

УДК 576.311.344:597.5 (268.46)

АКТИВНОСТЬ ЛИЗОСОМАЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ В ОРГАНАХ КОЛЮШКИ ТРЕХИГЛОЙ ИЗ РАЗНЫХ БИОТОПОВ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ В ПЕРИОД НЕРЕСТА

Р. У. Высоцкая¹, Е. А. Буэй¹, Д. Л. Лайус²

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

² Санкт-Петербургский государственный университет, Россия

Приведены результаты изучения активности лизосомальных ферментов в разных органах (печень, жабры, мышцы, гонады) половозрелых особей трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. в начале и конце нерестового периода. Рыбы для исследований были отловлены на трех нерестилищах в Кандалакшском заливе Белого моря, отличавшихся температурным режимом, соленостью, интенсивностью водообмена, водной растительностью и другими параметрами. В пробах определяли активность пяти кислых гидролаз (кислой фосфатазы, РНКазы, ДНКазы, β -галактозидазы, β -глюкуронидазы). Показано, что в течение нерестового периода рыбы находились в состоянии высокого метаболического напряжения, о чем свидетельствует повышение активности кислой фосфатазы и гликозидаз в печени и особенно – значительное возрастание уровня практически всех изученных ферментов в скелетной мускулатуре самцов и самок колюшки из всех биотопов к концу нерестового периода. Это позволяет сделать вывод о мощном воздействии эндогенных факторов (половых стероидных и других гормонов) на метаболизм рыб. Лизосомальные ферменты, осуществляя гидролиз внутриклеточных резервов и менее необходимых в данный момент компонентов, обеспечивают организм важными энергетическими и пластическими материалами. С участием ферментов лизосом происходит поступление веществ из внутренних органов в гонады для их созревания у рыб, позже подошедших на нерестилища, а также компенсируется недостаточное поступление экзогенных питательных веществ, особенно у самцов колюшки, занятых в конце нереста заботой о потомстве. Повышенный уровень активности кислых гидролаз в гонадах самок, видимо, связан с резорбцией невыметанной икры и регенерацией тканей гонад. В жабрах, в отличие от других органов, к концу нерестового периода отмечено угнетение активности гликозидаз и активация РНКазы даже на нерестилище с самыми благоприятными условиями (губа Сельдяная), что, скорее всего, объясняется резким изменением солености в данной акватории за время нереста. В целом реакция лизосомальных гидролаз на экологические флуктуации в разных биотопах была менее выражена по сравнению с влиянием эндогенных факторов, связанных с нерестом.

К л ю ч е в ы е с л о в а: трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* L.; кислые гидролазы; нерестовый период; условия среды; Белое море.

R. U. Vysotskaya, E. A. Buoy, D. L. Lajus. THE ACTIVITY OF LYSOSOMAL ENZYMES IN ORGANS OF THREESPINE STICKLEBACK FROM DIFFERENT HABITATS IN THE GULF OF KANDALAKSHA, WHITE SEA, DURING THE SPAWNING PERIOD

The results of studies on the activity of lysosomal enzymes in different organs (liver, gills, muscles, gonads) of mature threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. at the beginning and in the end of the spawning period are reported. Fish were captured from three spawning grounds in the Gulf of Kandalaksha, White Sea, which differed in temperature, salinity, retention time, aquatic vegetation and other parameters. The samples were analyzed for the activity of five acid hydrolases (acid phosphatase, RNase, DNase, β -galactosidase, β -glucuronidase). During the spawning period, fish were shown to be in a state of high metabolic stress, as evidenced by an increase in acid phosphatase and glycosidase activity in the liver and especially a significant increase in the level of almost all the studied enzymes in the skeletal muscles of stickleback males and females from all habitats by the end of spawning. We are thus driven to the conclusion about a powerful effect of endogenous factors (sex steroid and other hormones) on fish metabolism. As they hydrolyze intracellular reserves and the components which are less necessary at the moment, lysosomal enzymes provide the body with important energetic and constructive materials. Lysosomal enzymes take part in the transport of substances from internal organs to gonads to promote their maturation in the fish arriving at spawning grounds later, and help compensate the lack of exogenous nutrients, especially in stickleback males who care for the offspring in the end of the spawning period. The elevated activity of acid hydrolases in gonads of females is apparently associated with the resorption of unspawned eggs and regeneration of gonad tissues. Gills, unlike other organs, featured an inhibition of the activity of glycosidases and activation of RNase by the end of the spawning period even in the spawning ground with the most favorable conditions (Seldyanaya Bay), which is most likely due to a sharp change in salinity in this area over the spawning period. In general, the response of lysosomal hydrolases to environmental fluctuations in different habitats was less pronounced compared with the effect of endogenous factors associated with spawning.

Key words: stickleback *Gasterosteus aculeatus* L.; acid hydrolases; spawning period; environmental conditions; White Sea.

