

ВИНИТИ

Академия наук СССР  
Редакция "Гидробиологического журнала"

УДК 577.121.7+597.554.3+639.311"32"

А.А.Хиденго, Е.В.Лисовенко, А.Ф.Явоненко

Состояние энергетической системы в тканях у зимующей  
молоди карпа.

Киев - 1990

Зимовка рыбопосадочного материала в хозяйствах 1-3 зон рыбоводства начинается с октября, когда температура воды снижается до 8-9°C и заканчивается апрелем. В этот период рыбы практически прекращают питание, резко снижают двигательную активность, концентрируются в пониженных дна водоема /1/. Такое поведение является эволюционным приспособлением, для успешного переноса влияния низких температур и голодания в процессе зимовки. Замечено, что для всех видов рыб и анакоза характерна одна общая биологическая особенность: организм прекращает потребление внешних пищевых ресурсов и при этом в различной, но всегда контролируемой степени снижает интенсивность своего метаболизма. В то же время для поддержания жизни любых клеток необходимы три важнейших условия: это наличие энергии, запасенной в форме аденозинтрифосфата /АТФ/, восстановительной силы в форме НАДН и исходных материалов для процессов биосинтеза /2/. В связи с этим становится важным вопрос о соотношении снижения интенсивности метаболизма с одной стороны и поддержанием достаточного уровня энергетического гомеостаза для жизнедеятельности пойкилотермных организмов в условиях зимнего голодания с другой. Некоторые авторы /3/ рассматривают голодание рыб не только как состояние организма, связанное с переходом его на экономное эндогенное питание, но и как состояние длительного стресса, связанное с изменением активности многих ферментов. В этот период, как известно, резко снижается секреция и активность таких ферментов пищеварительного тракта, как пепсин, гастриксин, трипсин, амилаза, липаза и др. В печени — глюкокиназы, гексокиназы, гликозо-С-фосфатдегидрогеназы и др. /3/. Наряду с этим, в период голодания появляется большое количество протеолитических ферментов, с помощью которых происходит мобилиза-

ния структурных белков мышц /4/. Наблюдается также повышение их ферментативной активности /5/. Что же касается данных о состоянии энергогенерирующей системы в тканях зимней молодежи карпа, то сведения по этому вопросу очень скудны /6/. Существуют лишь работы по изучению отдельных компонентов этой системы, таких как содержание аденилатов в период зимовки /7,8/, а также влияние на них различных факторов /9,10/. Есть работы по воздействию гипоксии, температуры на активность ферментов, участвующих в выработке энергии у пойкилотермных животных /11/. Мы же поставили целью нашей работы комплексное изучение динамики содержания микроэнергетических соединений, уровня лактатдегидрогеназной, сульфатдегидрогеназной и малатдегидрогеназной активностей в отдельных тканях молодежи карпа в процессе зимовки.

#### Материалы и методы исследований.

Объектом исследования были выбраны сеголетки карпа. Пробки тканей отбирали в различные периоды зимнего голодания рыб, соответствующие разным физиологическим состояниям. Первый раз осенью /октябрь/ - перед зимовкой, второй - в середине изучаемого периода /январь - февраль/ и последний раз по выходе рыб из зимовки /апрель/. В апреле же молодежь карпа разделяли на две группы: 1 - "сильные", 2 - "слабые". Деление рыб на указанные группы проводили по методике, предложенной авторами /12,13/, в основе которой лежат реакции рыб на раздражение, скорость передвижения их в водоеме, а также внешний осмотр особей. На протяжении всего периода исследований контролировался гидрохимический режим воды с помощью прибора Horiba, модели U-7 /производство Японии/.

Немедленно, после изъятия рыбы из воды, для определения содер-

тканя макроэнергических соединений [отбирали белые мыши выше боковой линии возле головы, печень, мозг и сразу замораживали в жидком азоте. В измельченной навеске ткани проводили определение адениловых нуклеотидов по методике /14/. Для изучения ферментативной активности энергогенерирующих реакций гликолиза и цикла Кребса исследовали АДП-азную активность в цитоплазматической фракции, АДП-азную - в митохондриальной, МДП-азную - в обеих. Выделение митохондрий осуществляли по общепринятой методике /15/ с положительной их очисткой, используя градиент плотности сахарозы /16/.

