

СКЕЛЕТНЫЕ МЫШЦЫ МОРСКИХ РЫБ И МОЛЕКУЛЯРНЫЕ СИСТЕМЫ УТИЛИЗАЦИИ КИСЛОРОДА (КРАТКИЙ ОБЗОР)

Солдатов А.А.^{1,2}, Парфенова И.А.³

¹ ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН»
просп. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, РФ; e-mail: alekssoldatov@yandex.ru

² ФГАОУ ВО «Севастопольский государственный университет»
ул. Университетская, 33, г. Севастополь, 299053, РФ

³ ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского»
просп. Академика Вернадского, г. Симферополь, 4295007, РФ

Поступила в редакцию: 18.07.2020

Аннотация. Обобщена информация об особенностях клеточного состава и молекулярных системах утилизации кислорода в скелетных мышцах костистых рыб. Рассмотрено их состояние в условиях нормоксии и гипоксии. Отмечено, что белые мышечные волокна имеют нескомпенсированный тип организации дыхательной цепи митохондрий с явным преобладанием содержания цитохромов группы *aa₃*. При этом мышечная ткань имеет эффективные ферментативные системы, способные нейтрализовать образующийся при острой гипоксии и аноксии токсический лактат, переводя его в этанол, аланин, CO_2 , глюкозу, жиры. Показано, что функционирование цикла Кребса в условиях анаэробноза, обеспечивает дополнительный ресинтез АТФ на основе углеводных и белковых субстратов, ключевым элементом которого является высоко активный малик-фермент. Делается вывод о том, что скелетные мышцы и ряд других тканей у рыб изначально ориентированы на функционирование в условиях острого дефицита кислорода, а гипоксические состояния для них скорее являются нормой, чем исключением.

Ключевые слова: скелетные мышцы, костистые рыбы, метаболизм, дыхательная цепь митохондрий, гипоксия.

Введение.

Диффузия кислорода в водной среде протекает в среднем в 10000 раз менее эффективно, чем на воздухе [1]. Поэтому любое ограничение водообмена обычно сопровождается формированием устойчивых во времени гипоксических зон [2]. Принято считать, что водные организмы и, прежде всего, бентосные формы, обладают рядом уникальных механизмов, позволяющих поддерживать жизненные функции клеточных систем в условиях острого дефицита кислорода [3-5]. К ним можно отнести процессы сбалансированного угнетения мембранных и метаболических функций [6], нескомпенсированный тип организации дыхательной цепи митохондрий [7-9], адаптивную перестройку метаболизма в направлении высокоэффективных анаэробных путей метаболизма [10-12].

Известно, что клетки тканей, в зависимости от направленности реакций энергетического обмена, принято делить на три основных типа [13].

- **Пентозный тип.** К нему относятся клеточные системы, в которых преобладает путь прямого окисления глюкозы (гексомонофосфатный путь). Фермент-субстратный комплекс цикла Кребса в них неактивен, а ресинтез АТФ обеспечивается за счет реакций гликолиза. Клетки данного типа малочувствительны к дефициту кислорода, а скорость потребления его в них низкая.
- **Тип Эмбдена-Мейергофа-Кребса.** В клетках данного типа доминируют гликолитические реакции и реакции цикла Кребса, которые обеспечивают совместно с дыхательной цепью митохондрий ресинтез значительных количеств АТФ. Путь прямого окисления глюкозы фактически не выражен.
- **Комбинированный тип.** К данному типу относятся клеточные системы, в которых сбалансировано функционируют все три метаболических пути.

Клетки, относящиеся к двум последним группам, обладают исключительно аэробным метаболизмом и крайне чувствительны к содержанию кислорода. Отсюда следует, что чувствительность тканей к PO_2 может определяться типом клеточных систем, которые ее составляют (клеточная композиция).

Скелетные мышцы костистых рыб являются удобным объектом для изучения этих аспектов проблемы, так располагают несколькими типами пространственно разобщенных клеточных систем (красные и белые мышечные волокна) с различной ориентацией тканевого метаболизма [14, 15]. В настоящем обзоре анализируется информация об особенностях их гистоструктуры, течения метаболических процессов, организации дыхательной цепи, а также чувствительности к дефициту кислорода.

Скелетные мышцы костистых рыб: основные типы клеточных систем.

Скелетные мышцы рыб, которые являются основным объектом рассмотрения в настоящей работе, содержат несколько типов мышечных волокон: красные, розовые и белые. Сравнительная оценка химического состава и особенностей их гистоструктуры впервые была проведена в ряде обзоров и монографий [15-17]. Позже этот вопрос неоднократно затрагивался в работах других авторов, в частности в обзоре I. A. Johnston [14]. Имеющаяся на сегодняшний день информация позволяет сделать однозначное заключение относительно функциональной специализации и чувствительности к содержанию кислорода данных клеточных систем.

Красные мышечные волокна. Относятся к типично аэробным клеточным системам. Крайне требовательны к содержанию кислорода. В сравнении с белыми мышцами они имеют высокий тканевой уровень PO_2 [8, 9, 18, 19]. Об этом свидетельствует самая высокая плотность митохондрий [14, 20, 21] и повышенная активность цитратсинтетазы [22-25]. Клетки активно расходуют АТФ. При высокой скорости утилизации глюкозы (по ^{14}C -глюкозе) [26], гликогена [27, 28], повышенной активности сукцинатдегидрогеназы и цитохром-с-редуктазы [20, 29] содержание АТФ в красном мышечном волокне было минимально [30, 31].

Характерной чертой данного типа мышечных клеток является высокая скорость β -окисления жирных кислот [28, 32]. Активность β -гидроксиацил-СоА-дегидрогеназы у них была максимальна [23-25]. В красных мышцах отмечали самый высокий уровень липидов и свободных жирных кислот [33-35, 36]. Их сухая масса тесно коррелировала с тканевым уровнем данных соединений [37]. В отношении ресурсов тканевого гликогена этого сказать нельзя. Полученные результаты оказались не однозначны. Имеется информация как о высоком [30], так и о низком содержании данного соединения [38, 39] в сравнении с белыми мышцами.

Белые мышечные волокна. Аэробные процессы в данной клеточной системе протекают менее эффективно [40]. Напряжение кислорода снижено [8, 9, 18, 19]. Плотность митохондрий, активность цитратсинтетазы значительно уступает таковой в красных мышцах [14, 21-25]. Свидетельством анаэробной направленности метаболизма в белых мышечных волокнах является высокая активность пируваткиназы и лактатдегидрогеназы [23-25, 30, 41, 42]. При этом утилизация углеводов (глюкозы, гликогена) клеткой протекает менее эффективно, чем в красных волокнах [26, 28]. Например, активность гликогенфосфорилазы снижена в 2-3 раза [27]. Менее эффективна и фосфофруктокиназа. Уровень АТФ в белой мышечной ткани, напротив, достигает максимальных значений [30, 31]. Такое соотношение процессов указывает на низкую скорость энергетического обмена в данном типе клеток. Это косвенно отражает величина теплопродукции. В белых мышцах она существенно ниже, чем в красных и мало изменяется даже в состоянии мышечной активности [22, 43].

Белые мышцы рыб могут содержать значительный уровень каротиноидов, которые придают им соответствующую пигментацию [14]. При этом уровень жиров в них снижен [39]. Основным резервным энергетическим соединением является гликоген [38, 39].

Отличительной чертой белых мышечных волокон является высокий уровень клеточного белка – основная составляющая их сухого остатка [37] и хорошо развитая система каналов ретикулума [30]. Белые мышцы обладают наиболее выраженной миофибриллярной АТФ-азной активностью [33, 41]. Их клетки также содержат наиболее эффективные Mg^{2+} - и Ca^{2+} -АТФазы [30].

Розовые мышечные волокна. Количество публикаций, посвященных данному типу мышечных волокон, ограничено. Авторы расходятся во мнении относительно характера организации их клеточного метаболизма. Некоторые относят их к типично аэробным структурам [44], другие к анаэробным [41]. Учитывая пограничное расположение розовых мышц – между красными и белыми, очевидно, что они должны сочетать свойства и тех и других. Это доказывают сравнительные исследования, выполненные на карпе [30, 31]. Так, по содержанию гликогена они были близки к красным мышцам, тогда как по активности ферментов гликолиза: лактатдегидрогеназы и пируваткиназы, приближались к белым мышцам и даже превосходили их [30, 41]. Розовые волокна также, как и белые имели хорошо развитый ретикулум, высокую миофибриллярную Mg^{2+} - и Ca^{2+} -зависимую АТФазную активность. По уровню АТФ в клетке они занимали промежуточное положение [30, 31, 41]. Такой тип организации клеточного метаболизма скорее приближает их к анаэробным клеточным структурам с несколько усиленной аэробной активностью. Это доказывают эксперименты, выполненные на *Stenotomus chrysops* [44]. Запись миограммы при плавании *S. chrysops* в крейсерском режиме позволила выявить циклическую активность розовых мышц, что не свойственно белым. При этом в отличие от красных мышц розовые развивали большую силу при более коротком периоде сокращения, что приближало их к белым. Они дополняли работу красных мышц в момент, когда их аэробные возможности были исчерпаны.

