

УДК 577.152.3 : 597.552.512 : 639.37

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА И ИЗМЕНЧИВОСТЬ АКТИВНОСТИ ЛИЗОСОМАЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ В ОРГАНАХ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ ПРИ САДКОВОМ ВЫРАЩИВАНИИ

Р. У. Высоцкая*, С. А. Мурзина

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *vysotskayaru@gmail.com

Изучена сезонная динамика активности ферментов лизосом в органах форели *Parasalmo mikiss irideus* в процессе товарного выращивания в садках. Рыбу для анализов получали в форелевом хозяйстве, расположенном в Кондопожской губе Онежского озера. В печени, почках, жабрах, скелетных мышцах, селезенке и гонадах рыб определяли активность пяти лизосомальных ферментов: кислой фосфатазы, ДНКазы, РНКазы, β -глюкозидазы и β -галактозидазы. Выявлены отличия по сравнению с аналогичными показателями у форели из естественной среды. У радужной форели, как и у других рыб, в природе в осенне-зимний период с понижением температуры снижается пищевая активность, происходит переход на эндогенное питание. Поддержание физиологических процессов и обеспечение энергией у них происходит за счет внутренних резервов, которые мобилизуются с участием лизосомальных ферментов. Зимой в печени отмечается максимальная активность кислой фосфатазы, которая постепенно снижается к лету. У выращиваемой в садках форели столь четкой зависимости не наблюдается. Возможно, переход на эндогенное питание у них в такой мере, как у диких рыб, не происходит, так как в течение осенне-зимнего сезона осуществляется их регулярное кормление. У самцов садковой форели отмечено снижение активности кислой фосфатазы и ДНКазы в печени в марте и два пика активности в феврале и мае. Это можно связать с тем, что в мае были взяты на анализ самцы V стадии зрелости гонад, в которых сконцентрировано большое число лизосомальных гидролаз, участвующих в оплодотворении. Показана зависимость активности лизосомальных гидролаз от функциональной специфики органов. Высокая активность изученных ферментов выявлена в почках, селезенке и печени – органах, продуцирующих клетки и белки иммунной системы, защищающей организм от негативных абиотических и биотических факторов. Выявлена разная индивидуальная изменчивость ферментов. Наиболее изменчивыми в процессах адаптации к комплексу эндогенных и экзогенных факторов, воздействующих на выращиваемую форель, оказались гликозидазы. Обсуждается участие лизосом в катаболических и анаболических процессах, экзоцитозе вредных продуктов метаболизма и ксенобиотиков.

Ключевые слова: лизосомальные ферменты; радужная форель; условия выращивания; адаптация; рыбоводство в озерах Карелии

Для цитирования: Высоцкая Р. У., Мурзина С. А. Сезонная динамика и изменчивость лизосомальных ферментов в органах радужной форели при садковом выращивании // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 3. С. 52–63. doi: 10.17076/eb2053

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (тема FMEN-2022-0006).

R. U. Vysotskaya*, S. A. Murzina. SEASONAL DYNAMICS AND VARIABILITY OF LYSOSOMAL ENZYME ACTIVITIES IN ORGANS OF CAGE-REARED RAINBOW TROUT

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *vysotskayaru@gmail.com*

The study investigated the seasonal dynamics of lysosomal enzyme activity in organs of cage-reared trout *Parasalmo mikiss irideus*. Fish samples for the analysis were obtained from a trout farm located in Kondopoga Bay of Lake Onega. The activity of 5 lysosomal enzymes (acid phosphatase, DNase, RNase, β -glucosidase, and β -galactosidase) was determined in the liver, kidneys, gills, skeletal muscles, spleen and gonads of the fish. Differences were revealed in comparison with corresponding indices in free-living trout. Similarly to other fishes in the wild, as the temperature drops towards the winter, rainbow trout lowers its foraging activity and switches over to endogenous nutrition. The physiological processes are maintained and energy is provided due to internal reserves, which are mobilized with the engagement of lysosomal enzymes. In winter, the liver exhibits the highest activity of acid phosphatase, which gradually declines towards the summer. In cage-reared trout, no such clear pattern is observed. The transition to endogenous nutrition in them is likely not so profound as in wild fish, since they are fed during the season, although less often. In male cage trout, the activity of acid phosphatase and DNase in liver showed a decrease in March and two peaks in February and May. This can be attributed to the fact that the May sample comprised males in stage V of gonad maturity, with a content of lysosomes involved in fertilization. The activity of lysosomal hydrolases in organs was shown to be function-specific. High activity of the studied enzymes was detected in kidneys, spleen and liver – the organs that produce cells and proteins of the immune system, which protects the body from adverse abiotic and biotic impacts. The enzymes were found to differ in individual variability. Glycosidases proved to be the most variable in the course of the trout's adaptation to the combination of endogenous and exogenous impacts. The involvement of lysosomes in catabolic and anabolic processes, in exocytosis of harmful metabolic products and xenobiotics is discussed.

Keywords: lysosomal enzymes; rainbow trout; cultivation conditions; adaptation; fish farming in lakes of Karelia

For citation: Vysotskaya R. U., Murzina S. A. Seasonal dynamics and variability of lysosomal enzyme activities in organs of cage-reared rainbow trout. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 3. P. 52–63. doi: 10.17076/eb2053

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to KarRC RAS (FMEN-2022-0006).

Введение

Древнейшее занятие людей по выращиванию рыбы и других гидробионтов в современном мире поставлено на индустриальную основу и представляет собой значительный сегмент в социально-экономической жизни общества многих стран мира [Рыжков, Кучко, 2008; Остроумова, 2012]. Аквакультура наряду с решением таких важных проблем, как сохранение биоразнообразия, восстановление запасов ценных видов рыб и других биологических ресурсов, способствует укреплению продовольственной безопасности

страны, обеспечивая население полноценной рыбной продукцией [Ужахова, Вакорин, 2019].

Ученые и практики работают над улучшением пищевой ценности культивируемой рыбы для потребления человеком. Рыбная продукция – это полноценный по аминокислотному составу легкоусвояемый белок, витамины, минеральные вещества, незаменимые жирные кислоты и другие биологически активные вещества [Остроумова, 2012; Khalili Tilami, Sampels, 2018; Васильева и др., 2023].

