

УДК 574.52:574.38:577.127

## **ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ АНТИОКСИДАНТНОЙ ЗАЩИТЫ В МУСКУЛАТУРЕ И ПЕЧЕНИ КОЛЮШКИ ТРЕХИГЛОЙ (*GASTEROSTEUS ACULEATUS*) БЕЛОГО МОРЯ В НЕРЕСТОВЫЙ ПЕРИОД**

**Л. П. Смирнов<sup>1</sup>, И. В. Суховская<sup>1</sup>, Е. В. Борвинская<sup>1</sup>, Д. Л. Лайус<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

<sup>2</sup> Санкт-Петербургский государственный университет, Россия

Исследовали некоторые показатели системы антиоксидантной защиты (АОЗ) – уровень глутатиона (GSH), активность глутатион-S-трансферазы (GST), каталазы (CAT) у колюшки трехиглой *Gasterosteus aculeatus* из трех точек Белого моря (губа Сельдяная, лагуна Колюшковая и пролив Сухая Салма) в начале (май) и в конце (июль) нереста. В начале нерестового периода (май) содержание GSH в губе Сельдяная и лагуне Колюшковая как в мышцах, так и в печени было выше, чем в проливе Сухая Салма. В июле (окончание нереста и переход в нагульный период) в исследованных тканях уровень GSH был выше, чем в мае. Активность GST в мышцах колюшки была в среднем в 8 раз ниже, чем в печени, а каталазы – в 37 раз. В июле активность GST в мышцах рыб обоих полов из всех трех биотопов была выше, чем в мае, в 1,7–2,4 раза, в печени – в 1,6–3,3 раза. Активность CAT также возрастала от мая к июлю в мышцах в 1,5–2 раза, в печени – в 1,2–1,7 раза. Наиболее выраженные изменения показателей АОЗ происходили у особей из пролива Сухая Салма. Изменения показателей АОЗ коррелируют с фактором времени: май (начало нереста) – июль (завершение нереста). Активация компонентов АОЗ в организме колюшки на финальном этапе нереста направлена на компенсацию метаболических изменений, вызванных ростом уровня окислительного стресса, стимуляторами которого выступают повышение температуры окружающей среды и активное питание.

**Ключевые слова:** колюшка трехиглая *Gasterosteus aculeatus*; нерестовый период; глутатион; глутатион-S-трансфераза; каталаза.

### **L. P. Smirnov, I. V. Sukhovskaya, E. V. Borvinskaya, D. K. Lajus. THE VARIABILITY OF SOME PARAMETERS OF ANTIOXIDANT PROTECTION IN THE MUSCLES AND LIVER OF THE THREE-SPINED STICKLEBACK (*GASTEROSTEUS ACULEATUS*) IN THE WHITE SEA DURING THE SPAWNING PERIOD**

Some indices of the antioxidant system (AOS) – level of glutathione (GSH), activity of glutathione-S-transferase (GST), catalase (CAT) in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, from three locations in the White Sea (Seldyanaya Bay, Kolyushkovaya Lagoon, and Sukhaya Salma Channel) were examined at the beginning (May) and in the end (July) of the spawning season. At the beginning of the spawning period (May), GSH content in both muscles and liver of fish from Seldyanaya Bay

and Kolyushkovaya Lagoon was higher than in the Sukhaya Salma Channel. In July (end of spawning and transition to the nursery period), GSH level in the studied tissues was higher than in May. GST activity in the muscles of the three-spined stickleback was on average 8 times lower than in the liver, and that of catalase was 37 times lower. In July, GST activity in the muscles of fish of both sexes from all the three habitats was 1.7–2.4-fold higher than in May, and the respective increase in the liver was 1.6–3.3-fold. CAT activity also increased from May to July 1.5–2-fold in muscles, and 1.2–1.7-fold in the liver. The most pronounced changes in AOS parameters happened in fish from the Sukhaya Salma Channel. Changes in AOS parameters correlate with the time factor: May (beginning of spawning) – July (end of spawning). The activation of AOS components in sticklebacks at the final stage of spawning is meant to compensate for the metabolic changes induced by an increase in the level of oxidative stress triggered by a rise in ambient temperature and intensive foraging.

**Key words:** three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*; spawning period; glutathione; glutathione-S-transferase; catalase.

## Введение

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* – признанный модельный объект популяционной биологии рыб и смежных областей [Barber, 2013]. В настоящее время имеется немало сведений о биологии и экологии трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* Linneus, 1758) из Белого моря [Лайус и др., 2013; Demchuk et al., 2015; Bakhvalova et al., 2016; Ivanova et al., 2016; Rybkina et al., 2016, 2017; Демчук и др. 2018; Доргам и др., 2018], тем не менее биохимические исследования этого вида практически не проводились, в то время как они могут дать информацию, позволяющую существенно дополнить знания о механизмах адаптивных изменений вида в различные периоды его жизненного цикла. Жизненный цикл *G. aculeatus* включает резкую смену условий обитания, например, в ходе нерестовых миграций из открытого моря в прибрежные и пресноводные биотопы со свойственным им специфическим комплексом абиотических (температура, соленость, состав грунта, скорость течений и др.) и биотических (кормовые объекты, хищники, паразиты) факторов. На изменение условий среды организм отвечает в первую очередь активацией биохимических систем антиоксидантной защиты (АОЗ). Процессы возникновения свободных радикалов, активных форм кислорода (АФК) и ответных реакций на них в нормальных физиологических условиях в организме сбалансированы. Если баланс между прооксидантами и антиоксидантными системами (при воздействии определенных факторов) сдвигается в сторону роста концентрации свободных радикалов и АФК, возникает окислительный стресс, для защиты от которого в ходе эволюции сформировалась сложная многоуровневая система, состоящая из низкомолеку-

лярных антиоксидантов и комплекса специфических ферментов [Смирнов, Суховская, 2014].

Среди низкомолекулярных антиоксидантов главным детоксикационным агентом в клетках является низкомолекулярный пептид глутатион (GSH) [Zhang, Forman, 2012]. GSH осуществляет несколько жизненно важных функций, в том числе поддержание на физиологическом уровне редокс-потенциала клетки, детоксикацию электрофильных соединений и сохранение эссенциального тиолового статуса белков через предотвращение окисления SH-групп или восстановление дисульфидных связей, нарушенных при окислительном стрессе [Meister, 1988]. Глутатион в качестве самостоятельной единицы клеточной защиты участвует в перехвате разнообразных активных радикалов, в том числе АФК. В состав ферментного комплекса антиоксидантной защиты входит такой GSH-зависимый фермент, как глутатион-S-трансфераза (GST) [Brigellius-Flohe, 1999]. Существенная роль в нейтрализации повреждающего действия перекиси водорода принадлежит также и каталазе (CAT).

