

УДК 577.152.3:57.017.3

АКТИВНОСТЬ ЛИЗОСОМАЛЬНЫХ ПРОТЕИНАЗ (КАТЕПСИНОВ В И D) В ОРГАНАХ СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASI MARISALBI* BERG (CLUPEIDAE) ИЗ РАЗНЫХ ЗАЛИВОВ БЕЛОГО МОРЯ

Н. Н. Немова, М. Ю. Крупнова, С. А. Мурзина

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Проведены сравнительные исследования активности основных протеолитических ферментов лизосом (катепсинов В и D) в печени, гонадах, мышцах и жабрах беломорской малоизвестковой сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (сем. Clupeidae) из разных заливов Белого моря (Онежского, Кандалакшского и Двинского). Во всех исследованных тканях сельди из Двинского залива обнаружен повышенный уровень активности цистеиновой протеиназы лизосом – катепсина В, играющего регуляторную роль во внутриклеточном белковом метаболизме. Разница в активности аспартатной протеиназы лизосом – катепсина D, основной функцией которого является полная деградация белковых молекул, обнаружена только в жабрах сельди. Полученные результаты свидетельствуют об участии лизосомальной системы протеолиза в развитии адаптивных реакций рыб на складывающиеся в Двинском заливе экологические условия. Для Двинского залива Белого моря, по сравнению с Кандалакшским и Онежским заливами, характерны более высокие температуры, пониженная соленость, меньшая прозрачность, заиливание вод, более низкие скорости приливно-отливных течений, а также повышенная загрязненность. На лизосомальный протеолиз в тканях исследуемых рыб влияет совокупность факторов среды их обитания, однако можно полагать, что основными действующими факторами являются соленость и степень загрязненности заливов.

Ключевые слова: беломорская сельдь; протеиназы; биохимическая адаптация; Белое море.

N. N. Nemova, M. Yu. Krupnova, S. A. Murzina. ACTIVITIES OF LYSOSOMAL PROTEASES (CATHEPSINS B AND D) IN TISSUES OF THE WHITE SEA HERRING, *CLUPEA PALLASI MARISALBI* BERG (CLUPEIDAE), INHABITING DIFFERENT BAYS OF THE WHITE SEA

A comparative study of the activity of the main lysosomal proteolytic enzymes (cathepsins B and D) in the liver, gonads, muscles, and gills in the White Sea herring, *Clupea pallasii maris albi* Berg (Clupeidae family), caught in different bays (Onega, Kandalaksha, and Dvina) of the White Sea in autumn was performed. All the studied tissues of herring from the Gulf of Dvina featured an increased level of activity of the lysosomal cysteine protease – cathepsin B, which plays a regulatory role in intracellular protein metabolism. The activity of aspartate protease lysosomes – cathepsin D, the main function of which is the complete degradation of protein molecules, changed only in the gills of herring. The results obtained in the study prove that the lysosomal proteolysis system contributes to the formation of adaptive reactions of fish to specific environmental conditions in the Gulf of Dvina. The Gulf of Dvina, White Sea, is characterized by higher water temperatures,

lower salinity and water transparency, siltation of water, lower rates of tidal currents, and increased pollution in comparison to the Gulf of Kandalaksha and Onega Bay. The complex of environmental factors influences lysosomal proteolysis in the tissues of the studied fish, but salinity and the degree of contamination of the bays can be regarded as the key factors.

Key words: The White Sea herring; proteases; biochemical adaptation; White Sea.