Введение

Колюшка трехиглая *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 (Gasterosteidae) – небольшая, широко распространенная в бассейнах северной части Атлантического и Тихого океанов рыбка [Аннотированный..., 1998]. Представители этого эвригалинного вида встречаются в морях, реках и озерах. По типу жизненного цикла принято различать морскую, проходную и пресноводную формы колюшки. Беломорская колюшка проводит всю жизнь в море, ведет стайный пелагический образ жизни, уходя для нагула и зимовки в открытое море, откуда возвращается большими косяками к прибрежным мелководьям на нерест в конце мая – начале июня [Ивантер, Рыжков, 2004]. Колюшка трехиглая относится к видам, для которых характерна забота о потомстве. Самец строит гнездо на дне, обычно в зарослях морской травы зостеры *Zostera marina*. Самки откладывают икру в гнезда и после нереста остаются на некоторое время на нерестилищах и активно пи-

таются [Демчук и др., 2018]. Самец после оплодотворения икринок меняет поведение на более агрессивное, защищает гнездо от других рыб, в основном от других самцов и самок своего вида, активно аэрирует кладку движениями плавников, убирает неоплодотворенные и погибшие икринки. Вылупившиеся через 1–2 недели личинки некоторое время остаются возле гнезда под охраной самца [Ивантер, Рыжков, 2004]. Подрастающая молодь колюшки обитает в зарослях зостеры до осени, затем откочевывает в открытое море [Rybikina et al., 2017]. Численность колюшки в Белом море подвержена значительным колебаниям [Лайус и др., 2013а]. В первой половине прошлого века были зафиксированы огромные стаи этой рыбы, затем ее численность резко снизилась, что связывают с гибелью в 60-е годы XX века травы зостеры [Бергер, 2007; Иванова, Лайус, 2008]. С конца 1990-х годов вслед за восстановлением зарослей зостеры наблюдается и возрастание обилия колюшки, численность которой к настоящему времени близка к историческому мак-

симуму [Лайус и др., 2013а; Bakhvalova et al., 2016]. Высказывается также предположение, что увеличение численности колюшки может быть связано с потеплением в регионе [Иванова, Лайус, 2008]. Установлено, что из больших заливов Белого моря максимальное количество колюшки (более 76 %) концентрируется в Кандалакшском заливе [Лайус и др., 2013б]. Промыслового значения трехиглая колюшка не имеет, однако, являясь в настоящий момент самым многочисленным видом в беломорском ихтиоценозе, она занимает ключевое положение в экосистемах моря [Ivanova et al., 2016]. Трехиглая колюшка – один из самых распространенных пищевых объектов для многих хищных рыб, среди которых такие важные промысловые виды, как сельдь *Clupea pallasii marisalbi*, треска *Gadus morhua*, навага *Eleginus nawaga*, и других рыб [Bakhvalova et al., 2016], а также некоторых видов птиц. Спектр питания самой колюшки довольно широк: от зоопланктона и бентоса до имаго насекомых, икры и молоди рыб, в том числе своего вида [Ивантер, Рыжков, 2004; Demchuk et al., 2015; Rybkina et al., 2016, Демчук и др., 2018]. Сказанным определяется роль трехиглой колюшки как связующего звена между разными трофическими уровнями в экосистемах разных заливов моря. Помимо этого, колюшка, совершающая миграции в разные районы моря, играет роль переносчика вещества и энергии из прибрежных экосистем в открытое море [Бергер, 2007].

В ходе жизненного цикла колюшка, как и другие водные организмы, испытывает влияние множества абиотических и биотических факторов (температура, освещенность, минеральный и газовый состав среды, характер грунтов и течений, наличие пищевых объектов, хищники и др.), к изменению которых организм вынужден постоянно приспосабливаться [Озернюк, 2003]. В адаптивных реакциях к воздействию экзогенных и эндогенных факторов важная роль принадлежит лизосомам – особым внутриклеточным органеллам, в которых сосредоточено более 70 гидролитических ферментов, активных в кислых условиях [Высоцкая, Немова, 2008]. Сведений о механизмах биохимических адаптаций трехиглой колюшки Белого моря к различным факторам в такой ответственный период, как размножение, определяющий состояние популяции важнейшего для беломорских экосистем вида, совершенно недостаточно [Лысенко и др., 2018; Мурзина и др., 2018; Чурова и др., 2018].

Учитывая сказанное, целью настоящей работы являлось исследование активности ли-

зосомальных ферментов в органах колюшки трехиглой *G. aculeatus* из разных биотопов Кандалакшского залива в период нереста.