Цель настоящей работы – определить состояние некоторых компонентов антиоксидантной защиты (уровень глутатиона, активность глутатион-S-трансферазы и каталазы) в мышцах и печени колюшки трехиглой в начале (май) и в конце (июль) нерестового периода, а также выявить факторы, влияющие на изменение показателей АОЗ.

## Материалы и методы

**Районы исследования.** Для исследования были выбраны три достаточно типичных нерестилища на Белом море (губа Сельдяная, лагуна Колюшковая, пролив Сухая Салма), отличающиеся некоторыми условиями среды (табл. 1).

Таблица 1. Характеристика мест взятия проб [по: Доргам и др., 2018]

Table 1. The description of fish catching places [after Dorgam et al., 2018]

Места вылова Fish catching places	Губа Сельдяная Seldyanaya Bay	Лагуна Колюшковая Kolyushkovaya Lagoon	Пролив Сухая Салма Sukhaya Salma Channel
Географические координаты Geographical coordinates	66°33'80.66" N, 33°62'25.16" E	66°31'32.62" N, 33°64'59.53" E	66°31'16.96" N, 33°64'73.70" E
Общая характеристика General description	Треугольная губа с широким входом (глубина около 8 м) Triangular bay with a wide entrance (about 8 m deep)	Соединена с морем только в полную воду. Глубина до 4 м Connected with sea only at maximum amplitude. The depth is up to 4 m	Биотоп с довольно быстрым нарастанием глубины до 5 м Biotope with fast depth gain up to 5 m
Амплитуда прилива, м Tide amplitude, m	2,5	0,3	2,5
Водная растительность Water flora	Фукусы на литорали, очень густая zostera на большей части акватории Fucus in littoral zone, very dense zostera on the greater part of the water area	Зостера в районе, прилегающем к главному входу; в других частях лагуны ее мало. Фукусов практически нет Zostera around the main entrance to the lagoon. Fucus is absent	Фукусы на камнях, разреженная zostera в более глубокой части Fucus on stones and rare zostera in the deeper part
Зоопланктон Zooplankton	Прибрежное сообщество с массовыми для Беломорья видами Coastal community of the mass White Sea species	Со второй половины июня абсолютное доминирование рачка <i>Acartia longiremis</i> . К концу августа он исчезает <i>Acartia longiremis</i> is the absolutely dominating species of the second part of June. It disappears at the end of August	Прибрежное сообщество с массовыми для Беломорья видами Coastal community of the mass White Sea species

**Сбор и обработка проб.** Половозрелые особи трехглазой колюшки отловлены в 2016 г. в начале (28–30 мая) и в конце (7–9 июля) нерестового периода закидным неводом. пойманных рыб разделяли по полу, замораживали в жидком азоте и хранили в нем до начала анализа. После кратковременной разморозки отбирали пробы скелетной мускулатуры, печени и сразу же проводили биохимический анализ.

Образцы массой 150–200 мг смешивали с 5-кратным объемом 0,05M Трис-НCl буферного раствора, pH 7,4–7,6, гомогенизировали в Disruptor Genie (Scientific Industries Ink, США) в течение 3 мин при 2500 об. Гомогенат центрифугировали при 60 000 g 60 мин на настольной рефрижераторной центрифуге Allegra 64R (Beckman, США). Полученный супернатант использовали для анализа.

Концентрацию восстановленного GSH определяли по [Hissin, Hilf, 1976]. Содержание глутатиона вычисляли с помощью калибровочного графика, построенного по результатам измерений растворов GSH (Sigma-Aldrich) с концентрацией от 0,5 до 20 мкг/мл (0,0016 до 0,065  $\mu\text{M}/\text{мл}$ ) в 0,4 M трис-НCl буферном растворе (pH 8,5), содержащем 5 mM EDTA.

Активность глутатион-S-трансферазы (GST) определяли по скорости связывания восста-

новленного глутатиона (GSH) с субстратом 1-хлор-2,4-динитробензолом (CDNB) [Habig et al., 1974]. Относительную активность фермента в тканях рыб представляли как количество  $\mu\text{M}$  продукта реакции, образовавшихся за минуту, в пересчете на мг растворимого белка в ткани ( $\mu\text{M}/\text{mg protein} \cdot \text{min}$ ).

Активность каталазы (CAT) определяли по [Beers, Sizer, 1952]. Относительную активность выражали как  $\mu\text{M H}_2\text{O}_2/\text{mg protein} \cdot \text{min}$ .

Концентрацию растворимого белка в супернатанте определяли спектрофотометрически по поглощению пептидной связи при длине волны 220 нм при 26 °C [Noble, Bailey, 2009; Суховская и др., 2010]. Для построения калибровочного графика в день анализа готовили растворы бычьего сывороточного альбумина с различной концентрацией (0,02–0,10 мг/мл) в буферном растворе 50 mM Трис-НCl, pH 7,5.

Математическую обработку результатов проводили общепринятыми методами [Ивантер, Коросов, 2014]. Достоверность различий определяли с помощью непараметрического теста Манна – Уитни (программа Past 3) с поправкой на множественные сравнения Бенъямини – Хохберга [Benjamini, Hochberg, 2000]. Различия считали достоверными при уровне значимости  $p \leq 0,05$ . Кроме этого, проводи-

ли дисперсионный многофакторный анализ (MANOVA).