Введение

Сельдь Белого моря имеет характерные для данного подвида особенности: короткий жизненный цикл и низкий темп роста, при этом в разных районах моря выявлены локальные группировки рыб, различающиеся меристическими признаками [Зеленков и др., 1995; Мишин и др., 2008]. Ранее считалось, что беломорская сельдь из разных заливов Белого моря представляет собой общую популяцию, «единое биологическое целое» [Лапин, 1966; Лапин, Похилюк, 1987]. Однако обнаруженные генетические различия беломорской сельди из разных местообитаний, весенне- и летнерестующих сельдей внутренних заливов Белого моря [Семенова, 2004] указывают на существование комплекса генетически изолированных форм, связанных общим происхождением [Лайус, 1990]. Основная масса молоди сельди концентрируется на юге Белого моря, главным образом в Двинском заливе. С возрастом быстрорастущая часть поколения сельди активно распространяется к северу по Кандалакшскому заливу и открытому морю (Бассейну), а тугорослая часть поколения «оседает» в районах Онежского залива [Похилюк, 1992]. Известно, что гидробиологическая и гидрологическая специфика среды обитания так или иначе сказывается на биохимическом статусе гидробионтов и индуцирует развитие приспособительных реакций на уровне клеточного метаболизма [Сидоров, 1983; Немова, Высоцкая, 2004; Бергер, 2007]. Зачастую разнокачественность организмов на более высоких уровнях организации определяется тонкими различиями их биохимических процессов и макромолекул. Известно, что биохимические адаптации обеспечиваются деятельностью целого комплекса механизмов, лежащих в основе развития компенсаторных реакций клетки [Hochachka, Somero, 2002]. К числу таких механизмов можно отнести реконструктивную функцию лизосом, включающих комплекс гидролитических ферментов, способных при кислом pH расщеплять все биохимические компоненты живых организмов [Покровский, Тутельян, 1968; Дин, 1980; Высоцкая, Немова, 2008]. За деградацию

белков в лизосомах отвечают кислые протеиназы, среди которых наиболее важную роль отводят катепсинам В и D [Дин, 1980; Bohley, 1987]. Известно, что интенсивность деградации белка в мышцах рыб может значительно изменять скорость их роста и накопление белковой массы [Bahuaud et al., 2010; Aussanasuwanpakul et al., 2011]. Кроме того, особенностью метаболизма рыб является доминирующая роль белков и липидов в качестве энергетических субстратов (в отличие от млекопитающих, энергопродукция которых, как известно, основана на гидролизе углеводов) [Alsop et al., 1999], в связи с чем протеолитические системы отвечают не только за базовый обмен белков в органах рыб, но и обеспечивают жизнеспособность особей в ситуациях, связанных с повышенными энергозатратами.

Настоящая работа посвящена сравнительному исследованию активности основных протеолитических ферментов лизосом (катепсинов В и D) в тканях сельди из заливов Белого моря, которые отличаются экологическими (абиотическими и антропогенными) факторами.

Материалы и методы

Исследования проводились на беломорской малопозвонковой сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (сем. Clupeidae), выловленной в осенний период на основных нерестилищах в разных заливах Белого моря (Онежском, Кандалакшском, Двинском), обладающего двухслойной структурой: сверху – бореальная зона, а снизу – арктическая. Заливы различаются глубинами и, соответственно, температурой по всей толще воды, соленостью, цветом и прозрачностью, уровнем приливо-отливных течений, грунтами, степенью антропогенного влияния и т. д. (табл. 1).

Двинский залив имеет относительно ровное дно, максимальная глубина (более 100 м) отмечена в его северной части. Сельдь Двинского залива в течение всего года обитает в предустьевых участках Северной Двины и мелких речках. Сельдь из этого залива в основной своей массе самая мелкая из беломорских сельдей: длина тела большинства рыб промыслового

Таблица 1. Гидрологические параметры и географическое положение мест сбора проб беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeidae)

Залив	t° воды, °С	Соленость, ‰	Глубина вылова, м	Координаты постановки		Координаты подъема	
Двинский	8,50	18,84	13	65.12.5	39.39.7	65.13.3	39.39.5
Онежский	5,57	27,33	28	65.03.2	36.44.1	65.02.5	36.43.9
Кандалакшский	6,66	25,19	21	67.02.7	32.21.5	67.02.8	32.22.9

улова не превышает 10–12 см. Мелкие размеры этой сельди являются следствием низкой скорости роста и малой продолжительности жизни.