Карелия, озерность которой составляет 21 %, по климатическим условиям (длительный

световой день в период вегетации, оптимальная температура, большие запасы чистой прозрачной воды) оказалась весьма подходящим регионом для развития садкового выращивания форели. С начала 80-х годов прошлого века до настоящего времени объемы товарного форелеводства возросли до нескольких десятков тысяч тонн и составляют более 70 % ее производства в России [Стерлигова и др., 2018]. Интенсивное развитие садкового выращивания рыбы в естественных условиях оказывает значительное влияние на озерные экосистемы в местах расположения садков. Основными источниками загрязнения при этом являются несъеденный корм, продукты метаболизма, взвешенное вещество. Это влечет за собой снижение прозрачности воды, ухудшение кислородного режима, изменения продукции фитопланктона, видового состава зоопланктона, бентоса и рыбного населения [Михайленко, Стерлигова, 2021]. Эти и другие изменения в окружающей среде оказывают негативное влияние и на самих выращиваемых в садках рыб. Кроме того, повышенная плотность посадки, транспортировка и пересадка молоди на разных стадиях в ходе технологического цикла, некачественные корма могут способствовать развитию заболеваний разной этиологии и ослаблению иммунитета рыб [Рыжков и др., 2007]. Для минимизации проявления негативных воздействий указанных факторов ведутся исследования по разработке сбалансированных кормов для разных возрастов рыб, режимов кормления, мер по профилактике и лечению болезней, а также по укреплению их иммунитета [Hanson, Larsson, 2007; Рыжков и др., 2007; Остроумова, 2012; Дзюбук и др., 2015; Матросова и др., 2023]. Конечная цель этих работ – улучшение качества рыбной продукции, полезной и безопасной для здоровья человека.

В защитных и приспособительных реакциях организма при воздействии неблагоприятных факторов среды важную роль играют лизосомальные ферменты, являющиеся весьма чувствительными маркерами экологического стресса [Moore, 2008; Высоцкая, Немова, 2008]. Участие лизосомальных ферментов в адаптивных реакциях рыб при их товарном производстве исследовано недостаточно. Целью данной работы являлось изучение сезонной динамики лизосомальных гидролаз в органах радужной форели при выращивании в садках.

Материалы и методы

Исследования выполнены с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского

центра «Карельский научный центр Российской академии наук». Объектом исследования являлась радужная форель из семейства лососевых (*Salmonidae*), относящаяся к роду *Oncorhynchus* или *Parasalmo* [Аннотированный..., 1998; Рыжков, Кучко, 2008]. В данной работе изучена радужная форель *Parasalmo mykiss irideus*, Walbaum, 1792, которая, как показала практика, является перспективным и экономически выгодным видом при садковом выращивании в условиях Карелии [Стерлигова и др., 2018].

В течение ряда лет рыбу для исследований получали в хозяйстве по товарному выращиванию форели в садках, расположенных в Кондопожской губе Онежского озера, в районе Сунского каскада ГЭС. Для анализов были взяты двух- и трехгодовики радужной форели массой от 0,6 до 2,6 кг (в среднем $1,68 \pm 0,07$ кг) и длиной тела от 33 до 55 см (в среднем $45,4 \pm 0,83$ см). Полученные данные сравнивали с аналогичными показателями живших в естественных условиях годовиков форели, отловленных в Кимасозере, имевших массу тела от 104 до 250 г (в среднем $140 \pm 7,6$ г) и длину от 18,5 до 23 см (в среднем $21 \pm 0,32$ см).

Определение активности ферментов проводили в печени, почках, жабрах, скелетных мышцах, селезенке и гонадах рыб. Навески исследуемых органов гомогенизировали в 0,25 М растворе сахарозы, содержащем 0,001 М ЭДТА и 0,1 % неионного детергента тритона X-100, разрушающего внутриклеточные мембраны (в том числе лизосомальные) и связь некоторых ферментов с мембранами. Гомогенаты подвергали центрифугированию при 10000 г, в надосадочной жидкости определяли активность лизосомальных гидролаз: кислой фосфатазы, ДНКазы, РНКазы, β -глюкозидазы и β -галактозидазы.

Активность кислой фосфатазы (КФ 3.1.3.2) определяли по методу Баррета и Хита [1980], используя в качестве субстрата β -глицерофосфат натрия на ацетатном буфере (рН 4,8). Активность фермента выражали в микрограммах неорганического фосфора (P_{in}), количество которого рассчитывали после реакции с хромогенным реактивом [Kahovcova, Odavic, 1969]. Активность кислой ДНКазы (КФ 3.1.4.6) определяли по методу Покровского и Арчакова [1968], РНКазы (КФ 3.1.4.23) – Левицкого с соавторами [1973]. Субстратами служили 0,1% растворы дезоксирибонуклеиновой кислоты (рН 5,0) и рибонуклеиновой кислоты (рН 5,2) в ацетатном буфере соответственно. Количество низкомолекулярных фрагментов нуклеиновых кислот, образующихся при их гидролизе

нуклеазами, определяли спектрофотометрически при 260 нм. Активность ферментов выражали в условных единицах ΔD_{260} . Для выявления активности β -глюкозидазы (КФ 3.2.1.21) использовали метод Покровского с соавторами [1971], субстратом служил раствор пара-нитрофенил- β ,D-глюкопиранозида в цитратном буфере (рН 5,0). Активность β -галактозидазы (КФ 3.2.1.23) определяли методом, предложенным Барретом и Хитом [1980], используя в качестве субстрата пара-нитрофенил- β ,D-галактопиранозид (рН 4,0). Активность гликозидаз выражали в микромолях пара-нитрофенола, образующегося в ходе реакции. Расчет активности ферментов проводили на 1 г сырой массы ткани в минуту.

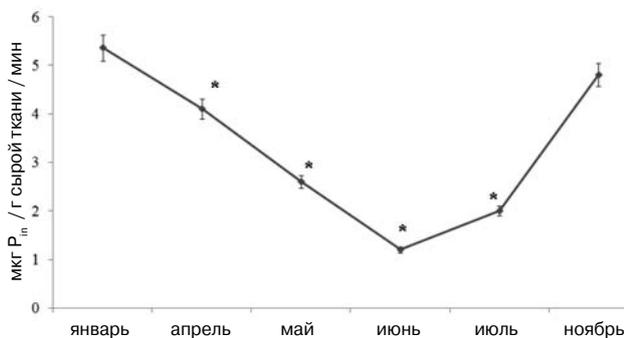


Рис. 1. Сезонная динамика активности кислой фосфатазы в печени радужной форели в естественной среде. * Различия по сравнению с январскими показателями статистически значимы при $p \leq 0,05$

Fig. 1. Seasonal dynamics of acid phosphatase activity ($\mu\text{g P}_{in} / \text{g wet tissue} / \text{min}$) in the liver of rainbow trout in the natural environment. *Differences compared to January indicators are statistically significant at $p \leq 0.05$