Исследования выполнены на оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

## Результаты и обсуждение

### Содержание глутатиона

Уровень GSH в мышцах самцов колюшки, отловленных в мае из губы Сельдяная и лагуны Колюшковая, был в 1,5–1,7 раза выше, чем у самок, и в 1,2–2,8 раза выше, чем у рыб обоих полов из пролива Сухая Салма (табл. 2). Достоверность различий показана для самцов и самок из губы Сельдяная ( $p < 0,01$ ). В мышцах рыб, отловленных в мае из пролива Сухая Салма, зарегистрирован самый низкий уровень глутатиона по сравнению с колюшками из двух других биотопов (губа Сельдяная и лагуна Колюшковая). В июле (конец нереста – нагул) в мышцах самцов из лагуны Колюшковая и губы Сельдяная содержание GSH по сравнению с маем почти не изменялось, а у самок – возросло в 1,5 и 2,2 раза соответственно. У колюшки из пролива Сухая Салма отмечен существенный рост концентрации GSH, как у самцов, так и у самок, в 2,6–3,3 раза. Различия были статистически значимыми ( $p < 0,01$ ).

Содержание GSH в печени колюшки, выловленной в мае, на всех станциях у самок было выше, чем у самцов (табл. 3). У самцов из пролива Сухая Салма этот показатель был самый низкий, но достоверная разница ( $p < 0,02$ ) выявлена только между рыбами обоих полов из пролива Сухая Салма. Самые высокие средние значения концентрации GSH отмечены для печени рыб, выловленных из лагуны Колюшковая. У самок колюшки из губы Сельдяная и лагуны Колюшковая показано снижение концентрации GSH в печени к концу нереста (июль). У колюшки, пойманной в проливе Сухая Салма, напротив, концентрация GSH в печени увеличилась, как и в мускулатуре, в среднем в 1,4 и 2,3 раза у самок и самцов соответственно.

В июле нерест в основном завершается и колюшка переходит к активному питанию, когда ей перед зимовкой необходимо восполнить потерю белка, нарастить мышечную массу, а самкам дополнительно получить энергию, достаточную для развития икры до 3–4 стадии. Обнаружено, что наиболее существенный рост уровня глутатиона в мышцах и печени от мая к июлю показан для рыб, отловленных в проливе Сухая Салма. Это может быть вызвано тем,

что в конце нереста сюда приходят уже отнерестившиеся, нагуливающиеся рыбы, в том числе и из лагуны Колюшковая, о чем свидетельствуют данные по их питанию и морфологической изменчивости [Демчук и др., 2018; Доргам и др., 2018]. Рост концентрации GSH отмечен в тканях фундулюса (*Fundulus heteroclitus*) при усилении пищевой активности [Legatt et al., 2007].

В лагуне Колюшковая нижняя граница температуры воды в мае изначально была выше, чем в других точках вылова. В этом месяце у самцов колюшки из лагуны Колюшковая зарегистрирован самый высокий уровень GSH в мускулатуре и печени по сравнению с другими точками вылова, который незначительно (статистически недостоверно) изменялся в течение периода наблюдений в мускулатуре рыб обоих полов. В проливе Сухая Салма разница между температурой воды в мае и июле составила примерно 8 °С. Прогрев воды в этом проливе происходит медленнее, чем на других станциях, из-за его глубины и апвеллинга более холодных вод во время прилива, но к июлю температура достигает значений, сходных с таковыми в других биотопах. Возможно, это стимулирует активацию ферментов цикла синтеза GSH в мускулатуре колюшки из пролива Сухая Салма, поэтому в июле его концентрация в мышцах исследуемых рыб из всех биотопов имела близкие значения, а небольшие различия статистически не были значимы. Показано, что при холодном стрессе концентрация GSH в бактериях *E. coli* снижается [Smirnova et al., 2001]. Ранее было обнаружено, что у жемчужницы *Margaritifera margaritifera*, собранной в сентябре при более высокой температуре окружающей среды, уровень GSH в жабрах был в 4,5 раза ниже, чем у особей в ноябре [Смирнов и др., 2017]. Также был показан рост концентрации GSH у мидий *Mytilus edulis* при термошоке [Суховская и др., 2014]. В мышцах и печени фундулюса (*F. heteroclitus*) отмечено увеличение содержания GSH при повышении температуры [Legatt et al., 2007]. Можно предположить, что температура окружающей среды, так же как и активное питание, оказывает влияние на интенсивность синтеза GSH, являющегося участником многих биохимических процессов, связанных с функционированием АОЗ.

### Активность глутатион-S-трансферазы

В начале нереста (май) показатели активности GST в мускулатуре колюшки, собранной на всех трех нерестилищах, практически не различались (табл. 4). У рыб из лагуны Ко-

Таблица 2. Содержание глутатиона ( $\mu\text{M}/\text{мл}$ ) в мускулатуре колюшки в начале (май) и конце (июль) нерестового периода

Table 2. The content of glutathione ( $\mu\text{M}/\text{ml}$ ) in threespine stickleback muscles at the beginning (May) and at the end (July) of the spawning period

Показатели Indices	Губа Сельдяная Seldyanaya Bay		Лагуна Колюшковая Kolyushkovaya Lagoon		Пролив Сухая Салма Sukhaya Salma Channel	
	Май May					
	Самцы Males n=8	Самки Females n=6	Самцы Males n=7	Самки Females n=6	Самцы Males n=7	Самки Females n=6
Среднее Mean	36,92	21,98	52,43	35,73	18,86	19,53
Ошибка среднего Error of mean	3,34	2,58	16,23	7,04	1,26	2,49
Минимум Minimum	24,51	14,44	17,35	19,84	14,93	11,80
Максимум Maximum	53,24	33,24	121,33	60,77	23,25	27,23
	Июль July					
	Самцы Males n=7	Самки Females n=8	Самцы Males n=5	Самки Females n=8	Самцы Males n=11	Самки Females n=7
Среднее Mean	35,72	49,65	55,53	54,24	48,14	64,86
Ошибка среднего Error of mean	2,52	6,89	9,54	9,99	5,67	9,45
Минимум Minimum	27,02	22,30	23,77	15,38	22,39	30,34
Максимум Maximum	48,67	78,73	78,29	93,67	83,78	110,49

Таблица 3. Содержание глутатиона ( $\mu\text{M}/\text{мл}$ ) в печени колюшки в начале (май) и конце (июль) нерестового периода

Table 3. The content of glutathione ( $\mu\text{M}/\text{ml}$ ) in threespine stickleback liver at the beginning (May) and at the end (July) of the spawning period

