

УДК: 576.89:574.24

ОСОБЕННОСТИ ФЕРМЕНТАТИВНОЙ АКТИВНОСТИ ГЛУТАТИОН S-ТРАНСФЕРАЗЫ И УРОВЕНЬ ВОССТАНОВЛЕННОГО ГЛУТАТИОНА У ЩУКИ *ESOX LUCIUS L.* И ЕЕ ОБЛИГАТНОГО ПАЗАРИТА ЦЕСТОДЫ *TRIAENOPHORUS NODULOSUS*

А. А. Кочнева¹, Е. В. Борвинская^{2,3}, И. В. Суховская²,
Е. П. Иешко², Л. П. Смирнов²

¹ Петрозаводский государственный университет

² Институт биологии Карельского научного центра РАН

³ НИИ биологии, Иркутский государственный университет

Гельминты – это группа беспозвоночных животных, обитающих во внутренних органах широкого круга хозяев. Гельминты эволюционно приспособлены к обитанию в относительно стабильной среде, сформированной за счет способности хозяина поддерживать гомеостаз в изменяющихся условиях окружающей среды и при загрязнении мест обитания. В связи с этим представляет интерес оценка способности паразитов самостоятельно приспосабливаться к последствиям воздействия негативных факторов внешней среды. Выдвигается гипотеза, предполагающая, что в условиях трансформации среды обитания защитные механизмы хозяина проявляются более выражено, чем у паразита, обитающего в его теле. Для изучения степени активации защитных механизмов на уровне биохимической системы биотрансформации ксенобиотиков и антиоксидантной защиты была исследована активность фермента глутатион S-трансферазы (GST) и концентрация восстановленного глутатиона (GSH) у щуки *Esox lucius L.*, обитающей в водоеме, загрязненном отходами Костомукшского горнорудного комбината (северная Карелия), и цестоды *Triaenophorus nodulosus* – ее облигатного паразита. В качестве условного контроля использовали особей из чистого водоема озеро Каменное. У рыб-хозяев, обитающих в условиях трансформированной среды, наблюдается повышение уровня восстановленного глутатиона во всех исследованных органах, в то время как активность фермента глутатион S-трансферазы была повышена только в почках и мышцах рыб. У цестод *T. nodulosus* из техногенного водоема обнаружено снижение активности GST и отсутствие реакции со стороны GSH по сравнению с гельминтами из условно чистого водоема. Полученные результаты свидетельствуют о том, что среда второго порядка влияет на кишечного паразита опосредованно, через вариабельность физиолого-биохимического статуса хозяина, как результат сопряженной эволюции системы «паразит – хозяин».

Ключевые слова: паразитизм; адаптации; биотрансформация ксенобиотиков; антиоксиданты; токсикология.

A. A. Kochneva, E. V. Borvinskaya, I. V. Sukhovskaya, E. P. Ieshko, L. P. Smirnov. ENZYMATIC ACTIVITY OF GLUTATHIONE S-TRANSFERASE AND THE LEVEL OF REDUCED GLUTATHIONE IN PIKE *ESOX LUCIUS* L. AND ITS OBLIGATE PARASITE CESTODE *TRIAENOPHORUS NODULOSUS*

Helminthes are a group of invertebrates living in the internal organs of a wide range of hosts. Helminthes are evolutionarily adapted to a relatively stable environment, formed by the host's ability to maintain homeostasis under variable environmental conditions and pollution. Therefore, it is interesting to evaluate the ability of the parasite to independently adapt to adverse environmental factors. In this paper, we hypothesized that the host's defense system response to a challenging environment is more pronounced than that of the parasite living inside the host. To study the activation of the protective mechanisms involving biotransformation of xenobiotics and antioxidant defense, the activity of the enzyme glutathione S-transferase (GST) and the concentration of reduced glutathione (GSH) were measured in an obligate parasite *Triaenophorus nodulosus* and its host – pike *Esox lucius* L. living in a pond contaminated by wastes from the Kostomuksha iron mine and ore dressing mill (Northern Karelia). Biological samples obtained from intact Lake Kamennoe were used for reference. The fish collected from the disturbed environment had an elevated level of reduced glutathione in all organs, whereas the activity of glutathione S-transferase increased only in kidneys and muscles. In *T. nodulosus* from the contaminated lake a decline of GST activity and the absence of response from GSH were observed. The results show that the external environment affects the intestinal parasite indirectly, via the variations of the physiological and biochemical status of the host, as a result of the host-parasite co-evolution.

Key words: parasitism; adaptation; biotransformation of xenobiotics; antioxidants; toxicology.

