

УДК 577.151.63:57.022:574.24:597.552.511

АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО И УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА В ОРГАНАХ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) В ХОДЕ НЕРЕСТОВОЙ МИГРАЦИИ

© 2025 г. Н. С. Шульгина^{1,*}, М. В. Кузнецова¹, М. А. Родин¹, М. Ю. Крупнова¹, Д. А. Ефремов¹, Н. Н. Немова¹, С. А. Мурзина¹

¹Институт биологии Карельского научного центра РАН — ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия

*E-mail: Shulgina28@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.02.2024 г.

После доработки 21.05.2024 г.

Принята к публикации 04.06.2024 г.

Представлены результаты исследования активности ключевых ферментов энергетического и углеводного обмена у производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* во время нерестовой миграции из эстуария в реку. Показано снижение активности ферментов углеводного обмена (лактатдегидрогеназы и пируваткиназы), 1-глицерофосфатдегидрогеназы в красных мышцах и печени, а также цитохром-с-оксидазы и альдолазы в белых мышцах у рыб на речном этапе миграционного пути. У рыб, выловленных в реке, выявлены относительно более высокие значения активности цитохром-с-оксидазы в жабрах, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы в красных мышцах, а также альдолазы в печени. По-видимому, у производителей горбуши по мере передвижения к нерестилищам происходят метаболические изменения, связанные с перераспределением субстратов в сторону усиления использования липидов и белков мышечной ткани, для энергообеспечения процесса осморегуляции, высокой физической активности и репродуктивной функции в условиях полного экзогенного голодания.

Ключевые слова: горбуша, активность ферментов, энергетический обмен, углеводный обмен, река Индёр.

DOI: 10.31857/S0042875225010079, **EDN:** COHBNQ

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* — один из наиболее распространённых представителей рода тихоокеанских лососей, совершающих анадромные миграции из морских местообитаний в пресные водоёмы для нереста (Pacific salmon ..., 1991). Половозрелые особи преодолевают большие расстояния во время нерестовой миграции, претерпевая значительные физиологические изменения, обеспечивающие поддержание осмотического и ионного баланса организма (Shrimpton et al., 2005). Лососи испытывают влияние множества абиотических (например, изменения температуры воды, солёности, высокая скорость течения) и биотических (например, болезни) факторов среды

на протяжении всего пути миграции к нерестилищам (Hinch et al., 2006). Такие энергозатратные процессы как осморегуляция, движение против течения, репродуктивное созревание и нерест проходят в условиях ограниченного использования доступных пищевых ресурсов и перехода на эндогенное питание, поскольку ещё до миграции в пресную воду рыбы перестают питаться (Pacific salmon ..., 1991). Предыдущие исследования, проведённые на лососёвых видах рыб (Salmonidae) — нерке *O. nerka*, горбуше, чавыче *O. tshawytscha* в период их нерестовой миграции, были сфокусированы на изучении перераспределения эндогенных энергетических резервов организма (в первую очередь запасов

липидов и белков), которое гарантирует успешное завершение репродуктивной стратегии до наступления физического истощения и гибели рыб (Kinnison et al., 2003; Crossin et al., 2003, 2009; Hinch et al., 2006). Показано, что за счёт мобилизации липидов, накопленных во время нагула лососей в море, обеспечивается основное количество требуемой энергии на протяжении большей части миграции рыб. Метаболизм белков и углеводов играет основную роль, когда запасы липидов в организме почти полностью истощаются к концу миграционного пути, а также в периоды “взрывного” плавания, когда рыбы совершают резкие рывки и стремительно набирают скорость (Gilhousen, 1980; Mommsen et al., 1980). Установлено, что продукты распада белков и липидов мышечной ткани (главным образом, белых мышц) используются для синтеза предшественников структурных компонентов развивающихся ооцитов (биосинтез вителлогенина в печени), в то время как углеводы (в том числе образующиеся из аминокислот в процессе глюконеогенеза) расходуются преимущественно в процессе нереста (French et al., 1983; Mommsen, 2004). Таким образом, регуляция доставки субстратов и их окисления в органах и тканях рыб является определяющим фактором, обеспечивающим доступность энергии на разных этапах миграции. При этом известно, что функциональная активность органов и тканей определяется их метаболическим статусом, который в свою очередь зависит от изменения показателей энергетического обмена в процессе миграции лососей (Mommsen et al., 1980; Mogash et al., 2013). Метаболические изменения, происходящие в организме лососей, имеют важнейшее значение для их успешной физиологической адаптации к повышенным физическим нагрузкам и голоданию в период нерестовой миграции. Так, у мигрирующих производителей нерки были выявлены изменения активности гликолитических ферментов на уровне транскрипции их генов при атрофии белых мышц, в них был установлен метаболический переход энергообеспечения с анаэробного гликолиза к окислительному фосфорилированию по прибытии рыб на нерестилища (Miller et al., 2009). В другом исследовании (Mommsen et al., 1980) у этого вида было показано снижение активности метаболических ферментов (гексокиназы, 1-глицерофосфатдегидрогеназы, пируваткиназы, лактатдегидрогеназы) в белых мышцах во время нерестовой миграции. Однако механизмы регуляции метаболизма на уровне изменения

активности ферментов энергетического и углеводного обмена у производителей горбуши, мигрирующих на нерест, остаются малоизученными.