Показатели Indices	Губа Сельдяная Seldyanaya Bay		Лагуна Колюшковая Kolyushkovaya Lagoon		Пролив Сухая Салма Sukhaya Salma Channel	
	Май May					
	Самцы Males n=8	Самки Females n=7	Самцы Males n=7	Самки Females n=7	Самцы Males n=7	Самки Females n=7
Среднее Mean	31,99	45,37	46,37	68,33	11,28	41,36
Ошибка среднего Error of mean	1,75	8,61	12,94	24,73	2,66	16,23
Минимум Minimum	25,11	24,76	7,04	8,21	5,99	12,6
Максимум Maximum	39,32	94,95	95,11	205,13	22,68	134,0
	Июль July					
	Самцы Males n=7	Самки Females n=8	Самцы Males n=6	Самки Females n=8	Самцы Males n=10	Самки Females n=6
Среднее Mean	29,0	32,94	45,88	31,93	25,81	55,88
Ошибка среднего Error of mean	4,62	8,61	5,12	6,86	3,83	15,74
Минимум Minimum	16,21	19,39	35,6	14,51	6,08	22,96
Максимум Maximum	49,61	55,75	67,9	77,51	50,92	127,35

Таблица 4. Активность глутатион-S-трансферазы ( $\mu\text{M}$  продукта реакции/ $\text{mg protein} \cdot \text{min}$ ) в мускулатуре колюшки в начале (май) и конце (июль) нерестового периода

Table 4. The activity of glutathione-S-transferase ( $\mu\text{M}$  of reaction product/ $\text{mg protein} \cdot \text{min}$ ) in threespine stickleback muscles at the beginning (May) and at the end (July) of the spawning period

Показатели Indices	Губа Сельдяная Seldyanaya Bay		Лагуна Колюшковая Kolyushkovaya Lagoon		Пролив Сухая Салма Sukhaya Salma Channel	
	Май May					
	Самцы Males n=11	Самки Females n=8	Самцы Males n=7	Самки Females n=7	Самцы Males n=8	Самки Females n=12
Среднее Mean	0,97	0,81	1,30	1,47	1,13	1,17
Ошибка среднего Error of mean	0,12	0,08	0,15	0,44	0,08	0,13
Минимум Minimum	0,28	0,52	0,50	0,53	0,83	0,42
Максимум Maximum	1,59	1,21	1,76	3,87	1,38	2,09
	Июль July					
	Самцы Males n=7	Самки Females n=8	Самцы Males n=5	Самки Females n=8	Самцы Males n=11	Самки Females n=7
Среднее Mean	1,82	1,50	2,22	1,98	1,94	2,79
Ошибка среднего Error of mean	0,32	0,27	0,56	0,41	0,37	0,93
Минимум Minimum	1,02	0,67	1,27	0,69	0,92	0,27
Максимум Maximum	3,48	2,89	4,36	3,57	5,09	7,71

колюшковая активность фермента была несколько выше, но эти отличия являлись статистически недостоверными. По сравнению с маем в июле во всех исследованных выборках рыб активность GST в мышцах увеличивается статистически достоверно ( $p < 0,03$ ) для колюшек обоих полов, выловленных во всех трех точках.

Активность GST в печени колюшки, отловленной как в мае, так и в июле, была в среднем в 8 раз выше, чем в мышцах (табл. 5), что согласуется с данными об активности GST в печени и мышцах колюшки из озера Кашвитна (Аляска) [Kammer et al., 2011]. Известно, что печень – это главный орган, отвечающий за процессы биотрансформации и антиоксидантной защиты в организме, а GST – один из ключевых ферментов этой системы. В мае в печени самцов из губы Сельдяная и лагуны Колюшковая активность GST была достоверно выше, чем у самок ( $p < 0,03$ ), а у рыб из пролива Сухая Салма гендерных различий не выявлено. Ранее половые отличия в проявлении активности GST были показаны для европейского керчака *Muohocerphalus scorpius* [Ruus et al., 2002], млекопитающих, в том числе и человека [Rabahi et al., 1999].

В конце нереста и начале нагульного периода (июль) при более высокой степени прогрева акваторий по сравнению с маем активность GST в печени колюшки в среднем увеличилась в 1,6 раза по сравнению с таковой начального этапа нереста вне зависимости от места вылова (табл. 6). Обнаружено, что термический режим влиял на активность GST у средиземноморских мидий *Mytilus galoprovincialis* – в июне она была выше, чем в октябре [Romeo et al., 2003]. Помимо температуры окружающей среды вклад в стимуляцию активности GST в печени колюшки может внести и пищевой фактор, поскольку колюшка активно питается в нагульный период. Ранее связь изменений в активности фермента с питанием была показана для мидий *M. galoprovincialis* [Filho et al., 2001; Leinö, Lehtonen, 2005].

#### Активность каталазы (CAT)

Активность каталазы в мышцах рыб, отловленных во всех трех исследованных акваториях в начале нереста (май), была практически одинакова (табл. 6). Самое низкое значение этого показателя было у самцов из пролива Сухая

Таблица 5. Активность глутатион-S-трансферазы ( $\mu\text{M}$  продукта реакции/ $\text{mg protein} \cdot \text{min}$ ) в печени колюшки в начале (май) и конце (июль) нерестового периода

Table 5. The activity of glutathione-S-transferase ( $\mu\text{M}$  of reaction product/ $\text{mg protein} \cdot \text{min}$ ) in threespine stickleback liver at the beginning (May) and at the end (July) of the spawning period

Показатели Indices	Губа Сельдяная Seldyanaya Bay		Лагуна Колюшковая Kolyushkovaya Lagoon		Пролив Сухая Салма Sukhaya Salma Channel	
	Май May					
	Самцы Males n=11	Самки Females n=8	Самцы Males n=8	Самки Females n=10	Самцы Males n=10	Самки Females n=12
Среднее Mean	12,15	6,93	11,45	6,33	8,01	9,92
Ошибка среднего Error of mean	0,72	2,3	3,62	1,62	0,87	3,6
Минимум Minimum	8,77	2,37	3,57	1,08	3,91	1,60
Максимум Maximum	17,16	22,45	35,34	15,56	11,96	45,73
	Июль July					
	Самцы Males n=7	Самки Females n=8	Самцы Males n=6	Самки Females n=8	Самцы Males n=12	Самки Females n=7
Среднее Mean	11,67	11,71	37,41	10,12	14,41	15,00
Ошибка среднего Error of mean	1,55	3,82	15,1	3,19	2,19	2,22
Минимум Minimum	6,97	0,99	8,19	3,33	4,27	6,64
Максимум Maximum	18,39	27,12	100,80	29,88	26,76	22,86

