

3. *Северо-западная часть Чёрного моря // Биология и экология // Под ред. Ю.П. Зайцев, Б.Г. Александров, Г.Г. Миничева. – К: Наук. думка, 2006. – С 408–615.*
4. *Тучковенко Ю.С. Регулирование гидроэкологического режима Дофиновского лимана / Ю.С. Тучковенко, Е.Д. Гопченко, В.В. Адобовский // Одеський державний екологічний університет. Гідрометеорологічний щорічник. – 2008. – Вип. 3. – С. 124–146.*

Е.В. Соколов

Одесский филиал Института биологии южных морей НАН Украины

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МЕНЕДЖМЕНТ ПРИБРЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЗАКРЫТОГО ТИПА НА ПРИМЕРЕ ДОФИНОВСКОГО ЛИМАНА (СЕВЕРО-ЗАПАДНОЕ ПРИЧЕРНОМОРЬЕ)

В работе рассмотрены проблемы и разработаны рекомендации по улучшению гидроэкологических условий прибрежных экосистем закрытого типа на примере Дофиновского лимана. Показана необходимость регулярного мониторинга и экологического менеджмента.

Ключевые слова: прибрежные экосистемы, гидроэкологические условия, экологический менеджмент, Дофиновский лиман

E.V. Sokolov

Odesa Branch A.O. Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas NAS of Ukraine

ECOLOGICAL MANAGEMENT OF COASTAL ECOSYSTEMS OF THE CLOSED TYPE AS DOFINOVSKY ESTUARY (NORTHWESTERN BLACK SEA COAST)

The problems have been considered and the recommendations have been elaborated on improving the hydrological conditions of closed coastal systems as the Dofinovsky estuary. The need for regular monitoring and ecological management has been shown.

Key words: off-shore ecosystems, hydrological conditions, ecological management, Dofinivskiy estuary

УДК 597.2/.5:612.22:591.1:577.12

А.А. СОЛДАТОВ

Институт биологии южных морей НАН Украины
пр-т Нахимова 2, Севастополь 99011

КИСЛОРОДНЫЙ РЕЖИМ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ МОРСКИХ РЫБ И ПРИНЦИПЫ ЕГО ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ КОРРЕКЦИИ

Исследовано состояние систем кислородного обеспечения, PO_2 в крови и скелетных мышцах морских рыб при различных условиях среды и состояниях организма. Рассматриваются механизмы развития и компенсации тканевой гипоксии. Обсуждаются общие принципы регуляции кислородного гомеостаза тканей у данной систематической группы организмов.

Ключевые слова: скелетные мышцы, напряжение кислорода, гипоксические состояния, морские рыбы

Кислород, выполняя функцию акцептора электронов в дыхательной цепи митохондрий, в конечном итоге определяет энергетический статус тканей и организма в целом. В условиях водной среды, где диффузия его протекает в 10000 раз менее эффективно в сравнении с воздухом, возникновение гипоксических состояний у гидробионтов становится более вероятным событием. Особенно это актуально для рыб, у которых энергетические траты на обмен превалируют над конструктивными процессами [9].

При характеристике кислородных режимов тканей обращают внимание на две группы параметров [1]: напряжение кислорода в артериальной (P_aO_2), венозной крови (P_vO_2) и тканевых структурах (P_mO_2); скорость транспорта кислорода кровью (V_aO_2 , V_vO_2) и утилизации его тканями (V_mO_2). Первая группа параметров ответственна за скорости диффузии кислорода в тканевые структуры, а вторая определяет величины PO_2 в крови и тканях.

Сравнительно-физиологические аспекты. Сравнительная оценка показала, что величины P_aO_2 и P_vO_2 у млекопитающих и пелагических рыб были близкими (табл. 1). Несмотря на совпадение P_aO_2 и P_vO_2 , напряжение кислорода в мышцах (P_mO_2) рыб было более чем в 3 раза ниже. У донных видов

в сравнении с млекопитающими различия были еще более выражены и достигали 5-6 раз. Аналогичные данные получены и при сопоставлении P_{mO_2} рыб с рептилиями, амфибиями и птицами.