АДП-, МДП-азную активности определяли спектрофотометрически по изменению оптической плотности окисления НАДН при 340 мμ. Для АДП-азы инкубационная смесь /3мл/ содержала: 100 мМ К<sup>+</sup> фосфатного буфера рН 7,0, 23 мМ пирувата, 12 мМ НАДН, 0,02 мМ суспензии ферментного препарата /17/. Инкубационная смесь /3мл/ для определения МДП-азной активности состояла: 100 мМ К<sup>+</sup> фосфатного буфера рН 7,5, 15 мМ оксалоацетата, 12 мМ НАДН, 0,02 мМ ферментной суспензии /17/. Ферментную активность выражали в мкмоль окисленного НАДН в расчете на 1 мкг белка за 1 минуту.

АДП-азную активность определяли ферроцианидным методом /18/ и выражали в мкмоль сукцината на 1 мкг белка за 1 минуту.

Определение белка по методу Лоури /19/.

Статистическую обработку осуществляли по Объему /20/.

В течении зимовки гидрохимический режим плудой был в норме и имел следующие параметры: рН 7,4 - 8,2, концентрация кислорода - 8,2-11,5 мг/л, мутность 1,1 - 6,8 мг/л, температура воды - 3,5 - 6,0°C. Исходя из вышеперечисленных данных, гипоксии и резкого охлаждения за исследуемый период не наблюдалось.

Для оценки участия АТФ, АДФ, АМФ в метаболической регуляции были вычислены следующие характеристики энергетического состояния клеток:

1. аденилатный энергетический заряд

$$AEZ = \frac{ATP + 1/2 ADP}{ATP + ADP + AMP} ;$$

2. отношение действующих масс АТФ-системы  $\frac{ATP}{ADP \times P_1} /21/;$

3. отношение действующих масс аденилаткиназной реакции

$$K_{AK} = \frac{ATP \times AMP}{ADP^2} /22/.$$

#### Результаты исследований.

Данные таблицы 1 показывают, что сукцинатдегидрогеназная активность митохондрий печени и мозга рыб достоверно возрастает при снижении температуры воды. Так, в феврале месяце, когда она уменьшилась почти на 2°С против октября, исследуемая активность в данной фракции печени увеличилась более чем в 3 раза, в то время как в мозге - почти в 6 раз. Что касается белой мускулатуры, то здесь картина в этот период голодавая иная. При снижении температуры воды в зимовальной арду СДГ-азная активность митохондрий этой ткани, наоборот, уменьшается /1,74±0,07 мкмоль окисленного субстрата на 1мг белка за 1 минуту против 2,17±0,40; p<0,05/. Следует также отметить, что вначале зимовального периода СДГ-азная активность митохондрий печени и мозга практически одинакова, но в 2,5 раза ниже таковой митохондрий белой мускулатуры. По мере повышения температуры воды до 6,1°С и окончания периода зимовки наблюдается следующая картина. В митохондриях печени, мышц, мозга происходит увеличение ферментативной активности, однако, если для печени и мозга этот рост является продолжением сначала зимовального периода, то для мышечной ткани это возвращение к первоначальному этапу зимовки, когда темпе-

ратура воды была  $5,2^{\circ}\text{C}$ .

Малатдегидрогеназная же активность в период с октября по февраль в митохондриях печени упала в 2 раза, в белых мышцах — в 2,5 раза, а в той же фракции мозга наблюдается незначительное ее увеличение. На протяжении всей зимовки митохондрии белых мышц обладают наименьшей исследуемой активностью, причем минимальной своей величиной она достигает в феврале и составляет  $0,082 \pm 0,03$  мкмоль НАДН на 1мг белка за 1мин. По истечении зимовки и повышению температуры воды до  $6,1^{\circ}\text{C}$  прослеживается увеличение митохондриальной активности мышц, печени и мозга. Самая высокая МДТ-азная активность в этот период как и СДТ-азная имеет место в митохондриях мозга.

Изучение цитоплазматической фракции в исследуемых тканях дает совсем иную картину /табл.2/: к середине зимовки МДТ-азная активность возрастает, причем во всех органах достоверно. Так, например, в белой мускулатуре она возрастает в 3 раза, в печени — в 10, в мозге — в 2,5. По окончании зимовки — в апреле увеличение изучаемой активности продолжается. В цифровом выражении это выглядит так: в мышечной ткани — в 7 раз, в гепатопанкреасе — в 14, в мозге — в 22. Тканевое различие выражается минимальной МДТ-азной активностью в цитоплазматической фракции мозга, а наибольшей — в печени.