Таблица 6. Активность каталазы ( $\mu\text{M H}_2\text{O}_2/\text{mg protein} \cdot \text{min}$ ) в мышцах колюшки в начале (май) и конце (июль) нерестового периода

Table 6. The activity of catalase ( $\mu\text{M H}_2\text{O}_2/\text{mg protein} \cdot \text{min}$ ) in threespine stickleback muscles at the beginning (May) and at the end (July) of the spawning period

Показатели Indices	Губа Сельдяная Seldyanaya Bay		Лагуна Колюшковая Kolyushkovaya Lagoon		Пролив Сухая Салма Sukhaya Salma Channel	
	Май May					
	Самцы Males n=11	Самки Females n=8	Самцы Males n=9	Самки Females n=9	Самцы Males n=9	Самки Females n=12
Среднее Mean	0,38	0,30	0,46	0,48	0,24	0,38
Ошибка среднего Error of mean	0,06	0,07	0,04	0,08	0,05	0,04
Минимум Minimum	0,16	0,05	0,21	0,18	0,10	0,20
Максимум Maximum	0,84	0,63	0,67	1,00	0,53	0,77
	Июль July					
	Самцы Males n=7	Самки Females n=8	Самцы Males n=5	Самки Females n=8	Самцы Males n=11	Самки Females n=7
Среднее Mean	0,59	0,46	0,74	0,83	0,50	0,69
Ошибка среднего Error of mean	0,14	0,11	0,24	0,24	0,12	0,11
Минимум Minimum	0,16	0,17	0,25	0,25	0,13	0,23
Максимум Maximum	1,28	1,00	1,67	2,37	1,4	1,07

Таблица 7. Активность каталазы ( $\mu\text{M H}_2\text{O}_2/\text{mg protein}\cdot\text{min}$ ) в печени колюшки в начале (май) и конце (июль) нерестового периода

Table 7. The activity of catalase ( $\mu\text{M H}_2\text{O}_2/\text{mg protein}\cdot\text{min}$ ) in threespine stickleback liver at the beginning (May) and at the end (July) of the spawning period

Показатели	Губа Сельдяная Seldyanaya Bay		Лагуна Колюшковая Kolyushkovaya Lagoon		Пролив Сухая Салма Sukhaya Salma Channel	
	Май May					
	Самцы Males n=11	Самки Females n=7	Самцы Males n=8	Самки Females n=10	Самцы Males n=10	Самки Females n=12
Среднее Mean	12,87	11,86	12,01	11,83	6,16	9,82
Ошибка среднего Error of mean	1,83	2,54	2,67	2,82	1,15	1,59
Минимум Minimum	5,05	3,08	1,73	2,41	1,94	3,16
Максимум Maximum	25,55	21,83	24,86	28,28	12,74	20,06
	Июль July					
	Самцы Males n=7	Самки Females n=8	Самцы Males n=6	Самки Females n=8	Самцы Males n=12	Самки Females n=7
Среднее Mean	15,63	11,57	17,74	8,02	9,62	17,06
Ошибка среднего Error of mean	2,89	1,90	3,58	1,42	0,94	1,45
Минимум Minimum	9,33	2,89	8,92	3,21	5,23	11,25
Максимум Maximum	30,32	17,55	29,62	15,30	14,85	21,30

Салма, и оно достоверно ( $p < 0,03$ ) отличалось от такового в мышцах самок и самцов из лагуны Колюшковая. К концу нереста (июль) активность CAT в мышцах рыб из губы Сельдяная и лагуны Колюшковая увеличилась в 1,5–1,7 раза, а в мышцах колюшек из Сухой Салмы – в 1,8–2,1 раза ( $p < 0,01$ ). Более существенный рост активности в мышцах колюшки из пролива Сухая Салма можно объяснить тем, что в этой акватории разница в температуре между временем отбора проб была несколько выше, чем в других исследованных биотопах. Ранее, например, показано, что в мышцах молоди морского окуня *Dicentrarchus labrax* на 15-й день эксперимента при температуре воды 24 °C активность каталазы была в 2 раза выше, чем при 18 °C [Vinagre et al., 2012]. Зависимость активности каталазы от температуры окружающей среды продемонстрирована на мидиях *M. galloprovincialis* [Romeo et al., 2003].

Активность CAT в печени у рыб, отловленных из губы Сельдяная в начале нереста (май), была в среднем в 37 раз выше, чем в мышцах (табл. 7), а у особей из лагуны Колюшковая и пролива Сухая Салма – в 26 раз. В конце

нереста (июль) активность CAT в печени рыб из губы Сельдяная была в 25 раз выше, чем в мышцах, а у колюшек из других исследуемых биотопов – в 19 раз. Это отражает тот факт, что если в мышцах активность CAT от начала к концу нереста возрастала у рыб из всех станций, то в печени такая закономерность четко не прослеживалась. Значимые половые различия в активности каталазы в печени у колюшки в конце нереста показаны только для самцов и самок из пролива Сухая Салма ( $p < 0,01$ ).

С помощью многофакторного дисперсионного анализа (MANOVA) обнаружено, что на вариабельность концентрации глутатиона и активности GST и CAT в мышцах и печени колюшки оказывали некоторое влияние ряд факторов (табл. 8). Так, на уровень GSH в мышцах достаточно сильно влиял такой фактор, как месяц вылова. Этот фактор, но с меньшей силой, влиял и на активность GST и CAT. Кроме того, на активность CAT оказывали совместное влияние такие факторы, как пол и место вылова. В печени фактор месяц вылова влиял только на активность GST, а совместное влияние пола рыб и места вылова показано как для GST, так

Таблица 8. Результаты MANOVA по влиянию факторов «месяц вылова», «пол» и «место вылова» на исследуемые показатели в тканях колюшки трехиглой

Table 8. MANOVA results on the influence of the factors 'month of catching', 'sex' and 'place of catching' on the studied parameters in threespine stickleback tissues

Ткань Tissue	Показатель Index	Фактор Factor	df	F	P	Сила влияния, $\eta^2$ Power of influence, $\eta^2$
Мышцы Muscles	Содержание глутатиона Content of glutathione	A	1	30,03	0,0000	23,22
	Активность глутатион-S-трансферазы Glutathione-S-transferase activity	A	1	12,56	0,0007	11,49
	Активность каталазы Catalase activity	A	1	10,53	0,0017	9,31
BC		1	3,35	0,0395	5,93	
Печень Liver	Содержание глутатиона Content of glutathione	B	1	8,69	0,0043	9,89
	Активность глутатион-S-трансферазы Glutathione-S-transferase activity	A	1	5,77	0,0184	4,68
		BC	1	4,14	0,0190	6,73
	Активность каталазы Catalase activity	BC	1	5,99	0,0036	10,41

Примечание. А – фактор «месяц вылова», В – фактор «пол» и С – фактор «место вылова», ВС – совместное влияние факторов «пол» и «место вылова».