Материалы и методы

В исследовании использовали половозрелых особей колюшки трехиглой *Gasterosteus aculeatus* L. обоего пола, отловленных в начале (29–30 мая 2016 г.) и конце (7–9 июля 2016 г.) нерестового периода. Рыбу отлавливали с помощью равнокрылого малькового невода длиной 7,5 м и высотой 1,5 м, который заводили в прибрежной полосе на расстояние 30 м от берега. Коэффициент уловистости невода принимали за 0,6 [Ivanova et al., 2016]. Отбор проб для исследований осуществляли на трех станциях, местоположение и ряд характеристик которых приведены в таблице 1.

Губа Сельдяная считается одним из наиболее продуктивных нерестилищ [Демчук и др., 2018; Доргам и др., 2018]. Она представляет собой залив треугольной формы с широким выходом и интенсивным водообменом. Вершина мелководная с небольшим пресноводным стоком, максимальная глубина составляет 8 м. Дно на литорали каменистое, на глубинах – илистое. В заливе очень густые заросли морской травы зостеры *Z. marina*.

Лагуна Колюшковая – это полузамкнутая акватория, связанная с морем через мелководный пролив, который временами может пересыхать. Максимальная глубина составляет 4 м. Водообмен с морем слабый. Площадь мелководий составляет до половины акватории. Хорошо прогревается летом, поэтому вода в лагуне, как правило, на 2 °С выше, чем в прилегающей морской акватории [Демчук и др., 2018]. Дно илистое, местами очень топкое. Зостеры несколько меньше, чем в Сельдяной губе, много нитчатых водорослей. Лагуна также весьма привлекательна для колюшки в качестве нерестилища.

Пролив Сухая Салма – типичный для Кандалакшского залива илисто-песчаный прибрежный биотоп. Это открытая акватория с интенсивными приливно-отливными течениями, из-за чего вода в проливе слабее прогревается, чем на первых двух нерестилищах. На литорали дно каменистое, глубже – песчаное. Водная растительность в проливе представлена фукоидами на каменистой литорали и разреженными зарослями зостеры в мелководной части. Численность колюшки, приходящей на это нерестилище, в несколько раз меньше, чем в Сельдяной губе и лагуне Колюшковой [Доргам и др., 2018].

Таблица 1. Характеристика мест отбора проб трехиглой колюшки *G. aculeatus* в Кандалакшском заливе Белого моря

Table 1. Characteristics of the sampling places of the threespine stickleback *G. aculeatus* in the Gulf of Kandalaksha of the White Sea

Географические координаты Geographical coordinates	Дата отбора проб Date of sampling	Температура, °С Temperature, °C	Соленость, ‰ Salinity, ‰
Пролив Сухая Салма Sukhaya Salma Strait 66°31'16.96"N, 33°64'73.70"E	28.05.2016	12	16
	08.07.2016	20	19
Сельдяная губа Seldyanaya Inlet 66°33'80.66"N, 33°62'25.16"E	29.05.2016	15	12
	07.07.2016	20	24
Колюшковая лагуна Kolyushkovaya Lagoon 66°31'32.62"N, 33°64'59.53"E	30.05.2016	16	15
	09.07.2016	22	20

Рыбы, взятые для исследований на разных нерестилищах, между собой не различались по размерно-массовым характеристикам. Достоверные отличия отмечены между самцами и самками, а также между рыбами на разных этапах нерестового периода. В среднем для анализов были взяты перед нерестом самцы массой $2,87 \pm 0,12$ г и длиной $5,96 \pm 0,12$ см, самки массой $3,83 \pm 0,35$ г и длиной $6,27 \pm 0,09$ см. После нереста эти показатели у самцов составляли $2,5 \pm 0,11$ г и $5,83 \pm 0,09$ см, у самок – $3,17 \pm 0,18$ г и $6,33 \pm 0,18$ см соответственно. Уменьшение массы рыб после нереста связано с выметыванием половых продуктов и высокими энергетическими затратами в нерестовый период [Доргам и др., 2018].

Проведение аналитических работ осуществляли с использованием приборов ЦКП Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук». Для биохимического анализа использовали печень, жабры, мышцы и гонады самок рыб. Навески тканей гомогенизировали в 0,25 М растворе сахарозы, содержащем 0,001 М ЭДТА и 0,1 % неионного детергента тритона X-100, разрушающего внутриклеточные мембраны и высвобождающего содержащиеся в лизосомах ферменты. Гомогенаты осветляли центрифугированием при 10 000 g на центрифуге с охлаждением Allegra 64R (Beckman Coulter, США). В надосадочной жидкости определяли активность 5 ферментов (кислой фосфатазы, ДНКазы, РНКазы, β -галактозидазы, β -глюкуронидазы) и содержание белка.

Активность кислой фосфатазы (КФ 3.1.3.2) определяли по методу Баррета и Хита [1980], используя в качестве субстрата β -глицерофосфат натрия на ацетатном бу-

фере, pH 4,8. Активность фермента выражали в микрограммах неорганического фосфора (P_{in}), образующегося в результате реакции, количество которого рассчитывали после реакции с хромогенным реактивом [Kahovcova, Odavic, 1969].

