

УДК 574.52;577.152.34

АКТИВНОСТЬ Na^+/K^+ -АТФАЗЫ В РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНАХ СТЕРЛЯДИ (*ACIPENSER RUTHENUS* L.) ПРИ ИЗМЕНЕНИИ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

Е. И. Кяйвярйнен, Н. Н. Немова

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Исследования механизмов регуляции ионно-солевого и кислотно-щелочного равновесия в организме молоди стерляди особую актуальность приобретают в связи с возможной ее акклимацией к среде обитания с меняющейся соленостью и кислотностью. В аквариальных условиях были проведены две серии экспериментов по влиянию солености и pH среды на активность Na^+/K^+ -АТФазы в жабрах и мышцах сеголеток стерляди *Acipenser ruthenus* L. (средней массой ~ 50 граммов): в первой серии молодь стерляди выращивали в трех аквариумах с различной концентрацией соли – 0,3 (контроль), 3 и 6 ‰); во второй – молодь рыб содержалась в воде с концентрацией соли 0,3 ‰ и в трех аквариумах с различными значениями pH: 7,0; 8,0 и 9,0. В жабрах и мышцах рыб обнаружено достоверное ($p < 0,05$) увеличение активности Na^+/K^+ -АТФазы при возрастании солености среды до 6 ‰, а при повышении pH воды в аквариумах до 9,0 активность фермента достоверно ($p < 0,05$) снижалась. Показано, что одним из важных механизмов биохимической адаптации молоди стерляди, направленной на поддержание гомеостаза при акклимации к изменению солености и pH среды обитания, является активация/реактивация Na^+/K^+ -АТФазы в жабрах и мышцах рыб.

Ключевые слова: соленость; влияние pH; *Acipenser ruthenus* L.; Na^+/K^+ -АТФаза.

E. I. Kaivarainen, N. N. Nemova. Na^+/K^+ -ATPase ACTIVITY IN VARIOUS ORGANS OF THE STERLET (*ACIPENSER RUTHENUS* L.) UNDER CHANGES IN ENVIRONMENTAL FACTORS

Studies of the mechanisms regulating the ion-salt and acid-base balance in the organism of juvenile sterlet acquire special relevance in connection with its possible acclimation to habitats with varying salinity and acidity. In aquarium conditions, two series of experiments were carried out, investigating the effect of ambient salinity and pH on the activity of Na^+/K^+ -ATPase in the gills and muscles of juvenile sterlet, *Acipenser ruthenus* L. (average body mass ~ 50 g): in the first series juvenile sterlet were reared in three aquariums with different salt concentrations (control – 0.3, 3, 6 ‰); in the second series juvenile fish were kept in water with 0.3 ‰ salt concentration in three aquariums with different pH values: 7.0, 8.0, and 9.0. A significant ($p < 0.05$) increase in Na^+/K^+ -ATPase activity was observed in the gills and muscles of fish under salinity increase to 6 ‰, and when the water pH in the aquariums increased from 7.0 to 9.0, the activity of the enzyme declined significantly ($p < 0.05$). It is shown that activation / reactivation of Na^+/K^+ -ATPase in the gills and muscles of fish is one of the important mechanisms of biochemical adaptation in juvenile sterlet, aimed at maintaining homeostasis when acclimating to a change in ambient salinity and pH.

Key words: salinity; effect of pH; *Acipenser ruthenus* L.; Na^+/K^+ -ATPase.

Введение

Особенностью экологии эвригалинных видов рыб, к которым относится стерлядь *Acipenser ruthenus* L., является то, что на протяжении жизненного цикла они могут встречаться со значительными изменениями солености среды обитания. При этом успех адаптации зависит от способности рыб перестраивать свой водно-солевой обмен. При переходе из пресной воды в морскую эвригалинные рыбы переключаются с гиперосморегуляции плазмы крови (соленость < 9 ‰) на гипоосморегуляцию плазмы крови (соленость > 9 ‰).

Эколого-физиологические исследования разных видов осетровых показали высокую адаптивную пластичность, лежащую, по-видимому, в основе биологического прогресса представителей этого семейства [Кузьмичев, 2005]. Несмотря на то что стерлядь не образует проходные формы и представлена исключительно пресноводной формой, она выдерживает значения солености среды обитания до 10 ‰, тогда как для большинства представителей пресноводной ихтиофауны критическими являются значения выше 5–8 ‰ [Хлебович, 2012]. Известно, что изменение солености среды вызывает ответную реакцию у гидробионтов, в том числе у эвригалинных видов рыб, на уровне поведенческих и физиолого-биохимических механизмов [Бергер, 1986; Kültz, 2015].

Соленость среды тесно связана с водородным показателем (рН), который обусловлен не только растворенными минеральными [Алекин, 1970] и органическими веществами, но и содержанием CO₂ и жизнедеятельностью водных организмов [Скадовский, 1955]. На ряд физиологических и осморегуляторных процессов в пресноводных рыбах влияют изменения рН среды [Fenner, 2001], которые вызывают нарушения в кислотно-щелочной и ионной регуляции, причем щелочные значения способствуют аммиачной интоксикации [Wood, 1989; Wilkie et al., 1993; Wilkie, Wood, 1996]. Оптимальный диапазон рН отличается для различных видов рыб, при этом значения рН 6,5–9,0 оказываются наиболее благоприятными [Zweig, 1999; Neydarnejad, 2012]. Высокие (более 10,0) или низкие (менее 4,5) значения рН критичны для большинства водных организмов и могут приводить к уменьшению темпа их роста [Boyd, 1998; Zweig, 1999] и к смертности. Тем не менее обнаружены популяции иных рыб, в частности лосося Кларка (*Oncorhynchus clarki henshaw*), который обитает в сильнощелочных (рН 9,4) водах озера Пирамида (США, штат

Невада), и этот вид, по всей вероятности, уникально приспособлен к природным средам, которые были бы токсичны для других лососевых [Wilkie et al., 1993; Salama et al., 1999; Wilkie, 2002].