Введение

Гельминты – это группа беспозвоночных животных, эволюционно приспособленных к существованию во внутренних органах широкого круга хозяев. Особенностью взаимодействия паразита с окружающей средой является то, что для него характерно одновременное обитание в двух средах – среде I порядка (организм хозяина), оказывающей непосредственное воздействие на паразита, и среде II порядка (среда, окружающая хозяина).

Паразиты эволюционно приспособлены к обитанию в среде, сформированной под действием базовых и неспецифических защитных адаптаций хозяина. Это означает известную стабильность условий обитания для паразита, обеспеченную гомеостазом хозяина, который имеет широкий набор молекулярных и биохимических механизмов для регуляции основных показателей жизнедеятельности в изменяющихся условиях окружающей среды и при загрязнении мест обитания. В этой связи, рассматривая отношения «паразит – хозяин» на биохимическом уровне, мы можем предпринять попытку оценить справедливость утверждения о возможном возложении паразитом на своего хозяина отношений со средой второго порядка. В данной работе нами выдвигается гипотеза, которая предполагает, что в условиях

трансформации среды обитания защитные механизмы у хозяина проявляются более выражено, чем у паразита, обитающего в его теле.

Известно, что нормальное протекание процессов жизнедеятельности и способность приспосабливаться к изменениям окружающей среды как у гельминтов, так и у их хозяев определяется в том числе специализированными биохимическими механизмами защиты. К таким механизмам относятся система биотрансформации ксенобиотиков (СБК) и антиоксидантной защиты (АОЗ), которые находятся в тесном взаимодействии. Биотрансформация ксенобиотиков – это каскад биохимических реакций, направленных на обезвреживание и выведение широкого круга токсинов, тогда как система антиоксидантной защиты обеспечивает обезвреживание молекул, активированных кислородными радикалами, образующимися в процессе дыхания или иммунного ответа хозяина. Фермент глутатион S-трансфераза и пептид восстановленный глутатион – необходимые компоненты систем АОЗ и СБК и могут быть рассмотрены как биомаркеры, характеризующие способность организмов преодолевать последствия стресса.

В задачу настоящей работы входило сравнить концентрацию восстановленного глутатиона и активность фермента глутатион S-трансферазы в тканях цестоды *Triaenophorus*

Таблица 1. Физико-химические характеристики воды в оз. Костомукшском и оз. Каменном

| Показатель | оз. Каменное | оз. Костомукшское |
|--------------------------------------|--------------------------|--------------------|
| Минерализация, мг/л | 9,5 ^{1,2} | 623 ^{1,2} |
| pH, ед. | 5,97–6,49 ^{1,2} | 8,5 ^{1,2} |
| K ⁺ , мг/л | 0,6 ^{2,3} | 134 ^{2,3} |
| Na ⁺ , мг/л | 1 ^{2,3} | 20 ^{2,3} |
| Ca ²⁺ , мг/л | 4 ^{2,3} | 37 ^{2,3} |
| Mg ²⁺ , мг/л | 0,6 ^{2,3} | 19 ^{2,3} |
| Cl ⁻ , мг/л | 0,6 ^{1,2} | 7 ^{1,2} |
| SO ₄ ²⁻ , мг/л | 1,6 ^{1,2} | 298 ^{1,2} |
| HCO ₃ ⁻ , мг/л | 4,3 ^{1,2} | 128 ^{1,2} |
| Fe, мкг/л | 189 ³ | 103 ³ |
| Li, мкг/л | 0,6 ³ | 83 ³ |
| Zn, мкг/л | 11 ³ | 1,6 ³ |
| Pb, мкг/л | 0,3 ³ | 0,04 ³ |
| Ni, мкг/л | 0,65 ³ | 2,6 ³ |
| Cu, мкг/л | 1,9 ³ | 2,1 ³ |
| Mn, мкг/л | 12 ³ | 13 ³ |
| Cr, мкг/л | 19 ³ | 0,8 ³ |
| Cd, мкг/л | 0,02 ³ | 0,06 ³ |

Примечание. Данные по: ¹Лозовик и др., 2001; ²Лозовик, Кулакова, 2012; ³наши данные.

nodulosus и ее окончательного хозяина – щуки из озера с низким уровнем антропогенной нагрузки и водоема, подвергшегося техногенной трансформации.