Таким образом, в скелетных мышцах рыб присутствует 3 типа мышечных волокон с различной ориентацией метаболических процессов: анаэробной (белые волокна), аэробной (красные волокна) и смешанной (розовые волокна). Их соотношение (композиция) должно определять чувствительность ткани и организма к PO_2 . Виды с высокой долей красных мышц (пелагическая ихтиофауна) должны быть наиболее требовательны к содержанию кислорода в среде. Красная мышечная ткань у них может составлять до 48 % скелетной мускулатуры (сардина) [15]. Донные же малоподвижные виды, напротив, могут вообще не содержать типичных красных мышц [15, 45] и чувствительность к кислороду должна быть низкой.

Молекулярные системы утилизации кислорода.

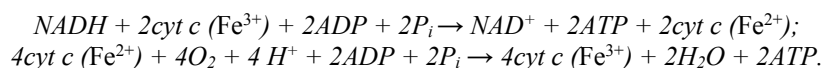
Основными потребителями кислорода в клетке являются митохондрии. Дыхательная цепь данного органоида использует его в качестве акцептора электронов при ресинтезе АТФ. Интенсивность тканевого дыхания зависит от ряда переменных:

- фосфатного потенциала [46]:

$$E = \frac{[ATP]}{[ADP] \cdot [P_i]}$$

- степени редукции цитохрома *c* (Fe^{2+}/Fe^{3+});
- отношения $NAD^+/NADH$.

Степень редукции цитохрома *c* (*cyt c*) напрямую связана с величиной тканевого PO_2 [47]. Эта зависимость вытекает из следующих уравнений:



В соответствии с уровнем тканевого PO_2 корректируется и величина сродства цитохромоксидазы к кислороду (K_M). Сведения по этому вопросу неоднозначны. Согласно одним данным система цитохромоксидаз может функционировать при достаточно низком PO_2 , близком к 1 мм рт. ст. С другой стороны, в ряде работ констатируются более высокие значения критического уровня PO_2 – 5 мм рт. ст. При этом указывается на то, что полное окисление субстрата происходит при 38 мм рт. ст. [47, 48]. Это означает, что величина K_M цитохромоксидазы может корректироваться, что отражает процесс адаптации дыхательной цепи митохондрий к функционированию в среде с различными величинами PO_2 .

Сведения о дыхательной цепи митохондрий рыб и круглоротых ограничены [49-51]. Сравнительная оценка показала, что для данной систематической группы организмов характерно более высокое содержание цитохрома a (aa_3), близкие концентрации цитохрома c (c_1+c) и крайне низкий уровень цитохрома b в сравнении с наземными позвоночными [7-9, 52]. Эти отличия прослеживаются на уровне различных тканевых структур (сердца, скелетных мышц, печени). Особенно хорошо эта закономерность выражена в белых скелетных мышцах у донных рыб [9]. М.В. Савина [7] связывает это с более низкими значениями PO_2 в водной среде в сравнении с наземными условиями, а также с несовершенством систем кислородного обеспечения тканей рыб и круглоротых. Подобный некомпенсированный тип организации дыхательных цепей получил название «гипоксические цепи». Он часто встречается у организмов, сталкивающихся с дефицитом кислорода – ныряющие млекопитающие, птицы [50]. Рыбы реки Амазонки, использующие бимодальный тип дыхания, напротив, имеют дыхательные цепи, по стехиометрии, приближающиеся к дыхательным цепям наземных позвоночных [53]. В целом содержание цитохромов в тканях и активность электронтранспортной цепи митохондрий рыб коррелировала с размерами их тела [54, 55] и уровнем естественной подвижности вида [9, 56]. Отмечено, что с возрастом активность цитохром- c -оксидазы подавлялась [57]. Направленные перестройки дыхательной цепи митохондрий скелетных мышц отмечены у рыб при адаптации их к гипоксии и гипотермии [18, 19, 52, 58].

Дыхательная цепь митохондрий рыб активно реагировала на изменение состояния водной среды. В условиях низких температур был отмечен рост содержания цитохрома c в скелетных мышцах [59], повышение активности цитохром- c -оксидазы [60, 61]. Гипербария оказывала противоположный эффект на активность данного фермента, подавляя тканевое дыхание [62]. Негативное действие на цитохром- c -оксидазу выявлено со стороны ряда токсических соединений (фракций нефти, свинца) [63, 64]. Столь выраженная чувствительность терминального фермента дыхательной цепи к среде повышает вероятность возникновения гистотоксических вариантов гипоксии у данной систематической группы организмов.

О чувствительности тканей рыб к дефициту кислорода можно судить по величинам критических значений PO_2 для митохондрий. Однако такая информация для класса рыб крайне ограничена. Считается, что максимальная активность цитохромной системы у рыб и амфибий наблюдается при 10-15 мм рт. ст. (мозг) [65]. Это ниже значений, полученных для наземных позвоночных, и позволяет говорить о сравнительно низкой чувствительности рыб к дефициту кислорода. У других же гидробионтов (черви, моллюски) исследователи часто отмечали случаи оксиконформизма на субклеточном уровне в достаточно широком диапазоне PO_2 (21-360 мм рт. ст.) [66, 67]. Кислородная зависимость активности цитохром- c -оксидазы показана и для эмбрионов лосося (*Salmo trutta*) [68]. Это означает, что энергетический статус клетки напрямую связан с содержанием кислорода в среде и исключает какую-либо направленную коррекцию этой зависимости (оксирегуляция). Насколько эта ситуация свойственна классу рыб в целом не ясно.

Реакция клеточных систем на гипоксию.

Общая стратегия адаптации клеточных систем к дефициту кислорода выражается в сбалансированном угнетении энергетического обмена и переходе к суббазальным скоростям метаболизма [69, 70]. При этом сохраняются основные показатели жизнедеятельности клетки: концентрация АТФ и трансмембранные градиенты по Na^+ и K^+ . Данное явление было названо «метаболическим арестом» [70, 71].

Как уже отмечалось, стехиометрия цитохромов митохондрий рыб носит некомпенсированный характер с явным преобладанием содержания цитохрома aa_3 [7-9]. Это отражает способность данного органоида функционировать в условиях дефицита кислорода. Экспериментальная гипоксия еще более усиливает асимметрию дыхательной цепи [19, 58]. Активность цитохром- c -оксидазы существенно возрастает на фоне снижения потребления кислорода тканью [72].

В условиях острой гипоксии и аноксии, когда функционирование электрон-транспортной цепи полностью прекращается, в тканях активизируются анаэробные процессы, которые у рыб имеют ряд особенностей. Содержание гликогена, креатинфосфата в мышцах и печени снижается более чем на 90 %. Одновременно происходит падение фосфатного потенциала клеток и рост содержания лактата и пирувата [73-81]. Эти изменения наблюдаются на фоне увеличения активности LDG [82]. Считается, что продукция данного фермента находится под контролем $HIF-1$ [82], который на ряду с другими локусами экспрессируется гипоксией [83-85]. Уровень гликогена в миокарде при этом остается сравнительно высоким [79], скорость потребления глюкозы не изменяется [603], но содержание АТФ и креатинфосфата падает [86, 87]. Гипоксия способна индуцировать биосинтез белка в клетках миокарда и печени. О чем свидетельствует рост содержания РНК в этих тканях. При этом в клетках мозга она оказывает противоположное действие [88].

В плазме крови на фоне увеличения концентрации катехоламинов отмечается одновременный рост содержания глюкозы, лактата и K^+ [77, 89-93], а также развитие плазменного ацидоза [80, 94]. Отмечено, что гипоксия экспрессирует глюкозный мембранный протеин, облегчающий поступление глюкозы в клетку [95]. Авторы обсуждают роль ферментов цикла Кори печени в нейтрализации образующегося лактата [78, 79]. Рассмотренные выше метаболические эффекты гипоксии требуют от видов устойчивых к дефициту кислорода повышенных ресурсов гликогена в печени и мышцах и высокой буферной емкости крови [69]. Это отмечено для многих видов амазонских цихлид [96] и ряда морских рыб [94].

