

УДК 574.24:597.55

АКТИВНОСТЬ ЛИЗОСОМАЛЬНЫХ ПРОТЕИНАЗ В ОРГАНАХ САМОК КОЛЮШКИ (*GASTEROSTEUS ACULEATUS* LINNAEUS) В НЕРЕСТОВЫЙ ПЕРИОД

М. Ю. Крупнова¹, Т. С. Иванова², Н. Н. Немова¹

¹ Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

² Санкт-Петербургский государственный университет, Россия

Приведены результаты исследования активности лизосомальных протеиназ (катепсина В и D) в органах (мышцы, печень, жабры, гонады) колюшки трехиглой (*Gasterosteus aculeatus* L.) в нерестовый период из различающихся по гидрологическим и экологическим факторам биотопов Белого моря. В начале нерестового хода наиболее высокая активность катепсина В в мышцах и печени самок колюшки характерна для рыб из губы Сельдяная, что говорит о сравнительно высоком протеолитическом потенциале аутофагического типа у этих рыб. К концу нереста активность катепсина В в мышцах и печени колюшки из лагуны Сухая и из пролива Сухая Салма повышается, а у рыб из губы Сельдяная снижается. Увеличение к концу нереста активности катепсина D в мышцах колюшки из губы Сельдяная и особенно из пролива Сухая Салма на фоне небольшого ее снижения у рыб из лагуны Сухая позволяет сделать предположение о синергическом, хотя и разнонаправленном, характере изменения активности катепсина В и D во внутриклеточном протеолизе у самок колюшки из разных биотопов в процессе нереста. Результаты исследований свидетельствуют о наличии корреляции между активностью изученных ферментов, временем нереста (май/июль) колюшки и условиями местообитаний. При этом ведущим фактором, влияющим на активность лизосомальных протеиназ и, соответственно, на гидролиз белков у колюшки в этот период являются, по-видимому, физиологические изменения в организме рыб, направленные на завершение нереста и готовность рыб к последующему оплодотворению.

Ключевые слова: лизосомы; катепсин В; катепсин D; развитие; колюшка; биотоп; Белое море.

M. Yu. Krupnova, T. S. Ivanova, N. N. Nemova. THE ACTIVITY OF LYSOSOMAL PROTEASES IN THE ORGANS OF FEMALE THREESPINNE STICKLEBACK (*GASTEROSTEUS ACULEATUS* LINNAEUS) IN THE SPAWNING PERIOD

The results of a study on the spawning-period activity of lysosomal proteases (cathepsins B and D) in the organs (muscles, liver, gills, gonads) of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) from hydrologically and ecologically different White Sea habitats are presented. At the beginning of the spawning run, the highest activity of cathepsin B in the muscles and liver was revealed in female fish from Seldyanaya Bay, indicating a relatively high autophagy-type proteolytic potential in these fish. By the end of the spawning period, muscular and hepatic cathepsin B activity rises in stickleback from Sukhaya Lagoon and Sukhaya Salma Strait, but declines in fish from Seldyanaya Bay. The increased

activity of cathepsin D in the muscles of stickleback from Seldyanaya Bay and especially from Sukhaya Salma Strait alongside its slight reduction in fish from Sukhaya Lagoon in the end of the spawning season leads to the assumption about a synergetic although differently directed pattern of change in the activity of cathepsins D and B in intracellular proteolysis in female stickleback from different habitats during spawning. The study results indicate there is a correlation between the activity of the studied enzymes in stickleback, the spawning time (May and July), and habitat conditions. The leading factor for the activity of lysosomal proteases and, accordingly, for protein hydrolysis in stickleback in this period apparently are the physiological changes the body of the fish undergoes to be able to complete the spawning and prepare for the following fertilization.

Key words: lysosomes; cathepsins B; cathepsins D; development; stickleback; habitat; White Sea.