Онежский залив вытянут в северо-западном направлении. Наибольшие глубины около 50–60 м располагаются в центре залива. На северо-запад и юго-восток от центра глубины убывают до 15–20 и 30–40 м соответственно. Сельдь Онежского залива распространена преимущественно вдоль Поморского берега, у Соловецких островов и в районе устья р. Онеги. Сельдь Онежского залива имеет средние размеры, самые крупные экземпляры достигают в длину 22 см.

Кандалакшский залив также достаточно глубок в той части, которая примыкает к Бассейну. В этом районе недалеко от полуострова Турий в так называемом Кандалакшском желобе обнаружена максимальная для всего моря глубина (343 м); по мере продвижения вдоль оси залива от Бассейна в кут глубина уменьшается. Мелкая сельдь Кандалакшского залива (егорьевская) распространена вдоль Терского берега, от южной части Горла до Кандалакши, и вдоль Карельского берега, от Кандалакши до губы Чупа. Длина тела самых крупных рыб достигает 25 см.

Для биохимического анализа использовали печень, мышцы, гонады и жабры сельди. Гомогенаты готовили на 0,25 М растворе сахарозы с добавлением ЭДТА и 0,1 % неионного детергента тритона X-100, который разрушает мембраны внутриклеточных органелл и способствует выходу из них ферментов [Покровский, Тутельян, 1968]. Пробы осветляли центрифугированием при 10 000 г на центрифуге Allegra 64R (Beckman Coulter, США) и в надосадочной жидкости определяли активность лизосомальных протеиназ: катепсина В по расщеплению 0,065 М этилового эфира гидрохлорида N-бензоил L-аргинина в 0,1 М ацетатном буфере (рН 5,0) [Matsuda, Misaka, 1974] и катепсина D по гидролизу 1%-го бычьего гемоглобина в 0,1 М ацетатном буфере (рН 3,6), согласно модифицированному методу Ансона [Barrett, Heath, 1977]. Активность катепсинов В и D выражали в единицах изменения оптического поглощения при

E_{525} и E_{280} соответственно на 1 мг белка за 1 ч инкубации при 37 °С (ед. акт.). Количественное содержание растворимого белка в тканях (мг/г ткани) определяли по методу Бредфорд [Bradford, 1976], используя в качестве стандарта бычий сывороточный альбумин.

Достоверность различий между показателями активности ферментов в органах сельди из различных мест обитания оценивали с помощью однофакторного дисперсного анализа One-Way Analysis of Variance (Anova). Различия считали достоверными при $p \leq 0,05$ [Коросов, Горбач, 2007].

Работа проведена на базе лаборатории экологической биохимии с использованием оборудования ЦКП ИБ КарНЦ РАН.

Результаты

Результаты сравнительного изучения активности исследуемых лизосомальных протеиназ (катепсинов В и D) и содержания белка в органах и тканях сельди из разных заливов Белого моря представлены в таблице 2.

Данные, представленные в таблице, показывают, что на фоне незначительных различий в содержании белка активность цистеиновой протеиназы лизосом (катепсина В) в изученных органах сельди из разных по экологическим условиям заливов достоверно различается. В активности аспартатной протеиназы лизосом, катепсина D, существенные различия (почти 7-кратные) между особями из разных заливов обнаружены только для жабр. Сравнительно высокое содержание белка, обнаруженное в печени и гонадах рыб, объясняется, соответственно, функциональной метаболической активностью печени и накоплением белка в гонадах рыб в процессе созревания.

Обсуждение

Для Двинского залива Белого моря по сравнению с Кандалакшским и Онежским заливами характерны повышенная температура воды, пониженная соленость, меньшая прозрачность, заиливание вод, более низкие скорости приливно-отливных течений [Похилюк, 1992].