Анаэробиз у некоторых рыб (серебряный и золотой караси) сопровождается также ростом содержания этанола в белых и особенно красных мышцах [97-101]. Образование данного соединения связывают с декарбоксилированием пирувата до ацетальдегида с последующим восстановлением его до этанола при участии алкогольдегидрогеназы [98, 99]. Это исключает чрезмерное накопление токсичного лактата и повышает устойчивость организма к крайним вариантам гипоксии [74, 102]. Избыток этанола экскретируется в воду на уровне жабр. А. Waarde [103] связывает также образование этанола с распадом аланина.

Одним из необычных следствий аноксии является индукция синтеза жиров в тканевых структурах рыб. Подобное явление было отмечено для скелетных мышц серебряного и золотого карасей (*Carassius auratus gibelio*, *Carassius carassius*) [101]. Синтез данных соединений рассматривается как продолжение реакций анаэробного гликолиза. В плазме при этом отмечается снижение уровня свободных жирных кислот [92].

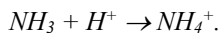
При дефиците *ATP* в условиях анаэробиза в клетках рыб активизируется аденилаткиназная реакция, приводящая к повышению концентрации *AMP*:



AMP не может быть акцептором P_i и подвергается дезаминированию с образованием инозинмонофосфата (*IMP*) при участии аденилатдеаминазы, которая в клетках рыб обладает повышенной активностью [104, 105]:



В условиях гипоксии активность данного фермента еще более возрастает [106]. Считается, что около 50 % NH_3 при аноксии образуется в мышцах рыб в реакциях пурин-нуклеотидного цикла (цикл Ловенштейна) [105]. Остальная часть связана с распадом аланина и окислением глутамата [103]. NH_3 в свою очередь задействуется при нейтрализации лактата:



Ферментативные системы митохондрий рыб также могут быть задействованы в анаэробных процессах генерации энергии. Посредством данного органоида сопрягаются гликолитические реакции с реакциями белкового катаболизма. Усиление продукции NH_4^+ в условиях внешнего дефицита кислорода отмечено для многих гидробионтов [73, 102, 107-109]. Показано, что гипоксия наряду с усилением анаэробного гликолиза приводит к снижению пула свободных аминокислот (особенно аспартата и аминокислот с разветвленной структурой радикала) и накоплению аланина и сукцината в тканях, в частности красных мышцах [10-12]. Содержание малата, оксалоацетата при этом снижается, а уровень α -кетоглутарата растет, что свидетельствует об усилении распада белков и процессов переаминирования отдельных аминокислот (глутамата и аланина) [110]. Метаболическая схема, предложенная T.G. Owen и P.W. Hochachka [111], хорошо объясняет наблюдаемые изменения (рис. 1). Она основана на сочетании двух процессов.

- Сукцинаттиокиназная реакция. Начинается с превращения гликолитического пирувата в аланин с образованием α -кетоглутарата, который в митохондриях окисляется до сукцината с восстановлением *GTP*. Процесс контролируется аланинаминотрансферазой, активность которой у рыб многократно превосходит таковую у наземных позвоночных [112]. Эта реакция также исключает образование токсичного лактата в тканях, что имеет решающее значение в перенесении гипоксических условий среды.
- Фумаратредуктазная реакция. Начинается с трансформации аспартата в оксалоацетат под контролем аспаратаминотрансферазы с последующим восстановлением до малата. При этом высвобождается глутамат, который может быть использован в предыдущей реакции. Малат, поступая в митохондрии, затем превращается в фумарат и восстанавливается до сукцината. Клетка получает при этом одну молекулу *ATP*. Эта реакция катализируется малатдегидрогеназой (*MDG*), активность которой в условиях гипоксии существенно повышается на фоне угнетения *LDG* [42, 113, 114].

Малат может образовываться и из фосфоенолпирувата (*ФЕП*) через щавелевоуксусную кислоту при участии фосфоенолпируваткарбоксикиназы (*ФЕПКК*) (рис. 2) [115]. Активность *ФЕПКК* повышается в аноксичных условия в сравнении с пируваткиназой, что ограничивает трансформацию *ФЕП* в пируват. В митохондриях малат может метаболизироваться в двух направлениях:

- в фумарат, а затем в сукцинат с восстановлением *ATP*;
- в пируват при участии малик-фермента, а затем ацетил-*CoA*; последнее соединение метаболизируется фрагментом цикла Кребса до сукцината; ресурс *NADH*, образующийся на данном этапе может быть использован в предыдущей реакции на этапе восстановления фумарата в сукцинат.

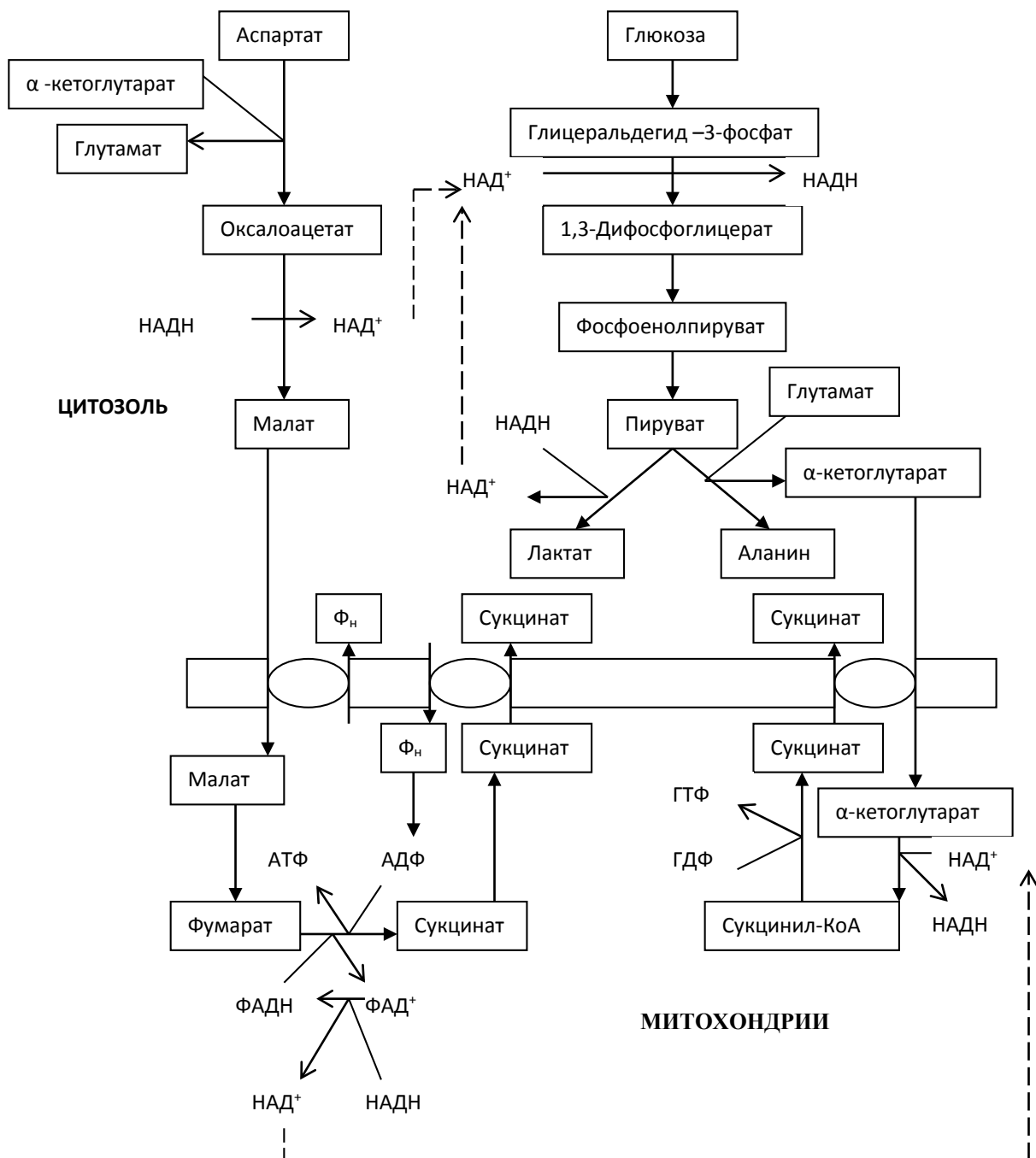


Рисунок 1. Метаболическая схема использования белков и углеводов митохондриями мышц в условиях анаэробноза [по 111]