Введение

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* является доминирующим видом промежуточного уровня трофической цепи Белого моря, имеет достаточно короткий жизненный цикл, половозрелыми рыбы становятся в три года [Зюганов, 1991]. Этот вид достигает высокой численности и перед началом нереста перемещается из открытого моря в прибрежные мелководные участки, различающиеся между собой по солености, интенсивности водообмена, температуре и трофике [Пономарев, 2004; Ершов, 2011; Лайус, 2013; Ivanova, 2016]. Известно, что физиолого-биохимические процессы развития организмов находятся под контролем сложной системы регуляции, в том числе с участием ферментов системы внутриклеточного протеолиза [Дин, 1981; Лысенко и др., 2011]. Один из путей внутриклеточного протеолиза – лизосомально-аутофагический – включает комплекс протеолитических ферментов, основными из которых являются цистеинзависимая протеиназа – катепсин В (КФ 3.4.22.1) и аспартатная – катепсин D (КФ 3.4.23.5), при этом известно, что за начальные реакции гидролиза белков в лизосомах отвечают эндопротеиназы, типичной из которых является катепсин D, а завершают этот процесс другие эндо- и экзопротеиназы лизосом [Дин, 1981; Bohley, 1987].

В настоящей работе исследовали активность катепсинов В и D в органах колюшки трехиглой в начале (весенне-летний период – май) и в конце нереста (июль) из разных биотопов (нерестилищ) Белого моря, различающихся рядом экологических факторов.

Материалы и методы

Колюшку отлавливали в Белом море в трех биотопах. Сельдяная губа характеризуется интенсивным водообменом, вызванным при-

ливами (амплитуда до 2 м). Средняя температура воды в период сбора материала в начале нереста составляла 15 °С, соленость – 23 ‰, в конце нереста – 20 °С и 24 ‰. Биотоп под названием Сухая Салма характеризуется более интенсивным водообменом и более низкой температурой (12 °С) в начале нереста, соленостью 21 ‰, к концу нереста температура воды в момент сбора материала – 12 °С, соленость – 20 ‰. В лагуне Сухая, в отличие от вышеназванных биотопов, очень слабый водообмен, температура воды в мае 16 °С, в июле 20 °С, соленость 15 и 19 ‰ соответственно. Помимо температуры и солености исследуемые биотопы различались водной растительностью: в биотопе губа Сельдяная преобладали фукоиды на литорали и густые заросли зостеры на большей части акватории; в проливе Сухая Салма растительность была представлена фукусами на камнях, а в более глубокой части акватории – зостерой; в лагуне Сухая растительность характеризовалась большим количеством зарослей нитчатки, отсутствием фукусов и зостерой, растущей только в определенных участках акватории.

Активность протеиназ определяли в мышцах, печени, жабрах и гонадах самок колюшки.

После гомогенизации образцов в соотношении 1:10 (вес/об.) в растворе 0,25 М сахарозы с добавлением 0,01 % Тритона X-100 (Merck) (1200 об/мин, 60 с) и их центрифугирования (10000 g, 30 мин) в супернатанте определяли активность катепсина В по расщеплению 0,065 М раствора этилового эфира гидрохлорида N-бензоил L-аргинина в 0,1 М ацетатном буфере (pH 5,0) [Matsuda, Misaka, 1974] и катепсина D по гидролизу 1%-го бычьего гемоглобина в 0,1 М ацетатном буфере (pH 3,6) согласно модифицированному методу Ансона [Barrett, Heath, 1977]. Активность катепсинов В и D (ед. акт.) выражали в единицах изменения оптического поглощения при E_{525} и E_{280} соответст-

Таблица 1. Активность катепсина В в органах самок колюшки, выловленной в разных биотопах Белого моря в начале (май) и в конце (июль) нереста (ед. акт.), n=7–10

Table 1. The activity of cathepsin B in the bodies of females of the three-spined stickleback in different biotopes of the White Sea at the beginning (May) and end (July) of the spawning (units of the act.), n=7–10

Биотоп Biotope	губа Сельдяная Seldyanaya Bay		пролив Сухая Салма Sukhaya Salma Strait		лагуна Сухая Sukhaya Lagoon	
	Май May (23 ‰, 15 °С)	Июль July (24 ‰, 20 °С)	Май May (21 ‰, 12 °С)	Июль July (20 ‰, 22 °С)	Май May (15 ‰, 16 °С)	Июль July (19 ‰, 20 °С)
Мышцы Muscles	1,10 ± 0,11	0,40 ^{xx} ± 0,05	0,50 [*] ± 0,09	1,30 [*] ± 0,10	0,09 [*] ± 0,0	0,33 ^{xx} ± 0,04
Печень Liver	0,93 ± 0,08	0,50 ± 0,04	0,52 [*] ± 0,06	1,20 [*] ± 0,09	0,07 [*] ± 0,0	0,43 ^{xx} ± 0,07
Жабры Gills	1,50 ± 0,10	0,40 ^{xx} ± 0,03	1,90 ± 0,10	1,9 [*] ± 0,10	0,24 [*] ± 0,04	0,47 ± 0,06
Гонады Gonads	1,40 ± 0,11	0,6 ^{xx} ± 0,06	1,9 ± 0,14	1,2 ± 0,10	0,12 [*] ± 0,01	0,12 [*] ± 0,04