Таблица 2. Активность лизосомальных гидролаз (катепсинов В и D) в органах сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeidae) из разных заливов Белого моря; n = 5

Залив	Возраст	Органы			
		печень	мышцы	жабры	гонады
Активность катепсина D, ед. акт.					
Двинский	3+	0,05 ± 0,00	0,07 ± 0,01	0,70 ± 0,11*	0,05 ± 0,01
Онежский	2+	0,12 ± 0,02	0,01 ± 0,00	0,01 ± 0,00	0,01 ± 0,00
Кандалакшский	2+	0,14 ± 0,02	0,09 ± 0,02	0,09 ± 0,00	0,07 ± 0,00
Активность катепсина В, ед. акт.					
Двинский	3+	0,16 ± 0,02*	0,41 ± 0,09*	0,71 ± 0,14*	0,30 ± 0,06*
Онежский	2+	0,06 ± 0,01	0,01 ± 0,00	0,26 ± 0,08	0,03 ± 0,00
Кандалакшский	2+	0,05 ± 0,01	0,21 ± 0,07	0,42 ± 0,09	0,12 ± 0,01
Содержание белка, мг/г ткани					
Двинский	3+	11,00 ± 0,86	5,00 ± 0,44	3,70 ± 0,30	11,90 ± 0,98
Онежский	2+	10,30 ± 0,71	4,00 ± 0,38	3,10 ± 0,29	9,80 ± 0,60
Кандалакшский	2+	12,20 ± 0,74	5,60 ± 0,22	4,70 ± 0,30	8,60 ± 0,66

Примечание. *Отличие от проб из других мест сбора достоверно ($p \leq 0,05$).

Также следует отметить, что в Двинском заливе по данным мониторинговых наблюдений отмечаются превышение ПДК нефтепродуктов, повышенные концентрации ртути и метана, загрязнение отходами целлюлозно-бумажного производства [Долотов и др., 2004; Овсепян, 2007]. В период сбора материала температура воды в Двинском заливе была на 2–3 °C выше, а соленость на 6–8 ‰ ниже по сравнению с аналогичными показателями Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря. Повышенный (в 2,0–3,5 раза) уровень активности цистеиновой протеиназы, катепсина В, во всех изученных органах беломорской сельди, отловленной в Двинском заливе, по сравнению с сельдью из двух других заливов, свидетельствует о повышенной интенсивности процессов катепсин В-зависимого протеолиза в лизосомах, имеющего реконструктивное значение, и связан, скорее всего, с развитием адаптивной (защитной) реакции организма в ответ на опреснение. Аналогичный эффект был показан при изучении влияния пониженной солености на активность катепсина В у стерляди (в аквариальном эксперименте) и у мидий из эстуариев Белого моря [Крупнова и др., 2009; Lysenko et al., 2014]. Адаптивное значение повышения интенсивности катепсин В-зависимого протеолиза, играющего регуляторную роль во внутриклеточном белковом метаболизме, было ранее установлено при изучении влияния абиотических факторов на некоторые виды гидробионтов [Немова, Высоцкая, 2004; Высоцкая, Немова, 2008; Крупнова и др., 2011]. На фоне отсутствия значимых различий по уровню активности другой эндопротеиназы лизосом, катепсина D, между сельдью из Онежского, Кандалакшского и Двинского заливов обнаружен