Цель нашей работы — оценить активность ферментов энергетического и углеводного обмена (цитохром-*c*-оксидазы, лактатдегидрогеназы, пируваткиназы, альдолазы, 1-глицерофосфатдегидрогеназы, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы) в органах (печени и жабрах) и тканях (белых и красных мышцах) у производителей горбуши в ходе их нерестовой миграции из эстуария в реку.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Половозрелые особи горбуши были отловлены 10–15.08.2021 г. в преднерестовый период в ходе их естественного миграционного пути из эстуария р. Индэра к её речным биотопам (таблица). Отлов на приустьевых плёсах и перекатах (река) осуществляли кастинговой сетью, в эстуарии — ставной сетью, устанавливаемой поочередно в двух разных точках: в осолонённой (“море”) и в распреснённой (эстуарий) его частях. Сразу после вылова для накопления необходимого числа рыб помещали в проточные садки с водой, солёность которой соответствовала участку поймки.

После накопления (16 августа) по несколько особей горбуши переносили из садков в 127-литровые бочки с пресной водой (из р. Индэра), смесью пресной и солёной воды в соотношении 1 : 1 (распреснённая вода) и солёной водой (из Белого моря) в соответствии с местом вылова и выдерживали не менее 2 ч (но не более 10–11 ч). Воду в бочках аэрировали компрессором Sera AIR 275 R (“Sera”, Германия), её температура варьировала в пределах 17–19°C в зависимости от времени суток. Перед умерщвлением (методом прокалывания головы так, чтобы лезвие повреждало головной и спинной мозг) каждую рыбу усыпляли с применением гвоздичного масла. Далее в полевых условиях осуществляли забор биологического материала (белые и красные мышцы, печень, жабры), который помещали в жидкий азот, а затем хранили в лаборатории при –80°C до начала анализа.

Производители горбуши, отловленные в реке и на двух участках эстуария, имели признаки преднерестовых изменений и гонады IV стадии зрелости. Рыб отбирали по размерно-массовым

Характеристики участков поймки, длина и масса производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, отловленных в ходе нерестовой миграции в р. Индѐра 10–15.08.2021 г.

Участок	Координаты		Солѐнность воды, ‰	Температура воды, °С	TL, см*	Масса, г*	Число рыб, экз.
	с.ш.	в.д.					
“Море”	66°14'12.0”	37°08'58.8”	32	19.2	45.85 ± 0.64	902.69 ± 0.06	13
Эстуарий	66°14'28.6”	37°08'55.8”	0↔25**	16.8	47.42 ± 0.87	1122.08 ± 0.09	12
Река	66°14'34.6”	То же	0	16.3	48.00 ± 0.77	1093.82 ± 0.04	11

Примечание. TL — абсолютная длина тела, * среднее значение и его ошибка, ** солѐнность изменялась в зависимости от прилива/отлива (в прилив повышалась, в отлив снижалась) и направления ветра.

характеристикам, выбирая особей среднего размера в небольшом диапазоне длины и массы (таблица), а также по половому признаку (самцы и самки составляли примерно равное количество). Поскольку межполовые различия по исследуемым показателям не были обнаружены, выборки самок и самцов были объединены.

Производителей горбуши отлавливали в соответствии с разрешением № 51 2021 03 2021 Федерального агентства по рыболовству Североморского территориального управления от 19.06.2021 г.

Определение активности ферментов и концентрации белка

Активность ферментов энергетического и углеводного обмена в органах горбуши определяли спектрофотометрически (CLARIOstar, “BMG Labtech”, Германия) индивидуально для каждой особи. Образцы гомогенизировали в 0.05 М буфере Трис-НСl (рН 7.5) на гомогенизаторе TissueLyser LT (“Qiagen”, Германия). Активность цитохром-с-оксидазы (ЦО, КФ 1.9.3.1) определяли по методу Смита (Smith, 1955), измеряя увеличение количества окисленного цитохрома с. Общую активность лактатдегидрогеназы (ЛДГ, КФ 1.1.1.27), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Г6ФДГ, КФ 1.1.1.49) и 1-глицерофосфатдегидрогеназы (1-ГФДГ, КФ 1.1.1.8) определяли по общепринятым методикам, измеряя количество восстановленных никотинамидадениндинуклеотида (НАД) и никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФ) (Кочетов, 1980). Активность пируваткиназы (ПК, КФ 2.7.1.40) определяли по количеству образовавшегося НАД в системе, содержащей восстановленную форму НАД и лактатдегидрогеназу (Bücher, 1955). Активность альдолазы (КФ 4.1.2.13) определяли по методике Бэка в модификации Ананьева и Обуховой (Колб, Камышников, 1976). Актив-

ность ферментов выражали в мкмоль субстрата (продукта)/мин/мг белка. Концентрацию белка определяли методом Брэдфорда (Bradford, 1976).

Статистическая обработка результатов

Анализ результатов проводили общепринятыми методами вариационной статистики (Ивантер, Коросов, 2010). Данные были проверены на нормальность распределения с использованием критерия Шапиро–Уилкса. Сравнение выборок по исследуемым показателям проводили с применением теста Краскела–Уоллиса с последующим использованием критерия Манна–Уитни. Различия считали значимыми при $p < 0.05$. Все данные представлены в виде $M \pm SE$ (среднее значение и его ошибка).