Рассмотренные выше процессы, позволяют клеткам рыб в условиях анаэробноза получать дополнительно к гликолитическому определенный ресурс энергии в виде молекул *ATP* и *GTP*. Однако это возможно только при условии функциональной полноценности митохондрий, которая напрямую зависит от характера катионного обмена на уровне цитоплазматической мембраны клетки. В условиях дефицита энергии (*ATP*) активности Ca^{2+} -*ATP*азы и Na^+ , K^+ -*ATP*азы падают [110, 116]. Это должно сопровождаться диссипацией ионных градиентов и в частности повышением концентрации Ca^{2+} в цитоплазме. Подобная ситуация отмечена для печени карпа [110]. Ca^{2+} связывается с фосфолипазой A_2 внутренней мембраны митохондрий, которая в анаэробных условиях начинает расщеплять фосфолипиды, повреждая в конечном итоге органонд в целом [116]. Такая последовательность процессов характерна для клеток многих позвоночных. У рыб, устойчивых к гипоксии, подобное явление не наблюдается. Показано, что их клетки способны ограничивать число функционирующих Na^+ , K^+ и Ca^{2+} каналов на цитоплазматической мембране в условиях аноксии [70, 71]. Это снижает энерготраты клеток, сохраняет ионные градиенты и функциональную полноценность митохондрий.

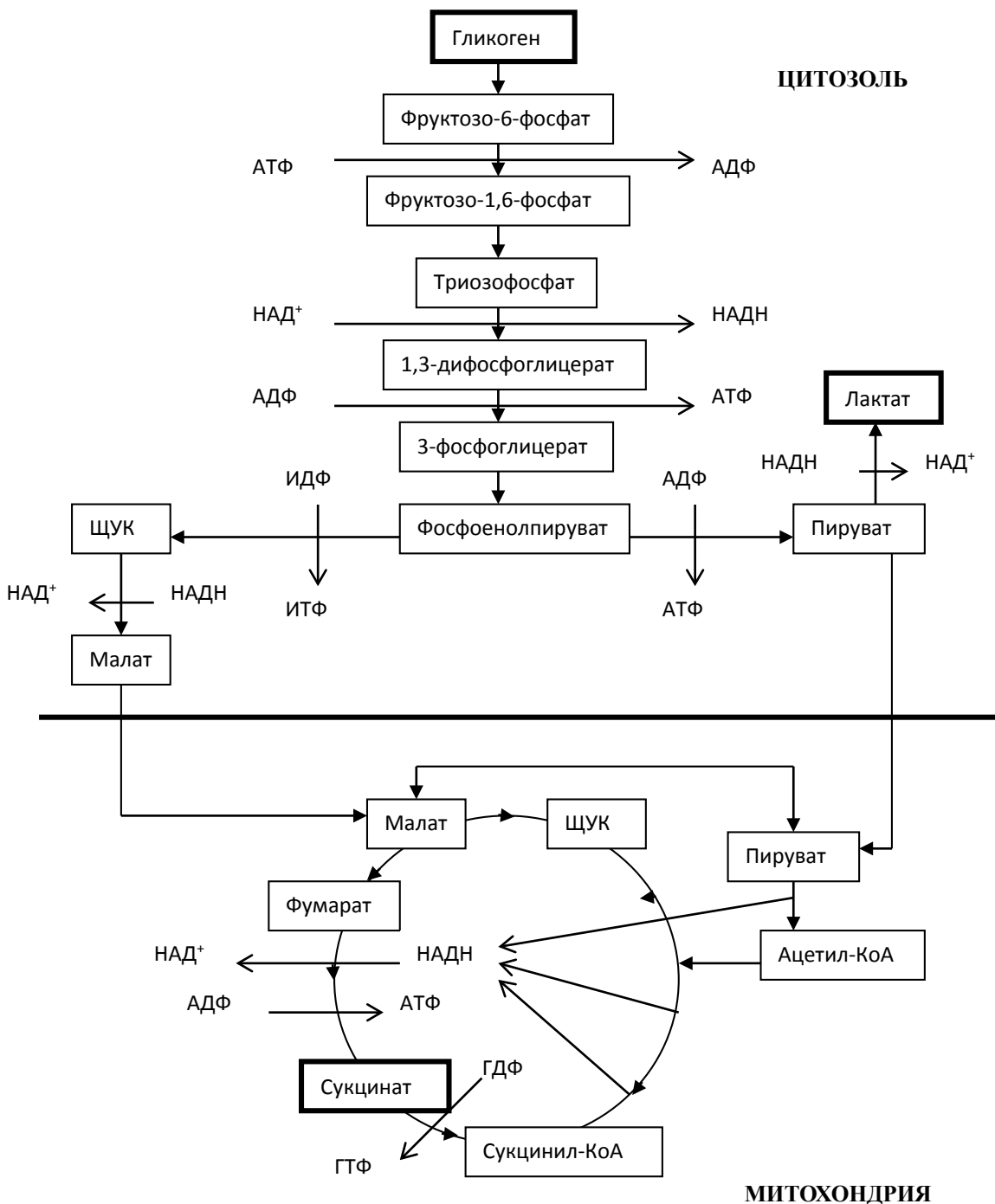


Рисунок 2. Функционирование цикла Кребса в условиях аноксии [по 115] (ЩУК – щавелево-уксусная кислота)

Наряду с реорганизацией метаболизма в условиях гипоксии отмечается также повышение антиоксидантного статуса клеточных систем. Многие исследователи связывают это с подготовкой клетки к процессу реоксигенации, так как окислительная нагрузка при низком PO_2 уменьшается [69, 117, 118]. Известно, что дефицит кислорода понижает устойчивость клеток к действию токсических соединений [119].

Подводя итог настоящему подразделу можно заключить, что клетки тканей рыб изначально ориентированы на функционирование в условиях острого дефицита кислорода. Об этом свидетельствует:

- некомпенсированный тип организации дыхательной цепи митохондрий с явным преобладанием содержания цитохромов группы *aas*;
- наличие эффективных ферментативных систем способных нейтрализовать образующийся при острой гипоксии и аноксии токсический лактат, переводя его в этанол, аланин, CO_2 , глюкозу, жиры;
- функционирование цикла Кребса в условиях анаэробноза, обеспечивающего дополнительный ресинтез *ATP* на основе углеводных и белковых субстратов, ключевым элементом которого является высоко активный малик-фермент (сукцинаттиокиназная и фумаратредуктазная реакции).

Такая направленность метаболизма клеточных систем рыб свидетельствует о том, что для данной систематической группы организмов гипоксические состояния скорее являются нормой, чем исключением.

Работа выполнена в рамках госзадания (№ гос. регистрации АААА-А18-118021490093-4) и при частичной поддержке проекта РФФИ (№ 20-44-920001).

Список литературы / References:

1. Nilsson G.E., Renshaw G.M.C. Hypoxic survival strategies in two fishes: extreme anoxia tolerance in the North European crucian carp and natural hypoxic preconditioning in a coral-reef shark. *J. Exp. Biol.*, 2004, vol. 207, pp. 3131-3139. 04.
2. Joyce S. The dead zones: oxygen-starved coastal waters. *Environ. Health Persp.*, 2000, vol. 108, no. 3, pp. A120-A125.
3. El Albani A., Bengtson S., Canfield D.E., Bekker A., Macchiarelli R., Mazurier A., Meunier A. Large colonial organisms with coordinated growth in oxygenated environments 2.1 Gyr ago. *Nature*, 2010, vol. 466, no. 7302, pp. 100-104.
4. Danovaro R., Dell'Anno A., Pusceddu A., Gambi C., Heiner I., Kristensen R.M. The first metazoa living in permanently anoxic conditions. *BMC Biol.*, 2010, vol. 8, no. 1, p. 30.
5. Soldatov A.A., Andreenko T.I., Sysoeva I.V., Sysoev A.A. Tissue specificity of metabolism in the bivalve mollusc *Anadara inaequivalvis* Br. under conditions of experimental anoxia. *J. Evolutionary Biochem. Physiol.*, 2009, vol. 45, no. 3, pp. 349-355.
6. Soldatov A.A., Andreeva A.Yu., Novitskaya V.N., Parfenova I.A. Coupling of membrane and metabolic function in nucleated erythrocytes of *Scorpaena porcus* L. under hypoxia *in vivo* and *in vitro*. *J. Evolutionary Biochem. Physiol.*, 2014, vol. 50, no. 5, pp. 409-415.
7. Савина М.В. Механизмы адаптации тканевого дыхания в эволюции позвоночных. С.-Петербург: Наука, 1992, 200 с. [Savina M. V. *Mechanisms of adaptation of tissue respiration in the evolution of vertebrates*. Saint-Petersburg: Nauka, 1992, 200 p. (In Russ.)]
8. Soldatov A.A. Cytochrome System and Oxygen Tension in Muscle Tissue of Salt-Water Fish with Different Natural Activity. *J. Evolutionary Biochem. Physiol.*, 1996, vol. 32, no. 2, pp. 112-115.
9. Солдатов А.А., Парфенова И.А. Стехиометрия цитохромов и напряжение кислорода в скелетных мышцах морских рыб. *Укр. биох. журн.*, 2014, т. 96, № 2, с. 60-67. [Soldatov A.A., Parfenova I.A. Stoichiometry of cytochromes and oxygen tension in skeletal muscles of marine fish. *Ukr. Biochem. J.*, 2014, vol. 96, no. 2, pp. 60-67. (In Russ.)]
10. Hughes G.M., Johnston I.A. Some responses of the electric ray (*Torpedo marmorata*) to low ambient oxygen tensions. *J. Exp. Biol.*, 1978, vol. 73, pp. 107-117.
11. Waarde A. Biochemistry of non-protein nitrogenous compounds in fish including the use of amino acids for anaerobic energy production. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1988, vol. 91 B, no. 2, pp. 207-228.
12. Waarde A., Thillart G., Kesbeke F. Anaerobic energy metabolism of the European eel, *Anguilla anguilla* L. *J. Comp. Physiol.*, 1983, vol. 149 B, no. 4, pp. 469-475.
13. Страйер Л. Биохимия. М.: Мир, 1984, т. 1, 232 с. [Strajer L. *Biohimiya*. М.: Mir, 1984, vol. 1, 232 p. (In Russ.)]
14. Johnston I.A. Implications of Muscle Growth Patterns for the Colour and Texture of Fish. *Farmed fish quality kestin*. Osney Mead Oxford: Blackwell Science Ltd, 2001, pp. 13-30.
15. Love R.M. *The chemical biology of fish*. London: Academic Press, 1980, vol. 2, 943 p.
16. Drummond G. Muscle metabolism. *Fortschritte der Zoologie*, 1967, vol. 18, pp. 359-429.
17. Wittenberger C. Metabolic interaction between isolated white and red carp muscle. *Rev. Roum. Biol. Ser. Zool.*, 1973, vol. 18, pp. 71-76.
18. Солдатов А.А., Парфенова И.А. Напряжение кислорода в крови, скелетных мышцах и особенности тканевого метаболизма кефали-сингиля в условиях экспериментальной гипотермии. *Пробл. криобиологии*, 2009, т. 19, № 3, с. 290-300. [Soldatov A.A., Parfenova I.A. Oxygen tension in blood, skeletal muscles and features of tissue metabolism of golden mullet in experimental hypothermia. *Problems of Cryobiology*, 2009, vol. 19, no. 3, pp. 290-300. (In Russ.)]
19. Солдатов А.А. Напряжение кислорода в крови, скелетных мышцах и особенности тканевого метаболизма у кефали-сингиля (*Liza aurata* Risso, 1810) в условиях острой экспериментальной гипоксии. *Актуальные вопросы биологической физики и химии*. 2018, т. 3, № 4, с. 724-729. [Soldatov A.A. Oxygen tension in the blood, skeletal muscles and features of tissue metabolism in the singil mullet (*Liza aurata* Risso, 1810) under conditions of acute experimental hypoxia. *Current Iss. Biol. Physics and Chemistry*, 2018, vol. 3, no. 4, pp. 724-729. (In Russ.)]
20. Knoerr S., Bohl M., Braunbeck T. Development of red and white muscle in juvenile Danube salmon (*Hucho hucho*) under the influence of different water currents – a contribution to optimized conditions for reintroduction into natural habitats. *Verh. Ges. Ichthyol.*, 1998, vol. 1, pp. 109-127.
21. Saenger A.M., Kim Z.S., Adam H. The fine structure of muscle fibres of roach, *Rutilus rutilus* (L.), and chub, *Leuciscus cephalus* (L.), *Cyprinidae*, *Teleostei*: Interspecific differences and effects of habitat and season. *J. Fish Biol.*, 1990, vol. 36, no. 2, pp. 205-213.
22. Dickson K.A., Johnson N.M., Donley J.M., Hoskinson J.A., Hansen M.W., Tessier J.D. Ontogenetic changes in characteristics required for endothermy in juvenile black skipjack tuna (*Euthynnus lineatus*). *J. Exp. Biol.*, 2000, vol. 203, no. 20, pp. 3077-3087.

23. Leonard J.B.K. Regional variation in muscle metabolic enzymes in individual American shad (*Alosa sapidissima*). *Can. J. Zool.*, 1999, vol. 77, no. 8, pp. 1322-1326.
24. Leonard J.B.K., McCormick S.D. Effects of migration distance on whole-body and tissue-specific energy use in American shad (*Alosa sapidissima*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1999, vol. 56, no. 7, pp. 1159-1171.
25. Leonard J.B.K., McCormick S.D. The effect of migration distance and timing on metabolic enzyme activity in an anadromous clupeid, the American shad (*Alosa sapidissima*). *Fish. Physiol. Biochem.*, 1999, vol. 20, no. 2, pp. 163-179.
26. Hemre G.I., Kahrs F. ¹⁴C-glucose injection in Atlantic cod, *Gadus morhua*, metabolic responses and excretion via the gill membrane. *Aquacult. Nutr.*, 1997, vol. 3, no. 1, pp. 3-8.
27. Hyvaerinen H., Holopainen I.J., Piironen J. Anaerobic wintering of crucian carp (*Carassius carassius* L.). 1. Annual dynamics of glycogen reserves in nature. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1985, vol. 82 A, no. 4, pp. 797-803.
28. West T.G., Schulte P.M., Hochachka P.W. Implications of hyperglycemia for post-exercise resynthesis of glycogen in trout skeletal muscle. *J. Exp. Biol.*, 1994, vol. 189, pp. 69-84.
29. Modigh M., Tota B. Mitochondrial respiration in the ventricular myocardium and in the white and deep red myotomal muscles of juvenile tuna fish (*Thunnus thynnus* L.). *Acta Physiol. Scand.*, 1975, vol. 93, no. 3, pp. 289-294.
30. Jabarsyah A., Tsuchimoto M., Yada O., Kozuru Ya., Miyake T., Misima T., Wang Q., Tachibana K. Comparison of biochemical and physiological characteristics among white, pink, and red muscle fibers in carp (cultured). *Fish Sci.*, 2000, vol. 66, no. 3, pp. 586-593.
31. Yada O., Tsuchimoto M., Wang Q., Apablaza P.A.G., Jabarsyah A., Tachibana K. Differences of muscle fiber type and temporal change of K-value among parts toward depth of dorsal muscle in carp (cultured). *Fish Sci.*, 2000, vol. 66, no. 1, pp. 147-152.
32. Froyland L., Lie O., Berge R. Mitochondrial and peroxisomal β -oxidation capacities in various tissues from Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquacult. Nutr.*, 2000, vol. 6, no. 2, pp. 85-89.
33. Carpena E., Martin B., Libera L.D. Biochemical differences in lateral muscle of wild and farmed gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). *Fish. Physiol. Biochem.*, 1998, vol. 19, no. 2, pp. 229-238.
34. De'Oliveira E.G., Urbinati E.C., Souza V.L., Roviero D.P. Glycogen levels in different tissues of pacu (*Piaractus mesopotamicus*, Holmberg, 1887). *Bol. Inst. Pesca-Sao-Paulo*, 1997, vol. 24, pp. 89-95.
35. El-Casfi M. Effects of water low salinity on tissular lipids in white and red muscle of *Liza aurata*. *Ichthyophysiol. Acta.*, 1998, no. 21, pp. 15-25.
36. El-Casfi M., Romdhane M.S., Chanussot F., Cherif A. Variation of the lipid composition of the muscle of mullet *Liza aurata* living in two sites of different salinity. *Proc. Symp. Brest.*, 19-20, November 1998. Plouzane France Ifremer, 2000, no. 27, pp. 130-139.
37. Kiessling A., Aasgaard T., Storebakken T., Johansson L., Kiessling K.H. Changes in the structure and function of the epaxial muscle of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in relation to ration and age. 3. Chemical composition. *Aquaculture*, 1991, vol. 93, no. 4, pp. 373-387.
38. De'Oliveira E.G., Urbinati E.C., Souza V.L., Roviero D.P. Visceral liposomatic index (VLSI) and total lipid levels in different body tissues of pacu (*Piaractus mesopotamicus*, Holmberg, 1887). *Bol. Inst. Pesca-Sao-Paulo*, 1997, vol. 24, pp. 97-103.
39. George J.C., Stevens E.D. Fine structure and metabolic adaptation of red and white muscles in tuna. *Environ. Biol. Fish.*, 1978, vol. 3, no. 2, pp. 185-191.
40. Driedzic W.R., Hochachka P.W. The unanswered question of high anaerobic capabilities of carp white muscle. *Can. J. Zool.*, 1975, vol. 53, pp. 706-712.
41. Johnston I.A., Davison W., Goldspink G. Energy metabolism of carp swimming muscles. *J. Comp. Physiol.*, 1977, vol. 114, no. 2, pp. 203-216.
42. Martinez M.L., Landry C., Boehm R., Manning S., Cheek A.O., Rees B.B. Effects of long-term hypoxia on enzymes of carbohydrate metabolism in the Gulf killifish, *Fundulus grandis*. *J. Exp. Biol.*, 2006, vol. 209, no. 19, pp. 3851-3861.
43. Матюхин В.А., Нешумова Т.В., Дементьев Я.В. Изменения температуры красных и белых мышц байкальского хариуса *Thymallus arcticus baicalensis* Дуб. при различных скоростях плавания. *Вопр. ихтиол.*, 1975, т. 15, № 5, с. 884-889. [Matyukhin V.A., Neshumova T.V., Dementiev Ya.V. Temperature changes of red and white muscles of the Baikal grayling *Thymallus arcticus baicalensis* Dyb. at different swimming speeds. *Ichthyol. J.*, 1975, vol. 15, no. 5, pp. 884-889. (In Russ.)]
44. Coughlin D.J., Rome L.C. Muscle activity in steady swimming scup, *Stenotomus chrysops*, varies with fiber type and body position. *Bull. Mar. Biol. (Lab. Woods Hole)*, 1999, vol. 196, no 2, pp. 145-152.
45. Кондратьева Т.П., Астахова Л.П. Морфологические и биохимические особенности белых и красных мышц при различных физиологических состояниях. Тр. Карадагского филиала ИнБЮМ НАН Украины, Севастополь, 1997, с. 111-120. [Kontratjeva T.P., Astakhova L.P. Morphological and biochemical features of white and red muscles in various physiological States. Proc. Karadag Branch IBSS NAS Ukr., Sevastopol, 1997, pp. 111-120. (In Russ.)]
46. Chance B., Oshino N., Sugano T., Mayevsky A. Basic principles of tissue oxygen determination from mitochondrial signals. *Adv. Exp. Med. Biol.*, 1973, vol. 37, pp. 277-292.
47. Wilson A., Owen Cn., Erecinska M. Quantitative dependence of mitochondrial oxidative phosphorylation on oxygen concentration: A mathematical model. *Arch. Biochem. Biophys.*, 1979, vol. 195, no. 2, pp. 494-504.