Note. A is the factor 'month of catching', B – the factor 'sex', C – the factor 'place of catching', BC – combined influence of factors 'sex' and 'place of catching'.

и для САТ. На содержание GSH в печени достоверное влияние оказывал только пол рыб.

## Заключение

Колюшка трехиглая (*G. aculeatus*), обитающая в Белом море, в период с мая по июль совершает сезонные миграции из мест зимовки в море в заливы и лагуны для нереста и развития молоди. Нерест рыб и сопутствующие ему энергетически затратные метаболические процессы являются достаточно сильным эндогенным стрессом, затрагивающим активацию компенсаторных (защитных) функций антиоксидательной системы.

Уровень глутатиона, активность глутатион-S-трансферазы и каталазы в мышцах и печени колюшки из всех исследуемых биотопов возрастали от начала к концу нереста, и наиболее выраженные отличия были характерны для рыб из пролива Сухая Салма.

Таким образом, результаты проведенного биохимического исследования свидетельствуют об активации компонентов АОЗ в организме колюшки на финальном этапе нереста, которые направлены на компенсацию метаболических изменений, вызванных ростом уровня окислительного стресса, стимуляторами которого выступают активное питание и рост температуры окружающей среды. Этот факт частично подтверждается MANOVA, продемонстрировавшим влияние месяца вылова на исследованные показатели в мышцах и печени колюшки трехиглой.

Исследование выполнено в рамках бюджетной темы № 0218-2019-0076, № г. р. АА-АА-А17-117031710039-3 «Биохимические механизмы, определяющие сходство и различия в развитии адаптаций у гидробионтов морских и пресноводных экосистем». Участие Д. Л. Лайуса поддержано грантом РФФИ 17-04-00027.

Авторы выражают благодарность Т. С. Ивановой, М. В. Иванову, Н. В. Поляковой, А. Е. Бахваловой и П. В. Головину за сбор проб, а также администрации УНБ СПбГУ «Беломорская» за обеспечение полевых работ.

## Литература

Демчук А. С., Иванов М. В., Иванова Т. С., Полякова Н. В., Головин П. В., Лайус Д. Л. Питание беломорской трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) на нерестилищах // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 4. С. 42–58. doi: 10.17076/them818

Доргам А. С., Головин П. В., Иванова Т. С., Иванов М. В., Лайус Д. Л. Морфологическая изменчивость трехиглой колюшки Керетского архипелага в течение нерестового сезона // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 4. С. 59–73. doi: 10.17076/them819

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: учебное пособие. 3-е изд., испр. и доп. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2014. 298 с.

Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Шатских Е. В., Иванов М. В. «Волны жизни» беломорской колюшки. Природа. 2013. № 4. С. 43–52.

Смирнов Л. П., Суховская И. В., Борвинская Е. В., Кочнева А. А. Некоторые биохимические показатели биотрансформации ксенобиотиков в тканях жемчуж-

ницы европейской *Margaritifera margaritifera* // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 1. С. 30–34.

Смирнов Л. П., Суховская И. В. Роль глутатиона в функционировании систем антиоксидантной защиты и биотрансформации // Ученые записки ПетрГУ. 2014. № 6(143). С. 34–40.

Суховская И. В., Борвинская Е. В., Смирнов Л. П., Немова Н. Н. Сравнительный анализ методов определения концентрации белка – спектрофотометрии в диапазоне 200–220 нм и по Бредфорд // Труды КарНЦ РАН. 2010. № 2. С. 68–71.

Суховская И. В., Борвинская Е. В., Бахмет И. Н., Немова Н. Н., Смирнов Л. П. Влияние термошока на уровень глутатиона и активность глутатион-S-трансферазы в тканях мидии *Mytilus edulis* L. // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 5. С. 150–156.

Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century // *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17. P. 317–334.

Barber I. Sticklebacks as model hosts in ecological and evolutionary parasitology // *Trends Parasitol.* 2013. Vol. 29(11). P. 556–566. doi: 10.1016/j.pt.2013.09.004

Beers R. F., Sizer I. W. A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase // *J. Biol. Chem.* 1952. Vol. 195. P. 133–140.

Benjamini Y., Hochberg Y. On the adaptive control of the false discovery rate in multiple testing with independent statistics // *JEBBS.* 2000. Vol. 25. P. 60–83. doi: 10.3102/10769986025001060

Brigelius-Flohe R. Tissue-specific functions of individual glutathione peroxidases // *Free Radic. Biol. Med.* 1999. Vol. 27. P. 951–965.

Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polaykova N. V., Mas-Marti E., Lajus D. L. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 2015. Vol. 95. P. 1635–1643.

Filho D. W., Torres M. A., Tribess T. B., Pedrosa R. C., Soares C. H. Influence of season and pollution on the antioxidant defences of the cichlid fishacara (*Geophagus brasiliensis*) // *Bras. J. Med. Biol. Res.* 2001. Vol. 34. P. 719–726.

Habig W. H., Pabst M. J., Jakoby W. B. Glutathiones-Transferases. The first enzymatic step in mercapturic acid formation // *J. Biol. Chem.* 1974. Vol. 249. P. 7130–7139.

Hissin P. J., Hilf R. A fluorometric method for determination of oxidized and reduced glutathione in tissues // *Anal. Biochem.* 1976. Vol. 74. P. 214–226.

Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, abundance // *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17(3). P. 301–315.