Устойчивость рыб к изменению солености и рН среды зависит не только от сформированности морфологических структур, ответственных за приспособление к этим факторам, но и от активности ферментов, входящих в их состав и участвующих в поддержании ионного гомеостаза. Вызванные изменением внешней среды сдвиги электролитного состава в организме, и прежде всего содержания ионов Na⁺ как наиболее варибельного компонента, приводят к адаптивным преобразованиям клеточного метаболизма [Хлебович, 2012]. Известно, что ключевая роль в процессах осмотической и ионной регуляции принадлежит АТФазам – белкам-ферментам активного транспорта, обеспечивающим перенос ионов против их концентрационного градиента [Болдырев и др., 2006]. Среди них фермент Na⁺/K⁺-АТФаза имеет особое значение, так как помимо непосредственной функции создания оптимального соотношения ионов Na⁺ и K⁺ в клетке он создает электрогенный градиент – движущую силу переноса других ионов в клетке. Этот мембранный фермент играет уникальную роль в клеточной функции, поскольку он обеспечивает создание ионных градиентов, активный перенос Na⁺ и K⁺ через клеточную мембрану и, таким образом, мембранный потенциал и осмотическое равновесие клетки. Имеется немало сведений о роли этого фермента в осморегуляции у таких рыб, как атлантический лосось *Salmo salar*, тихоокеанский лосось *Oncorhynchus*, тиляпия *Tilapia* [Folmar, Dickhoff, 1980; Kültz et al., 1992; Tipsmark et al., 2002; Fiol, Kültz, 2007]. Также было изучено воздействие солености и изменения рН среды [Shaughnessy et al., 2015] на примере эвригалинного вида – белого осетра (*Acipenser transontanus*), который оказался устойчив к широкому спектру солености и к кислотно-щелочным изменениям [Baker et al., 2009]. Акклимация обитающих в пресной воде осетровых рыб к изменению солености и рН включает ионно-осмотическую регуляцию путем изменения активности Na⁺/K⁺-АТФазы.

В нашей работе в качестве модельного объекта для исследований влияния абиотических факторов среды на ионно-осмотическую регуляцию использовали молодь стерляди *Acipenser ruthenus* L. Учитывая генетическую близость пресноводной стерляди *Acipenser ruthenus* L. к проходным осетровым, а также возможность

ее содержания и выращивания в прибрежных зонах эстуария, представляет интерес изучить в условиях аквариального эксперимента влияние возрастания солености до 6 ‰ и pH от 7 до 9 на активность осморегуляторного фермента Na^+/K^+ -АТФазы.

Материалы и методы

Проведение аквариального эксперимента

Эксперименты по влиянию солености и pH на активность Na^+/K^+ -АТФазы в жабрах и мышцах молоди стерляди (средней массой 50 г) проводили в аквариальной кафедре аквакультуры ФГОУ ВПО Калининградский государственный технический университет с использованием экспериментальных УЗВ (установки с замкнутым циклом водообеспечения). Кормление проводили 4 раза в сутки кормом Aller Futura. Дозу корма рассчитывали согласно кормовым таблицам для осетровых рыб – в зависимости от массы тела рыбы и температуры воды. Было проведено две серии экспериментов. В первой серии молодь стерляди выращивалась в трех аквариумах с различной концентрацией соли: I – 3 ‰; II – 6 ‰; III – контроль – 0,3 ‰. Для эксперимента использовали комплекс морской соли. Согласно литературным данным [Наточин и др., 1980], адаптация к повышенной солености у осетровых происходит через 12–15 суток, поэтому продолжительность эксперимента составляла 20 суток. В исследуемом временном и соленостном диапазоне смертность мальков не наблюдалась. В другой серии экспериментов молодь стерляди выдерживалась в трех аквариумах с концентрацией соли 0,3 ‰ и с различными значениями pH: I – 7,0; II – 8,0; III – 9,0. Следует отметить, что исследуемый диапазон кислотности среды (pH от 7,0 до 9,0) находится в пределах адаптивной нормы для стерляди, как и для большинства других видов рыб [Zweig, 1999].

Биохимические методы

В работе использованы химические реагенты, произведенные Sigma-Aldrich (США), приборы ЦКП КарНЦ РАН: гомогенизатор Tissue Lyser LT (Qiagen, Германия), центрифуга Allegra 64R (Beckman Coulter, США), термостатируемая водяная баня УТ-4334 (Россия), спектрофотометр СФ-2000 (ОКБ-Спектр, Россия).

Определение активности Na^+/K^+ -АТФазы. Жаберные дужки у рыб извлекали после вылова особей, фильтровальной бумагой удаляли избыток воды. Хрящевую ткань

обрезали для получения жаберного эпителия. Кусочки мышечной и жаберной ткани получали от рыб через 5–7 мин после их отлова.

Активность Na^+/K^+ -АТФазы (КФ 3.6.1.3) определяли в супернатанте после гомогенизации и центрифугирования образцов жабр и мышц сеголеток стерляди, используя в качестве субстрата АТФ [Елаев, Семенов, 1974]. Пробы ткани 0,2 г гомогенизировали в 10-кратном объеме буфера для гомогенизации 0.1 М имидазола и 10^{-4} М EDTA, pH 7,5, и центрифугировали при 15 000 г в течение 30 минут. Осадок ресуспендировали в буфере для гомогенизации в соотношении 1:3 [г/мл] и добавляли 2% раствор дезоксихолата натрия до конечной концентрации 0,2 %. Приготовленный раствор выдерживали на холоде в течение 2 часов. Суспензию центрифугировали при 15 000 г в течение 30 минут. В полученном супернатанте оценивали активность Na^+/K^+ -АТФазы по разнице неорганического фосфата (Pi) в инкубационной среде (субстратный буфер) и среде без Na^+ и K^+ в присутствии ингибитора убаина (10^{-4} М). Полная инкубационная среда для определения активности фермента содержала 0,01 М NaCl, 0,02 М KCl, 0,002 М MgCl_2 , 3 мМ АТФ. В контроль добавляли убаин до конечной концентрации 10^{-3} , вместо субстратного буфера использовали буфер трис-HCl (pH = 7,55) без добавления солей. В результате гидролиза АТФ под действием АТФазы накапливается неорганический фосфат (Pi). Реакцию проводили при 37 °С в течение 30 мин и останавливали добавлением равного объема 10 % ТХУ. После центрифугирования (6000 г в течение 20 мин) в надосадочной жидкости определяли неорганический фосфат (Pi) [Kahovcova, ODavis, 1969]. Содержание Pi в пробе определяли по величине экстинкции по калибровочной кривой. Активность Na^+/K^+ -АТФазы оценивали по разности неорганического фосфата (Pi) полной среды и среды без Na^+ и K^+ в присутствии убаина за 1 час реакции в расчете на концентрацию белка.