Примечание. Здесь и в табл. 2: * – различия достоверны по сравнению с самками из губы Сельдяная, $p \leq 0,05$, критерий U Манна – Уитни; ** – различия в начале и конце нереста между органами самок из одного биотопа достоверны, $p \leq 0,01$, критерий U Манна – Уитни.

Note. Here and in Table 2: * – differences are significant in comparison with females from Seldyanaya Bay, $p \leq 0,05$, Mann-Whitney U test; ** – differences at the beginning and end of spawning between the organs of females from one biotope are significant, $p \leq 0,01$, Mann-Whitney U test.

венно, на 1 мг белка за 1 ч инкубации (37 °С). Количественное содержание растворимого белка в тканях (мг/г ткани) определяли по методу М. Бредфорда [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].

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

Результаты

Масса и общая длина тела колюшки из разных биотопов практически не различаются. Средняя масса рыб составляла 3–4 г, а длина тела – 6,0 см. Активность лизосомальных протеиназ в органах колюшки из разных мест обитания в начале и в конце нереста приведена в таблицах 1 и 2.

Катепсин В. Сравнение активности катепсина В в исследуемых органах колюшки, отловленной в мае (начало нереста) и июле (конец нереста), свидетельствует, что если у рыб из биотопов губа Сельдяная и лагуна Сухая активность фермента достоверно снижается (за

исключением гонад у колюшки из лагуны Сухая), то у рыб из пролива Сухая Салма отмечена обратная зависимость (табл. 1). При этом следует отметить, что наибольшее снижение активности катепсина В к концу нереста в биотопе губа Сельдяная было обнаружено в жабрах колюшки (в 3,8 раза), у особей из лагуны Сухая – в печени (в 6,1 раза), а у рыб из пролива Сухая Салма активность протеиназы увеличилась к концу нереста преимущественно в мышцах и печени (в 2,6 и 2,4 раза). В мае в мышцах и печени колюшки из биотопа губа Сельдяная активность фермента примерно вдвое выше, чем у рыб из лагуны Сухая, и в 10 раз выше, чем в соответствующих органах у особей из лагуны Сухая. У рыб, отловленных в июле, активность катепсина В была наиболее высокой во всех исследованных органах у особей, обитающих в проливе Сухая Салма (в 2–5 раз, а в гонадах – в 10).

Катепсин D. Достоверные различия в активности катепсина D между колюшками, отловленными из всех биотопов в мае и в июле, обнаружены в жабрах, причем если для рыб из губы Сельдяная и из лагуны Сухая активность фермента в жабрах снижалась к концу нереста в 11 и 3,5 раза соответственно, то у особей из пролива Сухая Салма активность исследуемой протеиназы увеличивалась в 10 раз (табл. 2). В мышцах и печени исследуемых рыб в начале и конце нереста активность фермента также увеличивалась, однако достоверные различия показаны только для колюшки из пролива Сухая Салма и лагуны Сухая. В гонадах колюш-

Таблица 2. Активность катепсина D в органах самок колюшки, выловленной в разных биотопах Белого моря в начале (май) и в конце (июль) нереста (ед. акт.), n=7–10

Table 2. The activity of cathepsin D in the bodies of females of the three-spined stickleback in different biotopes of the White Sea at the beginning (May) and end (July) of the spawning (units of the act.), n=7–10