Kammer A. R., Orczewska J. I., O'Brien K. M. Oxidative stress is transient and tissue specific during cold acclimation of threespine stickleback // *J. Exp. Biol.* 2011. Vol. 214. P. 1248–1256. doi: 10.1242/jeb.053207

Leinio S., Lehtonen K. K. Seasonable variability in biomarkers in the bivalves *Mytilus edulis* and *Macoma baltica* from Northern Baltic Sea // *Comp. Biochem. Physiol., Part C, Comp. Pharmacol. Toxicol.* 2005. Vol. 140. P. 408–421. doi: 10.1016/j.cca.2005.04.005

Leggatt R. A., Brauner C. J., Schulte P. M., Iwama G. K. Effects of acclimation and incubation temperature on the glutathione antioxidant system in killifish and RTH-149 cells // *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 2007. Vol. 146. P. 317–326. doi: 10.1016/j.cbpa.2006.10.033

Meister A. Glutathione // *Biology and Pathobiology. Second Edition* / Aria, I. M., Jakoby, W. B., Popper, H., Schachter, D., and Shafritz, D. A., eds. New York: Raven Press, 1988. P. 401–417.

Noble J. E., Bailey M. J. Quantitation of protein // *Methods in Enzymology.* 2009. Vol. 463. P. 73–95.

Rabahi F., Brûlé S., Sirois J., Beckers J. F., Silver-sides D. W., Lussier J. G. High expression of bovine alpha glutathione S-transferase (GSTA1, GSTA2) subunits is mainly associated with steroidogenically active cells and regulated by gonadotropins in bovine ovarian follicles // *Endocrinology.* 1999. Vol. 140. P. 3507–3517.

Ralat L. A., Manevich Y., Fisher A. B., Colman R. F. Direct evidence for the formation of a complex between 1-cysteine peroxidase and glutathione S-transferase pi with activity changes in both enzymes // *Biochemistry.* 2006. Vol. 45. P. 360–372.

Roméo M., Hoarau P., Garello G., Gnassia-Barelli M., Girard J. P. Mussel transplantation and biomarkers as useful tools for assessing water quality in the NW Mediterranean // *Environ. Pollut.* 2003. Vol. 122. P. 369–378.

Ruus A., Sandvik M., Ugland K. I., Skaare J. U. Factors influencing activities of biotransformation enzymes, concentrations and compositional patterns of organochlorine contaminants in members of a marine food web // *Aquat. Toxicol.* 2002. Vol. 61. P. 73–87.

Rybkina E. V., Demchuk A. S., Lajus D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Galaktionov K. V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17. P. 335–354.

Rybkina E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Kucheryavyy A. V., Lajus D. L. Habitat preference of three-spined stickleback juveniles in experimental conditions and in the wild eelgrass // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 2017. Vol. 97. P. 1437–1445. doi: 10.1017/S0025315416000825

Smirnova G. V., Krasnykh T. A., Oktyabrsky O. N. Role of glutathione in the response of *Escherichia coli* to osmotic stress // *Biochemistry (Moscow).* 2001. Vol. 66. P. 973–978.

Vinagre C., Madeira D., Narciso L., Cabral H. N., Diniz M. Effect of temperature on oxidative stress in fish: Lipid peroxidation and catalase activity in the muscle of juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax* // *Ecol. Indic.* 2012. Vol. 23. P. 274–279. doi: 10.1016/j.ecolind.2012.04.009

Zhang H., Forman H. J. Glutathione synthesis and its role in redox signaling // *Semin. Cell Dev. Biol.* 2012. Vol. 23. P. 722–728. doi: 10.1016/j.semdb.2012.03.017