избирательный активирующий эффект (почти 7-кратное увеличение активности) для катепсина D в жабрах сельди из Двинского залива. Можно предположить, что ведущим фактором такого специфического влияния может быть загрязнение среды обитания сельди. Из данных, представленных в литературе [Овсепян, 2007; Самохина, 2007], известно, что за счет стоков Сев. Двины в этом заливе происходит 2–3-кратное превышение ПДК нефтепродуктов, повышены концентрации ртути и метана, обнаруживаются бенз(а)пирены и отходы целлюлозно-бумажного производства. Подавление основных функций жабр, в том числе из-за загрязнения среды, в особо тяжелых случаях «...может привести к столь же быстрому вымиранию рыб, как если бы из воды вдруг исчез весь кислород» [Fu et al., 2010]. Обнаруженная в проведенном исследовании сравнительно высокая активность катепсина D, протеиназы лизосом, основной функцией которой является белковая деградация, в жабрах сельди из Двинского залива свидетельствует, скорее всего, о развитии негативных изменений у рыб в ответ на загрязнение среды их обитания. Не исключено, что в последующем, при увеличении антропогенной нагрузки, такой эффект может быть обнаружен и в других органах рыб, прежде всего в печени.

Заключение

Повышенный уровень активности катепсина В в печени, гонадах, мышцах и жабрах сельди, а также значительное увеличение уровня активности катепсина D в жабрах сельди из Двинского залива свидетельствует об участии лизосомальной системы протеолиза в развитии

ответных реакций рыб на складывающиеся экологические условия в этом заливе. Можно полагать, что среди всей совокупности факторов среды обитания, влияющей на протеолитические процессы в лизосомах исследуемых рыб, основными действующими факторами в Двинском заливе являются его опреснение и высокая степень загрязненности. Эти предположения требуют дальнейших исследований, однако уже сейчас можно определенно говорить, что перечисленные факторы, разнящиеся для исследованных заливов Белого моря, оказывают влияние на биохимические процессы в органах населяющей их сельди, включая не только изученный нами лизосомальный протеолиз, но также липидный [Немова и др., 2014] и углеводный [неопубликованные данные] обмен.

Выражаем глубокую благодарность к. б. н. А. В. Семушину (СевПИНРО) за ценные консультации при организации полевой части работ.

Работа выполнялась при финансовой поддержке грантов РФФИ (проект № 14-04-00473) и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН на 2014–2016 гг. «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны Российской Федерации» (проект «Эколого-биохимическая характеристика устойчивости гидробионтов Арктической зоны России в условиях изменения климата», № г. р. 114061940010), а также бюджетной темы № 0221–2014–003 «Биохимические и молекулярно-генетические механизмы развития приспособительных реакций у гидробионтов: экологические аспекты».

Литература

Бергер В. Я. Продукционный потенциал Белого моря // Исследования фауны морей. СПб.: ЗИН РАН, 2007. Т. 60(68). 292 с.

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

Дин Р. Процессы распада в клетке. М.: Мир, 1980. 120 с.

Долотов Ю. С., Филатов Н. Н., Петров М. П. и др. О характере природных процессов в фазы прилива и отлива в эстуариях Карельского побережья Белого моря // Океанология. 2004. Т. 44, № 5. С. 1–9.

Зеленков В. М., Похилюк В. В., Стасенков В. А. Сельдь // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 2. С. 14–28.

Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных. Петрозаводск: ПетрГУ, 2007. 76 с.

Крупнова М. Ю., Ильмаст Н. В., Немова Н. Н. Активность лизосомальных протеиназ в органах щук (*Esox lucius* L.), отловленных из озер с различной антропогенной нагрузкой // Труды Карельского научного центра РАН. 2011. № 3. С. 69–72.

Крупнова М. Ю., Кяйвярайнен Е. И., Борвинская Е. В. и др. Влияние солености и кислотности на активность ферментов осморегуляции и протеолиза молоди стерляди (*Acipenser ruthenus*) // Известия КГТУ. Калининград. 2009. № 15. С. 18–23.

Лайус Д. Л. Популяционная структура беломорской сельди: данные бактериологического анализа // Результаты исследования беломорской сельди. СПб.: ЗИН РАН, 1990. С. 113–125.

Лапин Ю. Е. Сельдь Белого моря как биологическое целое // Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука, 1960. С. 5–28.

Лапин Ю. Е., Похилюк В. В. О пространственной динамике поколений беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg // Вопросы ихтиологии. 1993. Т. 33, вып. 3. С. 367–371.