Активность кислых нуклеаз – ДНКазы (КФ 3.1.4.6) и РНКазы (КФ 3.1.4.23) – определяли методами Покровского, Арчакова [1968] и Левицкого с соавторами [1973] соответственно. Субстратами служили 0,1%-е растворы дезоксирибонуклеиновой кислоты (pH 5) и рибонуклеиновой кислоты (pH 5,2) в ацетатном буфере. Количество низкомолекулярных фрагментов нуклеиновых кислот, образующихся при их гидролизе нуклеазами, определяли спектрофотометрически при 260 нм. Активность ферментов выражали в условных единицах ΔD_{260} .

Активность β -галактозидазы (КФ 3.2.1.23) и β -глюкуронидазы (КФ 3.2.1.31) определяли методами, предложенными Барретом и Хитом [1980]. В качестве субстратов использовали *пара*-нитрофенил- β , D-галактопиранозид (pH 4) и *пара*-нитрофенил- β , D-глюкуронид (pH 5) в цитратном буфере соответственно. Активность гликозидаз выражали в микромолях *пара*-нитрофенола, образующегося в ходе реакции. Расчет проводили на мг белка, содержание которого в пробах определяли по методу Лоури.

Полученные данные обработаны общепринятыми методами вариационной статистики и представлены в виде средних значений и их ошибок. Сравнение биохимических показателей в группах исследованных рыб проводили с применением непараметрического критерия U Вилкоксона – Манна – Уитни [Гублер, Генкин, 1969]. Различия считали достоверными при $p \leq 0.05$.

Таблица 2. Активность лизосомальных ферментов в печени колюшки трехиглой *G. aculeatus* из разных биотопов в период нереста (n=5–7)

Table 2. The activity of lysosomal enzymes in the liver of the threespine stickleback *G. aculeatus* from different biotopes during the spawning period (n=5–7)

Стадия нерестового периода Spawning period stage	Сухая Салма Sukhaya Salma Strait		Сельдяная губа Seldyanaya Inlet		Колюшковая лагуна Kolyushkovaya Lagoon	
	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females
Кислая фосфатаза, мкг P _{in} /мг белка Acid phosphatases, μg P _{in} /mg protein						
Начало Beginning	7,47 ± 1,45 ^{6b}	11,38 ± 1,46	14,55 ± 0,64	10,95 ± 0,76	11,81 ± 0,59 ⁶	8,81 ± 0,89
Конец End	12,07 ± 0,86 ^{ab}	13,18 ± 0,94 ^b	8,49 ± 1,30 ^a	11,64 ± 1,20 ^b	19,16 ± 0,81 ^{a6}	21,16 ± 4,31 ^a
РНКаза, Δ D ₂₆₀ /мг белка RNase, Δ D ₂₆₀ /mg protein						
Начало Beginning	0,952 ± 0,05 ⁵	0,563 ± 0,04	0,692 ± 0,10	0,510 ± 0,04	1,082 ± 0,06	0,546 ± 0,06
Конец End	0,572 ± 0,02 ^{a6b}	0,640 ± 0,05	0,828 ± 0,07	0,700 ± 0,04 ^a	0,890 ± 0,07	0,748 ± 0,14
ДНКаза, Δ D ₂₆₀ /мг белка DNase, Δ D ₂₆₀ /mg protein						
Начало Beginning	0,276 ± 0,01 ^b	0,363 ± 0,03	0,320 ± 0,03	0,375 ± 0,05	0,314 ± 0,01	0,213 ± 0,02 ⁶
Конец End	0,278 ± 0,00 ^b	0,247 ± 0,02 ^a	0,280 ± 0,02	0,280 ± 0,01 ^a	0,318 ± 0,02	0,295 ± 0,03 ^a
В-галактозидаза, мкмоль пара-нитрофенола / мг белка B-galactosidase, μMol para-nitrophenol / mg protein						
Начало Beginning	0,104 ± 0,004 ^a	0,072 ± 0,007 ^{6b}	0,15 ± 0,01	0,054 ± 0,004	0,132 ± 0,008	0,044 ± 0,004
Конец End	0,145 ± 0,002 ^{a6b}	0,119 ± 0,01 ^{a6}	0,128 ± 0,01	0,094 ± 0,012	0,14 ± 0,01	0,154 ± 0,03 ^{a6}
В-глюкуронидаза, мкмоль пара-нитрофенола / мг белка B-glucuronidase, μMol para-nitrophenol / mg protein						
Начало Beginning	0,339 ± 0,01 ^{6b}	0,15 ± 0,02 ⁶	0,434 ± 0,03	0,096 ± 0,006	0,242 ± 0,034	0,116 ± 0,016
Конец End	0,512 ± 0,01 ^{a6b}	0,35 ± 0,07 ^a	0,360 ± 0,02	0,306 ± 0,018 ^a	0,356 ± 0,004 ^a	0,306 ± 0,054 ^a

Примечание. Здесь и далее: ^a – различия достоверны между рыбами того же пола в начале и конце нереста, ⁶ – различия достоверны по сравнению с рыбами из Сельдяной губы, ^b – различия достоверны по сравнению с рыбами из Колюшковой лагуны.