Материалы и методы

Сбор материала осуществлялся в 2013–2014 гг. на двух водоемах северной Карелии. Оз. Каменное (64°28' с. ш., 30°13' в. д.) – это олиготрофный водоем, расположенный в природоохранной зоне Костомукшского государственного заповедника (условный контроль). Озеро Костомукшское (64°41' с. ш., 30°49' в. д.) – верхний водоем системы р. Кентти, преобразованный в технологический резервуар (хвостохранилище), используемый для сброса промывных вод (хвостов обогащения) Костомукшского горно-обогатительного комбината. За тридцать лет работы комбината произошла полная техногенная трансформация водоема, в первую очередь изменился минеральный состав и повысилось содержание тяжелых металлов (табл. 1).

В 2013 году собраны образцы тканей щук в озере Каменном (6 самок и 5 самцов) и озере Костомукшском (9 самок и 2 самца). Сразу после вылова рыба была измерена и взвешена, органы (жабры, мышцы, печень, почки) извлечены и заморожены в жидком азоте. Размер рыб варьировал в озере Каменном от 41 до 54 см, масса от 600 до 1500 г. В озере Костомукшском длина рыб составляла 34–53

сантиметра, вес от 300 до 1300 г. Возраст пойманных рыб, согласно подсчету годовых колец на чешуе, в озере Каменном составил 6–8 лет (в среднем 6,4), в озере Костомукшском 3–9 лет (в среднем 6,1).

В 2014 году собраны образцы цестод *Triaenophorus nodulosus* у щук из исследуемых озер. Пойманных щук вскрывали, из кишечника извлекали паразитов и отмывали от частичек химуса в физиологическом растворе, затем замораживали в жидком азоте и хранили до анализа при –80 °С. Для биохимического анализа *T. nodulosus* формировали суммарные пробы из 5–10 особей цестод до достижения минимальной навески образца 50–100 мг.

Замороженные биологические образцы гомогенизировали с помощью гомогенизатора Поттера – Эльвейэма в 50 мМ буферном растворе трис-HCl, pH 7,5. Гомогенат центрифугировали при 110 000 г в течение часа при 4 °С. Полученный супернатант использовали для анализа.

Активность GST в супернатанте определяли спектрофотометрически с использованием субстрата 1-хлор-2,4-динитробензола в соответствии с общепринятой методикой [Nabig et al., 1974]. Относительную активность выражали в μM субстрата, распавшегося за 1 мин, в пересчете на мг растворимого белка в ткани.

Для определения GSH растворимые белки гомогената осаждали с помощью 5% трихлоруксусной кислоты. В полученном супернатанте концентрацию восстановленного глутатиона

Таблица 2. Содержание восстановленного глутатиона у *T. nodulosus* и в тканях щуки (мкг/мг белка)

| Объект исследования | оз. Каменное | оз. Костомукшское |
|--|--------------|-------------------|
| Половозрелые особи <i>T. nodulosus</i> | 4,00 ± 0,93 | 5,60 ± 0,41 |
| Жабры щуки | 0,17 ± 0,03 | 0,26 ± 0,05* |
| Почки щуки | 0,27 ± 0,02 | 0,36 ± 0,18* |
| Печень щуки | 0,24 ± 0,28 | 0,33 ± 0,41* |
| Мышцы щуки | 0,90 ± 0,10 | 1,09 ± 0,12* |

Примечание. Здесь и далее данные представлены в виде медианы ± половина межквартильного размаха; *отличия между контрольным и опытным вариантами статистически значимы ($p < 0,05$).

определяли флуориметрически [Cohn, Lyle, 1966; Hissin, Hilf, 1976], используя в качестве оптически активного соединения ортофталевый альдегид. Относительную концентрацию выражали в мкг GSH, отнесенного к содержанию растворимого белка в ткани.

Растворимый белок определяли спектрофотометрически по поглощению при длине волны 205–215 нм [Козлов, Слепышева, 2005; Noble, Bailey, 2009; Суховская и др., 2010].

Математическая обработка результатов проводилась с использованием пакета программ Past 3.x. Достоверность различий оценивали с помощью непараметрического критерия Вилкоксона – Манна – Уитни, многофакторного дисперсионного анализа (MANOVA) и коэффициента корреляции Спирмена. Различия считали достоверными при $p \leq 0,05$.

При выполнении исследований использовалась приборно-аналитическая база Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН.

Результаты и обсуждение

Использование озера Костомукшского в качестве резервуара для хранения хвостов обогащения привело к кардинальному изменению его экосистемы, включая значительную редукцию числа видов, а также замену одних доминирующих видов на другие [Kalinkina et al., 2003; Ильмаст и др., 2013]. Ведущий фактор негативного воздействия вод хвостохранилища на биоту озера на данный момент не определен. Ранее было показано, что содержание калия в воде в концентрациях, регистрируемых в хвостохранилище, является токсичным для гидробионтов, в особенности в сочетании с избытком сульфатов и карбонатов [Trama, 1954; Fischer et al., 1991; Mount et al., 1997]. Также было показано, что в органах рыб из озера Костомукшского происходит накопление тяжелых металлов [Такшеев, 2004, 2005]. Хроническое воздействие совокупности факторов, действующих в техногенном водоеме, привело к изменениям, последствия которых уже заметны на популяционном уровне.