Мишин А. В., Евсеенко С. А., Евдокимов Ю. В. О видовом составе и распределении летнего ихтиопланктона губы Чупа (Кандалакшский залив Белого моря) // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48, № 6. С. 844–850.

Немова Н. Н., Высоцкая Р. У. Биохимическая индикация состояния рыб. М.: Наука, 2004. 215 с.

Немова Н. Н., Мещерякова О. В., Лысенко Л. А., Фокина Н. Н. Оценка состояния водных организмов по биохимическому статусу // Труды Карельского научного центра РАН. 2014. № 5. С. 18–29.

Овсеян А. Э. Распределение, миграция и трансформация ртути в устьевой области р. Северная Двина: автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Ростов-на-Дону. 2007. 26 с.

Покровский А. А., Тутельян В. А. Изменение ферментов лизосом при белковой недостаточности // Биохимия. 1968. Т. 33, № 4. С. 809–816.

Похилюк В. В. Экология и промысел беломорской сельди: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1992. 22 с.

Семенова А. В. Генетическая изменчивость малопозвонковых сельдей северо-восточной Атлантики: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2004. 25 с.

Сидоров В. С. Экологическая биохимия рыб. СПб.: Наука, 1983. 240 с.

Alsop D. H., Kieffer J. D., Wood C. M. The effects of temperature and swimming speed on instantaneous fuel use and nitrogenous waste excretion of the Nile tilapia // *Physiol. Biochem. Zool.* 1999. Vol. 72. P. 474–483.

Aussanasuwannakul A., Kenney P. B., Weber G. M. et al. Effect of sexual maturation on growth, fillet composition, and texture of female rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) on a high nutritional plane // *Aquaculture*. 2011. Vol. 317. P. 79–88.

Bahuaud D., Gaarder M., Veiseth-Kent E., Thomassen M. Fillet texture and protease activities in different families of farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Aquaculture*. 2010. Vol. 310. P. 213–220.

Barrett A. J., Heath M. Lysosomal enzymes // In: Dingle J. T. (ed.). Lysosomes. A laboratory handbook, Amsterdam. 1977. P. 19–27.

Bohley P. Intracellular proteolysis // Hydrolytic enzymes. Biomedical division. 1987. P. 307–332.

Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Analit. Biochem. 1976. Vol. 72. P. 248–254.

Fu C., Wilson J. M., Rombough P. J., Brauner C. J. Na⁺ uptake shifts from the skin to the gills before O₂ uptake in developing rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Proc. R. Soc. 2010. B. 277. P. 1553–1560. doi: 10.1098/rspb.2009.1545

Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanisms and process in physiological evolution. 2nd edition. Oxford University Press, New York. 2002. 466 p.

Lysenko L., Kantserova N., Käiväräinen E. et al. Biochemical markers of pollutant responses in macrozoobenthos from the White Sea: Intracellular proteolysis // Marine Env. Res. 2014. Vol. 96. P. 38–44.

Matsuda K., Misaka E. Studies on cathepsins of rat liver lysosomes. I. Purification and multiple forms // J. Biochem. 1974. Vol. 76, no. 3. P. 639–649.

Поступила в редакцию 01.04.2016

References

Berger V. Ja. Produkcionnyj potencial Belogo morja. Issledovaniya fauny morej [Production potential of the White Sea. Study of marine fauna]. St. Petersburg: ZIN RAN, 2007. Vol. 60 (68). 292 p.

Vysockaja R. U., Nemova N. N. Lizosomy i lizosomal'nye fermenty ryb [Fish lysosomes and lysosomal enzymes]. Moscow: Nauka, 2008. 284 p.

Din R. Processy raspada v kletke [Decay processes in cells]. Moscow: Mir, 1980. 120 s.