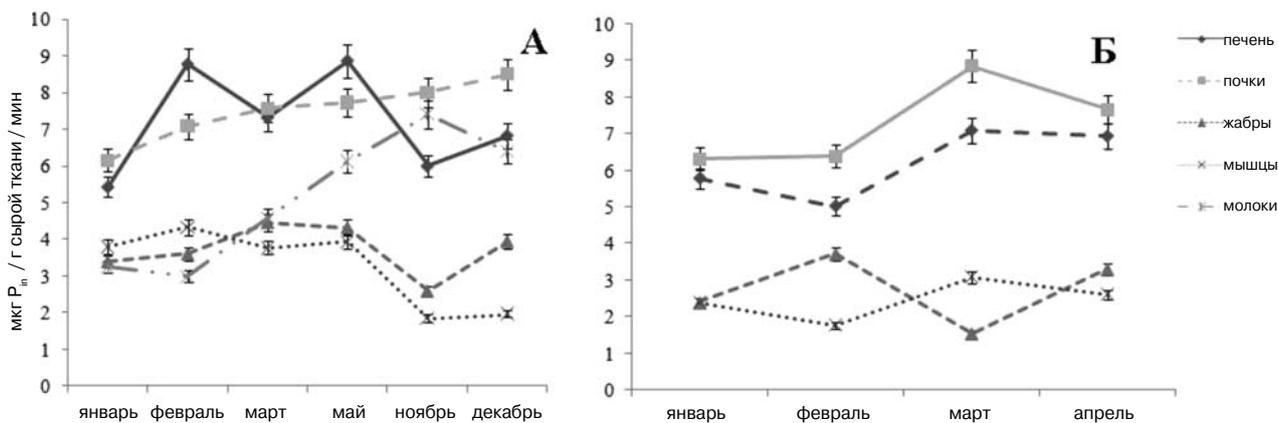


Рис. 2. Сезонная динамика активности кислой фосфатазы в органах самцов (А) и самок (Б) выращиваемой в садках радужной форели

Fig. 2. Seasonal dynamics of acid phosphatase activity ($\mu\text{g P}_{in} / \text{g wet tissue} / \text{min}$) in the organs of male (A) and female (B) rainbow trout reared in cages

Полученные результаты обработаны методами вариационной статистики и представлены в работе в виде средних значений и их ошибок ($M \pm m$). Сравнение биохимических показателей между разными группами рыб проводили с применением непараметрического критерия U Вилкоксона – Манна – Уитни [Гублер, Генкин, 1969]. Различия считали статистически значимыми при $p \leq 0,05$.

Результаты

Полученные в ходе исследований данные показали, что, по сравнению с динамикой активности ферментов у живущей в естественных условиях радужной форели, у садковых рыб изменение активности лизосомальных гидролаз носит другой характер. При этом выявлены отличия в зависимости от пола и стадии зрелости гонад. Так, у годовиков форели из естественных условий активность кислой фосфатазы в печени с января по май плавно снижалась, а затем повышалась к осени (рис. 1). У рыб, выращиваемых в садках, активность этого фермента была на более высоком уровне в феврале и мае у самцов и в марте у самок (рис. 2).

Установлено также, что в разных органах активность одноименных ферментов изменялась по-разному (табл. 1). Например, активность ДНКазы была на высоком уровне в течение всего периода наблюдений в почках, значительно повышалась в феврале и мае в печени и жабрах. В мае наблюдалась наиболее высокая активность этого фермента в гонадах и мышцах самцов. Повышенные значения РНКазы выявлены в почках и печени самцов форели в феврале, в гонадах и жабрах в декабре.

Таблица 1. Сезонная динамика активности лизосомальных ферментов в органах самцов радужной форели, выращиваемой в садках (M ± m, n = 5–20)

Table 1. Seasonal dynamics of lysosomal enzyme activity in the organs of male rainbow trout reared in cages (M ± m, n = 5–20)

Орган Organ	Месяц, стадия зрелости Month, stage of maturity					
	I, ♂ ₅	II, ♂ ₄	III, ♂ ₂₋₃	V, ♂ ₅	XI, ♂ ₃	XII, ♂ ₂₋₃
ДНКаза, Δ D ₂₆₀ / г сырой ткани / мин DNase, Δ D ₂₆₀ / g wet tissue / min						
Печень Liver	0,96 ± 0,054	1,49 ± 0,07	0,93 ± 0,054*	1,40 ± 0,09	0,39 ± 0,019*	0,68 ± 0,043*
Почки Kidneys	1,58 ± 0,057	1,59 ± 0,108	1,71 ± 0,071	1,71 ± 0,046*	–	1,43 ± 0,37*
Жабры Gills	0,707 ± 0,015	0,85 ± 0,065	0,56 ± 0,039*	0,83 ± 0,061	0,42 ± 0,063*	0,973 ± 0,03*
Мышцы Muscles	0,364 ± 0,021	0,064 ± 0,004*	0,107 ± 0,015*	0,460 ± 0,033	0,20 ± 0,044*	0,293 ± 0,033
Молоки Milt	0,954 ± 0,012	0,314 ± 0,026*	0,769 ± 0,009*	1,60 ± 0,219	1,27 ± 0,022*	1,13 ± 0,014*
РНКаза, Δ D ₂₆₀ / г сырой ткани / мин RNase, Δ D ₂₆₀ / g wet tissue / min						
Печень Liver	1,496 ± 0,038	1,61 ± 0,081	0,83 ± 0,016*	1,33 ± 0,081*	1,434 ± 0,033	1,01 ± 0,038*
Почки Kidneys	1,548 ± 0,044	1,87 ± 0,051*	1,19 ± 0,049*	1,41 ± 0,054*	1,45 ± 0,031	1,63 ± 0,110
Жабры Gills	0,456 ± 0,042	0,37 ± 0,028*	0,39 ± 0,028*	0,44 ± 0,046	0,663 ± 0,038	0,884 ± 0,034*
Мышцы Muscles	0,226 ± 0,005	0,034 ± 0,004*	0,383 ± 0,011	0,287 ± 0,042	0,498 ± 0,308*	0,220 ± 0,018
Молоки Milt	0,408 ± 0,011	0,151 ± 0,012*	0,307 ± 0,019*	0,618 ± 0,125	0,152 ± 0,021*	0,619 ± 0,037*
β-глюкозидаза, мкМ пара-нитрофенола / г сырой ткани / мин β-glucosidase μM para-nitrophenol / g wet tissue / min						
Печень Liver	0,009 ± 0,001	0,011 ± 0,001	0,011 ± 0,001	0,006 ± 0,001*	0,032 ± 0,008*	0,010 ± 0,001*
Почки Kidneys	0,021 ± 0,002	0,011 ± 0,001*	0,005 ± 0,001*	0,003 ± 0,001*	–	0,034 ± 0,001*
Жабры Gills	0,002 ± 0,000	0,015 ± 0,001	0,010 ± 0,001	0,009 ± 0,001*	0,048 ± 0,007*	0,039 ± 0,002*
Мышцы Muscles	0,017 ± 0,000	0,022 ± 0,0005	0,017 ± 0,001	0,017 ± 0,0009	0,108 ± 0,018*	0,180 ± 0,013*
Молоки Milt	0,015 ± 0,000	0,021 ± 0,001	0,008 ± 0,001*	0,015 ± 0,001	0,032 ± 0,001*	0,076 ± 0,002*
β-галактозидаза, мкМ пара-нитрофенола / г сырой ткани / мин β-galactosidase μM para-nitrophenol / g wet tissue / min						
Печень Liver	0,015 ± 0,001	0,049 ± 0,006	0,042 ± 0,001	0,065 ± 0,006	0,078 ± 0,002*	0,128 ± 0,008*
Почки Kidneys	0,087 ± 0,004	0,093 ± 0,006	0,101 ± 0,008	0,115 ± 0,001*	–	0,185 ± 0,008*
Жабры Gills	0,026 ± 0,001	0,025 ± 0,002	0,034 ± 0,001	0,031 ± 0,001*	0,186 ± 0,029*	0,051 ± 0,002*
Мышцы Muscles	0,003 ± 0,000	0,003 ± 0,001	0,004 ± 0,0004	0,007 ± 0,001*	0,003 ± 0,001	0,034 ± 0,010*
Молоки Milt	0,016 ± 0,000	0,020 ± 0,001	0,029 ± 0,001	0,027 ± 0,002*	0,092 ± 0,005*	0,058 ± 0,003*