Изменения ЛДТ-азной активности цитоплазматической фракции мышц, печени и мозга не столь значительны, как МДТ-азной /табл.2/. Только в гепатопанкреасе к середине зимовки при понижении температуры воды исследуемая активность увеличивается в 2 раза. В апреле, когда температура воды повысилась, наблюдается снижение ЛДТ-азной

активности в исследуемой фракции печени и небольшое увеличение — в белой мускулатуре. Уровень активности мышц и мозга молодых карпа в течение зимнего голодания практически не изменяется.

Все вышесказанное факты оказывают решающее действие на состояние дифференцирования адениннуклеотидной системы в тканях молодых карпа. В свою очередь жизнедеятельность нейклотерных организмов зависит от энергообеспеченности важнейших органов рыб, то есть от уровня макроэнергических соединений и в первую очередь от количества АТФ, а также соотношения адениловых нуклеотидов. Из данных, приведенных в таблице 3 видно, что в белой мускулатуре карпа в процессе всего периода зимовки /ноябрь-апрель/ происходят довольно значительные изменения в содержании аденозинфосфатов. Так, через два месяца после начала зимнего голодания содержание АТФ уменьшается более чем в 3,5 раза. После этого количество данного макроэрга возрастает и к концу зимовки достигает половины того уровня, который был вначале. Содержание же АДФ к середине зимовки уменьшается почти в 5 раз и к окончанию исследуемого периода не меняется. Меньше всего в мускулатуре карпа в начале зимовки содержится АМФ. Однако, затем через два месяца оно увеличивается до  $0,6 \pm 0,02$  мкмоль на 1г сухой ткани и остается на этом же уровне до конца зимовки. В связи с этим сумма аденозинфосфатов через два месяца голодания тоже уменьшается более чем в 2 раза и не меняется до конца исследуемого периода. Как видно из полученных данных, уменьшение суммы аденозинфосфатов к середине зимовки, а затем и до ее окончания, происходит преимущественно за счет содержания АТФ и АДФ. Параллельно с этим изменяется и аденилатный энергетический заряд /АЭЗ/ мышечной ткани. По окончании половины зимовального периода он уменьшается в 1,56 раза. Затем

наблюдается вселивное увеличение АДФ и после выхода рыб из зимовки он равен 0,39, что в 1,4 раза меньше первоначального уровня. Отношение АТФ/АДФ в мышечной ткани за исследуемый период незначительно возрастает.

Что касается гепатопанкреаса, то обращает на себя внимание прежде всего более низкий уровень отдельных нуклеотидов в этом органе по сравнению с белой мускулатурой в начальный период зимовки. Поэтому и сумма этих соединений на 1,033 микроля меньше в расчете на 1г сухой ткани. Однако, общая картина изменений количества исследуемых фосфатов в течение всей зимовки похожа с той, которая имеет место в белой мускулатуре, хотя есть и некоторые отличия. Так, к середине зимовки количество АТФ в печени уменьшается почти в 6 раз, АДФ - в 3,5. Уровень же АМФ в гепатопанкреасе за то же время практически не изменился. Еще одно отличие заключается в том, что после выхода рыб из зимовки наблюдается увеличение содержания всех исследуемых аденозинфосфатов в данном органе. Поэтому и общая сумма исследуемых соединений в печени увеличилась значительно больше, чем в мышечной ткани. Характер изменений аденозинфосфатов в исследуемом органе такой же как и в белой мускулатуре, и по численному значению они одинаковы. Из полученных данных отчетливо видно также, что соотношение АТФ/АДФ в начале зимовального периода несколько больше половины единицы, т.е. в это время в гепатопанкреасе парна почти в 2 раза больше аденозиндифосфата. По истечении половины срока зимнего голодания соотношение этих соединений сильно уменьшается и становится равным 0,34. После окончания исследуемого периода соотношение двух аденозинфосфатов - уже больше единицы, то есть происходит увеличение количества аденозин-

трифосфата. В конце зимовального периода содержание АМФ также возрастает примерно в 2,4 раза.

Наиболее резкие изменения количественных параметров содержания адениловых нуклеотидов в мозге на протяжении всего периода зимовки происходят в первые два месяца исследуемого срока и преимущественно только за счет АТФ и АДФ, которые уменьшаются в 2 и в 3,4 раза соответственно /табл.3/. В дальнейшем, установившийся уровень этих адениловых нуклеотидов в изучаемой ткани сохраняется до конца зимовального периода. Поэтому, в оставшееся время зимнего голодания рыб поддерживается не только сумма всех аденилатов, но также АЭС и отношение АТФ/АДФ.