Анализ содержания белка. Количественное содержание белка в исследуемом материале определяли согласно методу Бредфорда [Bradford, 1976]. В качестве стандарта для построения калибровочной кривой использовался бычий сывороточный альбумин (БСА) в физиологическом растворе.

Статистическая обработка результатов

Цифровые данные были обработаны при помощи непараметрического критерия U (Вилкоксона – Манна – Уитни) [Гублер, Генкин,

Таблица 1. Активность Na^+/K^+ -АТФазы в жабрах и мышцах стерляди (*Acipenser ruthenus* L.) в средах с различной соленостью

Table 1. Na^+/K^+ -ATPase activity in gills and muscles of the sterlet (*Acipenser ruthenus* L.) at different environmental salinity

Соленость Salinity	Органы Organs	Активность Na^+/K^+ -АТФазы (мкг Pi/на мг белка/час), $M \pm m$ Na^+/K^+ -ATPase activity ($\mu\text{g Pi}/\text{mg protein}/\text{h}$), $M \pm m$	Концентрация белка (мг/мл), $M \pm m$ Concentration of protein (mg/ml), $M \pm m$
Контроль 0,3 ‰ Control 0,3 ‰	Жабры Мышцы Gills Muscles	1,58 \pm 0,05 2,00 \pm 0,03	5,02 \pm 0,1 5,00 \pm 0,1
3 ‰	Жабры Мышцы Gills Muscles	1,95 \pm 0,05* 2,40 \pm 0,04*	6,95 \pm 0,08* 4,64 \pm 0,08*
6 ‰	Жабры Мышцы Gills Muscles	2,3 \pm 0,05* 2,8 \pm 0,06*	6,57 \pm 0,07* 3,60 \pm 0,10*

Примечание. *Статистически значимые различия показателей по сравнению с контролем, $p \leq 0,05$.

Note. *Significant differences of the parameters in comparison with the control, $p \leq 0,05$.

1969], использование которого позволяет оценивать достоверность различий при небольших размерах выборок ($n_1, n_2 \leq 20$). Критерий U позволил выявить различия между выборками с достоверностью $p \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение

Данные по определению активности Na^+/K^+ -АТФазы в жабрах и мышцах молоди стерляди, содержащейся в условиях различной солености, представлены в таблице 1.

Показано достоверное ($p < 0,05$) увеличение активности Na^+/K^+ -АТФазы в жабрах и мышцах при солености среды до 6‰, что указывает на участие фермента осморегуляции в поддержании водно-солевого баланса при возрастании солености среды (табл. 1). Увеличение активности Na^+/K^+ -АТФазы в жабрах и мышцах стерляди при достижении 6‰ солености среды согласуется с данными, полученными другими авторами [Tipsmark et al., 2002; Wilson et al., 2002; Shaughnessy et al., 2015].

Результаты исследований [Кузьмичев, 2005] по изучению ионного состава плазмы крови различных видов осетровых в среде с различной соленостью свидетельствовали о 100% выживаемости особей стерляди при акклимации к солености 6‰ при экспозиции в течение 15 суток. При экспозиции в среде с 10‰ соленостью наблюдалась гибель 50–53% мелкой молоди (до 7 г), а выживаемость рыб массой от 8 до 40 г составляла 100%. В воде с соленостью 15‰ все особи стерляди погибли через 24–28 часов. При повышении солености до 10‰ стер-

лядь переходила от гиперосмотического к гипоосмотическому типу регуляции, о чем свидетельствует поддержание концентрации ионов Na^+ в плазме крови на уровне, сходном со значением этого показателя у рыб в пресной воде. Высокая смертность наблюдалась у молоди белого осетра *Acipenser transmontanus* при экспозиции в среде с соленостью до 16‰ [Amiri et al., 2009] в возрасте 14 месяцев уже через 24 часа. Исходя из данных эксперимента по выживаемости можно предположить, что стерлядь устойчива к диапазону солености до 6‰.

Известно, что у рыб основную регуляторную функцию ионного обмена между организмом и внешней средой несут жабры, кишечник и почки [Матей, 1996; Виноградов, 2000; Kulac et al., 2013; Atli, Canli, 2013]. В нашей работе показано (табл. 1), что активность исследуемого фермента ионного транспорта у рыб, адаптированных к повышению солености до 6‰, достоверно выше по сравнению с контролем не только в жабрах, но и в мышцах. В скелетных мышцах рыб Na^+/K^+ -АТФаза также участвует в создании электрохимического градиента, но в отличие от органов, непосредственно связанных с осморегуляцией, определяет свойства возбуждения и сокращения мышечной ткани [Canfield et al., 2002; Dođanlı et al., 2012] и сходным образом реагирует на изменение состава внешней среды обитания [Oseni, 2015].

В другой серии экспериментов молодь стерляди выдерживали в аквариумах с водой с различным рН, равным 7,0; 8,0 и 9,0. Таблица 2 иллюстрирует данные по активности Na^+/K^+ -АТФазы в жабрах и мышцах молоди стерляди.