Примечание. *Различия по сравнению с показателями января статистически значимы при p ≤ 0,05; (-) – нет данных.

Note. *Differences compared to January indicators are statistically significant at p ≤ 0.05; (-) – no data.

У самок радужной форели отмечено значительное возрастание активности РНКазы в жабрах, печени и обеих нуклеаз в почках в марте (табл. 2). В феврале у самок повышенная активность ДНКазы выявлена в печени и

жабрах. Обращает на себя внимание высокий уровень активности β -глюкозидазы в почках и мышцах самок с февраля по апрель. В марте отмечен пик активности другой гликозидазы – β -галактозидазы – в почках, печени и жабрах.

Таблица 2. Динамика активности лизосомальных ферментов в разных органах самок радужной форели в зимне-весенний период ($M \pm m$, $n = 5-20$)

Table 2. Dynamics of lysosomal enzyme activity in different organs of female rainbow trout in the winter-spring period ($M \pm m$, $n = 5-20$)

Орган Organ	Месяц, стадия зрелости Month, stage of maturity			
	I, ♀ ₅	II, ♀ ₁	III, ♀ ₄₋₅	IV, ♀ ₁₋₂
Печень Liver	ДНКазы, ΔD_{260} / г сырой ткани / мин DNase, ΔD_{260} / g wet tissue / min			
	1,358 \pm 0,046	1,343 \pm 0,046	1,068 \pm 0,035*	1,119 \pm 0,114
Почки Kidneys	1,90 \pm 0,021	1,70 \pm 0,052*	2,53 \pm 0,069	2,10 \pm 0,044*
Жабры Gills	0,57 \pm 0,016	1,30 \pm 0,028*	1,03 \pm 0,033*	0,571 \pm 0,017
Мышцы Muscles	0,256 \pm 0,009	0,388 \pm 0,050*	0,174 \pm 0,022*	0,331 \pm 0,019*
РНКаза, ΔD_{260} / г сырой ткани / мин RNase, ΔD_{260} / g wet tissue / min				
Печень Liver	1,083 \pm 0,05	1,12 \pm 0,05	2,63 \pm 0,14*	1,396 \pm 0,17*
Почки Kidneys	1,40 \pm 0,057	1,10 \pm 0,03*	2,80 \pm 0,18	1,90 \pm 0,067*
Жабры Gills	0,74 \pm 0,024	0,71 \pm 0,021	1,24 \pm 0,028*	0,041 \pm 0,012*
Мышцы Muscles	0,259 \pm 0,016	0,35 \pm 0,022*	0,411 \pm 0,014*	0,180 \pm 0,012*
β -глюкозидаза, мкМ пара-нитрофенола / г сырой ткани / мин β -glucosidase, μ M para-nitrophenol / g wet tissue / min				
Печень Liver	0,015 \pm 0,001	0,019 \pm 0,001*	0,024 \pm 0,003*	0,017 \pm 0,001*
Почки Kidneys	0,23 \pm 0,008	0,185 \pm 0,041	0,186 \pm 0,023*	0,120 \pm 0,016*
Жабры Gills	0,100 \pm 0,007	0,023 \pm 0,002*	0,049 \pm 0,002*	0,043 \pm 0,001*
Мышцы Muscles	0,054 \pm 0,007	0,272 \pm 0,012*	0,114 \pm 0,016*	0,197 \pm 0,022*
β -галактозидаза, мкМ пара-нитрофенола / г сырой ткани / мин β -galactosidase, μ M para-nitrophenol / g wet tissue / min				
Печень Liver	0,025 \pm 0,001	0,027 \pm 0,002	0,058 \pm 0,003*	0,019 \pm 0,001*
Почки Kidneys	0,125 \pm 0,008	0,168 \pm 0,004*	0,247 \pm 0,008	0,053 \pm 0,002*
Жабры Gills	0,097 \pm 0,007	0,017 \pm 0,001*	0,056 \pm 0,003*	0,014 \pm 0,001*
Мышцы Muscles	0,004 \pm 0,0007	0,008 \pm 0,0015*	0,005 \pm 0,003*	0,007 \pm 0,003

Примечание. *Различия по сравнению с показателями января статистически значимы при $p \leq 0,05$.

Note. *Differences compared to January indicators are statistically significant at $p \leq 0.05$.

У самцов достоверное ($p \leq 0,05$) повышение активности обеих гликозидаз происходило в жабрах, гонадах и мышцах в ноябре.

На высоком уровне сохранялась активность кислой фосфатазы, РНКазы и ДНКазы в селезенке в течение всего зимне-весеннего периода (табл. 3).

В данном исследовании изучена индивидуальная изменчивость лизосомальных гидролаз под влиянием комплекса факторов,

воздействующих на выращиваемых в садках рыб (табл. 4). Наиболее изменчивыми в процессах адаптации оказались гликозидазы. Так, активность β -гликозидазы в ряде случаев в несколько раз превышала средние значения в печени и селезенке форели, а активность β -галактозидазы заметно отклонялась от средних показателей в почках и мышцах. При этом отклонение активности в сторону снижения, как правило, было меньше, чем в сторону повышения.