Note. Here and hereinafter: ^a – the differences are significant between fish of the same sex at the beginning and end of spawning, ⁶ – the differences are significant in comparison with the fish from Seldyanaya Inlet, ^b – the differences are significant in comparison with the fish from Kolyushkovaya Lagoon.

Результаты

Исследования показали значительные различия в активности изученных ферментов у самцов и самок колюшки на разных этапах нерестового периода и из разных биотопов. При этом отмечено как повышение, так и снижение активности отдельных ферментов. Так, в печени к концу нереста происходило повышение активности кислой фосфатазы, β-галактозидазы и практически во всех сравниваемых вариантах – β-глюкуронидазы (табл. 2). Достоверно снижалась активность ДНКазы в печени отнерестившихся самок из Сельдяной губы.

В печени самок из Колюшковой лагуны в конце нерестового периода активность всех изученных ферментов была более высокой, чем в его начале. В жабрах рыб, напротив, к концу нереста отмечено снижение активности кислой фосфатазы, ДНКазы и обеих гликозидаз (табл. 3).

При сравнении особей из разных биотопов можно отметить угнетение РНКазы у рыб из Сухой Салмы, в отличие от аналогичных показателей у рыб из Сельдяной губы и Колюшковой лагуны. На этом фоне выделяется значительно более высокий уровень активности β-глюкуронидазы в жабрах отнерестившихся самцов из Колюшковой лагуны.

Таблица 3. Активность лизосомальных ферментов в жабрах колюшки трехиглой *G. aculeatus* из разных биотопов в период нереста (n=5–7)

Table 3. The activity of lysosomal enzymes in the gills of the threespine stickleback *G. aculeatus* from different biotopes during the spawning period (n=5–7)

Стадия нерестового периода Spawning stage	Сухая Салма Sukhaya Salma Strait		Сельдяная губа Seldyanaya Inlet		Колюшковая лагуна Kolyushkovaya Lagoon	
	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females
Кислая фосфатаза, мкг P _{in} /мг белка Acid phosphatases, μg P _{in} /mg protein						
Начало Beginning	5,86 ± 0,73	4,99 ± 0,01 ^{6b}	7,46 ± 0,32	8,79 ± 0,90 ^b	5,31 ± 0,11	6,09 ± 0,17
Конец End	4,85 ± 0,29 ⁶	3,83 ± 0,54 ^a	3,59 ± 0,59 ^a	3,84 ± 0,60 ^a	5,06 ± 0,43	3,59 ± 0,57 ^a
РНКаза, Δ D ₂₆₀ /мг белка RNase, Δ D ₂₆₀ /mg protein						
Начало Beginning	0,360 ± 0,04 ^a	0,348 ± 0,009	0,468 ± 0,05	0,478 ± 0,07	0,645 ± 0,08	0,346 ± 0,003
Конец End	0,367 ± 0,03 ^{6b}	0,340 ± 0,04 ⁶	0,735 ± 0,12	0,607 ± 0,07	0,720 ± 0,08	0,514 ± 0,07
ДНКаза, Δ D ₂₆₀ /мг белка DNase, Δ D ₂₆₀ /mg protein						
Начало Beginning	0,378 ± 0,02 ⁶	0,338 ± 0,003 ^{6b}	0,593 ± 0,04	0,690 ± 0,08 ^b	0,360 ± 0,03	0,272 ± 0,01
Конец End	0,262 ± 0,03 ^a	0,216 ± 0,003 ^a	0,268 ± 0,01 ^a	0,293 ± 0,04 ^a	0,428 ± 0,08	0,216 ± 0,04
В-галактозидаза, мкМоль пара-нитрофенола / мг белка B-galactosidase, μMol para-nitrophenol / mg protein						
Начало Beginning	0,089 ± 0,005	0,076 ± 0,002 ⁶	0,118 ± 0,012	0,098 ± 0,006 ^b	0,086 ± 0,006	0,068 ± 0,004
Конец End	0,078 ± 0,010	0,066 ± 0,003	0,062 ± 0,010 ^a	0,060 ± 0,012 ^a	0,068 ± 0,002 ^a	0,100 ± 0,014
В-глюкуронидаза, мкМоль пара-нитрофенола / мг белка B-glucuronidase, μMol para-nitrophenol / mg protein						
Начало Beginning	0,136 ± 0,008 ^{6b}	0,144 ± 0,008 ⁶	0,214 ± 0,012	0,256 ± 0,01 ^b	0,224 ± 0,014	0,114 ± 0,016
Конец End	0,150 ± 0,01 ^{6b}	0,142 ± 0,022	0,126 ± 0,002 ^a	0,148 ± 0,014 ^a	0,584 ± 0,06 ^a	0,118 ± 0,018