Цестода *T. nodulosus* является одним из многочисленных представителей паразитофауны, популяция которых сохранилась в озере, более того, экстенсивность и интенсивность заражения щуки этим паразитом значительно выше, чем в чистых озерах региона [Иешко и др., 2012]. В настоящем исследовании показано, что у цестод *T. nodulosus* из щук, пойманных в контрольном водоеме, уровень восстановленного глутатиона в среднем был в 4–22 раза выше, чем в исследованных тканях хозяев (табл. 2), у гельминтов из щук хвостохранилища эта разница была еще выше (5–24 раза). В свою очередь, среднее значение активности фермента GST в тканях червя сравнимо по уровню с активностью в метаболически активных органах хозяина (почки, жабры) (табл. 3). В доступной нам литературе отсутствует какая-либо информация о содержании GSH у гельминтов, однако высокий уровень данного пептида поднимает вопрос о значительной роли тиолсодержащих соединений в поддержании гомеостаза у паразитов. Известно, что глутатион в основном участвует в регуляции окислительно-восстановительного баланса клеток, препятствуя окислению белков и других молекул. Полученные данные косвенно указывают на то, что гельминт обладает арсеналом средств защиты от стресса, вызванного в том числе действием свободных радикалов. Данные механизмы, вероятно, задействованы в защите паразита от агрессивной среды, окружающей его в кишечнике, но также могут быть использованы в процессе адаптации к опосредованному действию факторов среды II порядка [Brophy, Barrett, 1990; Geerts, Gryseels, 2000].

При сравнении особей щук из озер Костомукшское и Каменное были обнаружены выраженные различия: в 2013 году у рыб из хвостохранилища уровень GSH был статистически достоверно выше, чем у рыб из контрольного водоема (табл. 2). Увеличение доли GSH является адаптивным ответом на изменение условий среды обитания. Например, повышение уровня восстановленного глутатиона наблюдается у рыб, обитающих в закисленных водоемах с пониженным содержанием кислорода,

Таблица 3. Активность GST у цестоды *T. nodulosus* и в тканях щуки (мкМ/мин/мг белка)

| Объект исследования | оз. Каменное | оз. Костомукшское |
|--|--------------|-------------------|
| Половозрелые особи <i>T. nodulosus</i> | 169 ± 27 | 67 ± 9* |
| Жабры щуки | 199 ± 41 | 195 ± 29 |
| Печень щуки | 900 ± 41 | 916 ± 159 |
| Почки щуки | 16 ± 5 | 40 ± 10* |
| Мышцы щуки | 6 ± 1 | 9 ± 2* |

а также при изменении температуры окружающей среды [Carvalho et al., 2012; Madeira et al., 2013; Machado et al., 2014]. У паразитов рыб из экспериментального водоема в 2014 году концентрация глутатиона в тканях также была выше, чем в контрольных образцах, однако наличие статистически значимой разницы не доказано. Исходя из допущения, что нетипичный гидрохимический состав вод хвостохранилища является ведущим фактором стресса для его обитателей, полученные результаты свидетельствуют в пользу предположения о том, что под действием техногенных вод в тканях хозяина в первую очередь и паразита в незначительной степени происходит активация защитных молекулярных механизмов. Однако, так как щуки и гельминты были отобраны в разные годы, различия ответной реакции также могут быть вызваны совокупностью иных факторов, сложившихся в период сбора.

Другая картина была получена при сравнении активности фермента глутатион S-трансферазы у *T. nodulosus* и в тканях щуки. И у паразита, и у хозяина была зафиксирована выраженная реакция на нетипичные параметры среды обитания в хвостохранилище Костомукшского ГОК.

Активность глутатион S-трансферазы в почках и мышцах щуки из хвостохранилища была выше, чем у рыб из контрольного водоема (табл. 3). Известно, что рост активности фермента указывает на усиление процессов выведения экзогенных токсикантов, а также эндогенных токсичных метаболитов, образующихся в результате активации окислительного стресса, превышающего физиологический уровень [Carvalho et al., 2012; Baysouy et al., 2012; Grim et al., 2013].