Поступила в редакцию 15.04.2019

## References

- Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polyakova N. V., Golovin P. V., Lajus D. L. Pitanie belomorskoj trekhigloi kolushki *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) na nerestilishchakh [Feeding of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) in spawning grounds]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 4. P. 42–58. doi: 10.17076/them818
- Dorgam A. S., Golovin P. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Savel'ev P. D., Lajus D. L. Geterogenost' morfologicheskikh priznakov trekhigloi kolushki *Gasterosteus aculeatus* na raznykh etapakh neresta [Morphological variation of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) on different stages of spawning period]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 4. P. 59–73. doi: 10.17076/them819
- Ivanter E. V., Korosov A. V. Vvedenie v kolichestvennyuyu biologiyu: ucheb. posobie [Introduction in the quantitative biology: a study guide]. Petrozavodsk: PetrGU, 2014. 298 p.
- Lajus D. L., Ivanova T. S., Shatskikh E. V., Ivanov M. V. "Volny zhizni" belomorskoj kolyushki ["Waves of life" of the White Sea stickleback]. *Priroda* [Nature]. 2013. Vol. 4. P. 43–52.
- Smirnov L. P., Sukhovskaya I. V., Borvinskaya E. V., Kochneva A. A. Nekotorye biokhimicheskie pokazateli biotransformatsii ksenobiotikov v tkanyakh zhemchuzhnitsy evropejskoj *Margaritifera margaritifera* [Some biochemical parameters of xenobiotic biotransformation in the tissues of European *Margaritifera margaritifera*]. *Izv. RAN. Ser. biol.* [Proceed. RAS. Biol. series]. 2017. No. 1. P. 30–34.
- Smirnov L. P., Sukhovskaya I. V. Rol' glutationa v funkcionirovanii sistem antioksidantnoi zashchity i biotransformatsii [Glutathione role in antioxidant protection and in functioning of biotransformation system]. *Uchenye zapiski PetrGU* [Proceed. PetrSU]. 2014. No. 6(143). P. 34–40.
- Sukhovskaya I. V., Borvinskaya E. V., Smirnov L. P., Nemova N. N. Sravnitel'nyi analiz metodov opredeleniya kontsentratsii belka – spektrofotometrii v diapazone 200–220 nm i po Bradford [Comparative analysis of the methods for determination of protein concentration – spectrophotometry in the 200–220 nm and the Bradford protein assay]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2010. No. 2. P. 68–71.
- Sukhovskaya I. V., Borvinskaya E. V., Bakhmet I. N., Nemova N. N., Smirnov L. P. Vliyanie termoshoka na uroven' glutationa i aktivnost' glutation-S-transferasi v tkanyakh midii *Mytilus edulis* L. [The level of glutathione and the activity of glutathione-S-transferase in mussels *Mytilus edulis* L. under temperature variations]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2014. No. 5. P. 150–156.
- Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17. P. 317–334.
- Barber I. Sticklebacks as model hosts in ecological and evolutionary parasitology. *Trends Parasitol.* 2013. Vol. 29(11). P. 556–566. doi: 10.1016/j.pt.2013.09.004
- Beers R. F., Sizer I. W. A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. *J. Biol. Chem.* 1952. Vol. 195. P. 133–140.
- Benjamini Y, Hochberg Y. On the adaptive control of the false discovery rate in multiple testing with independent statistics. *JEBS.* 2000. Vol. 25. P. 60–83. doi: 10.3102/10769986025001060
- Brigelius-Flohe R. Tissue-specific functions of individual glutathione peroxidases. *Free Radic. Biol. Med.* 1999. Vol. 27. P. 951–965.
- Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polyakova N. V., Mas-Marti E., Lajus D. L. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 2015. Vol. 95. P. 1635–1643.
- Filho D. W., Torres M. A., Tribess T. B., Pedrosa R. C., Soares C. H. Influence of season and pollution on the antioxidant defences of the cichlid fish acara (*Geophagus brasiliensis*). *Bras. J. Med. Biol. Res.* 2001. Vol. 34. P. 719–726.
- Habig W. H., Pabst M. J., Jakoby W. B. Glutathione S-Transferases. The first enzymatic step in mercapturic acid formation. *J. Biol. Chem.* 1974. Vol. 249. P. 7130–7139.
- Hissin P. J., Hilf R. A fluorometric method for determination of oxidized and reduced glutathione in tissues. *Anal. Biochem.* 1976. Vol. 74. P. 214–226.
- Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, abundance. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17(3). P. 301–315.
- Kammer A. R., Orczewska J. I., O'Brien K. M. Oxidative stress is transient and tissue specific during cold acclimation of threespine stickleback. *J. Exp. Biol.* 2011. Vol. 214. P. 1248–1256. doi: 10.1242/jeb.053207
- Leinio S., Lehtonen K. K. Seasonable variability in biomarkers in the bivalves *Mytilus edulis* and *Macoma baltica* from northern Baltic Sea. *Comp. Biochem. Physiol., Part C, Comp. Pharmacol. Toxicol.* 2005. Vol. 140. P. 408–421. doi: 10.1016/j.cca.2005.04.005
- Leggatt R. A., Brauner C. J., Schulte P. M., Iwama G. K. Effects of acclimation and incubation temperature on the glutathione antioxidant system in killifish and RTH-149 cells. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 2007. Vol. 146. P. 317–326. doi: 10.1016/j.cbpa.2006.10.033
- Meister A. Glutathione. *Biology and Pathobiology*. Second Edition. Eds. I. M. Aria, W. B. Jakoby, H. Popper, D. Schachter, D. A. Shafritz. New York: Raven Press, 1988. P. 401–417.
- Noble J. E., Bailey M. J. Quantitation of protein. *Methods in Enzymology*. 2009. Vol. 463. P. 73–95.
- Rabahi F., Brûlé S., Sirois J., Beckers J. F., Silver-sides D. W., Lussier J. G. High expression of bovine alpha glutathione S-transferase (GSTA1, GSTA2) subunits is mainly associated with steroidogenically active cells and regulated by gonadotropins in bovine ovarian follicles. *Endocrinology*. 1999. Vol. 140. P. 3507–3517.
- Ralat L. A., Manevich Y., Fisher A. B., Colman R. F. Direct evidence for the formation of a complex between

1-cysteine peroxiredoxin and glutathione S-transferase pi with activity changes in both enzymes. *Biochemistry*. 2006. Vol. 45. P. 360–372.

Roméo M., Hoarau P., Garello G., Gnassia-Barel-li M., Girard J. P. Mussel transplantation and biomarkers as useful tools for assessing water quality in the NW Mediterranean. *Environ. Pollut.* 2003. Vol. 122. P. 369–378.

Ruus A., Sandvik M., Ugland K. I., Skaare J. U. Factors influencing activities of biotransformation enzymes, concentrations and compositional patterns of organochlorine contaminants in members of a marine food web. *Aquat. Toxicol.* 2002. Vol. 61. P. 73–87.

Rybkina E. V., Demchuk A. S., Lajus D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Galaktionov K. V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17. P. 335–354.

Rybkina E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Kucheryavyy A. V., Lajus D. L. Habitat preference

of three – spined stickleback juveniles in experimental conditions and in the wild eelgrass. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 2017. Vol. 97. P. 1437–1445. doi: 10.1017/S0025315416000825.

Smirnova G. V., Krasnykh T. A., Oktyabrsky O. N. Role of glutathione in the response of *Escherichia coli* to osmotic stress. *Biochemistry*. Moscow. 2001. Vol. 66. P. 973–978.

Vinagre C., Madeira D., Narciso L., Cabral H. N., Diniz M. Effect of temperature on oxidative stress in fish: Lipid peroxidation and catalase activity in the muscle of juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Ecol. Indic.* 2012. Vol. 23. P. 274–279. doi: 10.1016/j.ecolind.2012.04.009

Zhang H., Forman H. J. Glutathione synthesis and its role in redox signaling. *Semin. Cell Dev. Biol.* 2012. Vol. 23. P. 722–728. doi: 10.1016/j.semcd.2012.03.017

Received April 15, 2019

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Смирнов Лев Павлович

ведущий научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, д. б. н.  
Институт биологии КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: levps@rambler.ru  
тел.: +79212263211

### Суховская Ирина Викторовна

старший научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, к. б. н.  
Институт биологии КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: sukhovskaya@inbox.ru  
тел.: (8142) 769810

### Борвинская Екатерина Витальевна

научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, к. б. н.  
Институт биологии КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: borvinska@gmail.com  
тел.: (8142) 769810

### Лайус Дмитрий Львович

доцент, к. б. н.  
Санкт-Петербургский государственный университет,  
кафедра ихтиологии и гидробиологии  
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178  
эл. почта: dlajus@gmail.com

## CONTRIBUTORS:

### Smirnov, Lev

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: levps@rambler.ru

### Sukhovskaya, Irina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: sukhovskaya@inbox.ru  
tel.: (8142) 769810

### Borvinskaya, Ekaterina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: borvinska@gmail.com  
tel.: (8142) 769810

### Lajus, Dmitry

Saint-Petersburg State University,  
Department of Ichthyology and Hydrobiology  
29 16<sup>th</sup> Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia  
e-mail: dlajus@gmail.com