Биотоп Biotope	Губа Сельдяная Seldyanaya Bay		Пролив Сухая Салма Sukhaya Salma Strait		Лагуна Сухая Sukhaya Lagoon	
	Май May (23 ‰, 15 °C)	Июль July (24 ‰, 20 °C)	Май May (21 ‰, 12 °C)	Июль July (20 ‰, 22 °C)	Май May (15 ‰, 16 °C)	Июль July (19 ‰, 20 °C)
Мышцы Muscles	0,04 ± 0,0	0,07 ± 0,0	0,05 ± 0,01	0,26 ^{xx} ± 0,03	0,16 ^x ± 0,04	0,11 ± 0,02
Печень Liver	0,14 ± 0,03	0,18 ± 0,04	0,11 ± 0,03	0,49 ^{xx} ± 0,09	0,12 ± 0,03	0,24 ^{xx} ± 0,05
Жабры Gills	1,10 ± 0,10	0,10 ^{xx} ± 0,02	0,19 ^x ± 0,04	1,9 ^{xx} ± 0,14 ^x	0,42 ^x ± 0,07	0,12 ^{xx} ± 0,03
Гонады Gonads	0,15 ± 0,03	0,10 ± 0,01	0,11 ± 0,03	0,15 ± 0,04	0,16 ± 0,03	0,10 ± 0,0

ки различия в активности катепсина D между началом и завершением нереста незначительны. В мае наибольшая активность катепсина D обнаружена в жабрах рыб из всех исследуемых биотопов, а в июле – в печени колюшки из губы Сельдяная и из лагуны Сухая.

Активность катепсинов B и D во всех органах рыб из лагуны Сухая к концу нереста повышается, в гонадах и жабрах рыб из губы Сельдяная и пролива Сухая Салма – снижается. В мышцах и печени колюшки из губы Сельдяная и пролива Сухая Салма к завершению нереста активность катепсина B повышается, а активность катепсина D снижается.

Обсуждение

Результаты исследований активности основных лизосомальных протеиназ рыб – катепсинов B и D в начале и в конце нереста в некоторых органах самок колюшки, обитающих в биотопах, различающихся по гидрологическим и экологическим характеристикам, свидетельствуют о разнонаправленном характере изменений активности катепсинов B и D, зависящем прежде всего от времени нереста, а также от избираемого биотопа и исследуемого органа. Следует отметить, что ранее при изучении влияния различных факторов среды (биотических и абиотических) на лизосомальный протеолиз в органах и тканях рыб было также показано, что активность катепсина B и D изменяется в разных направлениях [Немова, 1996; Немова и др., 2016; Крупнова и др., 2016]. Сравнительно высокая активность катепсина B в мышцах и печени самок колюшки из губы Сельдяная и пролива Сухая Салма, отловленных на нерестилищах в мае и июле, говорит о высоком протеолитическом потенциале ау-

тофагического типа у этих рыб. Катепсин B, как известно, является основной регуляторной протеиназой лизосом животных тканей, в том числе рыб, необходимой для гидролиза белков мышц с целью последующего их использования в биосинтетических процессах при формировании белков гонад самок рыб [Overturf, Gaylord, 2009; Немова и др., 2016]. Потребность в пластическом материале для биосинтезов у рыб в процессе нереста сопровождается так называемым «нерестовым истощением», связанным с интенсификацией протеолитических и липолитических процессов, прежде всего в мышечной ткани. Известно, что если в начале нерестового периода основные затраты на обеспечение энергией рыб идут за счет липидов, то в конце нереста немаловажная функция отводится белкам [Overturf, Gaylord, 2009].

Сравнительно высокая активность катепсинов B и D в жабрах колюшки из всех исследуемых биотопов (за исключением колюшки, отловленной в мае из лагуны Сухая), скорее всего, объясняется тем, что особи, пришедшие на нерестилища, сталкиваются с необходимостью адаптации к новой среде обитания, которая характеризуется специфической соленостью, температурой, трофикой, отличной от таковой в местообитаниях, в которых они нагуливались. При этом следует заметить, что жабры являются одним из основных органов осморегуляции как у стеногалинных, так и у эвригалинных рыб, к которым относится колюшка трехиглая [Матей, 1996; Виноградов, 2000]. Сравнительно низкая активность катепсина B в органах колюшки, отловленной в мае из лагуны Сухая (в мышцах, печени и гонадах – в 12 раз, в жабрах – в 4 раза ниже по сравнению с колюшкой из губы Сельдяная), может быть связана не только с температурой и трофикой,

но и с соленостью (15 ‰ в лагуне Сухая против 21 и 23 ‰ в других биотопах). Известно, что проницаемость жаберного эпителия при понижении солености снижается, и это приводит к уменьшению потока ионов в организм и активации ионов транспортных систем [Виноградов, 2000]. Аналогичные данные об изменении активности катепсина В были получены при исследовании влияния солености и кислотности среды на активность ферментов осморегуляции и лизосомальных протеиназ в органах стерляди [Крупнова и др., 2009]. Что касается влияния температуры биотопа, то этот фактор, скорее всего, не оказывает значительного воздействия на активность лизосомальных протеиназ колюшки. Об этом говорят и сравнительно небольшие различия в уровне активности катепсинов у рыб из Сельдяной бухты и пролива Сухая Салма (разница между температурой в начале и в конце нереста 5 и 10 °С соответственно).