Наиболее значимыми были изменения активности лизосомальных ферментов в скелетных мышцах рыб. При этом к концу нерестового периода активность практически всех кислых гидролаз значительно превышала уровень этих ферментов в начале нереста (табл. 4). Особенно заметно возрастал уровень активности РНКазы у самцов и самок колюшки из Колюшковой лагуны и Сельдяной губы.

В гонадах самок колюшки в ходе нереста отмечено снижение активности кислой фосфатазы и достоверное повышение активности β-глюкуронидазы у рыб из всех биотопов (табл. 5).

Обсуждение

Все этапы жизненного цикла рыб происходят под влиянием комплекса внешних и внутренних факторов. Сезонные циклы роста,

размножения, миграций тесно связаны с воздействием таких факторов, как температура, освещенность, продолжительность светового дня, соленость и другие. Под их влиянием через посредство нейрогуморальной и эндокринной систем включаются механизмы, вызывающие изменения морфологических признаков, физиолого-биохимических показателей и поведенческих реакций [Аминева, Яржомбек, 1984]. Под влиянием гормонов в нерестовый период у самцов колюшки трехиглой изменяется окраска тела: их брюшко становится красным, а глаза голубыми, при этом самки сохраняют серовато-зеленоватую окраску [Лайус и др., 2013а]. При исследованиях, выполненных на колюшке, взятой на тех же нерестилищах и одновременно с нашими пробами, было продемонстрировано, что конкуренция за гнездовые территории в нерестовый период, трата энергоресурсов, миграции приводят к слож-

Таблица 4. Активность лизосомальных ферментов в скелетных мышцах колюшки трехиглой *G. aculeatus* из разных биотопов в период нереста (n=5–7)

Table 4. The activity of lysosomal enzymes in skeletal muscle of the threespine stickleback *G. aculeatus* from different biotopes during the spawning period (n=5–7)

Стадия нерестового периода Spawning stage	Сухая Салма Sukhaya Salma Strait		Сельдяная губа Seldyanaya Inlet		Колюшковая лагуна Kolyushkovaya Lagoon	
	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females
Кислая фосфатаза, мкг P _{in} /мг белка Acid phosphatases, μg P _{in} /mg protein						
Начало Beginning	5,01 ± 0,29	5,25 ± 1,12	5,90 ± 0,75	7,59 ± 0,27	4,66 ± 0,30	5,02 ± 0,22 ^б
Конец End	8,41 ± 1,48 ^а	7,66 ± 1,23	7,16 ± 0,41	6,20 ± 0,50 ^а	5,49 ± 0,62 ^б	8,21 ± 0,55 ^{а^б}
РНКаза, Δ D ₂₆₀ /мг белка RNase, Δ D ₂₆₀ /mg protein						
Начало Beginning	0,634 ± 0,04 ^{б^а}	0,557 ± 0,06 ^{б^б}	0,270 ± 0,04	0,317 ± 0,01	0,107 ± 0,01	0,518 ± 0,02 ^б
Конец End	0,620 ± 0,08	0,854 ± 0,12 ^{а^б}	0,720 ± 0,05 ^а	0,596 ± 0,11 ^а	0,901 ± 0,12 ^а	1,294 ± 0,14 ^{а^б}
ДНКаза, Δ D ₂₆₀ /мг белка DNase, Δ D ₂₆₀ /mg protein						
Начало Beginning	0,341 ± 0,03	0,418 ± 0,07 ^б	0,404 ± 0,05	0,686 ± 0,07	0,307 ± 0,02	0,353 ± 0,02 ^б
Конец End	0,405 ± 0,04	0,478 ± 0,06	0,536 ± 0,05 ^а	0,427 ± 0,05 ^а	0,421 ± 0,04 ^а	0,474 ± 0,03 ^а
В-галактозидаза, мкМоль пара-нитрофенола / мг белка B-galactosidase, μMol para-nitrophenol / mg protein						
Начало Beginning	0,022 ± 0,002	0,024 ± 0,004	0,034 ± 0,006	0,032 ± 0,01	0,018 ± 0,002	0,022 ± 0,002
Конец End	0,030 ± 0,004	0,046 ± 0,008 ^а	0,046 ± 0,008	0,032 ± 0,01	0,034 ± 0,006 ^а	0,06 ± 0,002 ^{а^б}
В-глюкуронидаза, мкМоль пара-нитрофенола / мг белка B-glucuronidase, μMol para-nitrophenol / mg protein						
Начало Beginning	0,020 ± 0,002	0,033 ± 0,004	0,030 ± 0,006	0,040 ± 0,004	0,020 ± 0,002	0,040 ± 0,002
Конец End	0,045 ± 0,006 ^а	0,079 ± 0,01 ^{а^б}	0,052 ± 0,004 ^а	0,040 ± 0,006	0,036 ± 0,004 ^{а^б}	0,050 ± 0,004