Таблица 2. Активность Na^+/K^+ -АТФазы в жабрах и мышцах стерляди (*Acipenser ruthenus* L.) в средах с различным pH

Table 2. Na^+/K^+ -ATPase activity in gills and muscles of the sterlet (*Acipenser ruthenus* L.) at different environmental pH

pH среды Environmental pH	Органы Organs	Активность Na^+/K^+ -АТФазы (мкг Pi/на мг белка/час), $M \pm m$ Na^+/K^+ -ATPase activity ($\mu\text{g Pi/mg protein/h}$), $M \pm m$	Концентрация белка (мг/мл) Concentration of protein (mg/ml)
pH 7,0	Жабры	1,69 ± 0,04	4,63 ± 0,08
	Мышцы Gills Muscles	2,21 ± 0,04	4,35 ± 0,05
pH 8,0	Жабры	1,46 ± 0,02*	4,45 ± 0,08
	Мышцы Gills muscles	1,60 ± 0,04*	4,26 ± 0,06
pH 9,0	Жабры	1,19 ± 0,03*	4,93 ± 0,08
	Мышцы Gills muscles	1,11 ± 0,04*	4,40 ± 0,10

Примечание. *Статистически значимые различия показателей по сравнению с pH = 7,0; $p \leq 0,05$.

Note. *Significant differences of the parameters in comparison with pH = 7,0; $p \leq 0,05$.

При повышении pH среды от 7,0 до 9,0 наблюдалось снижение активности Na^+/K^+ -АТФазы в жабрах и мышцах стерляди (табл. 2), возможно, связанное либо со снижением секреции ионов H^+ , в которой косвенно принимает участие Na^+/K^+ -АТФаза за счет создания электрохимического градиента, либо с изменением проницаемости жаберного эпителия.

Поглощение Na^+ и Cl^- в жабрах пресноводных рыб осуществляется параллельно, но не связано друг с другом. Ионы H^+ и NH_4^+ и HCO_3^- обмениваются на Na^+ и Cl^- из внешней среды. При этом поглощение Na^+ сопряжено с секрецией H^+ с помощью Na^+/H^+ -транспортера, работающего за счет градиента ионов Na^+ , непосредственно создаваемого Na^+/K^+ -АТФазой. Поэтому при закислении окружающей среды многие исследования демонстрируют повышение активности и экспрессии этого транспортного белка при адаптации рыб к уменьшению pH [Choe et al., 2002; Hirata et al., 2003], а в щелочной среде с ростом pH активность Na^+/K^+ -АТФазы в жабрах и почках акклиматизированных рыб соответственно уменьшается, что связано с сокращением метаболизма на 40 % [Wang et al., 2003; Wood et al., 2007].

С другой стороны, при защелачивании увеличивается количество ионов HCO_3^- и регуляция внутриклеточного pH осуществляется путем обмена ионов бикарбоната на ионы Na^+ и Cl^- за счет $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$ - и $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ -транспортеров [Матей, 1996; Виноградов, 2000; Choe et al., 2002; Hirata et al., 2003; Evans et al., 2005]. В результате на активный транспорт не требуется дополнительных энергетических затрат, так как осморегуляция осуществляется вместе с регуляцией кислот-

ности и секрецией продуктов обмена веществ [Виноградов, 2000]. Возможно, такая экономия энергии, затрачиваемой на осморегуляцию, может быть еще одним объяснением общей тенденции повышения ихтиомассы водоемов, отличающихся повышенными значениями pH от 6,5 до 9,0 [Китаев, 2007; Heydarnejad, 2012].

В связи с этим также интересно отметить эффект влияния уменьшения pH внешней среды на общий метаболизм рыб. Характерным проявлением такого воздействия является повышение проницаемости жаберного эпителия, что объясняется потерями ионов кальция, вовлеченных в регуляцию проницаемости [Виноградов, 2000; Моисеенко, 2003]. Можно предположить, что щелочная среда создает противоположный эффект и, напротив, способствует уменьшению проницаемости жабр. Такой механизм позволяет поддерживать осмотический гомеостаз, несмотря на низкие значения активного транспорта ионов через жаберный эпителий. Вероятно, понижение уровня активности Na^+/K^+ -АТФазы с ростом pH среды до 9,0 может быть связано с замедлением поступления ионов в организм.

Заключение

Результаты проведенного аквариального эксперимента по изучению влияния возрастания солености до 6 ‰ и pH от 7,0 до 9,0 на активность одного из основных ферментов осморегуляции Na^+/K^+ -АТФазы в жабрах и мышцах эвригалинного вида рыб – стерляди свидетельствуют о том, что реактивность этого фермента может лежать в основе приспособительных реакций (по компенсаторному типу) и обусловли-

вать успешную акклимацию стерляди при интродукции ее в среду с повышенной соленостью (до 6 ‰) и pH (до 9,0). Активация Na⁺/K⁺-АТФазы определена необходимостью сохранения внутреннего ионного гомеостаза в зоне адаптивной пластичности стерляди при увеличении соленостной нагрузки на организм до 6 ‰, которая, как было показано ранее [Хлебович, 2012], оказывается пограничной для течения самых разных физиологических процессов. Кислотно-щелочная регуляция внутренней среды организма рыб, связанная с возрастанием pH воды, приводит к опосредованному неспецифическому подавлению активности Na⁺/K⁺-АТФазы, которое, вероятно, может быть следствием синергизма действия ферментов ионного обмена (Na⁺/H⁺, Na⁺/NH₄⁺) и (Cl⁻/HCO₃⁻), регулирующих кислотно-щелочное состояние клетки, и Na⁺/K⁺-АТФазы, участвующей в минеральном обмене. Активация/реактивация Na⁺/K⁺-АТФазы в жабрах и мышцах молоди стерляди в условиях соленостного и кислотного воздействия является примером биохимической адаптации при акклимации, направленной на поддержание механизмов обмена веществ и его изменений в зависимости от изменяющихся условий среды. Благодаря этому поддерживается оптимальное микроокружение макромолекул на клеточном уровне, что является одним из главных принципов, определяющих стратегию биохимической адаптации [Хочачка, Сомеро, 1977; Немова, Высоцкая, 2004; Хлебович, 2012].

Авторы благодарят профессора Г. Г. Серпунина за предоставление экспериментального материала.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт биологии КарНЦ РАН, тема № АААА-А17-117031710039-3).

Литература

Алекин О. А. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеоиздат, 1970. 414 с.

Бергер В. Я. Адаптации морских моллюсков к изменениям солености. Л.: Наука, 1986. 216 с.

Болдырев А. А., Кяйвярайнен Е. И., Илюха В. А. Биомембранология: уч. пособие / Ред. С. А. Чепурнов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 226 с.