48. Lubbers D., Kessler M. Oxygen supply and the rate of tissue respiration. *Oxygen transport in blood and tissue*. Stuttgart: Tieme, 1968, pp. 90-99.
49. Савина М.В., Маслова Г.М., Демин В.И., Бакланова С.М. Исследование цитохромов в соматической и сердечной мышцах миноги *Lampetra fluviatilis* L. *Ж. эволюц. биох. физиол.*, 1981, т. 17, № 3, с. 246-253. [Savina M.V., Maslova G.M., Demin V.I., Baklanova S.M. Study of cytochromes in the somatic and cardiac muscles of lampreys *Lampetra fluviatilis* L. *J. Evolutionary Biochem. Physiol.* 1981, vol. 17, no. 3, pp. 246-253. (In Russ.)]
50. Richardson T., Tappel A.L., Smith L.M., Houle C.R. Polyunsaturated fatty acids in mitochondria. *J. Lipid Res.*, 1962, vol. 3, pp. 344-350.
51. Wodtke E. Temperature adaptation of biological membranes. Compensation of the molar activity of cytochrome C oxidase in the mitochondrial energy-transducing membrane during thermal acclimation of the carp (*Cyprinus carpio* L.). *Biochim. biophys. acta.*, 1981, vol. 640, no. 3, pp. 710-720.
52. Солдатов А.А., Парфенова И.А. Цитохромная система и уровень миоглобина в скелетных мышцах кефали-сингиля (*Liza aurata* Risso) в условиях экспериментальной гипотермии. *Труды ИБВВ РАН*, 2017, № 80 (83), с. 69-75. [Soldatov A.A., Parfenova I.A. Cytochrome system and myoglobin level in the skeletal muscles of the mullet-singil (*Liza aurata* Risso) under experimental hypothermia. *Proc. IBIW RAS*, 2017, no. 80 (83), pp. 69-75. (In Russ.)]
53. Wilson M.T., Bonaventura J., Brunory M. Mitochondrial cytochrome content and cytochrome oxidase activity of some amazonian fish. *Comp. Biochem Physiol.*, 1979, vol. 62 A, pp. 245-249.
54. Martinez M., Dutil J.D., Guderley H. Longitudinal and allometric variation in indicators of muscle metabolic capacities in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *J. Exp. Zool.*, 2000, vol. 287, no. 1, pp. 38-45.
55. Rodnick K.J., Williams S.R. Effects of body size on biochemical characteristics of trabecular cardiac muscle and plasma of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Comp. Biochem. Physiol.*, 1999, vol. 122 A, no. 4, pp. 407-413.
56. Garenc C., Couture P., Laflamme M., Guderley H. Metabolic correlates of burst swimming capacity of juvenile and adult threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *J. Comp. Physiol.*, 1999, vol. 169, no. 2, pp. 113-122.
57. Phillips M.C.L., Moyes C.D., Tufts B.L. The effects of cell ageing on metabolism in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) red blood cells. *J. Exp. Biol.*, 2000, vol. 203, no. 6, pp. 1039-1045.
58. Soldatov A.A., Savina M.V. Effect of hypoxia on the content and stoichiometry of cytochromes in muscle of the gray mullet *Liza aurata*. *J. Evolutionary Biochem. Physiol.*, 2008, vol. 44, no. 5, pp. 599-604.
59. Sidell B.D. Turnover of cytochrome c in skeletal muscle of green sunfish (*Lepomis cyanellus* R.) during thermal acclimation. *J. Exp. Zool.*, 1977, vol. 199, no. 2, pp. 233-250.
60. Blier P.U., Lemieux H. The impact of the thermal sensitivity of cytochrome c oxidase on the respiration rate of Arctic charr red muscle mitochondria. *J. Comp. Physiol.*, 2001, vol. 171, no. 3, pp. 247-253.
61. Wilson F.R., Somero G., Prosser C.L. Temperature-metabolism relations of two species of *Sebastes* from different thermal environments. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1974, vol. 47, no. 2 B, pp. 485-491.
62. Sebert P., Simon B., Barthelemy L. Hydrostatic pressure induces a state resembling histotoxic hypoxia in *Anguilla Anguilla*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1993, vol. 105 A, no. 2, pp. 255-258.
63. Cohen A., Nugegoda D., Gagnon M.M. Metabolic responses of fish following exposure to two different oil spill remediation techniques. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 2001, vol. 48, no. 3, pp. 306-310.
64. Reddy S.J., Kalarani V., Tharakanadha B., Reddy D.C., Ramamurthi R. Changes in energy metabolism of the fish, *Labeo rohita* in relation to prolonged lead exposure and recovery. *J. Ecotoxicol. Environ. Monitoring*, 1998, vol. 8, no. 1, pp. 43-53.
65. Вержбинская Н.А. Цитохромная система мозга в филогенезе позвоночных животных. *Физиол. ж. СССР*, 1953, т. 39, no. 1, с. 17-26. [Verzhbinskaya N.A. cytochrome system of the brain in the phylogeny of vertebrates. *Physiol. J. USSR*, 1953, vol. 39, no. 1, pp. 17-26. (In Russ.)]
66. Buchner T., Abele D., Poertner H.O. Oxyconformity in the intertidal worm *Sipunculus nudus*: the mitochondrial background and energetic consequences. *Comp. Biochem. Physiol.*, 2001, vol. 129, no. 1, pp. 109-120.
67. Tschischka K., Abele D., Poertner H.O. Mitochondrial oxyconformity and cold adaptation in the polychaete *Nereis pelagica* and the bivalve *Arctica islandica* from the Baltic and White Seas. *J. Exp. Biol.*, 2000, vol. 203, no. 21, pp. 3355-3368.
68. Matschak T.W., Tyler D.D., Stickland N.C. Metabolic enzyme activities in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) embryos respond more to chronic changes in oxygen availability than to environmental temperature. *Fish Physiol. Biochem.*, 1998, vol. 18, no. 2, pp. 115-123.
69. Bickler P.E., Buck L.T. Hypoxia tolerance in reptiles, amphibians, and fishes: life with variable oxygen availability. *Annu. Rev. Physiol.*, 2007, vol. 69, pp. 145-170.
70. Vornanen M., Paajanen V. Seasonality of dihydropyridine receptor binding in the heart of an anoxia-tolerant vertebrate, the crucian carp (*Carassius carassius* L.). *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.*, 2004, vol. 287, no. 5, pp. R1263-R1269.
71. Hochachka P. Defence strategies against hypoxia and hypothermia. *Science*, 1986, vol. 231, pp. 324-241.
72. Zhou B.S., Wu R.S., Randall D.J., Lam P.K., Ip Y.K., Chew S.F. Metabolic adjustments in the common carp during prolonged hypoxia. *J. Fish Biol.*, 2000, vol. 57, no. 5, pp. 1160-1171.
73. Chew S.F., Gan J., Ip Y.K. Nitrogen metabolism and excretion in the swamp eel, *Monopterus albus*, during 6 or 40 days of estivation in mud. *Physiol. Biochem. Zool.*, 2005, vol. 78, no. 4, pp. 620-629.