Таким образом, приведенные в работе данные об изменении активности катепсинов В и D в органах колюшки свидетельствуют, что, скорее всего, ведущим фактором, влияющим на активность лизосомальных протеиназ и, соответственно, на гидролиз белков у колюшки в нерестовый период, являются физиологические изменения в организме рыб, сопровождающие готовность к выметыванию половых продуктов и последующему оплодотворению. При этом нельзя исключать и влияния условий, складывающихся на нерестилищах (биотопах), прежде всего трофических и в меньшей степени таких факторов, как соленость и температура. Ранее было высказано положение, что по гидрологическим и трофическим характеристикам губа Сельдяная является наиболее оптимальным биотопом для нереста колюшки [Лайус и др., 2013]. Данные, полученные в исследовании активности ферментов лизосомального протеолиза у колюшки трехиглой из разных нерестилищ Белого моря, частично это подтверждают. Несмотря на то что изменения активности катепсинов в органах колюшки из разных биотопов в период нереста носят разнонаправленный характер, можно предположить их синергическое действие во внутрилизосомальном протеолизе.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (тема «Биохимические механизмы, определяющие сходство и различия в развитии адаптаций у гидробионтов морских и пресноводных экосистем»).

Литература

- Виноградов Г. А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. М.: Наука, 2000. 216 с.
- Дин Р. Процессы распада в клетке. М.: Мир, 1981. 120 с.
- Ершов П. Н. О плодовитости трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 Кандалакшского залива Белого моря // Вестн. СПбГУ. 2011. Сер. 3. Вып. 4. С. 19–24.
- Зюганов В. В. Семейство колюшковых (*Gasterosteidae*) мировой фауны // Фауна СССР. Рыбы. Л.: Наука, 1991. Т. 5, вып. 1. 266 с.
- Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных. Петрозаводск: ПетрГУ, 2007. 76 с.
- Крупнова М. Ю., Кяйвяряйнен Е. И., Борвинская Е. В., Немова Н. Н., Серпунин Г. Г. Влияние солености и кислотности среды на активность ферментов осморегуляции и протеолиза молоди стерляди (*Acipenser ruthenus* L.) // Известия КГТУ. 2009. № 15. С. 18–23.
- Крупнова М. Ю., Вдовиченко Е. А., Высоцкая Р. У., Ефремов Д. А., Веселов А. Е., Немова Н. Н. Активность лизосомальных гидролаз (протеиназ и нуклеаз) у разновозрастной молоди лосося (*Salmo salar* L.) из р. Индера // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 11. С. 39–48. doi: 10.17076/eb449
- Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Шатских Е. В., Иванов М. В. «Волны жизни» беломорской колюшки // Природа. 2013. № 4(1172). С. 43–52.
- Лысенко Л. А., Немова Н. Н., Канцерова Н. П. Протеолитическая регуляция биологических процессов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. 482 с.
- Матей В. Е. Жабры пресноводных костистых рыб. Морфофункциональная организация, адаптация, эволюция. СПб.: Наука, 1996. 204 с.
- Немова Н. Н. Внутриклеточные протеолитические ферменты у рыб. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1996. 104 с.
- Немова Н. Н., Крупнова М. Ю., Мурзина С. А. Активность лизосомальных протеиназ (катепсинов В и D) в органах сельди *Clupea pallasimaris albi* Berg (*Clupeidae*) из разных заливов Белого моря // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 6. С. 74–80. doi: 10.17076/eb349
- Пономарев С. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб прибрежных экосистем Кандалакшского залива Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 25 с.
- Barrett A. J., Heath M. Lysosomal enzymes // 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.
- Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, abundance // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17(3). P. 301–315.

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.

Overturf K., Gaylord T. G. Determination of relative protein degradation activity at different life stages in rain-

bow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Comp. Biochem. Physiol. B.* 2009. Vol. 152. P. 150–160.

Поступила в редакцию 26.06.2018

References

Din R. Protsessy raspada v kletke [Cellular degradative processes]. Moscow: Mir, 1981. 120 p.