Dolotov Ju. S., Filatov N. N., Petrov M. P., Platonov A. V., Tolstikov A. V., Shevchenko V. P., Polytova N. V., Filippov A. S., Kutcheva I. P. O karaktere prirodnyh processov v fazy priliva i otliva v jestuarijah Karel'skogo poberezh'ja Belogo morja [On the character of natural processes at high and low tides in the estuaries of the Karelian coast of the White Sea]. *Okeanologija* [Oceanology]. 2004. Vol. 44, no. 5. P. 1–9.

Korosov A. V., Gorbach V. V. Komp'yuternaja obrabotka biologicheskikh dannyh [Computer-aided processing of biological data]. Petrozavodsk: PetrGU, 2007. 76 p.

Krupnova M. Ju., Il'mast N. V., Nemova N. N. Aktivnost' lizosomal'nyh proteinaz v organah shhuk (*Esox lucius* L.), otlovlennyh iz ozer s razlichnoj antropogennoj nagruzkoj [Activity of lysosomal proteinases in organs of pike (*Esox lucius* L.) from lakes with different anthropogenic pressure]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2011. No. 3. P. 69–72.

Krupnova M. Ju., Kjavjarjajnen E. I., Borvinskaja E. V., Nemova N. N., Serpunin G. G. Vlijanie solednosti i kisljotnosti na aktivnost' fermentov osmoreguljacji i proteoliza molodi sterljadi (*Acipenser ruthenus*) [Influence of salinity and acidity of environment on activity of osmoregulation and proteolysis enzymes of young fish sterlets (*Acipenser ruthenus*)]. *Izvestija KGTU* [KSTU News]. Kaliningrad. 2009. No. 15. P. 18–23.

Lajus D. L. Populyacionnaya struktura belomorskoj sel'di: dannye bakteriolgicheskogo analiza [Population structure of the White Sea herring: data of karyological analysis]. Rezul'taty issledovaniya belomorskoj sel'di [Results of the research of the White Sea herring]. St. Petersburg: ZIN RAN, 1990. P. 113–125.

Lapin Yu. E. Sel'di Belogo morya kak biologicheskoe celoe [The White Sea herring as a biological entity].

Zakonomernosti dinamiki chislennosti ryb Belogo morya i ego bassejna [Regularities of fish population dynamic in the White Sea and its basin]. Moscow: Nauka, 1960. P. 5–28.

Lapin Yu. E., Pohilyuk V. V. O prostranstvennoj dinamike pokolenij belomorskoj sel'di *Clupea pallasii marisalbi* Berg [Spatial dynamics of generations of the White Sea herring *Clupea pallasii marisalbi* Berg]. *Voprosy ihtologii* [J. Ichthyology]. 1993. Vol. 33, iss. 3. P. 367–371.

Mishin A. V., Evseenko S. A., Evdokimov Ju. V. O vidovom sostave i raspredelenii letnego ihtoplanktona guby Chupa (Kandalakshskij zaliv Belogo morja) [Species composition and distribution of summer ichthyoplankton in Chupa estuary (Kandalaksha Bay of the White Sea)]. *Voprosy ihtologii* [J. Ichthyology]. 2008. Vol. 48, no. 6. P. 844–850.

Nemova N. N., Vysockaja R. U. Biohimicheskaja indikacija sostojanija ryb [Biochemical indication of fish state]. Moscow: Nauka, 2004. 215 p.

Nemova N. N., Meshherjakova O. V., Lysenko L. A., Fokina N. N. Ocenka sostojanija vodnyh organizmov po biohimicheskomu statusu [The assessment of the fitness of aquatic organisms relying on the biochemical status]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2014. P. 18–29.

Ovsepjan A. Je. Raspredelenie, migracija i transformacija rtuti v ust'evoj oblasti r. Severnaja Dvina [Mercury distribution, migration and transformation in the estuarine area of the Northern Dvina River]: Summary of PhD (Cand. of Geog.) thesis. Rostov-on-Don. 2007. 26 p.