Таблица 3. Активность лизосомальных ферментов в селезенке самцов радужной форели, выращенной в садках ($n = 7$)

Table 3. Lysosomal enzyme activity in the spleen of cage-reared male rainbow trout ($n = 7$)

Фермент Enzyme	Месяц, стадия зрелости Month, stage of maturity		
	I, ♂ ₅	II, ♂ ₄	III, ♂ ₂₋₃
Кислая фосфатаза, мкг P _{in} / г сырой ткани / мин Acid phosphatase, $\mu\text{gP}_{in} / 1 \text{ g wet tissue} / \text{min}$	6,17 ± 0,12	8,40 ± 0,16	7,26 ± 0,15
ДНКаза, $\Delta D_{260} / \text{г сырой ткани} / \text{мин}$ DNase, $\Delta D_{260} / 1 \text{ g wet tissue} / \text{min}$	0,751 ± 0,061	2,716 ± 0,079	0,905 ± 0,088*
РНКаза, $\Delta D_{260} / \text{г сырой ткани} / \text{мин}$ RNase, $\Delta D_{260} / 1 \text{ g wet tissue} / \text{min}$	0,932 ± 0,037	1,471 ± 0,042	0,705 ± 0,060*
β -гликозидаза, мкМ пара-нитрофенола / г сырой ткани / мин β -glucosidase, $\mu\text{M para-nitrophenol} / 1 \text{ g wet tissue} / \text{min}$	0,033 ± 0,001	0,038 ± 0,004	0,034 ± 0,005
β -галактозидаза, мкМ пара-нитрофенола / г сырой ткани / мин β -galactosidase, $\mu\text{M para-nitrophenol} / 1 \text{ g wet tissue} / \text{min}$	0,059 ± 0,002	0,057 ± 0,000*	0,071 ± 0,005

Примечание. *Различия по сравнению с показателями января статистически значимы при $p \leq 0,05$.

Note. *Differences compared to January indicators are statistically significant at $p \leq 0.05$.

Таблица 4. Изменчивость активности лизосомальных ферментов (-/+) в органах форели при адаптации к условиям выращивания в садках, в % к среднему значению (M)

Table 4. Variability of the activity of lysosomal enzymes (-/+) in trout organs during adaptation to growing conditions, in % of average value (M)

Орган Organ	Кислая фосфатаза Acid phosphatase	ДНКаза DNase	РНКаза RNase	β -гликозидаза β -glucosidase	β -галактозидаза β -galactosidase	Все ферменты в органе All enzymes in the organ
Печень Liver	-15/+20	-31/+31	-27/+32	-60/+382	-48/+86	-36/+110
Почки Kidneys	-12/+19	-20/+18	-19/+24	-79/+80	-39/+153	-34/+59
Жабры Gills	-23/+16	-27/+38	-43/+60	-62/+62	-58/+115	-43/+58
Мышцы Muscles	-26/+20	-34/+34	-27/+48	-65/+57	-52/+175	-41/+67
Селезенка Spleen	-24/+15	-44/+73	-34/+45	-46/+279	-32/+49	-36/+96
Изменчивость фермента во всех органах Enzyme variability in all organs	-20/+18	-31/+39	-30/+42	-62/+172	-46/+116	-38/+78

Обсуждение

Условия жизни выращиваемой в садках форели кардинально отличаются от образа жизни ее «диких» сородичей. В природе она предпочитает чистые прохладные воды с быстрым течением и высоким содержанием кислорода (9–11 мг/л). Оптимальная температура для роста и развития рыбы составляет 14–18 °С [Рыжков, Кучко, 2008]. Форель хищница, быстро и активно двигается, в зависимости от возраста объектами ее питания являются личинки и имаго насекомых, ракообразные, моллюски, мелкая рыба, лягушки, птенцы, чужая и своя икра, мелкие млекопитающие [Ивантер, Рыжков, 2004]. Форель пугливая, не стайная рыба, предпочитает пасмурную погоду, охотится в сумерках, при опасности прячется за камнями.

Выращиваемая в садках форель живет в ограниченном пространстве, питается исключительно искусственными кормами, среда обитания загрязнена отходами жизнедеятельности, в холодное время года водная поверхность забивается шугой, перекрывая связь с атмосферой. Ко всем этим негативным факторам рыба должна адаптироваться, что находит отражение в картине сезонной динамики изученных ферментов. У радужной форели в естественных условиях, как и у других видов рыб, при наступлении холодного периода наблюдается высокий уровень активности лизосомальных ферментов, который к лету постепенно снижается [Немова, Высоцкая, 2004]. При понижении температуры скудеет кормовая база, снижается пищевая активность рыб. В этот период для поддержания всех физиологических процессов, обеспечения организма энергией включаются компенсаторные механизмы стандартного обмена. При этом возрастает интенсивность многих реакций катаболизма, в том числе тех, которые осуществляются с участием лизосомальных ферментов. Наблюдающаяся активизация лизосомальных ферментов при сезонной акклиматизации рыб свидетельствует о переходе организма на эндогенное питание. В этот период лизосомальные ферменты участвуют в перераспределении внутриклеточных резервов, обеспечении организма материалами для биосинтеза необходимых веществ и выработки энергии. У форели, выращиваемой в садках, такой ярко выраженной зависимости от температуры не наблюдается. В течение сезона в печени самцов и самок отмечены разнонаправленные изменения активности маркерного фермента лизосом – кислой фосфатазы. Возможно, переход на эндогенное питание у них в такой мере, как у диких рыб, не происходит.

Это связано с тем, что рыб при садковом выращивании хоть и в значительно меньшем объеме, но кормят, и они корм потребляют [Hanson, Larsson, 2007; Дзюбук и др., 2015]. Очень важно соблюдать режим и нормы кормления, чтобы не вызвать стресс у рыб из-за недостаточного рациона и не загрязнять окружающую среду излишками кормов.

Другим важным фактором, который может индуцировать стресс у радужной форели, может быть недостаток кислорода, когда в зимне-весеннее время поверхность садков покрывается льдом или шугой. Полагаем, этим можно объяснить высокий уровень активности практически всех изученных ферментов в начале зимы и в феврале-марте в жабрах. При гипоксии организм переключается на другие источники энергии. В сложившихся условиях это происходит за счет активизации процесса аутофагии [Moore, 2008]. Компенсаторно-приспособительные перестройки метаболизма направлены на модуляцию качественного и количественного состава ферментов энергетического и углеводного обмена, синтез регуляторных компонентов и поддержание на физиологическом уровне макроэргов [Высоцкая, Немова, 2008]. Как было показано нами ранее, рыбы и другие водные организмы на первой стадии стрессовой реакции в качестве энергетического источника используют легко мобилизуемые углеводы, такие как гликоген и другие углеводсодержащие компоненты. В условиях гипоксии обеспечение организма достаточным количеством энергии происходит за счет включения менее эффективных анаэробных путей обмена углеводов, что требует повышенного количества глюкозы. Это достигается активизацией лизосомальных гликозидаз, отщепляющих остаток углевода от простых и сложных углеводсодержащих соединений или глюконеогенеза из метаболитов белков и липидов [Немова, Высоцкая, 2004]. У радужной форели, как и у других лососевых, основными источниками энергии являются липиды и белки [Остроумова, 2012; Васильева и др., 2023]. Рыбы этого семейства не способны метаболизировать большое количество углеводов пищи, проявляют большую чувствительность к переполнению печени гликогеном [Остроумова, 2012]. В данном исследовании высокая активность β -глюкозидазы была отмечена в печени рыб в ноябре и в жабрах и мышцах в ноябредектябре. Это может свидетельствовать о том, что небольшие резервы углеводов расходуются уже в начале холодного периода. В дальнейшем для обеспечения энергией используются липиды (в основном триацилглицерины) и белки.