Помимо этого у рыб из контрольного водоема было выявлено влияние пола и размеров рыб на изучаемые биохимические показатели. Концентрация восстановленного глутатиона была выше в почках, мышцах и жабрах, а активность GST выше в почках и ниже в жабрах самок щук из озера Каменное. В озере Костомукшском влияние пола не было определено из-за недостаточной выборки самцов. Корреляционный анализ также показал, что среди рыб из

оз. Каменного активность GST выше в мышцах особей с большей массой ($r = 0,76$) и длиной ($r = 0,73$), тогда как в оз. Костомукшском такая взаимосвязь не выявляется.

У *T. nodulosus* в 2014 году была зафиксирована противоположная относительно щук в 2013 году реакция: у паразитов из хвостохранилища активность GST была в 2,5 раза ниже, чем в образцах из контрольного водоема. Изменение такого биохимического показателя, как активность GST, у цестод из хвостохранилища свидетельствует о том, что среда второго порядка способна оказывать влияние на метаболизм гельминтов. При этом возникает вопрос о способности *T. nodulosus* адаптироваться к изменениям среды II порядка не только как сочлена эволюционно древней системы «паразит – хозяин», но и самостоятельно. Так как активация защитных механизмов, в том числе физиолого-биохимических, подразумевает расходование энергии на синтез макромолекул и перестройку их микроокружения, можно предположить, что однонаправленность ответных реакций паразита и хозяина может свидетельствовать об их независимости, так как каждый из компонентов системы осуществляет энергозатраты на решение одной и той же проблемы. В свою очередь, разнонаправленный характер ответа, как в случае *T. nodulosus* и щук из хвостохранилища, вероятно, указывает на то, что в пределах одной системы один из членов берет на себя часть нагрузки, что позволяет «партнеру» экономить энергию. Хотя различия ответной реакции гельминтов и их хозяев могут быть связаны с межгодовой вариабельностью в большей степени, чем с влиянием вод хвостохранилища, однако сходные с полученными нами тенденции наблюдали в другом исследовании Р. У. Высоцкая с соавт. [2015]. Под влиянием отходов железорудного производства в печени щуки повышалась активность лизосомальных ферментов – кислой фосфатазы, нуклеаз, β-галактозидазы и снижалась активность β-глюкозидазы, катепсина D, а у *T. nodulosus* активность большинства ферментов изменялась в противоположном направлении. При снижении техногенной нагрузки по мере удаления от источника загрязнения для большинства

изученных показателей гельминта отмечалась тенденция к увеличению активности исследованных ферментов. Таким образом, полученные данные не позволяют говорить о наличии у *T. nodulosus* на уровне изученных биохимических показателей признаков полноценной реализации собственных механизмов приспособления к стрессу, вызванному повышением минерализации, дисбалансом ионов в окружающей среде, и непосредственному действию потенциально опасных веществ в составе вод хвостохранилища, таких как избыток ионов калия, сульфатов и повышенный фон тяжелых металлов.

Заключение

Проведенные исследования показали, что антропогенная трансформация водоема приводит к определенным изменениям в функционировании некоторых компонентов СБК и АОЗ сочленов системы «паразит – хозяин». В ответ на техногенную трансформацию среды у щуки увеличиваются значения обоих исследованных биохимических показателей, тогда как у цестод происходит снижение активности GST, а уровень GSH не изменяется. Эти результаты укладываются в представление о том, что среда второго порядка влияет на кишечного паразита опосредованно, через вариабельность физиолого-биохимического статуса хозяина, как результат сопряженной эволюции системы «паразит – хозяин». Для детального описания аспектов процесса совместного приспособления цестод и их хозяев к среде обитания требуются дальнейшие исследования с привлечением более широкого спектра биохимических показателей.

Работа выполнялась в рамках бюджетной темы № 51.3 «Биохимические и молекулярно-генетические механизмы развития приспособительных реакций у гидробионтов: экологические аспекты» (№ г. р. 01201358735, 2014–2016 гг.), Программы Президиума РАН № 21 «Биоразнообразии природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга», проект № 0221-2015-0003 «Динамика изменений ихтиофауны пресноводных экосистем Европейского Севера России при климатическом и антропогенном воздействии».

Литература

Высоцкая Р. У., Крупнова М. Ю., Иешко Е. П. и др. Эколого-биохимические аспекты паразито-хо-

зятных отношений в трансформированных водоемах (на примере цестоды *Triaenophorus nodulosus* и ее хозяина щуки обыкновенной *Esox lucius*) // Известия РАН. Серия биологическая. 2015. № 3. С. 302–309. doi: 10.7868/S0002332915030145

Иешко Е. П., Аникиева Л. В., Лебедева Д. И., Ильмаст Н. В. Особенности популяционной биологии цестод рода *Triaenophorus* в естественных и техногенно трансформированных водоемах // Паразитология. 2012. Т. 46, № 6. С. 434–443.

Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П., Кучко Я. А., Павловский С. А. Гидробиоценозы Костомукшского водохранилища (бассейн Белого моря) в условиях техногенного загрязнения // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15, № 3. С. 916–920.

Козлов А. В., Слепышева В. В. Определение белка в сыворотке крови // TerraMedica, прил. «Лабораторная диагностика». 2005. № 3 [Электронный ресурс]. URL: http://www.terramedica.spb.ru/ld3_2005/kozlov.htm (дата обращения: 21.05.2016).

Лозовик П. А., Кулакова Н. Е. Гидрохимический состав вод хвостохранилища и оз. Окунеево // Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия / Под ред. Н. Н. Немовой, Н. В. Ильмаста, Е. П. Иешко, О. В. Мещеряковой. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 128–136.

Лозовик П. А., Маркканен С. Л., Морозов А. К. и др. Поверхностные воды Калевальского района и территории Костомукши в условиях антропогенного воздействия. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. 168 с.

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. Сер. Экспериментальная биология. 2010. № 2. С. 68–71.

Такшеев С. А. Содержание некоторых тяжелых металлов в печени и мышцах рыб Костомукшского хвостохранилища // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: материалы межд. конф. Часть 1. Апатиты, 2004. С. 215–216.

Такшеев С. А. Состояние рыбной части сообщества Костомукшского хвостохранилища и его оценка биохимическими методами: дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2005. 171 с.

Baysoy E., Atli G., Gürler C. Ö. et al. The effects of increased freshwater salinity in the bioavailability of metals (Cr, Pb) and effects on antioxidant systems of *Oreochromis niloticus* // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2012. Vol. 84, no. 249. P. 53. doi: 10.1016/j.ecoenv.2012.07.017

Brophy P. M., Barrett J. Glutathione transferases in helminths // Parasitology. 1990. Vol. 100. P. 345–349.

Carvalho C. dos S., Bernusso V. A., de Araújo H. S. S. et al. Biomarker responses as indication of contaminant effects in *Oreochromis niloticus* // Chemosphere. 2012. Vol. 89, no. 1. P. 60–69. doi: 10.1016/j.chemosphere.2012.04.013

Cohn V. H., Lyle J. A. Fluorometric assay for glutathione // Analytical biochemistry. 1966. Vol. 14. P. 434–440.

Fischer S. W., Stromberg P., Bruner K. A., Boulet L. D. Molluscicidal activity of potassium to the zebra

mussel, *Dreissena polymorpha*: toxicity and mode of action // Aquatic Toxicology. 1991. Vol. 20. P. 219–234.

Geerts S., Gryseels B. Drug resistance in human helminths: current situation and lessons from livestock // Clin. Microbiol. Rev. 2000. Vol. 13. P. 207–222.

Grim J. M., Simonik E. A., Semones M. C. et al. The glutathione-dependent system of antioxidant defense is not modulated by temperature acclimation in muscle tissues from striped bass, *Morone saxatilis* // Comp. Biochem. Physiol., Part A Mol. Integr. Physiol. 2013. Vol. 16, no. 2. P. 383–390. doi: 10.1016/j.cbpa.2012.11.018

Habig W. H., Pabst M. J., Jakoby W. B. Glutathione S-Transferases. The first enzymatic step in mercapturic acid formation // J. of Biol. Chem. 1974. Vol. 249, no. 22. P. 7130–7139.

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

Kalinkina N. M., Kulikova T. P., Morozov A. K., Vlasova L. I. Causes of technogenic changes in a freshwater zooplanktonic community // Biol. Bull. 2003. Vol. 30, no. 6. P. 627–632.

Machado C., Zaleski T., Rodrigues E. et al. Effect of temperature acclimation on the liver antioxidant defence

system of the Antarctic nototheniids *Notothenia coriiceps* and *Notothenia rossii* // Comparative Biochemistry and Physiology. 2014. Vol. B, no. 172–173. P. 21–28.

Madeira D., Narciso L., Cabral H. N. et al. Influence of temperature in thermal and oxidative stress responses in estuarine fish // Comp. Biochem. Physiol., Part A Mol. Integr. Physiol. 2013. Vol. 166. P. 237–243. doi: 10.1016/j.cbpa.2013.06.008

Mount D. R., Gulley D. D., Hockett J. R. et al. Statistical models to predict the toxicity of major ions to *Ceriodaphnia dubia*, *Daphnia magna* and *Pimephales promelas* (fathead minnows) // Environ Tox and Chem. 1997. Vol. 16, no. 10. P. 2009–2019.