Как уже отмечалось ранее, после окончания зимнего голодания рыб, последние были разделены на две группы: 1-"сильные", 2-"слабые". Анализ мышечной ткани, гепатопанкреаса и мозга этих рыб показывал /табл.4/, что у молоди карпа второй группы содержание исследуемых адениловых нуклеотидов значительно меньше, чем у первой. Естественно, что и сумма всех аденилатов у них тоже меньше. Так, в белой мускулатуре после зимовки рыб уровень АТФ и АДФ у ослабленных особей оказался ровно в 3, а АДФ - в 2,8 раз ниже по сравнению с "сильной" группой рыб. Аналогичный характер изменений исследуемых аденилатов во второй группе голодающих имеет место в печени и мозге /см. табл.4/. Однако, наиболее глубокие сдвиги относятся к аденозинтрифосфату. Причем, особенно выделяется в этом плане у "слабых" гепатопанкреас. Количество АТФ в данном органе уменьшилось более, чем в 6 раз, в мозге - в 4 раза. Количество же АДФ в тех же тканях меньше наполовину. В два раза меньше в мозге "слабых" карпов и количество АМФ, в печени - уже в 3 раза. Что касается соотношения АТФ/АДФ, то у второй группы рыб оно изменяется в пользу АДФ

как в печени, так и в мозге. Причем, и этот показатель наиболее выражен в гепатопанкреасе. В последнем случае содержание АТФ у "слабой" группы карпов в 3 раза больше, чем АДФ, в то время как в мозге только в 1,5. В связи с этим соотношение АТФ/АДФ для печени - 0,32, а в мозге - 0,65. Характерно, что во всех изучаемых тканях АДФ почти не изменяется.

Объяснить столь значительные отличия между содержанием аденилатов в тканях двух исследуемых групп рыб можно с помощью диаграмм, отражающих разницу в уровнях СМГ-, ММГ-, ЛМГ-азных активностях в тех же тканях между теми же группами позвоночных животных /рис.1 а, б, в/. Из полученных нами данных следует, что СМГ-азная активность митохондрий белой мускулатуры и мозга у "сильной" группы рыб достоверно выше, чем у "слабой", причем скорость окисления сукцината в мышцах в первой группе выше более, чем в 2 раза, в то время как в мозге только в 1,5 раза. Кроме того исследуемая фракция мозга "сильных" особей обладает более чем в 2 раза большей ферментативной активностью, как по сравнению с печенью так и с белыми мышцами /см. рис.1 а/.

Более глубокие различия в исследуемых тканях двух групп рыб наблюдаются в ММГ-азной активности как митохондриальной, так и цитоплазматической фракциях /см. рис.1 б/. При этом, наибольшие сдвиги имеют место прежде всего в белой мускулатуре, где скорость превращения малата возрастает почти в 4 раза, в печени - в 2,3 и в мозге - в 2,1 раза в первой группе рыб по сравнению со второй. Тканевая специфичность митохондриальной малатдегидрогеназы та же, что и сукцинатдегидрогеназы: наибольшей активностью обладает фракция мозга "сильной" молодежи карпа, а наименьшей - белых мышц "слабых" особей.

График на рис. 1 в показывает, что достоверное различие в АДГ-азной активности цитоплазматической фракции между первой и второй группами рыб наблюдается только в печени и составляет более 60%. В исследуемых фракциях мозга и белой мускулатуры прослеживается лишь тенденция к снижению активностей. Наибольшей величины АДГ-азная активность достигает в цитоплазматической фракции мышц "сильных" годовиков карпа.

#### Обсуждение результатов.

По нашим данным, в процессе зимовки гидрохимический режим прудов соответствовал общепринятым нормативам, поэтому на молодь карпа оказывали влияние два важнейших фактора: голодание и температура. Адаптивный ответпойхлотермного организма на каждый из них может быть взаимопротивоположным. Из приведенных нами сообщений следует, что существует ярко выраженная тканевая специфичность в изменении митохондриальной активности ферментов цикла Кребса в течение зимовки молоди карпа. Если для белой мускулатуры характерно наибольшее значение АДГ-азной активности в осенний период и уменьшение ее с понижением температуры воды, то для печени и мозга зафиксированы противоположные тенденции, т.е. рост исследуемой активности в данных органах. Эти показатели согласуются с утверждением /4/, что при акклимации карася к низким температурам активность ферментов цикла трикарбоновых кислот повышается. А также подтверждается высказыванием /2/, что активность ферментов, связанных с циклом Кребса и переносом электронов, значительно возрастает при акклимации к холоду. Причем активность цитохромоксидазы и сукцинатдегидрогеназы при этих условиях увеличивается в печени рыб более чем на 300% /23/. Но в то же время, для снижения изучаемой активности в белых мышцах, решающим фактором, как мы предполагаем, является голодание. Известно,

что у аляскаса /24/ активность СДТ-азы существенно уменьшается при голодании именно в мышцах /на 44,4 против 20% в наших исследованиях/.