74. Dorigatti M., Krumschnabel G., Schwarzbaum P.J., Wieser W. Effects of hypoxia on energy metabolism in goldfish hepatocytes. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1997, vol. 117 B, no. 1, pp. 151-158.
75. Herbert N.A., Wells R.M. The aerobic physiology of the air-breathing blue gourami, *Trichogaster trichopterus*, necessitates behavioural regulation of breath-hold limits during hypoxic stress and predatory challenge. *J. Comp. Physiol. B.*, 2001, vol. 171, no. 7, pp. 603-612.
76. Ip Y.K., Kuah S.S., Chew S.F. Strategies adopted by the mudskipper *Boleophthalmus boddarti* to survive sulfide exposure in normoxia or hypoxia. *Physiol. Biochem. Zool.*, 2004, vol. 77, no. 5, pp. 824-837.
77. MacCormack T.J., Lewis J.M., Almeida-Val V.M., Val A.L., Driedzic W.R. Carbohydrate management, anaerobic metabolism, and adenosine levels in the armoured catfish, *Liposarcus pardalis* (castelnaui), during hypoxia. *J. Exp. Zool. A. Comp. Exp. Biol.*, 2006, vol. 305, no. 4, pp. 363-375.
78. Moraes G., Chippari A.R., Guerra C.D.R., Gomes L.C., Souza R.H.S. Immediate changes on metabolic parameters of the freshwater teleost fish *Piaractus mesopotamicus* (PACU) under severe hypoxia. *Bol. Tec. Cepta.*, 1997, vol. 10, pp. 45-52.
79. Moraes G., Choudhuri J.V., Souza R.H.S. Metabolic strategies of *Hypostomus regani* (Cascudo), a freshwater teleost fish under extreme environmental hypoxia. *Bol. Tec. Cepta.*, 1997, vol. 10, pp. 35-44.
80. Pincetich C.A., Viant M.R., Hinton D.E., Tjeerdema R.S. Metabolic changes in Japanese medaka (*Oryzias latipes*) during embryogenesis and hypoxia as determined by in vivo 31P NMR. *Comp. Biochem. Physiol. C. Toxicol. Pharmacol.*, 2005, vol. 140, no. 1, pp. 103-113.
81. Van Ginneken V.J.T., Van den Thillart G.E.E.J., Muller H.J., Van Deursen S., Onderwater M., Visee J., Hopmans V., Van Vliet G., Nicolay K. Phosphorylation state of red and white muscles in tilapia during graded hypoxia: an in vivo 31P-NMR study. *Am. J. Physiol. Regul. Integrat. Comp. Physiol.*, 1999, vol. 277, pp. 1501-1512.
82. Rees B.B., Bowman J.A.L., Schulte P.M. Structure and sequence conservation of a putative hypoxia response element in the lactate dehydrogenase-B gene of *Fundulus*. *Biol. Bull.*, 2001, vol. 200, pp. 247-251.
83. Bosworth C.A., Chou C.W., Cole R.B., Rees B.B. Protein expression patterns in zebrafish skeletal muscle: initial characterization and the effects of hypoxic exposure. *Proteomics*, 2005, vol. 5, no. 5, pp. 1362-1371.
84. Ju Z., Wells M.C., Heater S.J., Walter R.B. Multiple tissue gene expression analyses in Japanese medaka (*Oryzias latipes*) exposed to hypoxia. *Comp. Biochem. Physiol. C.*, 2007, vol. 145, no. 1, pp. 134-144.
85. Vleugel M.M., Bos R., Buerger H., van der Groep P., Saramaki O.R., Visakorpi T., van der Wall E., van Diest P.J. No amplifications of hypoxia-inducible factor-1alpha gene in invasive breast cancer: a tissue microarray study. *Cell. Oncol.*, 2004, vol. 26, no. 5-6, pp. 347-351.
86. Jensen M.A., Gesser H. Influence of inorganic phosphate and energy state on force in skinned cardiac muscle from freshwater turtle and rainbow trout. *J. Comp. Physiol. B.*, 1999, vol. 169, no. 6, pp. 439-444.
87. Overgaard J., Gessre H. Force development, energy state and ATP production of cardiac muscle from turtles and trout during normoxia and severe hypoxia. *J. Exp. Biol.*, 2004, vol. 207, pp. 1915-1924.
88. Smith R.W., Houlihan D.F., Nilsson H.E., Alexandre J. Tissue-specific changes in RNA synthesis in vivo during anoxia in crucian carp. *Am. J. Physiol. Regul. Integrat. Comp. Physiol.*, 1999, vol. 277, pp. 690-697.
89. MacCormack T.J., Driedzic W.R. The impact of hypoxia on in vivo glucose uptake in a hypoglycemic fish, *Myoxocephalus scorpius*. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.*, 2007, vol. 292, no. 2, pp. R1033-R1042.
90. Plante S., Chabot D., Dutil J. Hypoxia tolerance in Atlantic cod. *J. Fish Biol.*, 1998, vol. 53, no. 6, pp. 1342-1356.
91. Raaij M.T.M., Pit D.S.S., Balm P.H.M., Steffens A.B., Thillart G.E.E.J.M. Behavioral strategy and the physiological stress response in rainbow trout exposed to severe hypoxia. *Horm. Behav.*, 1996, vol. 30, no. 1, pp. 85-92.
92. Raaij M.T.M., Thillart G.E.E.J.M., Vianen G.J., Pit D.S.S., Balm P.H.M., Steffens A.B. Substrate mobilization and hormonal changes in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* L.) and common carp (*Cyprinus carpio* L.) during deep hypoxia and subsequent recovery. *J. Comp. Physiol.*, 1996, vol. 166, no. 7, pp. 443-452.
93. Wells R.M., Baldwin J. Plasma lactate and glucose flushes following burst swimming in silver trevally (*Pseudocaranx dentex*: *Carangidae*) support the "releaser" hypothesis. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.*, 2006, vol. 143, no. 3, pp. 347-352.
94. Jackson D.C. Acid-base balance during hypoxic hypometabolism: selected vertebrate strategies (review). *Respir. Physiol. Neurobiol.*, 2004, vol. 141, no. 3, pp. 273-283.
95. Zhang Z., Wu R.S.S., Mok H.O.L., Wang Y., Poon W.W.L., Cheng S.H., Kong R.Y.C. Isolation, characterization and expression analysis a hypoxia-responsive glucose transporter gene from the grass carp, *Ctenopharyngodon idellus*. *Eur. J. Biochem.*, 2003, vol. 270, pp. 3010-3017.
96. Chippari-Gomes A.R., Gomes L.C., Lopes N.P., Val A.L., Almeida-Val V.M. Metabolic adjustments in two Amazonian cichlids exposed to hypoxia and anoxia. *Comp. Biochem. Physiol. B. Biochem. Mol. Biol.*, 2005, vol. 141, no. 3, pp. 347-355.
97. Bidinotto P.M., Moraes G., Souza R.H.S. Hepatic glycogen and glucose in eight tropical freshwater teleost fish: A procedure for field determinations of micro samples. *Bol. Tec. Cepta.*, 1997, vol. 10, pp. 53-60.
98. Johnston I.A., Bernard L.M. Utilization of the ethanol pathway in carp following exposure to anoxia. *J. Exp. Biol.*, 1983, vol. 104, pp. 73-78.
99. Jurss K. Athanol – ein Endprodukt des anaeroben Stoffwechsels von Fischen. *Biol. Rdsch.*, 1982, vol. 20, no. 3, pp. 178.