Noble J. E., Bailey M. J. A. Quantitation of Protein // Methods in Enzymology. 2009. Vol. 463. P. 73–95. doi: 10.1016/S0076-6879(09)63008-1

Trama F. B. The acute toxicity of some common salts of sodium, potassium and calcium to the common bluegill (*Lepomis macrochirus* Rafinesque) // Proc of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. 1954. Vol. 106. P. 185–205.

Поступила в редакцию 24.06.2016

References

Ieshko E. P., Anikieva L. V., Lebedeva D. I., Il'mast N. V. Osobennosti populacionnoj biologii cestod roda *Triaenophorus* v estestvennyh i tehnogenno transformirovannyh vodoemah [Characteristics of population biology of the cestode *Triaenophorus* sp. in natural and transformed aquatic bodies]. *Parazitologija* [Parasitology]. 2012. Vol. 46, no. 6. P. 434–443.

Il'mast N. V., Sterligova O. P., Kuchko Ja. A., Pavlovskij S. A. Gidrobiocenozy Kostomukshskogo vodohranilishha (bassejn Belogo morja) v usloviyah tehnogenogo zagraznenija [Kostomuksha water reservoir hydrobiocenoses (the White Sea Basin) in the conditions of technogenic pollution]. *Izvestija Samarskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk* [Proceed. of the Samara Scientific Center of the RAS]. 2013. Vol. 15, no. 3. P. 916–920.

Kozlov A. V., Slepysheva V. V. Opredelenie belka v syvorotke krvi [Protein determination in blood serum]. *TerraMedica*, prilozhenie "Laboratornaja diagnostika". 2005. No. 3. URL: http://www.terramedica.spb.ru/ld3_2005/kozlov.htm. (accessed: 21.05.2016).

Lozovik P. A., Kulakova N. E. Gidrohimicheskij sostav vod hvostohranilishha i oz. Okunevoe [Hydrochemistry of the tailing pond and Okunevoe Lake]. *Biota severnyh ozer v usloviyah antropogennogo vozdejstviya* [Biota of the northern lakes under human impact]. Eds N. N. Nemova, N. V. Il'mast, E. P. Ieshko, O. V. Meshherjakova. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2012. P. 128–136.

Lozovik P. A., Markkanen S. L., Morozov A. K. i dr. Poverhnostnye vody Kaleval'skogo rajona i territorii Kostomukshi v usloviyah antropogennogo vozdejstviya [The surface water of the Kalevala District and Kostomuksha under human impact]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2001. 168 p.

Suhovskaja I. V., Borvinskaja E. V., Smirnov L. P., Nemova N. N. Sravnitel'nyj analiz metodov opredelenija koncentracii belka – spektrofotometrii v diapazone 200–220 nm i po Bredford [Comparative analysis of the methods to determine protein concentration: spectrophotometry in 200–220 nm range and the Bradford protein assay]. *Trudy KarNC RAN* [Trans. of KarRC of RAS]. 2010. No. 2. P. 68–71.

Taksheev S. A. Soderzhanie nekotoryh tyajelih metallov v pecheni i mishcah rib Kostomukshskogo hvostohranilishha [Some heavy metals in the livers and muscles of fishes in the Kostomuksha tailing pond]. *Ekologicheskie problemi Severnyh regionov i puti ih resheniya: materialy Mejd. konf. Chast' 1* [Ecological Problems of the Northern Regions and their Solution: Proceed. of the International Conference. Part 1]. Apatity, 2004. P. 215–216.

Taksheev S. A. Sostoyanie ribnoi chasti soobschestva Kostomukshskogo hvostohranilishha i ego ocenka biokhimicheskimi metodami [The state of the fishing community in the Kostomuksha tailing pond and its assessment with biochemical methods]: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 2005. 171 p.

Vysockaja R. U., Krupnova M. Ju., Ieshko E. P., Anikieva L. V., Lebedeva D. I. Jekologo-biokhimicheskie aspekty parazito-hozjainnyh otnoshenij v transformirovannyh vodoemah (na primere cestody *Triaenophorus nodulosus* i ee hozjaina shhuki obyknovenoj *Esox lucius*) [Ecological and biochemical aspects of parasite-host interactions in transformed aquatic bodies: a case study of the cestode *Triaenophorus nodulosus* and its host, the northern pike *Esox lucius*]. *Izvestija RAN. Serija biologicheskaja* [Biology Bulletin]. 2015. No. 3. P. 302–309. doi: 10.7868/S0002332915030145

Baysoy E., Atli G., Gürler C. Ö., Dogan Z., Eroglu A., Kocalar K., Canli M. The effects of increased freshwater

salinity in the bioavailability of metals (Cr, Pb) and effects on antioxidant systems of *Oreochromis niloticus*. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2012. Vol. 84, no. 249. P. 53.