Виноградов Г. А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. М.: Наука, 2000. 216 с.

Гублер Е. В., Генкин А. А. Применение критериев непараметрической статистики для оценки различий двух групп наблюдений в медико-биологических исследованиях. М.: Медицина, 1969. С. 9–11, 24.

Елаев Н. Р., Семенов Е. В. Изменение активности мембранных АТФаз мозга при воздействии холино- и адреномиметических веществ. Биохимия. 1974. Т. 39, вып. 3. С. 42–46.

Касимов Р. Ю. Сравнительная характеристика поведения дикой и заводской молоди осетровых в раннем онтогенезе. Баку: Элм, 1980. С. 636–640.

Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 395 с.

Кузьмичев С. А. Особенности осморегуляции у некоторых видов осетровых рыб при повышении солености: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 116 с.

Матей В. Е. Жабры пресноводных костистых рыб. Морфофункциональная организация, адаптация, эволюция. СПб.: Наука, 1996. 204 с.

Моисеенко Т. И. Закисление вод: Факторы, механизмы и экологические последствия. М.: Наука, 2003. 276 с.

Наточин Ю. В., Лукьяненко В. И., Лаврова Е. А., Металлов Г. Ф. Обмен магния у русского осетра при различной солености // Вопр. ихтиол. 1980. Т. 20, № 5. С. 892–900.

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

Скадовский С. Н. Экологическая физиология водных организмов. М.: Сов. наука, 1955. 338 с.

Хлебович В. В. Очерки экологии особи. СПб.: ЗИН РАН, 2012. 143 с.

Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 296 с.

Amiri B. M., Baker D. W., Morgan J. D., Brauner C. J. Size dependent early salinity tolerance in two sizes of juvenile white sturgeon, *Acipenser transmontanus* // Aquacult. 2009. Vol. 286. P. 121–126. doi: 10.1016/j.aquaculture.2008.08.037

Atli G., Canli M. Metals (Ag(+), Cd(2+), Cr(6+)) affect ATPase activity in the gill, kidney, and muscle of freshwater fish *Oreochromis niloticus* following acute and chronic exposures // Environ. Toxicol. 2013. Vol. 28, no. 12. P. 707–717. doi: 10.1002/tox.20766

Baker D. W., Matey V., Huynh K. T., Wilson J. M., Morgan J. D., Brauner C. J. Complete intracellular pH protection during extracellular pH depression is associated with hypercarbia tolerance in white sturgeon, *Acipenser transmontanus* // Am. J. Physiol. 2009. Vol. 296. P. 1868–1880. doi: 10.1152/ajpregu.90767.2008

Boyd C. E. Water quality for pond aquaculture. Research and development series 43 / International Center for Aquaculture and Aquatic Environments, Auburn, Alabama. 1998.

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

Canfield V. A., Loppin B., Thisse B., Thisse C., Postlethwait J. H., Mohideen M.-A. P. K., Rajarao S. J. R., Levenson R. Na, K-ATPase α and β subunit genes exhibit unique expression patterns during zebrafish embryogenesis // Mech. Devel. 2002. Vol. 116. P. 51–59. doi: 10.1016/S0925-4773(02)00135-1

Choe K. P., Morrison-Shetlar A. I., Wall B. P., Claiborne J. B. Immunological detection of Na⁺/H⁺-exchang-

ers in the gills of a hagfish, *Myxine glutinosa*, an elasmobranch, *Raja erinacea*, and a teleost, *Fundulus heteroclitus* // *Comp. Biochem. Phys. A Phys.* 2002. Vol. 131. P. 375–385. doi: 10.1016/S1095-6433(01)00491-3

Doğanlı C., Kjaer-Sorensen K., Knoeckel Ch., Beck H. Ch., Nyengaard J. R., Honore B., Nissen P., Ribera A., Oxvig C., Lykke-Hartmann K. The Na^+/K^+ -ATPase is critical for skeletal and heart muscle function in zebrafish // *J. Cell Sci.* 2012. Vol. 125. P. 6166–6175. doi: 10.1242/jcs.115808

Evans D., Piermarini P., Choe K. The multifunctional fish gill: dominant site of gas exchange, osmoregulation, acid-base regulation, and excretion of nitrogenous waste // *Phys. Rev.* 2005. Vol. 85. P. 97–177. doi: 10.1152/physrev.00050.2003

Fenner R. M. *The Conscientious Marine Aquarist. A Commonsense Handbook for Successful Saltwater Hobbyists.* Neptune City, New Jersey, USA: TFH Publ. Inc., 2001. 430 p.

Fiol F., Kültz D. Osmotic stress sensing and signaling in fishes. *FEBS J.* 2007. Vol. 274, no. 22. P. 5790–5798. doi: 10.1111/j.1742-4658.2007.060099.x

Folmar L. C., Dickhoff W. W. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids // *Aquacult.* 1980. Vol. 21. P. 1–37. doi: 10.1016/0044-8486(80)90123-4

Heydarnejad M. S. Survival and growth of common carp (*Cyprinus carpio* L.) exposed to different water pH levels // *Turkey J. Veter. Anim. Sci.* 2012. Vol. 36, no. 3. P. 245–249. doi: 10.3906/vet-1008-430

Hirata T., Kaneko T., Ono T., Nakazato T., Furukawa N., Hasegawa S., Wakabayashi S., Shigekawa M., Chang M. H., Romero M. F., Hirose S. Mechanism of acid adaptation of a fish living in a pH 3.5 lake. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2003. Vol. 284, no. 5. P. 1199–1212. doi: 10.1152/ajpregu.00267.2002

Kahovcova J., Odavic R. A simple method of the quantitative analysis of phospholipids separated by thin layer chromatography // *J. Chromatogr.* 1969. Vol. 40, no. 1. P. 90–96.