ной картине изменчивости морфологических признаков рыб на разных этапах нереста [Доргам и др., 2018]. Нерестовый период сопровождается также серьезными преобразованиями внутриклеточного метаболизма. Выявленные в нашем исследовании значительные изменения активности кислых гидролаз свидетельствуют об активном участии лизосом в этих преобразованиях. В конце нерестового периода в печени колюшки отмечен высокий уровень активности фермента-маркера лизосом – кислой фосфатазы. Это позволяет говорить об интенсивном синтезе лизосомальных гидролаз, которые направляются в другие органы и осуществляют реакции, связанные с обеспечением организма необходимыми ему в данный момент пластическими и энергетическими материалами, а также веществами, участвующими в регуляции метаболизма и поддержании гомеостаза. В частности, к концу нерестового периода

в печени самцов и самок достоверно возрастает уровень β-галактозидазы – фермента, участвующего в метаболизме галактозосодержащих гликолипидов и гликопротеинов, осуществляющих регуляцию многих путей обмена, процессов межклеточного взаимодействия, клеточной дифференцировки, рецепторную и другие важные функции [Winchester, 2005].

Ранее нами было показано активное участие лизосомальных ферментов в формировании ооцитов и спермиев рыб, главным образом за счет питательных веществ, поступающих из внутренних органов [Высоцкая, Немова, 2008]. Лизосомы играют важную роль в подготовке ооцитов к оплодотворению и в самом процессе слияния гамет [Stinchcombe et al., 2004], так же как и в многочисленных морфогенетических преобразованиях, которые запускаются в яйцеклетке сразу после оплодотворения [Немова, 1996].

Таблица 5. Активность лизосомальных ферментов в гонадах самок колюшки трехиглой *G. aculeatus* из разных биотопов в период нереста (n=5)

Table 5. The activity of lysosomal enzymes in gonads of stickleback females *G. aculeatus* from different biotopes during the spawning period (n=5)

Стадия нерестового периода Spawning stage	Сухая Салма Sukhaya Salma Strait	Сельдяная губа Seldyanaya Inlet	Колюшковая лагуна Kolyushkovaya Lagoon
Кислая фосфатаза, мкг P _{in} /мг белка Acid phosphatases, μg P _{in} /mg protein			
Начало Beginning	5,77 ± 0,48 ^{6b}	4,14 ± 0,32 ^a	11,89 ± 2,15
Конец End	2,99 ± 0,91 ^{a6}	4,67 ± 0,83	3,71 ± 0,44 ^a
РНКаза, Δ D ₂₆₀ /мг белка RNase, Δ D ₂₆₀ /mg protein			
Начало Beginning	0,148 ± 0,04 ⁶	0,381 ± 0,09	0,242 ± 0,06
Конец End	0,202 ± 0,03 ^a	0,459 ± 0,16	0,352 ± 0,06
ДНКаза, Δ D ₂₆₀ /мг белка DNase, Δ D ₂₆₀ /mg protein			
Начало Beginning	0,075 ± 0,005 ⁶	0,147 ± 0,03	0,098 ± 0,01
Конец End	0,111 ± 0,01 ^a	0,150 ± 0,02	0,110 ± 0,04
В-галактозидаза, мкМоль пара-нитрофенола / мг белка B-galactosidase, μMol para-nitrophenol / mg protein			
Начало Beginning	0,024 ± 0,002 ^{6a}	0,038 ± 0,006 ^a	0,058 ± 0,008
Конец End	0,030 ± 0,002 ^a	0,038 ± 0,006	0,034 ± 0,004 ^a
В-глюкуронидаза, мкМоль пара-нитрофенола / мг белка B-glucuronidase, μMol para-nitrophenol / mg protein			
Начало Beginning	0,018 ± 0,001	0,018 ± 0,002	0,018 ± 0,002
Конец End	0,052 ± 0,022 ^a	0,068 ± 0,012 ^a	0,060 ± 0,012 ^a