Об активном участии белков в метаболических преобразованиях в органах форели в это время говорит более высокий уровень основной лизосомальной протеазы – катепсина D – в зимне-весенний период по сравнению с летом [Крупнова, 1986]. Липиды, поступающие с кормом, в кишечнике подвергаются гидролизу с участием липаз. Продукты гидролиза поступают в печень, где активно метаболизируются и используются для обеспечения энергией или в качестве материалов для синтеза новых соединений. Из продуктов катаболизма липидов и белков – глицерина, лактата и аминокислот – синтезируется глюкоза. Наиболее активно глюконеогенез происходит в печени, а также в почках и слизистой кишечника. Избыточные количества липидов поступают в депонирующие органы – мышцы и внутренний жир [Васильева и др., 2023]. С липидной фракцией связано содержание в органах и тканях радужной форели такого важного соединения, как астаксантин. Это жирорастворимый каротиноид, защищающий лососевых рыб от экстремальных воздействий разного характера: недоброкачественных кормов, дефицита кислорода, загрязнения воды, различных инфекций и др. [Остроумова, 2012]. Астаксантин и другие ксантофиллы придают приятную розово-оранжевую окраску мышцам и икре радужной форели. Астаксантин – самый мощный из известных антиоксидантов, он тормозит перекисное окисление липидов и полиненасыщенных жирных кислот, предохраняет биомембраны и внутриклеточные органеллы от повреждений. В природе рыбы получают астаксантин и кантаксантин с объектами питания – микроводорослями и планктонными ракообразными, в кормах садковой форели используется синтетический астаксантин. Усвояемость природного и синтетического астаксантина невысокая и составляет от 1 до 18 %. В организме лососевых рыб астаксантин является предшественником витамина А, поэтому при составлении рациона рыб надо учитывать присутствие в корме ретинола, так как избыток витамина А токсичен для организма. Разные виды рыб обладают неодинаковыми способностями по усвоению и трансформации каротиноидов. Заметим, что в уловах рыбаков, рыбачивших на водоемах с форелевыми садками, попадались озерные рыбы (окунь и плотва), имеющие необычную золотисто-желтую окраску. Можно предположить, что астаксантин, содержащийся в вымываемом из садков корме и охотно поедаемый озерной рыбой, воспринимается в их организме как ксенобиотик, плохо усваивается и экскретируется из клеток, а затем поступает в кожу

и так выводится из метаболизма внутренних органов. У радужной форели усвояемость астаксантина и кантаксантина возрастала при наличии в корме полиненасыщенных жирных кислот и других антиоксидантов (витаминов А и Е). Местом депонирования каротиноидов у форели являются печень и мышцы, из которых они переносятся в ооциты уже на 2-3 стадии зрелости гонад [Остроумова, 2012].

Со стадией половой зрелости следует связать высокую активность лизосомальных ферментов у самцов форели в мае. Взятые для анализов рыбы имели V стадию зрелости гонад, в сперматозоидах которых много лизосомальных ферментов, принимающих участие в оплодотворении [Stinchcombe et al., 2004; Высоцкая, Немова, 2008]. Как известно, в природе радужная форель достигает половой зрелости в возрасте 2–5 лет, причем самцы созревают на год раньше самок. В естественных условиях форель нерестится в апреле-мае, при повышении температуры воды выше 4 °С. В рыбоводческих хозяйствах, используя экологические и другие методы стимулирования (изменение светового дня, подогревание воды, гипофизарные инъекции), добиваются более ранних сроков созревания половых продуктов и несколько раз в год [Рыжков и др., 2007]. В нашем исследовании самцы форели имели V стадию зрелости гонад в январе и мае, самки – в январе и марте (табл. 1, 2). Это позволяет говорить о влиянии на метаболизм рыб не только внешних условий, но и эндогенных факторов, таких как гормоны. Высокая активность нуклеаз и кислой фосфатазы, выявленная в печени рыб в мае, свидетельствует об активизации у них процессов биосинтеза компонентов, необходимых организму для поддержания метаболизма в соответствии с меняющимися условиями жизни. Участие лизосом не только в процессах деградации показано в исследованиях последних лет, которые продемонстрировали причастность лизосом к передаче сигналов ядру и включению биосинтетических процессов [Ballabio, 2016; Bouhamdani et al., 2021]. Об этом же свидетельствуют и наши данные о значительной активизации в определенные моменты гликозидаз, которые кроме реакций гидролиза осуществляют процессы трансгликозилирования и участвуют в синтезе углеводсодержащих соединений, регулирующих обмен веществ [Наумов, 2011]. Так, важной ролью лизосомальной β-галактозидазы является ее участие в метаболизме галактозосодержащих гликолипидов и протеогликанов, в том числе при адаптивных реакциях в условиях экологического стресса [Winchester, 2005].

Результаты исследований подтвердили зависимость активности лизосомальных ферментов от специфики выполняемых органами функций [Высоцкая, Немова, 2008]. Наиболее высокая активность изученных ферментов выявлена в почках, селезенке и печени – органах, продуцирующих клетки и белки иммунной системы, защищающей организм радужной форели от воздействия негативных биотических и абиотических факторов; участвующих в выведении продуктов метаболизма, в обезвреживании токсикантов и ксенобиотиков. В данной работе установлена разная индивидуальная изменчивость кислых гидролаз. Наиболее изменчивыми в процессах адаптации к большому комплексу эндогенных и экзогенных факторов, воздействующих на выращиваемую форель, оказались гликозидазы. Можно предположить, что это связано с их трансгликозилазной активностью. В клетках и внеклеточном пространстве много гликозилированных соединений. В частности, иммуноглобулины, белки крови, мембранные белки, гормоны и сами лизосомальные ферменты являются гликопротеинами. Углеводная часть защищает эти соединения от литического действия ферментов. В синтезе гликопротеинов, выполняющих в организме множество важных функций, участвуют гликозидазы. Кроме того, о важной роли лизосомальных гидролаз в органах радужной форели в процессах приспособления к меняющимся условиям существования свидетельствует и выявленный в данной работе факт того, что величина снижения активности изученных ферментов (особенно гликозидаз), как правило, значительно меньше по сравнению с величиной повышения тех же показателей. Это может быть связано с тем, что понижение активности лизосомальных ферментов до определенного низкого уровня, так же как показателей содержания других компонентов (глюкозы, белка), чревато развитием патологических состояний, снижением защитных и адаптивных возможностей организма. Иными словами, существует нижний физиологический предел, ниже которого активность лизосомальных гидролаз в норме не должна снижаться.