Что касается последней стадии цикла лимонной кислоты, то опять же в белой мускулатуре и в мозге сеголеток карпа мы наблюдаем проявление тех же закономерностей, что и при реакции окисления сукцината, т.е. с понижением температуры воды данная активность падает в мышцах, в мозге растет. Только МДТ-азная активность печени головиков карпа снижается к середине зимовки. Это согласуется с утверждением Е.Ф.Сорвачева /3/, что при голодании рыб большинство ферментов митохондрий достаточно быстро теряют активность и почти вдвое уменьшается также количество АТФ к концу декабря. По нашим сведениям /см.табл.3/ снижение содержания аденозинтрифосфата к середине зимовки еще более существенно, что может быть дополнительным стимулом для роста активности ферментов цикла трикарбоновых кислот. Значит, в зависимости от того для какого фактора в данный момент оказывается режим наибольшего благоприятия, таков будет и ответ зимующего организма, который ведет или к уменьшению, или к увеличению ферментативной активности.

Сравнивая данные по МДТ-азной активности цитоплазмы и митохондрий, на протяжении всей зимовки, мы видим, что величина активности митохондрий мозга преобладает, что согласуется с сообщением в работе /25/, где были определены отношения активности митохондриальной и цитоплазматической. Они составили в мозгу 1,1 - 1,8, в других тканях - 0,3-0,9, что коррелирует с полученными нами параметрами. Кроме этого, расследуемая активность в мозгу и сердце увеличивается при развитии рыб от 6-→20-→24-месячного возраста /25/. В период же зимовки, хотя и замедлены все процессы жизнедеятельности, рыба продолжает развиваться и это явление как, и низкие темпе-

ратуры, и голодание также оказывает влияние на обменные реакции, протекающие в пойкилотермных организмах. Так что рост исследуемой ферментативной активности реакций цикла Кребса в мозге молодой карпа закономерен. Лактатдегидрогеназная активность митохондриями мозга за тот же период практически не изменяется и только к апрелю наблюдается небольшая тенденция к росту. Из приведенных данных следует, что гликолитические процессы в мозге не возникают ни под влиянием низких температур, ни под влиянием голодания; снабжение клеток клеток энергией осуществляется за счет реакций лимонного цикла.

Снижение активности ферментов ЦТК в белой мускулатуре к середине зимовки предполагает включение в энергообеспечение пойкилотермных организмов более древний путь Эмбдена-Мейергофа. Литературные источники подтверждают, что под влиянием низких температур и голодания происходит усиление гликолитического пути окисления эндогенных питательных веществ /11/. В нашем исследовании наблюдается тенденция в сторону увеличения изучаемой активности. Это может быть связано с широким изоферментным спектром лактатдегидрогеназы /5/.

Из приведенных данных следует, что ресинтез АТФ в белых мышцах аэробным, а также гликолитическим путем несколько затруднен. Известно, что уровень содержания АТФ, соотношение адениловых нуклеотидов оказывают определяющее воздействие на характер, интенсивность и пути ресинтеза АТФ в метаболизме в целом /26/. Данные таблицы 3, показывающие возрастание содержания АТФ в белой мускулатуре резко в противоположность уменьшения количества АТФ дает возможность предположить, что ресинтез АТФ происходит с помощью миокиназной реакции, выраженной следующим уравнением:  $ADP + ADP \rightarrow ATP + AMP$  /27/. Что же касается меньшего содержания аденозинтрифосфорной кислоты за это же время, то

объяснением служит использование данного макроэнергетического соединения для поддержания жизнедеятельности рыб. В мозговой ткани молодых карпа протекают аналогичные процессы. Существование аденилаткиназной реакции доказано в митохондриальной фракции мозга карпа /18/.