Лабораторный анализ выполнен на оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Жабры (рис. 1). Существенные различия по активности ЦО, ключевого фермента аэробного синтеза аденозинтрифосфата, были выявлены в жабрах горбуши. Активность этого фермента в жабрах особей из “моря” и эстуария была в 2.5 раза ниже, чем у производителей из реки ($p < 0.05$) (рис. 1а), что может быть связано с адаптацией аэробного обмена к изменению солѐности и, вероятно, физической активности. Ранее в садковом эксперименте мы (Чурова и др., 2021) выявили снижение активности ЦО у смолтов горбуши, выдержанных в эстуарии и в море по сравнению с особями, оставшимися в пресной воде, а также при переносе личинок горбуши из пресной воды в солѐную. Повышенная активность ЦО в жабрах рыб из реки также

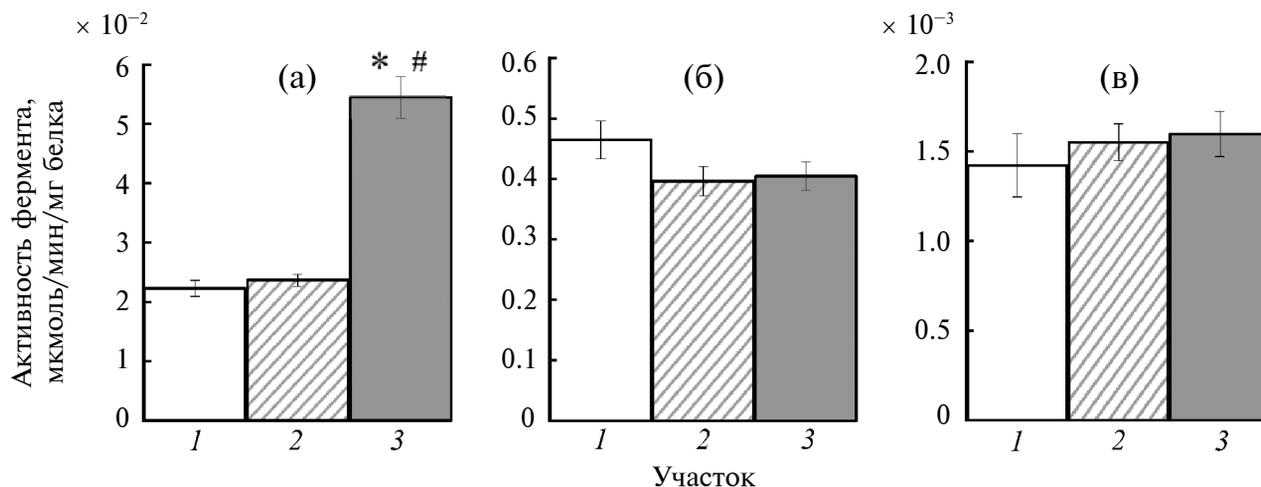


Рис. 1. Относительная активность цитохром-с-оксидазы (а), лактатдегидрогеназы (б) и альдолазы (в) в жабрах производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, отловленных в р. Индэра 10–15.08.2021 г. на участках с разной солёностью (характеристики участков см. в таблице). Здесь и на рис. 2–4: 1 – “море”, 2 – эстуарий, 3 – река; (I) – стандартная ошибка. Отличия достоверны ($p < 0.05$) от выборки с участка: *1, #2.

может быть связана с возможным увеличением потребления кислорода во время миграции. В предыдущих исследованиях, проведённых на лососёвых видах рыб (Eddy, 1982; Morgan, Iwama, 1999), было установлено, что метаболизм в жабрах рыб в пресной воде был выше, чем в солёной, — 1.0–3.9 против 0.5–2.4% потребления кислорода в состоянии покоя.

Белые мышцы (рис. 2). В белых мышцах особей горбуши на разных этапах нерестовой миграции установлены межгрупповые различия значений активности ЦО и альдолазы. Активность ЦО была самой высокой у особей из “мо-

ря”, у рыб из реки она была в 1.3 раза ниже ($p < 0.05$) (рис. 2а). Это указывает на снижение уровня аэробного обмена в мышцах у особей горбуши в реке. Во время нерестовой миграции у лососёвых белые мышцы служат основным источником липидов и белков для обеспечения энергией процессов биосинтеза и генеративного обмена (Mommensen et al., 1980; Miller et al., 2009). Поскольку горбуша не питается, запасы мышц истощаются, на что также указывает снижение аэробного обмена.

Активность альдолазы в белых мышцах была в 1.2 раза выше ($p < 0.05$) у рыб из эстуа-

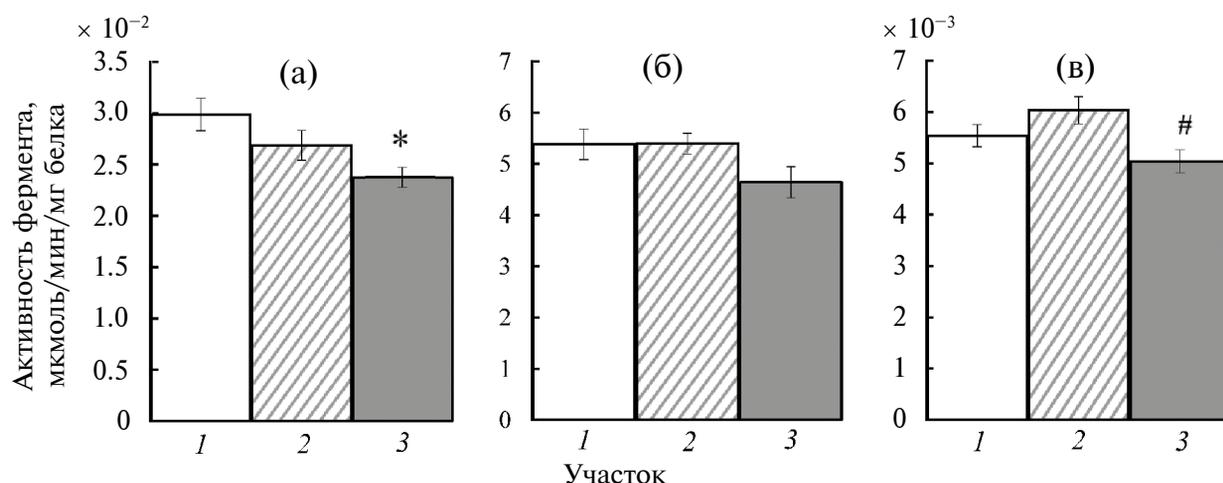


Рис. 2. Относительная активность цитохром-с-оксидазы (а), лактатдегидрогеназы (б) и альдолазы (в) в белых мышцах производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, отловленных в р. Индэра 10–15.08.2021 г. на участках с разной солёностью.