Заключение

Образ жизни радужной форели в природе кардинально отличается от условий существования форели, выращиваемой в садках. В равной мере отличается динамика активности лизосомальных ферментов в органах диких и садковых рыб. У форели в природе с наступлением холодного периода наблюдается высокий уровень активности кислых гидролаз,

который плавно снижается к лету, что свидетельствует о переходе организма на эндогенное питание. Поддержание физиологических процессов и обеспечение энергией у них происходит за счет резервов, которые мобилизуются с участием лизосомальных ферментов. У выращиваемой в садках форели такой четкой зависимости не наблюдается. Возможно, переход на эндогенное питание у них не происходит, поскольку в осенне-зимний период они получают искусственные корма. Показана зависимость активности ферментов от стадии зрелости гонад выращиваемой рыбы. Высокая активность лизосомальных гидролаз отмечена у самцов садковой форели, имевших V стадию зрелости гонад, что связано с их ролью в оплодотворении. С участием лизосомальных ферментов происходит транспортировка в ооциты из печени и других запасующих органов (мышц, полостного жира) липидов, белков, ферментов и важнейшего антиоксиданта – астаксантина – уже со 2-3 стадии зрелости. Показана зависимость активности лизосомальных гидролаз от функциональной специфики органов. Высокая активность изученных ферментов выявлена в почках, селезенке и печени – органах, продуцирующих клетки и белки иммунной системы, защищающей организм от негативных абиотических и биотических факторов. Выявлена разная индивидуальная изменчивость ферментов. Наиболее изменчивыми в процессах адаптации к комплексу эндогенных и экзогенных факторов, воздействующих на выращиваемую форель, оказались гликозидазы.

Таким образом, сезонная динамика активности лизосомальных ферментов в органах садковой форели отражает их участие в катаболических и анаболических процессах, в адаптивных перестройках метаболизма в ответ на сигналы внешней среды и внутренние потребности, экзоцитозе вредных метаболитов и ксенобиотиков. Сказанное позволяет заключить, что радужная форель обладает мощным адаптивным потенциалом, позволяющим приспособиться к непривычным условиям рыбоводного хозяйства и нормально развиваться при строгом соблюдении технологического процесса, мероприятий по защите хозяйств от негативных внешних воздействий, использовании сбалансированных кормов, а также внедрении методов укрепления иммунитета и здоровья рыб.

Литература

Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России / Отв. ред. Ю. С. Решетников. М.: Наука, 1998. 220 с.

Баррет А. Дж., Хит М. Ф. Лизосомальные ферменты // Лизосомы. Методы исследования / пер. с англ. М.: Мир, 1980. С. 25–56.

Васильева О. Б., Назарова М. А., Немова Н. Н. Ассимиляция экзогенных жирных кислот в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) в аквакультуре // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2023. № 1. С. 98–104. doi: 10.24143/2073-5529-2023-1-98-104

Высоцкая Р. У., Немова Н. Н. Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб. М.: Наука, 2008. 284 с.

Гублер Е. В., Генкин А. А. Применение критериев непараметрической статистики для оценки различий двух групп наблюдений в медико-биологических исследованиях. М.: Медицина, 1969. 29 с.

Дзюбук И. М., Курицын А. Е., Полина А. В. Влияние режима кормления на молодь радужной форели в зимний период // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2015. № 4. С. 24–28.

Ивантер Д. Э., Рыжков Л. П. Рыбы. Петрозаводск: ПетрГУ, 2004. 176 с.

Крупнова М. Ю. Лизосомальные ферменты рыб при различных типах голодания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков, 1986. 16 с.

Левицкий А. П., Барабаш Р. Д., Коновец В. М. Сезонные особенности активности рибонуклеазы и α -амилазы слюны и слюнных желез у крыс линии Вистар // Биохимическая эволюция. Л.: Наука, 1973. С. 192–195.

Матросова С. В., Сидорова Н. А., Кучко Т. Ю., Каменев И. В., Преображенский Г. Д., Празднова Е. В. Опыт применения кормовой добавки «флавомицин 80» при выращивании радужной форели в системе замкнутого водоснабжения // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 7. С. 73–82. doi: 10.17076/eb1803

Михайленко В. Г., Стерлигова О. П. Некоторые экологические аспекты садкового выращивания радужной форели // Труды Карельского научного центра РАН. 2021. № 12. С. 82–90. doi: 17076/esc01509

Наумов Д. Г. Иерархическая классификация гликозил-гидролаз // Биохимия. 2011. Т. 76, вып. 6. С. 764–780.

Немова Н. Н., Высоцкая Р. У. Биохимическая индикация состояния рыб. М.: Наука, 2004. 216 с.

Остроумова И. Н. Биологические основы кормления рыб. 2-е изд. СПб.: ГосНИОРХ, 2012. 564 с.

Покровский А. А., Арчаков А. И. Методы разделения и ферментной идентификации субклеточных фракций // Современные методы в биохимии. М.: Медицина, 1968. С. 5–59.

Покровский А. А., Кравченко Л. В., Тутельян В. А. Исследование активности ферментов лизосом при действии афлатоксина и митомицина С // Биохимия. 1971. Т. 36, вып. 4. С. 690–696.

Рыжков Л. П., Кучко Т. Ю. Садковое рыбоводство. Петрозаводск: ПетрГУ, 2008. 164 с.

Рыжков Л. П., Нечаева Т. А., Евсеева Н. В. Садковое рыбоводство – проблемы здоровья рыб. Петрозаводск: ПетрГУ, 2007. 120 с.

Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Кучко Я. А., Комулайнен С. Ф., Савосин Е. С., Барышев И. А.

Состояние пресноводных водоемов Карелии с товарным выращиванием радужной форели в садках. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. 127 с.

Ужахова Л. М., Вакорин Д. В. Особенности развития рыбопромышленной отрасли России // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2019. № 4. С. 14–23. doi: 10.24143/2073-5529-2019-4-14-23

Ballabio A. The awesome lysosome // *EMBO Mol. Med.* 2016. Vol. 8. P. 73–76. doi: 10.15252/emmm.201505966

Bouhamdani N., Comeau D., Turcotte S. A compendium of information on the lysosome // *Front. Cell Dev. Biol.* 2021. Vol. 9. Art. 798262. doi: 10.3389/fcell.2021.798262

Hanson N., Larsson Å. Influence of feeding procedure on biomarkers in caged rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) used in environmental monitoring // *J. Environ. Monit.* 2007. Vol. 9, no. 2. P. 168–173. doi: 10.1039/B617917G

Kahovcova J., Odavic R. A simple method of the quantitative analysis of phospholipids separated by thin layer chromatography // *J. Chromatogr.* 1969. Vol. 40. P. 90–96.

Khalili Tilami S., Sampels S. Nutritional value of Fish: lipids, proteins, vitamins and minerals // *Rev. Fish. Sci. Aquac.* 2018. Vol. 26, iss. 2. P. 243–253. doi: 10.1080/23308249.2017.1399104

Moore M. N. Autophagy as second level protective process in conferring resistance to environmentally induced oxidative stress // *Autophagy.* 2008. Vol. 4, no. 2. P. 254–256. doi: 10.4161/auto.5528.