Kulac B., Atli G., Canli M. Response of ATPases in the osmoregulatory tissues of freshwater fish *Oreochromis niloticus* exposed to copper in increased salinity // *Fish Physiol. Biochem.* 2013. Vol. 39, no. 2. P. 391–401. doi: 10.1007/s10695-012-9707-0

Kültz D. Physiological mechanisms used by fish to cope with salinity stress // *J. Exp. Biol.* 2015. Vol. 218. P. 1907–1914. doi: 10.1242/jeb.118695

Kültz D., Bastrop R., Jurss K., Siebers D. Mitochondria-rich (MR) cells and the activities of the Na^+/K^+ -ATPase and carbonic anhydrase in the gill and opercular epithelium of *Oreochromis mossambicus* adapted to various salinities // *Comp. Biochem. Phys. B Comp. Biochem.* 1992. Vol. 102. P. 293–301. doi: 10.1016/0305-0491(92)90125-B

McCormick S. D., Sundell K., Bjornsson B. T., Brown C. L., Hiroi J. Influence of salinity on the localization of Na^+/K^+ -ATPase, $\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{2Cl}^-$ cotransporter (NKCC) and CFTR anion channel in chloride cells of the Hawaiian goby (*Stenogobius hawaiiensis*) // *J. Exp. Biol.* 2003. Vol. 206. P. 4575–4583. doi: 10.1242/jeb.00711

Oseni K. Acute and sub lethal effect of potassium cyanide on the behaviour and ATPase enzyme activity

in the freshwater fish, *Clarias gariepinus* (Catfish) // *International Letters of Natural Sci.* 2015. Vol. 49. P. 50–57. doi: 10.18052/www.scipress.com/ILNS.49.50

Salama A., Morgan I. J., Wood C. M. The linkage between Na uptake and ammonia excretion in rainbow trout: kinetic analysis, the effects of $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ and NH_4HCO_3 infusion and the influence of gill boundary layer pH // *J. Exp. Biol.* 1999. Vol. 202. P. 697–709.

Shaughnessy C. A., Baker D. W., Brauner C. J., Morgan J. D., Bystriansky J. S. Interaction of osmoregulatory and acid-base compensation in white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) during exposure to aquatic hypercarbia and elevated salinity // *J. Exp. Biol.* 2015. Vol. 218. P. 2712–2719. doi: 10.1242/jeb.125567

Skou J. C. The influence of some cations on an adenosine triphosphatase from peripheral nerves // *Biochim. Biophys. Acta.* 1957. Vol. 23, no. 2. P. 394–401.

Tipsmark C. K., Madsen S. S., Seidelin M., Christensen A. S., Cutler C. P., Cramb G. Dynamics of Na^+ , K^+ , 2Cl^- Cotransporter and Na^+/K^+ -ATPase expression in the branchial epithelium of brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *J. Exp. Zool.* 2002. Vol. 293. P. 106–118. doi: 10.1002/jez.10118

Wang Y. S., Gonzalez R. J., Patrick M. L., Grosell M., Zhang C., Feng Q., Du J. Z., Walsh P. J., Wood C. M. Unusual physiology of scale-less carp, *Gymnocypris przewalskii*, in Lake Qinghai: a high altitude alkaline saline lake // *Comp. Biochem. Phys. A Mol. Integr. Phys.* 2003. Vol. 134. P. 409–421. doi: 10.1016/S1095-6433(02)00317-3

Wilkie M. P. Ammonia excretion and urea handling by fishes gills: present under standing and future research challenges // *J. Exp. Zool.* 2002. Vol. 293. P. 284–301. doi: 10.1002/jez.10123

Wilkie M. P., Wood C. M. The adaptations of fish to extremely alkaline environments // *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* 1996. Vol. 113. P. 665–673. doi: 10.1016/0305-0491(95)02092-6

Wilkie M. P., Wright P. A., Iwama G. K., Wood C. M. The physiological responses of the Lahontan cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki henshawi*), a resident of highly alkaline Pyramid Lake (pH 9.4), to challenge at pH 10 // *J. Exp. Biol.* 1993. Vol. 175. P. 173–194.

Wilson R. W., Wilson J. M., Grosell M. Intestinal bicarbonate secretion by marine teleost fish – why and how? *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes.* 2002. Vol. 1566. P. 182–193. doi: 10.1016/S0005-2736(02)00600-4

Wood C. M. The physiological problems of fish in acid waters // In: Morris R., Taylor E. W., Brown D. J. A. and Brown J. A. (eds). *Acid Toxicity and Aquatic Animals.* Cambridge: Cambridge University Press, 1989. P. 125–152.

Wood C. M., Du J. Z., Rogers J., Brauner C. J., Richards J. G., Semple J. W., Murray B. W., Chen X. Q., Wang X. Przewalski's naked carp (*Gymnocypris przewalskii*): an endangered species taking a metabolic holiday in Lake Qinghai, China // *Phys. Biochem. Zool.* 2007. Vol. 80. P. 59–77. doi: 10.1086/509212

Zweig R. D., Morton J. D., Stewart M. M. Source water quality for aquaculture. The World Bank, Washington, DC. 1999.