Pohiljuk V. V. Jekologija i promysel belomorskoj sel'di [Ecology and fisheries of the White Sea herring]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1992. 22 p.

Pokrovskij A. A., Tutel'jan V. A. Izmenenie fermentov lizosom pri belkovoju nedostatochnosti [Changes in lysosomal enzymes under protein deficiency]. *Biohimija* [Biochemistry]. 1968. Vol. 33, no. 4. P. 809–816.

Semyonova A. V. Geneticheskaya izmenchivost' malopozvonkovykh sel'dej severo-vostochnoj Atlantiki [Genetic variability in herring in the North-East Atlantic Ocean]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. MGU. 2004. 25 p.

Sidorov V. S. Jekologicheskaja biohimija ryb [Ecological biochemistry of fish]. St. Petersburg: Nauka, 1983. 240 p.

Zelenkov V. M., Pohiljuk V. V., Stasenkov V. A. Sel'd' [Herring]. Beloe more. Biologicheskie resursy i problemy ih racional'nogo ispol'zovanija [The White Sea. Biological resources and problems of their rational use]. St. Petersburg: ZIN RAN, 1995. Pt. 2. P. 14–28.

Alsop D. H., Kieffer J. D., Wood C. M. The effects of temperature and swimming speed on instantaneous fuel use and nitrogenous waste excretion of the Nile tilapia. *Physiol. Biochem. Zool.* 1999. Vol. 72. P. 474–483.

Aussanasuwannakul A., Kenney P. B., Weber G. M. et al. Effect of sexual maturation on growth, fillet composition, and texture of female rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) on a high nutritional plane. *Aquaculture*. 2011. Vol. 317. P. 79–88.

Bahuaud D., Gaarder M., Veiseth-Kent E., Thomassen M. Fillet texture and protease activities in different families of farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*. 2010. Vol. 310. P. 213–220.

Barrett A. J., Heath M. Lysosomal enzymes. In: Dingle J. T. (ed.). *Lysosomes. A laboratory handbook*, Amsterdam. 1977. P. 19–27.

Bohley P. Intracellular proteolysis. *Hydrolytic enzymes. Biomedical division*. 1987. P. 307–332.

Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analit. Biochem.* 1976. Vol. 72. P. 248–254.

Clarice F., Jonathan M. Wilson, Peter J. Rombough, Colin J. Brauner. Na⁺ uptake shifts from the skin to the gills before O₂ uptake in developing rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Proc. R. Soc. B.* Published 13 January 2010. B. 277, 1553–1560. doi: 10.1098/rspb.2009.1545

Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanisms and process in physiological evolution, 2nd edition. *Oxford University Press*, New York. 2002. 466 p.

Lysenko L., Kantserova N., Käiväräinen E., Krupnova M., Shklyarevich G., and Nemova N. Biochemical markers of pollutant responses in macrozoobenthos from the White Sea: Intracellular proteolysis. *Marine Env. Res.* 2014. Vol. 96. P. 38–44.

Matsuda K., Misaka E. Studies on cathepsins of rat liver lysosomes. I. Purification and multiple forms. *J. Biochem.* 1974. Vol. 76, no. 3. P. 639–649.

Received April 1, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Немова Нина Николаевна

директор, чл.-корр. РАН, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: nemova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 783615

Крупнова Марина Юрьевна

старший научный сотрудник лаб. экологической биохимии,
к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: mukrupnova@rambler.ru
тел.: (8142) 571879

Мурзина Светлана Александровна

старший научный сотрудник лаб. экологической биохимии,
к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: murzina.svetlana@mail.ru
тел.: (8142) 571879

CONTRIBUTORS:

Nemova, Nina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: nemova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 783615

Krupnova, Marina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: mukrupnova@rambler.ru
tel.: (8142) 571879

Murzina, Svetlana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: murzina.svetlana@mail.ru
tel.: (8142) 571879