Ershov P. N. O plodovitosti trekhigloi kolyushki *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 Kandalakshskogo zaliva Belogo morya [On fecundity of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 of the Kandalaksha Gulf of the White Sea]. *Vestn. SPbGU* [Vestnik St. Petersburg Univ.]. 2011. Vol. 3, iss. 4. P. 19–24.

Korosov A. V., Gorbach V. V. Komp'yuternaya obrabotka biologicheskikh dannykh [Computer processing of biological data]. Petrozavodsk: PetrGU, 2007. 76 p.

Krupnova M. Yu., Kyaiyaryainen E. I., Borvinskaya E. V., Nemova N. N., Serpunin G. G. Vliyanie solenosti i kislotnosti sredy na aktivnost' fermentov osmoregulyatsii i proteoliza molodi sterlyadi (*Acipenser ruthenus* L.) [Influence of salinity and acidity of environment on activity of osmoregulation and proteolyses enzymes of young fish sterlets (*Acipenser ruthenus* L.)]. *Izvestiya KGTU* [Proceed. KSTU]. 2009. No. 15. P. 18–23.

Krupnova M. Yu., Vdovichenko E. A., Vysotskaya R. U., Efremov D. A., Veselov A. E., Nemova N. N. Aktivnost' lizosomal'nykh gidrolaz (proteinaz i nukleaz) u raznovozrastnoi molodi lososya (*Salmo salar* L.) iz r. Indera [The activity of lysosomal hydrolases (proteases and nucleases) in salmon (*Salmo salar* L.) juveniles of different age categories from the Indera River]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KaRC RAS]. 2016. No. 11. P. 39–48. doi: 10.17076/eb449

Laius D. L., Ivanova T. S., Shatskikh E. V., Ivanov M. V. "Volny zhizni" belomorskoj kolyushki ["Waves of Life" of the White Sea stickleback]. *Priroda* [Nature]. 2013. No. 4(1172). P. 43–52.

Lysenko L. A., Nemova N. N., Kantserova N. P. Proteoliticheskaya regulyatsiya biologicheskikh protsessov [Proteolytic regulation of biological processes]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2011. 482 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.

Nemova N. N. Vnutrikletochnye proteoliticheskie fermenty u ryb [Intracellular proteolytic enzymes of fish]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1996. 104 p.

Nemova N. N., Krupnova M. Yu., Murzina S. A. Aktivnost' lizosomal'nykh proteinaz (katepsinov B i D) v organakh sel'di *Clupea pallasimaris albi* Berg (Clupeidae) iz raznykh zalivov Belogo morya [Activities of lysosomal proteases (cathepsins B and D) in tissues of the Ehte Sea herring, *Clupea pallasimaris albi* Berg (Clupeidae), inhabiting different bays of the White Sea]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2016. No. 6. P. 74–80. doi: 10.17076/eb349

Ponomarev S. A. Pitanie i pishchevye vzaimootnosheniya ryb pribrezhnykh ekosistem Kandalakshskogo zaliva Belogo morya [Feeding and feeding relationships of fish of the coastal ecosystem of the Kandalaksha Gulf in the White Sea]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 2004. 25 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.

Zyuganov V. V. Semeistvo kolyushkovykh (Gasterosteidae) mirovoi fauny [The Gasterosteidae family in the world fauna]. *Fauna SSSR. Ryby* [Fauna of the USSR. Fish]. Leningrad: Nauka, 1991. Vol. 5, no. 1. 266 p.

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.

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

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.

Overturf K., Gaylord T. G. Determination of relative protein degradation activity at different life stages in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Comp. Biochem. Physiol. B.* 2009. Vol. 152. P. 150–160.

Received June 26, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Крупнова Марина Юрьевна

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: mukrupnova@rambler.ru

Иванова Татьяна Сослановна

научный сотрудник кафедры ихтиологии и гидробиологии
Санкт-Петербургский государственный университет
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199034
эл. почта: tut2000@gmail.com
тел.: +79312911042, (812) 3213279

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
тел.: (8142) 783615

CONTRIBUTORS:

Krupnova, Marina

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

Ivanova, Tatyana

St. Petersburg State University
29 16th Line Vasilievsky Island, 199034 St. Petersburg, Russia
e-mail: tut2000@gmail.com
tel.: +79312911042, (812) 3213279

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