Поступила в редакцию 07.06.2018

References

- Alekin O. A.* Osnovy gidrokhimii [Basic hydrochemistry]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1970. 412 p.
- Berger V. Ya.* Adaptatsiya morskikh mollyuskov k izmeneniyam solenosti [Adaptation of marine molluscs to salinity changes]. Leningrad: Nauka, 1986. 216 p.
- Boldyrev A. A., Kaivarainen E. I., Ilyukha V. A.* Biomembranologia: uch. posobie [Biomembranology: tutorial]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2006. 226 p.
- Elaev N. R., Semenov E. V.* Izmenenie aktivnosti membrannykh ATPas mozga pri vozdeistvii kholino- i adrenomimeticheskikh veshchestv [Changes in the activity of brain membrane ATPases under the influence of choline- and adrenomimetic substances]. *Biokhim.* [Biochem.]. 1974. Vol. 39, no. 3. P. 42–46.
- Gubler E. V., Genkin A. A.* Primenenie kriteriev neparametricheskoi statistiki dlya otsenki razlichii dvukh grupp nablyudenii v mediko-biologicheskikh issledovaniyakh [Application of nonparametric statistic criteria to assess differences in the two groups of observations in biomedical research]. Moscow: Meditsina, 1969. P. 9–11, 24.
- Kasimov R. Yu.* Sravnitel'naya kharakteristika povedeniya dikoi i zavodskoi molodi osetrovyykh v rannem ontogeneze [Comparative characteristics of wild and plant young sturgeon behavior in early ontogenesis]. Baku: ELM, 1980. P. 636–640.
- Khlebovich V. V.* Ocherki ekologii osobi [Essays on the ecology of the individual]. St. Petersburg: ZIN RAN, 2012. 143 p.
- Khochachka P., Somero J.* Strategiya biokhimicheskoi adaptatsii [Strategy of biochemical adaptation]. Moscow: Mir, 1977. 296 p.
- Kिताев S. P.* Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ikhtologov [Basics of limnology for hydrobiologists and ichthyologists]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. 395 p.
- Kuz'michev S. A.* Osobennosti osmoregulyatsii u nekotorykh vidov osetrovyykh ryb pri povyshenii solenosti [Features of osmoregulation in some species of sturgeon with increasing salinity]: DSc (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 2005. 116 p.
- Matei V. E.* Zhabry presnovodnykh kostistyykh ryb. Morfofunktsional'naya organizatsiya, adaptatsiya, evolyutsiya [Gills of freshwater teleosts. Morphofunctional organization, adaptation, evolution]. St. Petersburg: Nauka, 1996. 204 p.
- Moiseenko T. I.* Zakislenie vod: factory, mekhanizmy i ekologicheskie posledstviya [Water acidification: factors, mechanisms and environmental effects]. Moscow: Nauka, 2003. 276 p.
- Natochin Yu. V., Luk'yanenko V. I., Lavrova E. A., Metallov G. F.* Obmen magniya u russkogo osetra pri razlichnoi solenosti [Exchange of magnesium from Russian sturgeon at different salinity]. *Vopr. ikhtiol.* [Russ. J. Ichthyol.]. 1980. Vol. 20, no. 5. P. 892–900.
- Nemova N. N., Vysotskaya R. Yu.* Biokhimicheskaya indikatsiya sostoyaniya ryb [Biochemical indication of fish status]. Moscow: Nauka, 2004. 215 p.
- Skadovskii S. N.* Ekologicheskaya fiziologiya vodnykh organizmov [Ecological physiology of water organisms]. Moscow: Sov. nauka, 1955. 338 p.
- Vinogradov G. A.* Protsessy ionnoi regulyatsii u presnovodnykh ryb i bespozvonochnykh [The processes of ion regulation in freshwater fish and invertebrates]. Moscow: Nauka, 2000. 216 p.
- Amiri B. M., Baker D. W., Morgan J. D., Brauner C. J.* Size dependent early salinity tolerance in two sizes of juvenile white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. *Aquacult.* 2009. Vol. 286. P. 121–126. doi: 10.1016/j.aquaculture.2008.08.037
- Atli G., Canli M.* Metals (Ag(+), Cd(2+), Cr(6+)) affect ATPase activity in the gill, kidney, and muscle of freshwater fish *Oreochromis niloticus* following acute and chronic exposures. *Environ. Toxicol.* 2013. Vol. 28, no. 12. P. 707–717. doi: 10.1002/tox.20766
- Baker D. W., Matey V., Huynh K. T., Wilson J. M., Morgan J. D., Brauner C. J.* Complete intracellular pH protection during extracellular pH depression is associated with hypercarbia tolerance in white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. *Am. J. Physiol.* 2009. Vol. 296. P. 1868–1880. doi: 10.1152/ajpregu.90767.2008
- Boyd C. E.* Water quality for pond aquaculture. Research and development series 43. *International Center for Aquaculture and Aquatic Environments*, Auburn, Alabama. 1998.
- Bradford M. M.* A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilising the principal of protein binding. *Analyt. Biochem.* 1976. Vol. 72. P. 248–254.
- Canfield V. A., Loppin B., Thisse B., Thisse C., Postlethwait J. H., Mohideen M.-A. P. K., Rajarao S. J. R., Levenson R.* Na, K-ATPase α and β subunit genes exhibit unique expression patterns during zebrafish embryogenesis. *Mech. Develop.* 2002. Vol. 116. P. 51–59. doi: 10.1016/S0925-4773(02)00135-1
- Choe K. P., Morrison-Shetlar A. I., Wall B. P., Claiborne J. B.* Immunological detection of Na⁺/H⁺-exchangers in the gills of a hagfish, *Myxine glutinosa*, an elasmobranch, *Raja erinacea*, and a teleost, *Fundulus heteroclitus*. *Comp. Biochem. Phys. A Phys.* 2002. Vol. 131. P. 375–385. doi: 10.1016/S1095-6433(01)00491-3
- Doğanlı C., Kjaer-Sorensen K., Knoeckel Ch., Beck H. Ch., Nyengaard J. R., Honore B., Nissen P., Ribera A., Oxvig C., Lykke-Hartmann K.* The α 2Na⁺/K⁺-ATPase is critical for skeletal and heart muscle function in zebrafish. *J. Cell Sci.* 2012. Vol. 125. P. 6166–6175. doi: 10.1242/jcs.115808
- Evans D., Piermarini P., Choe K.* The multifunctional fish gill: dominant site of gas exchange, osmoregulation, acid-base regulation, and excretion of nitrogenous waste. *Phys. Rev.* 2005. Vol. 85. P. 97–177. doi: 10.1152/physrev.00050.2003
- Fenner R. M.* The Conscientious Marine Aquarist. A Commonsense Handbook for Successful Saltwater Hobbyists. Neptune City, New Jersey, USA: TFH Publications Inc., 2001. 430 p.
- Fiol F., Kültz D.* Osmotic stress sensing and signaling in fishes. *FEBS J.* 2007. Vol. 274, no. 22. P. 5790–5798. doi: 10.1111/j.1742-4658.2007.060099.x
- Folmar L. C., Dickhoff W. W.* The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids. *Aquacult.* 1980. Vol. 21. P. 1–37. doi: 10.1016/0044-8486(80)90123-4

Heydarnejad M. S. Survival and growth of common carp (*Cyprinus carpio* L.) exposed to different water pH levels. *Turkey J. Veter. Anim. Sci.* 2012. Vol. 36, no. 3. P. 245–249. doi: 10.3906/vet-1008-430

Hirata T., Kaneko T., Ono T., Nakazato T., Furukawa N., Hasegawa S., Wakabayashi S., Shigekawa M., Chang M. H., Romero M. F., Hirose S. Mechanism of acid adaptation of a fish living in a pH 3.5 lake. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2003. Vol. 284, no. 5. P. 1199–1212. doi: 10.1152/ajpregu.00267.2002

Kahovcova J., Odavic R. A simple method of the quantitative analysis of phospholipids separated by thin layer chromatography. *J. Chromatogr.* 1969. Vol. 40, no. 1. P. 90–96.