Brophy P. M., Barrett J. Glutathione transferases in helminthes. *Parasitology*. 1990. Vol. 100. P. 345–349.

Carvalho C. dos S., Bernusso V. A., de Araújo H. S. S., Espindola E. L. G., Fernandes M. N. Biomarker responses as indication of contaminant effects in *Oreochromis niloticus*. *Chemosphere*. 2012. Vol. 89, no. 1. P. 60–69. doi: 10.1016/j.chemosphere.2012.04.013

Cohn V. H., Lyle J. A. Fluorometric assay for glutathione. *Analytical biochemistry*. 1966. Vol. 14. P. 434–440.

Fischer S. W., Stromberg P., Bruner K. A., Boulet L. D. Molluscicidal activity of potassium to the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*: toxicity and mode of action. *Aquatic Toxicology*. 1991. Vol. 20. P. 219–234.

Geerts S., Gryseels B. Drug resistance in human helminths: current situation and lessons from livestock. *Clin. Microbiol. Rev.* 2000. Vol. 13. P. 207–222.

Grim J. M., Simonik E. A., Semones M. C., Kuhn D. E., Crockett E. L. The glutathione-dependent system of antioxidant defense is not modulated by temperature acclimation in muscle tissues from striped bass, *Morone saxatilis*. *Comp. Biochem. Physiol., Part A Mol. Integr. Physiol.* 2013. Vol. 164, no. 2. P. 383–390.

Habig W. H., Pabst M. J., Jakoby W. B. Glutathione S-Transferases. The first enzymatic step in mercapturic acid formation. *J. of Biol. Chem.* 1974. Vol. 249, no. 22. P. 7130–7139.

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

Kalinkina N. M., Kulikova T. P., Morozov A. K., Vlasova L. I. Causes of technogenic changes in a freshwater zooplanktonic community. *Biol. Bull.* 2003. Vol. 30, no. 6. P. 627–632.

Machado C., Zaleski T., Rodrigues E., Carvalho C. dos S., Cadena S. M., Gozzi G. J., Krebsbach P., Rios F. S., Donatti L. Effect of temperature acclimation on the liver antioxidant defence system of the Antarctic nototheniids *Notothenia coriiceps* and *Notothenia rossii*. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 2014. Vol. B, no. 172–173. P. 21–28.

Madeira D., Narciso L., Cabral H. N., Vinagre C., Diniz M. S. Influence of temperature in thermal and oxidative stress responses in estuarine fish. *Comp. Biochem. Physiol., Part A Mol. Integr. Physiol.* 2013. Vol. 166. P. 237–243.

Mount D. R., Gulley D. D., Hockett J. R., Garrison T. D., Evans J. M. Statistical models to predict the toxicity of major ions to *Ceriodaphnia dubia*, *Daphnia magna* and *Pimephales promelas* (fathead minnows). *Environ Tox and Chem.* 1997. Vol. 16, no. 10. P. 2009–2019.

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

Trama F. B. The acute toxicity of some common salts of sodium, potassium and calcium to the common bluegill (*Lepomis macrochirus* Rafinesque). *Proc. of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 1954. Vol. 106. P. 185–205.

Received June 24, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кочнева Альбина Александровна

студентка
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ko4neva93@yandex.ru

Борвинская Екатерина Витальевна

научный сотрудник лаб. экологической биохимии, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910

научный сотрудник лаб. биосенсорики и биофотоники
Научно-исследовательский институт биологии
Иркутского государственного университета
ул. Ленина, 3, Иркутск, Россия, 664003

эл. почта: borvinska@gmail.com

Суховская Ирина Викторовна

научный сотрудник лаб. экологической биохимии, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: sukhovskaya@inbox.ru

CONTRIBUTORS:

Kochneva, Albina

Petrozavodsk State University
33 Lenin St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ko4neva93@yandex.ru

Borvinskaya, Ekaterina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia

Institute of Biology, Irkutsk State University
3 Lenin St., 664003 Irkutsk, Russia

e-mail: borvinska@gmail.com

Sukhovskaya, Irina

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

Иешко Евгений Павлович

заведующий лаб. паразитологии животных и растений,
д. б. н., проф.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ieshko@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Смирнов Лев Павлович

ведущий научный сотрудник лаб. экологической биохимии,
д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: levps@rambler.ru

Ieshko, Evgueny

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

Smirnov, Lev

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