Stinchcombe J., Bossi G., Griffiths G. M. Linking albinism and immunity: the secrets of secretory lysosomes // *Science.* 2004. Vol. 305. P. 55–59. doi: 10.1126/science.1095291

Winchester B. Lysosomal metabolism of glycoproteins // *Glycobiol.* 2005. Vol. 15, no. 6. P. 1R–15R. doi: 10.1093/glycob/cwi041

References

Ballabio A. The awesome lysosome. *EMBO Mol. Med.* 2016;8:73–76. doi: 10.15252/emmm.201505966

Barrett A. J., Heat M. F. Lysosomal enzymes. *Lysosomes, a Laboratory Handbook.* Amsterdam: North-Holland Publ. Comp.; 1977.

Bouhamdani N., Comeau D., Turcotte S. A compendium of information on the lysosome. *Front. Cell Dev. Biol.* 2021;9:798262. doi: 10.3389/fcell.2021.798262

Dzyubuk I. M., Kuritsyn A. E., Polina A. V. Effect of winter feeding frequency on caged juvenile rainbow trout growth. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta = Proceedings of Petrozavodsk State University.* 2015;4:24–28. (In Russ.)

Hanson N., Larsson Å. Influence of feeding procedure on biomarkers in caged rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) used in environmental monitoring. *J. Environ. Monit.* 2007;9(2):168–173. doi: 10.1039/B617917G

Gubler E. V., Genkin A. A. Application of criteria of nonparametric statistics for estimating differences between two study groups in biomedical research. Moscow: Meditsina; 1969. 29 p. (In Russ.)

Ivanter D. E., Ryzhkov L. P. Fish. Petrozavodsk: PetrSU; 2004. 176 p. (In Russ.)

Kahovcova J., Odavic R. A simple method of the quantitative analysis of phospholipids separated by thin layer chromatography. *J. Chromatogr.* 1969;40: 90–96.

Khalili Tilami S., Sampels S. Nutritional value of fish: lipids, proteins, vitamins and minerals. *Rev. Fish. Sci. Aquac.* 2018;26(2):243–253. doi: 10.1080/23308249.2017.1399104

Krupnova M. Yu. Lysosomal enzymes of fish during various types of starvation: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Kharkov; 1986. 16 p. (In Russ.)

Levitskii A. P., Barabash R. D., Konovets V. M. Seasonal features of ribonuclease and α -amylase activity of saliva and salivary glands in Wistar rats. *Biokhimi-cheskaya evolyutsiya = Biochemical Evolution.* Leningrad: Nauka; 1973. P. 192–195 (In Russ.)

Matrosova S. V., Sidorova N. A., Kuchko T. Yu., Kamenev I. V., Preobrazhensky G. D., Prazdnova E. V. Experience of using the feed additive Flavomycin 80 in rearing rainbow trout in a recycling water system (RVC). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2023;7:73–82. (In Russ.). doi: 10.17076/eb1803

Mikhailenko V. G., Sterligova O. P. Some ecological aspects of rainbow trout cage rearing. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2021;12:82–90. (In Russ.). doi: 17076/eco1509

Moore M. N. Autophagy as second level protective process in conferring resistance environmentally induced oxidative stress. *Autophagy.* 2008;4(2):254–256. doi: 10.4161/auto.5528

Naumov D. G. Hierarchical classification of glycoside hydrolases. *Biokhimiya = Biochemistry.* 2011;76(6): 764–780. (In Russ.)

Nemova N. N., Vysotskaya R. U. Biochemical indication of fish state. Moscow: Nauka; 2004. 216 p. (In Russ.)

Ostroumova I. N. Biological basics of fish feeding. St. Petersburg: GosNIORKh; 2012. 564 p. (In Russ.)

Pokrovskii A. A., Archakov A. I. Methods of separation and enzymatic identification of subcellular fractions. *Sovremennye metody v biokhimii = Modern methods*

in biochemistry. Moscow: Meditsina; 1968. P. 5–59. (In Russ.)

Pokrovskii A. A., Kravchenko L. V., Tutel'yan V. A. Study of the activity of lysosomal enzymes under the action of aflatoxin and mitomycin C. *Biokhimiya = Biochemistry.* 1971;36(4):690–696. (In Russ.)

Reshetnikov Yu. S. (ed.). Annotated check-list of the cyclostomes and fishes of the continental waters of Russia. Moscow: Nauka; 1998. 220 p. (In Russ.)

Ryzhkov L. P., Kuchko T. Yu. Cage fish farming. Petrozavodsk: PetrGU; 2008. 164 p. (In Russ.)

Ryzhkov L. P., Nechaeva T. A., Evseeva N. V. Cage fish farming – problems of fish health. Petrozavodsk: PetrGU; 2007. 120 p. (In Russ.)

Sterligova O. P., Il'mast N. V., Kuchko Ya. A., Komulainen S. F., Savosin E. S., Baryshev I. A. State of freshwater reservoirs in Karelia with commercial cultivation of rainbow trout in cages. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2018. 127 p. (In Russ.)

Stinchcombe J., Bossi G., Griffiths G. M. Linking albinism and immunity: the secrets of secretory lysosomes. *Science.* 2004;305:55–59. doi: 10.1126/science.1095291

Uzhakhova L. M., Vakorin D. V. Specific features of fishing industry development in Russia. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaistvo = Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry.* 2019;4: 14–23. (In Russ.). doi: 10.24143/2073-5529-2019-4-14-23

Vasil'eva O. B., Nazarova M. A., Nemova N. N. Assimilation of exogenous fatty acid in tissues of rainbow trout *Parasalmo mikiss* (Walbaum, 1792) in aquaculture. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaistvo = Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry.* 2023;1:98–104. (In Russ.). doi: 10.24143/2073-5529-2023-1-98-104

Vysotskaya R. U., Nemova N. N. Fish lysosomes and lysosomal enzymes. Moscow: Nauka; 2008. 284 p. (In Russ.)

Winchester B. Lysosomal metabolism of glycoproteins. *Glycobiol.* 2005;15(6):1R–15R. doi: 10.1093/glycob/cwi041

Поступила в редакцию / received: 17.01.2025; принята к публикации / accepted: 18.04.2025.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Высоцкая Римма Ульяновна

д-р биол. наук, профессор, ведущий научный сотрудник

e-mail: vysotskayar@gmail.com

Мурзина Светлана Александровна

д-р биол. наук, заведующая лабораторией экологической биохимии

e-mail: murzina.svetlana@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Vysotskaya, Rimma

Dr. Sci. (Biol.), Professor, Leading Researcher

Murzina, Svetlana

Dr. Sci. (Biol.), Head of Laboratory