100. Lutz P.L., Nilsson G.E. Contrasting strategies for anoxic brain survival – glycolysis up or down. *J. Exp. Biol.*, 1997, vol. 200, pp. 411-419.
101. Waversveld J., Addink A.D.F., Thillart G. The anaerobic energy metabolism of goldfish determined by simultaneous direct and indirect calorimetry during anoxia and hypoxia. *J. Comp. Physiol.*, 1989, vol. 159 B, no. 3, pp. 263-268.
102. Thillart G., Waarde A. Teleosts in hypoxia: aspects of anaerobic metabolism. *Mol. Physiol.* 1985, vol. 8, no. 3, pp. 393-409.
103. Waarde A. Aerobic and anaerobic ammonia production by fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1983, vol. 74, no. 4, pp. 675-684.
104. Jorgensen J.B., Mustafa T. The effect of hypoxia on carbohydrate metabolism in flounder (*Platichthys flesus* L.) II. High energy phosphate compounds and the role of glycolytic and gluconeogenic enzymes. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1980, vol. 67 B, pp. 249-256.
105. Waarde A., De Wilde H.M. Nitrogen metabolism in goldfish, *Carassius auratus* (L.) pathway of aerobic and muscle mitochondria. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1982, vol. 72 B, no. 1, pp. 133-136.
106. Lushchak V.I., Smirnova Y.D., Storey K.B. AMP-deaminase from sea scorpion white muscle: properties and redistribution under hypoxia. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1998, vol. 119 B, no. 3, pp. 611-618.
107. Светличный Л.С., Юнева Т.В., Шульман Г.Е., Хаусман Дж. А. Использование белка в энергетическом обмене ветвистоусого рачка *Moina macrura* при различном содержании кислорода в воде. Докл. РАН, 1994, т. 337, № 3, с. 428-430. [Svetlichny L.S., Yuneva T.V., Shulman G.E., Hausman J.A. Use of protein in the energy exchange of the branchial crustacean *Moina micrura* at different oxygen content in water. Reports of Russian Academy of Sciences, 1994, vol. 337, no. 3, pp. 428-430. (In Russ.)]
108. Столбов А.Я., Ставицкая Е.Н., Шульман Г.Е. Потребление кислорода и экскреция азота у черноморских рыб различной экологической специализации при гипоксических режимах. *Гидробиол. ж.*, 1995, т. 31, № 1, с. 73-78. [Stolbov A.Ya., Stavitskaya E.N., Shulman G.E. Oxygen consumption and nitrogen excretion in black sea fish of various ecological specialization under hypoxic regimes. *Hydrobiol. J.*, 1995, vol. 31, no. 1, pp. 73-78. (In Russ.)]
109. Шульман Г.Е., Аболмасова Г.И., Столбов А.Я. Использование белка в энергетическом обмене гидробионтов. Усп. совр. биол., 1993, т. 113, № 5, с. 576-586. [Shulman G.E., Abolmasova G.I., Stolbov A.Y. Protein utilization in energy metabolism of hydrobionts. *Adv. Modern Biol.*, 1993, vol. 113, no. 5, pp. 576-586. (In Russ.)]
110. Романенко В.Д., Арсан О.М., Соломатина В.Д. Механизмы температурной акклимации рыб. К.: Наук. думка, 1991, 192 с. [Romanenko V.D., Arsan O.M., Solomatina V.D. Mechanisms of temperature acclimation of fish. Kiev: Naukova dumka, 1991, 192 p. (In Russ.)]
111. Owen T.G., Hochachka P.W. Purification and properties of dolphin muscle aspartate and alanine transaminases and their possible roles in the energy metabolism of diving mammals. *Biochem. J.*, 1974, vol. 143, pp. 541-553.
112. Mommsen Th.P., French C.J., Hochachka P.W. Sites and patterns of protein and amino acid utilization during spawning migration of salmon. *Can. J. Zool.*, 1980, vol. 58, pp. 1785-1799.
113. Almeida-Val V.M., Val A.L., Duncan W.P., Souza F.C., Paula-Silva M.N., Land S. Scaling effects on hypoxia tolerance in the Amazon fish *Astronotus ocellatus* (Perciformes: Cichlidae): contribution of tissue enzyme levels. *Comp. Biochem. Physiol. B. Biochem. Mol. Biol.*, 2000, vol. 125, no. 2, pp. 219-226.
114. Panepucci L., Fernandes M.N., Sanches J.R., Rantin F.T. Changes in lactate dehydrogenase and malate dehydrogenase activities during hypoxia and after temperature acclimation in the armored fish, *Rhinelepis strigosa* (Siluriformes, Loricariidae). *Rev. Bras. Biol.*, 2000, vol. 60, no. 2, pp. 353-360.
115. Skorkowski E.F. Mitochondrial malic enzyme from crustacean and fish muscle. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1988, vol. 90 B, pp. 19-24.
116. Брагин Е.О., Дергунов А.Д. и др. Роль фосфолипазы А2 в аноксическом повреждении энергозависимых функций митохондрий. Вопр. мед. химии, 1977, т. 23, № 5, с. 673-677. [Bragin E.O., Dergunov A.D. Role of phospholipase A2 in anoxic damage of energy-dependent mitochondrial functions. *Questions of medical chemistry*, 1977, vol. 23, no. 5, pp. 673-677. (In Russ.)]
117. Abele D., Puntarulo S. Formation of reactive species and induction of antioxidant defence systems in polar and temperate marine invertebrates and fish. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.*, 2004, vol. 138, no. 4, pp. 405-415.
118. Hermes-Lima M., Zenteno-Savin T. Animal response to drastic changes in oxygen availability and physiological oxidative stress (review). *Comp. Biochem. Physiol. C. Toxicol. Pharmacol.*, 2002, vol. 133, no. 4, pp. 537-556.
119. Hattink J., De Boeck G., Blust R. Toxicity, accumulation, and retention of zinc by carp under normoxic and hypoxic conditions. *Environ. Toxicol. Chem.*, 2006, vol. 25, no. 1, pp. 87-96.

**SKELETAL MUSCLES OF MARINE FISH AND MOLECULAR OXYGEN UTILIZATION SYSTEMS
(BRIEF OVERVIEW)****Soldatov A.A.^{1,2}, Parfenova I.A.³**¹ A.O. Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas, Russian Academy of Sciences
*Nakhimov Ave., 2, Sevastopol 299011, Russia; e-mail: alekssoldatov@yandex.ru*² Sevastopol State University
*University St., 33, Sevastopol, 299053, Russia*³ V.I. Vernadsky Crimean Federal University
Vernadsky Ave., 4, Simferopol, 295007, Russia

Abstract. The information on the characteristics of the cellular composition and molecular oxygen utilization systems in skeletal muscles of bony fish is summarized. Their state under conditions of normoxia and hypoxia is considered. It has been noted that white muscle fibers possess an uncompensated type of organization of the respiratory chain of mitochondria with a pronounced predominance in the content of cytochromes of the *aa₃* group. At the same time, muscle tissue has effective enzymatic systems that can neutralize toxic lactate formed during acute hypoxia and anoxia, converting it to ethanol, alanine, *CO₂*, glucose and lipids. It has been shown that the functioning of the Krebs cycle under conditions of anaerobiosis provides additional *ATP* resynthesis based on carbohydrate and protein substrates, with a highly active malik-enzyme as the key element. It is concluded that the skeletal muscles and a number of other tissues in fish have been initially oriented towards functioning under conditions of acute oxygen deficiency, and for these organisms hypoxic conditions seem to be normal and not extraordinary ones.

Key words: *skeletal muscles, marine fish, metabolism, the respiratory chain of mitochondria, hypoxia.*