Столь низкое P_{mO_2} у рыб может быть обусловлено: высокой скоростью утилизации кислорода мышцами (V_{mO_2}) или низкой диффузионной способностью гемато-паренхиматозного барьера (D_{mO_2}). Величины массопереноса и утилизации кислорода (V_aO_2 , V_mO_2) в мышцах рыб были сопоставимы или ниже, чем у млекопитающих (табл. 1). Поэтому первая причина, определяющая снижение тканевого PO_2 , должна быть исключена из рассмотрения.

Низкие диффузионные характеристики гемато-паренхиматозного барьера являются более вероятным объяснением выявленного феномена. Это отражает ряд фактов, полученных в настоящих исследованиях. Градиент PO_2 между кровью и мышцами у рыб был на 55–70% выше, чем у млекопитающих, что отражает напряженный характер диффузии газа в их тканях. Диффузионная способность мышц рыб (D_{mO_2}) была в 2–21 раз ниже (табл. 1). Величина гемодинамического эквивалента (HE) у рыб, напротив, оказалась в 2-8 раз выше. Это означает, что на извлечение адекватного объема кислорода рыбам требовался больший объем крови.

Таблиця 1

Напряжение, массоперенос и утилизация кислорода в скелетных мышцах у различных групп позвоночных животных (состояние покоя) [1, 3–5, 7]

Виды организмов	P_aO_2 , гПа	P_vO_2 , гПа	P_{mO_2} , гПа	V_aO_2 , мл O_2 мин ⁻¹ 100 ⁻¹	V_mO_2 , мл O_2 мин ⁻¹ 100 ⁻¹	D_{mO_2} , мл O_2 мин ⁻¹ 100 ⁻¹ гПа ⁻¹
Млекопитающие						
Человек	120	53	36,2±1,9	0,8–1,0	0,257	0,010
Собака	122,3	53,5	36,4±1,6	–	–	–
Кролик	115,7±2,7	47,9±1,6	38,3±6,9	7,0–7,4	2,30±0,31	0,070±0,008
Кошка	121,3–143,4	52,1	40,3–47,6	0,5–1,0	0,3–0,8	0,013–0,020
Крысы	–	–	38,8±1,5	–	–	–
Афалина	95,5–113,0	43,9–49,2	53,2±6,9	1,7–2,4	0,72–0,90	0,057–0,071
Костистые рыбы (пелагические)						
Форель	90–100	45–47	–	–	–	–
Тунцы	90–115	–	–	–	–	–
Сингиль	110,8±3,3	47,5±2,0	10,3±0,26	0,556±0,013	0,146±0,012	0,00349±0,00012
Остронос	115,2±5,0	40,4±2,2	9,04±0,29	0,502±0,016	0,146±0,011	0,00333±0,00020
Пиленгас	98,4±5,4	34,4±1,8	11,1±0,19	0,656±0,022	0,187±0,016	0,00444±0,00055
Ставрида	126,3±3,6	37,7±1,1	12,3±0,17	0,989±0,020	0,271±0,012	0,00545±0,00087

Механизмы развития тканевой гипоксии. Низкая диффузионная способность мышечной ткани рыб по отношению к кислороду является основной причиной пониженных значений тканевого PO_2 , неустойчивости и малой эффективности процессов утилизации кислорода. Это делает данную ткань чувствительной ко многим факторам среды и состояниям организма. Анализ кислородного режима скелетных мышц морских рыб позволил определить группу процессов, ответственных за развитие тканевой гипоксии у данной систематической группы организмов.

Развитие артериальная гипоксемия отмечено у рыб не только в условиях внешней гипоксии, но и гиподинамии [2, 5]. Ограничение подвижности ухудшало газообмен в жаберной полости, особенно у высоко подвижных видов пелагических рыб, часто использующих таранный тип вентиляции. Низкая подвижность предполагает длительное нахождение организма в одном и том же объеме воды. Известно, что диффузия кислорода в воде ограничена. При отсутствии активного перемешивания уровень его быстро понижается. Существование в таких условиях фактически соответствует хроническим формам респираторной гипоксии и приводит к падению P_aO_2 .