рия по сравнению с таковой у особей из реки (рис. 2в). Подобная тенденция (различия не достоверны) наблюдалась для активности ЛДГ (рис. 2б). Это может указывать на более высокую интенсивность использования углеводов в процессе гликолиза у рыб на этапе их миграции в эстуарии в отличие от особей из реки. Ранее также было установлено (Максимович, 1990), что во время нерестовой миграции в белых мышцах тихоокеанских лососей происходит значительное усиление гликолиза. Анаэробный гликолиз является основным механизмом, который обеспечивает энергией мышечные сокращения во время рывкового плавания рыб. Более низкая активность ферментов гликолиза у производителей из реки по сравнению с особями из эстуария может быть также связана с истощением энергетических резервов мышечных волокон у рыб к концу их миграционного пути (Miller et al., 2009). Известно, что истощение ресурсов белых мышц, связанное с голоданием и высокой физической активностью в процессе миграции лососёвых, происходит постепенно. Для начальных этапов характерна мобилизация преимущественно углеводов и липидов, тогда как по мере увеличения продолжительности голодания наблюдается распад мышечных белков и аминокислоты становятся одним из основных наряду с липидами источников энергии для рыб (Navarro, Gutiérrez, 1995; Немова, 1996; Morash et al., 2013). Вероятно, в нашем исследовании у особей горбуши, выловленных в реке, в энергетическом обмене участвовали главным образом липиды и белки, тогда как у рыб из эстуария преимущественно углеводы и липиды.

Красные мышцы (рис. 3). В красных мышцах особей горбуши установлены различия значений активности Г6ФДГ ($p < 0.05$) и 1-ГФДГ ($p < 0.05$), которые зависели от места сбора проб. Так, активность 1-ГФДГ в красных мышцах рыб из “моря” и эстуария была в 1.3 раза выше ($p < 0.05$), чем таковая у особей из реки (рис. 3г). Роль 1-ГФДГ связана главным образом с образованием глицерофосфата из углеводов, который может использоваться в процессе синтеза структурных и запасных липидов (Treberg et al., 2002). Полученные результаты могут указывать на снижение использования углеводов в синтезе глицерофосфата у рыб из реки. Можно предположить, что у рыб в реке проходят процессы липолиза, связанные с истощением особей в конце миграционного пути, тогда как у рыб в “море” и эстуарии высокая активность 1-ГФДГ может свидетельствовать о процессах синтеза и запаса-

ния липидов в мышцах. Кроме того, активность ЛДГ в красных мышцах особей из эстуария была в 1.2 раза выше, чем у рыб из реки (рис. 3б). В красных мышечных волокнах ЛДГ может катализировать как прямую, так и обратную реакции взаимопревращения пирувата и лактата и тем самым участвовать как в процессе распада (гликолиза), так и синтеза (глюконеогенеза) углеводов. Можно предположить, что лактат и продукты протеолиза белых мышечных волокон поступают в центральный метаболизм и далее в красные мышцы, где они выступают субстратом для образования гликогена в процессе глюконеогенеза (Максимович, 1990). Ранее при исследовании метаболизма нерки во время возвратной миграции (Mommensen et al., 1980) было установлено, что углеводы используются во время нереста рыб, они восстанавливаются из пула аминокислот (главным образом аланина), высвобождающихся в процессе протеолиза белых мышц. У горбуши во время продолжительного голодания, связанного с нерестовой миграцией и нерестом, красные мышцы (наряду с печенью) становятся важнейшей тканью, в которой осуществляется глюконеогенез, и содержание в них ферментов этого пути биосинтеза возрастает в 3–4 раза по сравнению с морским периодом миграции (Максимович, 1990). Исходя из полученных нами данных, можно предположить, что процесс ресинтеза углеводов наиболее выражен у рыб из эстуария, что, вероятно, связано с их меньшим истощением в отличие от особей из реки. Помимо этого относительно более высокие значения активности ЛДГ в красных мышцах рыб из эстуария могут свидетельствовать об эффективной утилизации путём анаэробного гликолиза синтезированных в процессе глюконеогенеза углеводов. Как было показано ранее (Tseng, Hwang, 2008), это обеспечивает быструю реакцию на изменение энергетических потребностей организма, связанное с адаптацией водно-солевого обмена к постоянно меняющимся условиям солёности среды в эстуарии.