Для гонатопанкреаса, в отличие от белой мускулатуры и мозга резкое снижение количества АДФ и особенно АТФ на первый период голодания объясняется, очевидно, важностью данного органа для поддержания гомеостаза внутренней среды организма, требующего повышенных энергетических затрат, в таких процессах, как например, гликолиз и пентозофосфатный путь, которые активизируются в зимний период /2,22/. Еще одним доказательством того, что ресинтез АТФ в условиях зимнего голодания может осуществляться у молодых карпа мюкиниазным путем служат изменения отношений действующих масс аденилаткиназной реакции /адениловой константы/ /23/. Данный показатель возрастает к январю во всех без исключения исследуемых тканях. А к апрелю продолжает увеличиваться в белой мускулатуре и в печени, в мозге сохраняется в тех же пределах.

Довольно высокий уровень АЗВ в апреле можно объяснить АМТ-дезаминизационным механизмом /24/, согласно которому снижение аденилатного энергетического заряда компенсируется дезаминированием АДФ и ИМФ. По выходе рыб из зимовки наблюдается повышение количества АТФ и АДФ в белой мускулатуре и особенно в печени "сильных" особей карпа по отношению к январю. Происходит адаптация рыб к эндогенному питанию, интенсивно используются свободные аминокислоты и белки исследуемых тканей, что находит подтверждение в литературе /30,31/. Происходит также возрастание уровней активностей ферментов цикла Кребса. Кроме того отношение действующих масс аденилаткиназной реакции в группе "слабых" головинов карпа в несколько раз меньше, чем

в группе "сильных", особенно в печени -- в 7 раз. Поэтому можно предположить, что в тканях "слабой" молодежи карпа происходит нарушение в снабжении клеток энергией, вследствие снижения уровня ферментативной активности ЦТК и гликолиза или же по каким-то причинам не осуществляется миксиназная реакция ресинтеза АТФ. Последнее обстоятельство ведет к значительному снижению абсолютных величин содержания аденилатов во всех изучаемых органах "слабых" годовиков по отношению к "сильным". Отношение действующих масс АТФ системы служит еще одним из способов характеристики энергетического состояния клеток. В норме это отношение велико, т.е. система АТФ-АДФ почти полностью фосфорилирована, скорость синтеза АТФ достаточна для удовлетворения текущих нужд клетки. В апреле, даже в первой группе рыб этот показатель невисок, но во второй группе он еще ниже. Количество неорганического фосфора не увеличилось, а держится практически на одном уровне в мышцах, а в печени и в мозге "слабых" годовиков карпа почти в 2 раза ниже. Это также отрицательно влияет на энергообеспечение клеток. Как указывает С.Е.Северин /32/ -- неорганический фосфор служит своеобразным резервом для образования макроэнергетических соединений и уменьшение его содержания свидетельствует о снижении энергетического обмена. падение уровня фосфатного потенциала свидетельствует об уменьшении энергоемкости клеток белой мускулатуры, гепатопанкреаса, мозга "слабой" группы рыб. Все выше перечисленные факторы могут привести к гибели молодежи карпа в процессе зимнего голодания.

Исходя из изложенного можно сделать следующие выводы:

1. Энергообеспечение тканей мозга молодежи карпа во время зимовки осуществляется за счет реакций цикла Кребса и миксиназным путем.

2. В тканях печени и белой мускулатуры ресинтез АТФ для обеспечения клеток энергией с целью поддержания жизнедеятельности организма рыб в период зимнего голодания осуществляется аэробным и анаэробным путем.
3. Отношение малатдегидрогеназной активности митохондриальной к цитоплазматической фракций мозга больше единицы в течение зимовки.
4. Наиболее резкие изменения в содержании адениловых нуклеотидов в мозговой, мышечной тканях и гепатопанкреасе молоди карпа в условиях зимнего голодания происходят в первые два месяца зимовки, сопровождающиеся при этом расходом аденозинтрифосфорной и аденозиндифосфорной кислот.
5. Уменьшение количества АДФ и соответственно повышение АМФ в период зимовки рыб может быть следствием аденилаткиназной реакции.
6. У "слабых" головиков карпа содержание АТФ, АДФ, АМФ, их сумма, отношение действующих масс аденилаткиназной реакции, величина фосфатного потенциала, уровень СМГ-, МП-азной активности гепатопанкреаса, белой мускулатуры и мозга ниже, чем у "сильных" особей рыб.
7. Причиной гибели молоди карпа в результате зимнего голодания могут быть нарушения в энергообеспечении тканей и прежде всего мозга, вследствие истощения питательных ресурсов и сбоя в ресинтезе АТФ.
8. Выживаемость рыб очевидно зависит не столько от соотношения АТФ/АДФ и аденилатного энергетического заряда, сколько от абсолютной концентрации АТФ в организме.