Kulac B., Atli G., Canli M. Response of ATPases in the osmoregulatory tissues of freshwater fish *Oreochromis niloticus* exposed to copper in increased salinity. *Fish Physiol. Biochem.* 2013. Vol. 39, no. 2. P. 391–401. doi: 10.1007/s10695-012-9707-0

Kültz D. Physiological mechanisms used by fish to cope with salinity stress. *J. Exp. Biol.* 2015. Vol. 218. P. 1907–1914. doi: 10.1242/jeb.118695

Kültz D., Bastrop R., Jurss K., Siebers D. Mitochondria-rich (MR) cells and the activities of the Na⁺/K⁺-ATPase and carbonic anhydrase in the gill and opercular epithelium of *Oreochromis mossambicus* adapted to various salinities. *Comp. Biochem. Phys. B Comp. Biochem.* 1992. Vol. 102. P. 293–301. doi: 10.1016/0305-0491(92)90125-B

McCormick S. D., Sundell K., Bjornsson B. T., Brown C. L., Hiroi J. Influence of salinity on the localization of Na⁺/K⁺-ATPase, Na⁺/K⁺/2Cl⁻ cotransporter (NKCC) and CFTR anion channel in chloride cells of the Hawaiian goby (*Stenogobius hawaiiensis*). *J. Exp. Biol.* 2003. Vol. 206. P. 4575–4583. doi: 10.1242/jeb.00711

Oseni K. Acute and sub lethal effect of potassium cyanide on the behaviour and ATPase enzyme activity in the freshwater fish, *Clarias gariepinus* (Catfish). *International Letters of Natural Sci.* 2015. Vol. 49. P. 50–57. doi: 10.18052/www.scipress.com/ILNS.49.50

Salama A., Morgan I. J., Wood C. M. The linkage between Na uptake and ammonia excretion in rainbow trout: kinetic analysis, the effects of (NH₄)₂SO₄ and NH₄HCO₃ infusion and the influence of gill boundary layer pH. *J. Exp. Biol.* 1999. Vol. 202. P. 697–709.

Shaughnessy C. A., Baker D. W., Brauner C. J., Morgan J. D., Bystriansky J. S. Interaction of osmoregulatory and acid-base compensation in white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) during exposure to aquatic hypercarbia and elevated salinity. *J. Exp. Biol.* 2015. Vol. 218. P. 2712–2719. doi: 10.1242/jeb.125567

Skou J. C. The influence of some cations on an adenosine triphosphatase from peripheral nerves. *Biochim. Biophys. Acta.* 1957. Vol. 23, no. 2. P. 394–401.

Tipsmark C. K., Madsen S. S., Seidelin M., Christensen A. S., Cutler C. P., Cramb G. Dynamics of Na⁺, K⁺, 2Cl⁻ Cotransporter and Na⁺/K⁺-ATPase expression in the branchial epithelium of brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Exp. Zool.* 2002. Vol. 293. P. 106–118. doi: 10.1002/jez.10118

Wang Y. S., Gonzalez R. J., Patrick M. L., Grosell M., Zhang C., Feng Q., Du J. Z., Walsh P. J., Wood C. M. Unusual physiology of scale-less carp, *Gymnocypris przewalskii*, in Lake Qinghai: a high altitude alkaline saline lake. *Comp. Biochem. Phys. A Mol. Integr. Phys.* 2003. Vol. 134. P. 409–421. doi: 10.1016/S1095-6433(02)00317-3

Wilkie M. P. Ammonia excretion and urea handling by fishes gills: present understanding and future research challenges. *J. Exp. Zool.* 2002. Vol. 293. P. 284–301. doi: 10.1002/jez.10123

Wilkie M. P., Wood C. M. The adaptations of fish to extremely alkaline environments. *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* 1996. Vol. 113. P. 665–673. doi: 10.1016/0305-0491(95)02092-6

Wilkie M. P., Wright P. A., Iwama G. K., Wood C. M. The physiological responses of the Lahontan cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki henshawi*), a resident of highly alkaline Pyramid Lake (pH 9.4), to challenge at pH 10. *J. Exp. Biol.* 1993. Vol. 175. P. 173–194.

Wilson R. W., Wilson J. M., Grosell M. Intestinal bicarbonate secretion by marine teleost fish – why and how? *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes.* 2002. Vol. 1566. P. 182–193. doi: 10.1016/S0005-2736(02)00600-4

Wood C. M. The physiological problems of fish in acid waters In: Morris R., Taylor E. W., Brown D. J. A. and Brown J. A. (eds). *Acid Toxicity and Aquatic Animals*. Cambridge: Cambridge University Press, 1989. P. 125–152.

Wood C. M., Du J. Z., Rogers J., Brauner C. J., Richards J. G., Semple J. W., Murray B. W., Chen X. Q., Wang X. Przewalski's naked carp (*Gymnocypris przewalskii*): an endangered species taking a metabolic holiday in Lake Qinghai, China. *Phys. Biochem. Zool.* 2007. Vol. 80. P. 59–77. doi: 10.1086/509212

Zweig R. D., Morton J. D., Stewart M. M. *Source water quality for aquaculture*. The World Bank, Washington, DC. 1999.

Received June 07, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кайвярайнен Елена Ивановна
старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: hela_kaiv@mail.ru

CONTRIBUTORS:

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

Немова Нина Николаевна

главный научный сотрудник, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.
Институт биологии КарНЦ РАН, Федеральный
исследовательский центр «Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: nemova@krc.karelia.ru

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