Таким образом, интенсивность некоторых путей углеводного обмена в красных мышцах особей из реки снижается во время миграции. Однако активность Г6ФДГ в красных мышцах была ниже у особей горбуши из “моря” по сравнению с таковой у рыб из реки и эстуария в 1.3 и 1.4 раза соответственно ($p < 0.05$) (рис. 3в). Подобные изменения (увеличение активности Г6ФДГ наряду со снижением 1-ГФДГ в красных мышцах) наблюдались у особей нерки по мере их передвижения по реке к месту нереста

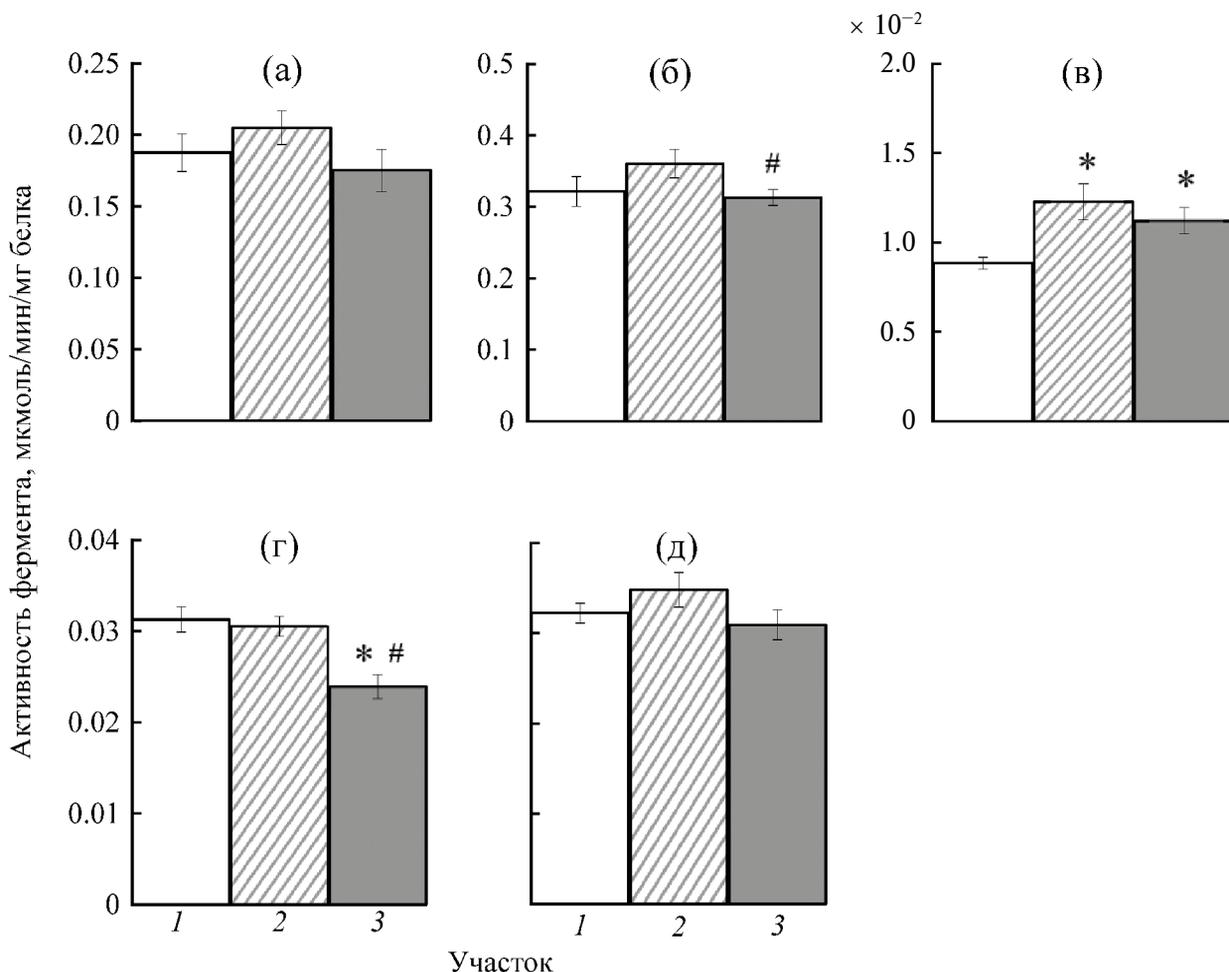


Рис. 3. Относительная активность цитохром-с-оксидазы (а), лактатдегидрогеназы (б), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (в), 1-глицерофосфатдегидрогеназы (г) и альдолазы (д) в красных мышцах производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, отловленных в р. Индѐра 10–15.08.2021 г. на участках с разной солѐнностью.

(Mommssen et al., 1980). Эти результаты могут указывать на важность сохранения активности пентозофосфатного пути окисления глюкозы при изменении условий солѐности среды в ходе миграции рыб из моря в пресную воду. Это может быть связано с необходимостью поддержания уровня восстановленной формы НАДФ, используемого при активации синтеза стероидов, которые участвуют в регуляции осморегуляторных процессов у рыб в условиях гиперосмотического шока (McComick, 2001; Ruiz-Jarabo et al., 2019).

Выявленная относительно более высокая активность Г6ФДГ у рыб из эстуария может быть связана с активностью 1-ГФДГ и тем самым отражать повышение степени использования углеводов в процессах биосинтеза жирных кислот, холестерина, стероидных гормонов, сфинголипидов (Tian et al., 1998).

