content estimates and climate change / J.P. Abraham // Rev. Geophys. – 2013. – Vol. 51, №3. – P. 450–483.
8. Atkinson D.E. Adenine nucleotides as universal stoichiometric metabolic coupling agents / D.E. Atkinson // Advances in enzyme regulations / ed. G. Weber. – New York, 1971. – P. 207–219.
9. Atkinson D.E. Cellular energy metabolism and its regulation / D.E. Atkinson. – New York: Plenum Press, 1977. – 235 p.
10. Atkinson D.E. The energy charge of the adenylate pools as a regulatory parameter. Interaction with feedback modifiers / D.E. Atkinson // Biochemistry. – 1968. – Vol. 7, №. 11. – P. 4030–4034.
11. Becker C.D. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish / C.D. Becker, R.G. Genoway // Environ. Biol. Fish. – 1979. – Vol. 4, №3. – P. 245–256.

12. Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum—rapid methods for the assessment of optimum growth temperature / M. Jobling // J. Fish. Biol. – 1981. – Vol. 19, №4. – P. 439–455.

13. Seebacher F. Responses to temperature variation: integration of thermoregulation and metabolism in vertebrates / F. Seebacher // J. Exp. Biol. – 2009. – Vol. 212. – P. 2885–2891.

References

1. Asatiani V.S. (1965). Novye metody byokhymicheskoi fotometry. Moscow, Russia. [in Russian].

2. Golovanov V.K. (2007). Vliyaniye skorosti nagreva na termoustoychivost karpa *Cyprinus carpio* v razlichnyye sezony goda / V.K. Golovanov, V.K. Smirnov // Vopr. ikhtiologii. Moscow, Russia. 47 (4). 555–561.

3. Nahorna N.V. (2008). Enerhetychnyi obmin klityny v normi i patolohii. Mozhlyvosti yoho otsinky / N.V. Nahorna, N.A. Chetveryk, A.A. Fedorova. Klinichna herontolohiia. 6. 58.

4. Orlova O.A. (2009). Vplyv parafarmatsevtika «Vin-Vita» na stan enerhetychnoho obminu v doroslykh shchuriv / O.A. Orlova, O.O. Lazarchuk. Ukrainskyi medychnyi almanakh. 12 (5). 124–128.

5. Romanenko V.D., Arsan O.M. & Solomatina V.D. (1991). Mekhanizmy temperaturnoy akklimatsii ryb. Kyiv, Ukraine. [in Russian].

6. Skulachev V.P. (1962). Sootnosheniye okisleniya i fosforilirovaniya v dykhatelnoy tsepi. Moscow, Russia. [in Russian].

7. Abraham J.P. (2013). A review of global ocean temperature observations: Implications for ocean heat content estimates and climate change / J.P. Abraham. Rev. Geophys. 51 (3). 450–483.

8. Atkinson D.E. (1971). Adenine nucleotides as universal stoichiometric metabolic coupling agents. Advances in enzyme regulations / ed. G. Weber. New York. 207–219.

9. Atkinson D.E. (1977). Cellular energy metabolism and its regulation. New York: Plenum Press. 235.

10. Atkinson D.E. (1968). The energy charge of the adenylate pools as a regulatory parameter. Interaction with feedback modifiers / D.E. Atkinson. Biochemistry. 7 (11). 4030–4034.

11. Becker C.D. (1979). Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish / C.D. Becker, R.G. Genoway. Environ. Biol. Fish. 4 (3). 245–256.

12. Jobling M. (1981). Temperature tolerance and the final preferendum—rapid methods for the assessment of optimum growth temperature / M. Jobling. J. Fish. Biol. 19 (4). 439–455.

13. Seebacher F. (2009). Responses to temperature variation: integration of thermoregulation and metabolism in vertebrates / F. Seebacher. J. Exp. Biol. 212. 2885–2891.

ОСОБЕННОСТИ ЭНЕРГООБЕСПЕЧЕНИЯ ТКАНЕЙ КАРПА *CYPRINUS CARPIO* L. ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ ПОВЫШЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ

В. Н. Марценюк, А. С. Потрохов, О. Г. Зиньковский

Аннотация. Исследованы особенности энергообеспечения различных тканей карпа при воздействии повышенной температуры воды. Установлено, что процессы энергообразования и энергозатрат

при неблагоприятном температурном факторе в тканях мышц, жабр и печени упомянутого вида рыб характеризуются разной интенсивностью. В мышцах и жабрах содержание адениловых нуклеотидов при температуре 26°C резко снижается, тогда как в печени изменение значений этих показателей не так заметно. Соотношение АТФ:АДФ:АМФ почти во всех исследованных тканях с постепенным повышением температуры от 24°C до 34°C нарушается в сторону увеличения доли АМФ. Что касается аденилатного энергетического заряда, то полученные результаты могут свидетельствовать о инактивацию распада АТФ, а также о включении организмом карпа компенсаторных механизмов, направленных на предупреждение снижения уровня энергетического обеспечения тканей. Значения основных биоэнергетических коэффициентов в соответствующих тканях при температуре 26°C также снижаются, однако при дальнейшем повышении температуры до 34°C разница с контролем уменьшается, что может свидетельствовать о развитии адаптации к неблагоприятному фактору. В работе показана зависимость протекания реакций энергетического обмена, а именно обмена аденилатов в тканях карпа от колебательного режима повышенной температуры воды. Полученные данные указывают на разную степень энергообеспечения тканей одного организма при нетипичных условиях.

Ключевые слова: аденилаты, нуклеотиды, АТФ, АДФ, АМФ, макроэрги, энергетический обмен, карп, ткани.

FEATURES POWER SUPPLY OF TISSUES CARP CYPRINUS CARPIO L. FOR EXPOSURE TO HIGH WATER TEMPERATURE

V. Martseniuk, A. Potrokhov, O. Zinkovskyi

Abstract. *The peculiarities of power supply of various carp tissues under the influence of high water temperature are investigated. It was established that the processes of energy generation and energy consumption due to the unfavorable temperature factor in the tissues of the muscles, gills and liver of the mentioned species of fish are characterized by different intensity. In the muscles and gills, the content of adenine nucleotides at a temperature of 26°C is sharply reduced, whereas in the liver the change in the values of these indicators is not so pronounced. The ratio of ATP:ADP:AMP in almost all investigated tissues with a gradual increase in temperature from 24°C to 34°C is violated in the direction of increasing the proportion of AMP. In the case of adenylates energy charge, the results may indicate an inactivation of the ATP decomposition, as well as the inclusion of a compensatory mechanism of the carp by the body, aimed at preventing a decrease in the energy supply of tissues. The value of the main bioenergetic coefficients in the corresponding tissues at a temperature of 26°C is also reduced, but with a further rise in temperature to 34°C, the difference with the control decreases, which may indicate the development of adaptation to the adverse factor. The paper shows the dependence of the course of energy metabolism reactions, namely the exchange of adenylates, in carp tissues on the oscillatory regime of high water temperature. The obtained data indicate a*

different degree of energy supply of tissues of one organism under non-typical conditions.

Keywords: *adenylates, nucleotides, ATP, ADP, ADP, macroergic substances, energy metabolism, carp, tissue.*