В преднерестовый период и в условиях внешней гипоксии у рыб могут развиваться анемические состояния [5]. В обоих случаях происходит существенное понижение числа эритроцитов и концентрации гемоглобина в крови. Преднерестовая анемия обусловлена старением эритроцитарной массы в виду нерегулярности эритропоэтических процессов в кроветворной ткани. Она дополняется развитием метгемоглобинемии. В условиях внешней гипоксии наблюдается свелинг и лизис части циркулирующих эритроцитов, снижающий кислородную емкость крови.

Гипоксемия морской среды часто сопровождается гидратацией мышечной ткани рыб, особенно у стеногалинных видов [5]. Это явление периодически отмечается также и на протяжении

годового цикла. Оно снижает диффузионную способность мышц по отношению к кислороду и приводит к уменьшению значений тканевого PO_2 .

Установлено, что тепловой эффект реакции оксигенации гемоглобина у ряда теплолюбивых рыб в условиях гипотермии может существенно повышаться [5]. Это определяется изменением характера взаимодействия белка с внутриклеточным микроокружением и приводит к чрезмерному росту сродства крови к кислороду. Последнее осложняет разрядку оксигемоглобина и сопровождается снижением тканевого PO_2 .

В условиях гипотермии сосуды мышц теплолюбивых рыб утрачивают способность активно реагировать на функциональные нагрузки, что связано с повышением содержания Ca^{2+} в мышечной ткани [5, 8]. Это приводит к неконтролируемой вазоконстрикции, снижению плотности капиллярной сети, росту диффузионных пространств и уменьшению тканевого PO_2 .

Механизмы компенсации тканевой гипоксии. Анализ гипоксических состояний организма рыб позволил выявить группу процессов компенсационного порядка. Некоторые из них развивались в относительно короткий промежуток времени (срочная компенсация), другие наблюдались спустя многие часы (длительная компенсация) (табл. 2).

Срочные механизмы компенсации: гиперемия, истощение кровяных депо, выявлены, в основном, у представителей пелагической иктофауны. Ранее показано, что резервы депо крови у них почти в 5 раз выше, чем у донных видов [5]. Гиперемия у рыб была выявлена в условиях внешней гипоксии. Однако она наблюдалась на фоне роста двигательной активности особей, которые пытались компенсировать дефицит кислорода напорной вентиляцией жаберной полости. Известно, что движение является основным фактором, вызывающим гиперемию скелетной мускулатуры у рыб [6]. Поэтому данную реакцию не следует рассматривать как компенсационную.

Таблица 2

Механизмы компенсации гипоксических состояний скелетных мышц рыб

Процесс	Функциональное назначение	Тип компенсации	Условия реализации
Истощение кровяных депо	Рост кислородной емкости крови	Срочный	Гипоксия, гипотермия
Гиперемия (на фоне роста подвижности)	Сокращение диффузионных расстояний. Рост объемного кровотока	Срочный	Гипоксия
Перестройка структуры гемоглобина	Повышение сродства крови к кислороду. Изменение ее чувствительности к рН	Длительный	Гиподинамия, гипоксия
Изменение уровня НТР в эритроцитах	Изменение сродства гемоглобина к кислороду	Длительный	Гипотермия
Повышение уровня терминальной группы цитохромов (aa ₃)	Связывание следовых количеств O_2 в мышечной ткани	Длительный	Гиподинамия, гипоксия, гипотермия, сезон
Возрастание содержания миоглобина в красных мышцах	Повышение диффузионной способности мышечной ткани	Длительный	Гипотермия
Возрастание тканевого уровня липидов. Снижение степени гидратации мышц	Повышение диффузионной способности мышечной ткани	Длительный	Гипотермия, сезон

Процессы, определяющие длительную компенсацию, развивались на уровне циркулирующих эритроцитов и мышечной ткани. В эритроцитах происходила направленная коррекция сродства гемоглобина к кислороду и чувствительности его к рН [5]. Это достигалось путем перестройки гетерогенной структуры белка или на основе изменения внутриклеточной концентрации нуклеотидтрифосфатов (НТР). В конечном итоге сродство к кислороду повышалось. Изменение чувствительности к рН было не однозначным. У донных видов она росла, а у пелагических падала. Первая стратегия облегчала разрядку оксигемоглобина на тканевом уровне, а вторая снижала зависимость процесса оксигенации и деоксигенации белков от рН. Выбор стратегии, по-видимому, определялся степенью плазменного ацидоза. У пелагических рыб он был выше.