Печень (рис. 4). В печени особей горбуши, выловленных в “море”, выявлены более высокие значения активности ПК (в 1.4 раза) и 1-ГФДГ (в 1.2 раза), чем таковые у рыб из реки ($p < 0.05$) (рис. 4б, 4д). Поскольку ПК — ключевой фермент, катализирующий образование пирувата в процессе гликолиза, полученный результат указывает на снижение интенсивности его синтеза путѐм углеводного обмена в печени рыб из реки. В исследовании, проведѐнном на особях горбуши (Максимович, 1990), было показано, что активность гликолитических ферментов в печени рыб в процессе нерестовой миграции падает. Согласно данным Метон с коллегами (Metón et al., 1999), уровень активности ПК в печени отражает условия питания, в частности, он снижается во время голодания рыб. Таким образом, относительно более низкие значения активности ПК и 1-ГФДГ могут свидетель-

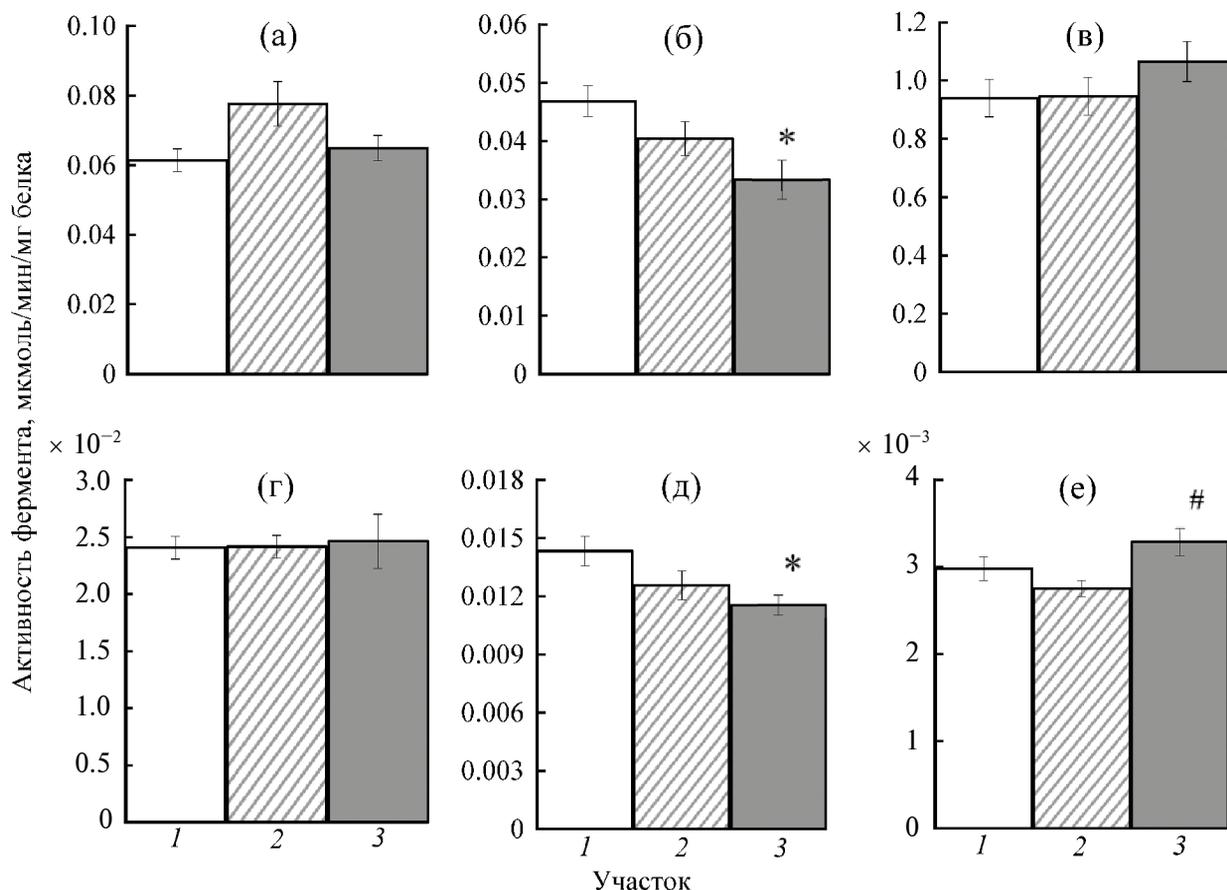


Рис. 4. Относительная активность цитохром-с-оксидазы (а), пируваткиназы (б), лактатдегидрогеназы (в), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (г), 1-глицерофосфатдегидрогеназы (д) и альдолазы (е) в печени производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, отловленных в р. Индэра 10–15.08.2021 г. на участках с разной солёностью.

ствовать о снижении использования углеводов в процессах энергообеспечения и биосинтеза в печени рыб. Как уже упоминалось выше, у рыб, достигших речного этапа миграционного пути, это может быть связано с истощением резервов организма.

Активность альдолазы была в 1.2 раза ниже ($p < 0.05$) в печени рыб из эстуария по сравнению с таковой у особей, выловленных в реке (рис. 4е). Показано (Llewellyn et al., 1998), что увеличение активности альдолазы в печени может указывать на усиление интенсивности глюконеогенеза. Согласно предыдущим исследованиям, при голодании и во время нерестовой миграции в печени рыб активируются ферменты глюконеогенеза, а содержание гликогена в гепатоцитах увеличивается в семь раз по сравнению с морским периодом миграции (Максимович, 1990). Это может быть связано с продолжительной мышечной нагрузкой у особей горбуши в речной период миграции, поскольку у рыб физическая активность является основным фактором, определя-

ющим интенсивность глюконеогенеза. Кроме того, было высказано предположение о том, что во время миграции происходит запасание углеводов (в виде гликогена), которые затем используются во время нереста (Mommensen et al., 1980; Barciela et al., 1993; Miller et al., 2009). В условиях полного экзогенного голодания активация глюконеогенеза позволяет лососям обеспечивать себя необходимыми энергетическими субстратами и пластическими веществами.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о наличии у производителей горбуши адаптивных перестроек в аэробном и анаэробном обменах, функционировании пентозофосфатного пути в зависимости от солёности среды и этапа анадромной миграции. Показано снижение активности ЦО и альдолазы в белых мышцах, ЛДГ и 1-ГФДГ в красных мышцах, а также ПК и 1-ГФДГ в печени у особей горбуши, достигших реки. В то же время у рыб, выловленных в реке, зафиксировано усиление активности ЦО в жабрах, ГФДГ в красных

мышцах и альдолазы в печени. Выявленные изменения активности исследуемых ферментов позволяют предположить, что во время речного этапа миграционного пути на нерест у производителей горбуши в условиях голодания в целом снижается интенсивность путей окисления глюкозы, вероятнее всего, имеет место перераспределение энергетических субстратов в сторону использования липидов и белков мышечной ткани, согласованное с процессом глюконеогенеза в печени, что обеспечивает необходимый энергопотенциал для успешного завершения репродуктивной стратегии. Вероятно, по мере продвижения рыб к нерестилищам выявленные изменения характера активности указанных ферментов будут усиливаться.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования выполнены при финансировании из средств государственного бюджета, выделенных по государственному заданию КарНЦ РАН FMEN-2022-0006.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Отлов рыб и все манипуляции с ними проводили в соответствии с российскими и международными принципами и нормами гуманного обращения с животными, охраны окружающей среды, охраны животного мира, рационального использования биологических ресурсов и безопасного проведения биологических исследований, и общепринятыми методическими рекомендациями по работе с экспериментальными животными. Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по биоэтике Института биологии Карельского научного центра РАН (протокол заседания № 4 от 04.04.2024 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2010. Элементарная биометрия. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 104 с.
Колб В.Г., Камышников В.Г. 1976. Клиническая биохимия. Минск: Беларусь, 311 с.
Кочетов Г.А. 1980. Практическое руководство по энзимологии. М.: Высш. шк., 272 с.

Максимович А.А. 1990. Гормональная регуляция углеводного обмена у тихоокеанских лососей. Л.: Наука, 224 с.

Немова Н.Н. 1996. Внутриклеточные протеолитические ферменты у рыб. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 104 с.

Чурова М.В., Шульгина Н.С., Крупнова М.Ю. и др. 2021. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена у молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) при переходе из пресной среды в морскую // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 470–478.

<https://doi.org/10.31857/S1026347021040041>

Barciela P., Soengas J.L., Rey P. et al. 1993. Carbohydrate metabolism in several tissues of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, is modified during ovarian recrudescence // Comp. Biochem. Physiol. Pt. B. Comp. Biochem. V. 106. № 4. P. 943–948.

[https://doi.org/10.1016/0305-0491\(93\)90055-A](https://doi.org/10.1016/0305-0491(93)90055-A)

Bradford M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. V. 72. № 1–2. P. 248–254.

[https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)

Bücher T., Pfeleiderer G. 1955. Pyruvate kinase from muscle: pyruvate phosphokinase, pyruvic phosphoferase, phosphopyruvate transphosphorylase, phosphate-transferring enzyme II, etc. *Phosphoenolpyruvate + ADP* \rightleftharpoons *Pyruvate + ATP* // Methods in Enzymology. V. 1. N.Y.: Acad. Press. P. 435–440.

[https://doi.org/10.1016/0076-6879\(55\)01071-9](https://doi.org/10.1016/0076-6879(55)01071-9)

Crossin G.T., Hinch S.G., Farrell A.P. et al. 2003. Pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) migratory energetics: response to migratory difficulty and comparisons with sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Can. J. Zool. V. 81. № 12. P. 1986–1995.

<https://doi.org/10.1139/z03-193>

Crossin G.T., Hinch S.G., Cooke S.J. et al. 2009. Mechanisms influencing the timing and success of reproductive migration in a capital breeding semelparous fish species, the sockeye salmon // Physiol. Biochem. Zool. V. 82. № 6. P. 635–652.

<https://doi.org/10.1086/605878>

Eddy F.B. 1982. Osmotic and ionic regulation in captive fish with particular reference to salmonids // Comp. Biochem. Physiol. Pt. B. Comp. Biochem. V. 73. № 1. P. 125–141.

[https://doi.org/10.1016/0305-0491\(82\)90205-X](https://doi.org/10.1016/0305-0491(82)90205-X)

French C.J., Hochachka P.W., Mommsen T.P. 1983. Metabolic organization of liver during spawning migration of sockeye salmon // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. V. 245. № 6. P. R827–R830.

<https://doi.org/10.1152/ajpregu.1983.245.6.R827>

Gilhausen P. 1980. Energy sources and expenditures and Fraser River sockeye salmon during their spawning