В м'язах все змінення були направлені на збільшення дифузійної здатності тканин по відношенню до кисню: зростання вмісту, міоглобіну, ліпідів і зменшення ступеня її гідратації. Одночасно підвищувався рівень цитохромів, а дихальна ланка набувала гіпоксический (нескомпенсований) тип організації, що дозволяло використовувати слідові кількості кисню в тканині [4, 5].

Із представлених результатів видно, що корекція кисневого режиму скелетних м'язів морських риб в стані спокою реалізується в основному на молекулярному, а не функціональному рівні. Це допускає нестійкість кисневого режиму в даному типі тканин, так як адаптивна перебудова молекулярних систем є інерційним процесом і потребує часу.

1. *Березовский В.А.* Напряжение кислорода в тканях животных и человека / В.А. Березовский. – К.: Наук. думка, 1975. – 276 с.
2. *Кляшторин Л.Б.* Водное дыхание и кислородные потребности рыб / Л.Б. Кляшторин. – М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1982. – 168 с.
3. *Солдатов А.А.* Экспериментальное изучение распределения напряжения кислорода в мышечной ткани морских рыб / А.А. Солдатов // Журн. эволюц. биох. и физиол. – 1993. – Т. 26, № 5,6. – С. 656–659.
4. *Солдатов А.А.* Особенности организации цитохромных систем и кислородный режим скелетных мышц морских рыб / А.А. Солдатов // Укр. биох. журн. – 1998. – Т. 70, № 4. – С. 46–51.
5. *Солдатов А.А.* Метаболические механизмы адаптации морских рыб к гипоксическим состояниям : автореф. дисс. ... докт. биол. наук. 03.00.17 "Гидробиология" / А.А. Солдатов. – Киев, 2007. – 40 с.
6. *Egginton S.* The physiological response of Antarctic fishes to environmental and experimental stress / S. Egginton // Antarctic Fish: Ecol., lifestyle and adapt. evolution. Comparison with Arctic fish. Paris Soc. Francaise d'Ichtyol. (France). – 1997. – Vol. 21. – P. 415–421.
7. *McKenzie D.J.* The effects of sustained exercise and hypoxia upon oxygen tension in the red muscle of rainbow trout / D.J. McKenzie, S. Wong, D.J. Randall [et al.] // J. Exp. Biol. – 2004. – Vol. 207. – P. 3629–3637.
8. *Russell M.J.* Intracellular and extracellular calcium utilization during hypoxic vasoconstriction of cyclostome aortas / M.J. Russell, N.J. Pelacz, C.S. Packer [et al.] // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. – 2001. – Vol. 281, N 5. – P. 1506–1513.
9. *Shulman G.E.* The Biochemical Ecology of Marine Fishes / Shulman G.E., Love R.M. // Adv. Mar. Biol. – 1999. – Vol.36. – 347 p.

О.О. Солдатов

Інститут біології південних морів НАН України, Севастополь

КИСНЕВИЙ РЕЖИМ СКЕЛЕТНИХ М'ЯЗІВ МОРСЬКИХ РИБ І ПРИНЦИПИ ЙОГО ФУНКЦІОНАЛЬНОЇ КОРЕКЦІЇ

Досліджено стан систем кисневого забезпечення, PO_2 у крові і скелетних м'язах морських риб за різних умов середовища і станів організму. Розглядаються механізми розвитку і компенсації тканинної гіпоксії. Обговорюються загальні принципи регуляції кисневого гомеостазу тканин у цієї систематичної групи організмів.

Ключові слова: скелетні м'язи, напруження кисню, гіпоксичні стани, морські риби

A.A. Soldatov

Institute of Biology of the Southern Seas of NAS of Ukraine, Sevastopol

OXYGEN HOMEOSTASIS OF MUSCLE TISSUES OF MARINE FISHES AND PRINCIPLES OF ITS FUNCTIONAL CORRECTION

The state of oxygen system maintenance, blood and skeletal muscles PO_2 in marine fishes under different environmental conditions and functional organism state were investigated. The mechanisms of development and compensation of tissue hypoxia were considered. Total principles of regulation of tissue oxygen homeostasis in marine fishes were discussed.

Key words: skeletal muscles, oxygen tension, hypoxic state, marine fishes