- migration // Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Bull. V. 22. 51 p.
- Hinch S.G., Cooke S.J., Healey M.C., Farrell A.P.* 2006. Behavioural physiology of fish migrations: salmon as a model approach // *Fish Physiol.* V. 24. P. 239–295.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(05\)24007-4](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(05)24007-4)
- Kinnison M.T., Unwin M.J., Quinn T.P.* 2003. Migratory costs and contemporary evolution of reproductive allocation in male chinook salmon // *J. Evol. Biol.* V. 16. № 6. P. 1257–1269.
<https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00631.x>
- Llewellyn L., Sweeney G.E., Ramsurn V.P. et al.* 1998. Cloning and unusual expression profile of the aldolase B gene from Atlantic salmon // *Biochim. Biophys. Acta. Gene Struct. Expression.* V. 1443. № 3. P. 375–380.
[https://doi.org/10.1016/S0167-4781\(98\)00229-2](https://doi.org/10.1016/S0167-4781(98)00229-2)
- McCormick S.D.* 2001. Endocrine control of osmoregulation in teleost fish // *Am. Zool.* V. 41. № 4. P. 781–794.
<https://doi.org/10.1093/icb/41.4.781>
- Metón I., Mediavilla D., Caseras A. et al.* 1999. Effect of diet composition and ration size on key enzyme activities of glycolysis–gluconeogenesis, the pentose phosphate pathway and amino acid metabolism in liver of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) // *Br. J. Nutr.* V. 82. № 3. P. 223–232.
<https://doi.org/10.1017/S0007114599001403>
- Miller K.M., Schulze A.D., Ginther N. et al.* 2009. Salmon spawning migration: metabolic shifts and environmental triggers // *Comp. Biochem. Physiol. Pt. D. Genom. Proteom.* V. 4. № 2. P. 75–89.
<https://doi.org/10.1016/j.cbd.2008.11.002>
- Mommsen T.P.* 2004. Salmon spawning migration and muscle protein metabolism: the August Krogh principle at work // *Comp. Biochem. Physiol. Pt. B. Biochem. Mol. Biol.* V. 139. № 3. P. 383–400.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2004.09.018>
- Mommsen T.P., French C.J., Hochachka P.W.* 1980. Sites and patterns of protein and amino acid utilization during the spawning migration of salmon // *Can. J. Zool.* V. 58. № 10. P. 1785–1799.
<https://doi.org/10.1139/z80-246>
- Morash A.J., Yu W., Le Moine C.M.R. et al.* 2013. Genomic and metabolic preparation of muscle in sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* for spawning migration // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 86. № 6. P. 750–760.
<https://doi.org/10.1086/673376>
- Morgan J.D., Iwama G.K.* 1999. Energy cost of NaCl transport in isolated gills of cutthroat trout // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* V. 277. № 3. P. R631–R639.
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.1999.277.3.R631>
- Navarro I., Gutiérrez J.* 1995. Fasting and starvation // *Biochem. Mol. Biol. Fish.* V. 4. P. 393–434.
[https://doi.org/10.1016/S1873-0140\(06\)80020-2](https://doi.org/10.1016/S1873-0140(06)80020-2)
- Pacific salmon life histories. 1991. Vancouver: UBC Press, 564 p.
- Ruiz-Jarabo I., Tinoco A.B., Vargas-Chacoff L. et al.* 2019. Environmental salinity affects growth and metabolism in fingerling meagre (*Argyrosomus regius*) // *Fishes.* V. 4. P. 6.
<https://doi.org/10.3390/fishes4010006>
- Shrimpton J.M., Patterson D.A., Richards J.G. et al.* 2005. Ionoregulatory changes in different populations of maturing sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* during ocean and river migration // *J. Exp. Biol.* V. 208. № 21. P. 4069–4078.
<https://doi.org/10.1242/jeb.01871>
- Smith L.* 1955. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase // *Methods in Biochemical Analysis.* V. 2. N.Y.: Intersci. Publ. P. 427–434.
<https://doi.org/10.1002/9780470110188.ch13>
- Tian W.-N., Braunstein L.D., Pang J. et al.* 1998. Importance of glucose-6-phosphate dehydrogenase activity for cell growth // *J. Biol. Chem.* V. 273. № 17. P. 10609–10617.
<https://doi.org/10.1074/jbc.273.17.10609>
- Treberg J.R., Lewis J.M., Driedzic W.R.* 2002. Comparison of liver enzymes in osmerid fishes: key differences between a glycerol accumulating species, rainbow smelt (*Osmerus mordax*), and a species that does not accumulate glycerol, capelin (*Mallotus villosus*) // *Comp. Biochem. Physiol. Pt. A. Mol. Integr. Physiol.* V. 132. № 2. P. 433–438.
[https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00083-1](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00083-1)
- Tseng Y.-C., Hwang P.-P.* 2008. Some insights into energy metabolism for osmoregulation in fish // *Comp. Biochem. Physiol. Pt. C. Toxicol. Pharmacol.* V. 148. № 4. P. 419–429.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2008.04.009>

ACTIVITY OF ENZYMES OF ENERGY AND CARBOHYDRATE METABOLISM IN THE ORGANS OF PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) DURING SPAWNING MIGRATION

N. S. Shulgina^{1, *}, M. V. Kuznetsova¹, M. A. Rodin¹, M. Yu. Krupnova¹,
D. A. Efremov¹, N. N. Nemova¹, and S. A. Murzina¹

¹*Institute of Biology of Karelian Research Center of Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia*

**E-mail: Shulgina28@yandex.ru*

The article presents the results of the study of the activity of key enzymes of energy and carbohydrate metabolism in pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* spawners during spawning migration from the estuary to the river. A decrease in the activity of carbohydrate metabolism enzymes (lactate dehydrogenase and pyruvate kinase), 1-glycerophosphate dehydrogenase in red muscles and liver, as well as cytochrome *c* oxidase and aldolase in white muscles in fish at the river stage of the migration route has been shown. Relatively higher values of cytochrome *c* oxidase activity in gills, glucose-6-phosphate dehydrogenase in red muscles, and aldolase in the liver were found in fish caught in the river. Apparently, as pink salmon spawners move to spawning grounds, metabolic changes occur associated with the redistribution of substrates towards increased use of lipids and proteins of muscle tissue to provide energy for the process of osmoregulation, high physical activity and reproductive function under conditions of complete exogenous starvation.

Keywords: pink salmon, enzyme activity, energy metabolism, carbohydrate metabolism, Indera River.