На более высоком уровне к концу нерестового периода была активность и другой гликозидазы – β-глюкуронидазы. Этот фермент участвует в распаде мукополисахаридов, являющихся важнейшими компонентами соединительной ткани. Фермент может участвовать в резорбции невыметанных половых продуктов, а также в инволюции тканей гонад после нереста. Участием в этих процессах, на наш взгляд, объясняется высокая активность данного фермента, а также нуклеаз в гонадах отнерестившихся самок. Следует отметить, что β-глюкуронидаза, как и другие гликозидазы, кроме реакций гидролиза может катализировать реакции трансгликозилирования, то есть осуществлять перенос остатка глюкуроновой кислоты на другие вещества. В результате данной реакции образуются растворимые конъюгаты и тем самым достигается обезвреживание и выведение из организма многих ксенобиоти-

ков и эндогенных метаболитов. По такому механизму может обезвреживаться, например, избыток катехоламинов (адреналина и норадреналина), повышенный уровень которых можно предположить у колюшки в нерестовый период. В пользу этого свидетельствует агрессивное поведение самцов в борьбе за нерестовые участки, при охране кладки и защите подрастающей молоди.

К концу нерестового периода отмечен высокий уровень активности практически всех лизосомальных ферментов в скелетных мышцах как самцов, так и самок колюшки. Особенно заметным было повышение активности РНКазы и β-глюкуронидазы у рыб на нерестилищах с благоприятными условиями – в Колюшковой лагуне и Сельдяной губе. Наблюдаемое явление может быть объяснено двумя причинами. Во-первых, рыбы подходят на нерест не одновременно. В разгар нереста на нерестилищах

встречались самки, имеющие III стадию зрелости гонад [Лайус и др., 2013б]. Процесс созревания гонад у таких рыб происходил уже на нерестилищах, и такие особи могли оказаться в пробах, взятых на анализ. Как отмечалось выше, при гаметогенезе происходит активная перекачка веществ в гонады из внутренних органов, расщепление резервных компонентов в которых осуществляется лизосомальными ферментами. Во-вторых, во время нереста колюшка менее интенсивно питается, особенно это относится к самцам, которые не могут далеко и надолго отлучаться от гнезда [Демчук и др., 2018]. Энергозатраты во время нереста и в конце нерестового периода значительно возрастают. Было показано, что по окончании нерестового периода у представителей обоих полов колюшки упитанность снижалась, при этом в большей мере у самцов, чем у самок [Демчук и др., 2018]. Недостаточное поступление экзогенных питательных веществ в этой ситуации компенсируется за счет перехода организма на эндогенное питание, в котором основную роль играют лизосомальные ферменты. Подтверждением данного предположения и является установленная в нашем исследовании значительная активизация лизосомальных гидролаз к концу нерестового периода в мышцах самцов из всех биотопов. Последнее обстоятельство свидетельствует об использовании компонентов скелетной мускулатуры в качестве строительного и энергетического материала. Все процессы, происходящие в этот период в организме рыб, находятся под контролем и регулирующим влиянием нейроэндокринной системы. К концу нерестового периода у самцов колюшки трехиглой отмечено снижение уровня андрогенов в плазме крови, происходят изменения в половом поведении: охрана территории и ухаживание за самкой сменяется стадией заботы о потомстве [Рендаков, 2018].

Картина изменения активности лизосомальных гидролаз в ходе нерестового периода в жабрах заметно отличается от таковой в других органах. Снижение активности большинства изученных ферментов (кроме РНКазы) в жабрах в конце нерестового периода во всех биотопах можно связать с повышением солености за этот период. Отметим, что наиболее значительным было изменение солености в самой благоприятной для нереста колюшки акватории – Сельдяной губе (с 12 до 24 ‰). Ранее в исследованиях на моллюсках нами была показана высокая чувствительность нуклеаз к распреснению воды: при снижении солености наблюдалось угнетение их активности [Амелина, 2006]. Активность же гликозидаз, напротив,

угнеталась при более высокой солености [Высоцкая и др., 2005]. Аналогичный результат получен и в данном исследовании на рыбах. При этом наиболее заметные изменения отмечены в жабрах – органе, который первым реагирует на изменения в химическом составе водной среды.

Заключение

Результаты проведенных исследований показали, что в течение нерестового периода в органах трехиглой колюшки происходят существенные органоспецифичные изменения в активности лизосомальных гидролаз, связанные как с адаптациями рыб к меняющимся условиям среды, так и с переменной физиологического состояния самцов и самок, происходящей под влиянием половых стероидов и других гормонов.

Возрастание активности кислой фосфатазы, РНКазы и гликозидаз в печени и особенно в скелетной мускулатуре у рыб из биотопов с благоприятными и менее благоприятными условиями для нереста позволяют сделать вывод о мощном воздействии эндогенных факторов на метаболические преобразования в организме в этот период. Лизосомальные ферменты, осуществляя гидролиз внутриклеточных резервов и менее необходимых в данный момент компонентов, участвуют в обеспечении организма энергетическими и пластическими материалами для поддержания основных процессов жизнедеятельности. При участии лизосомальных гидролаз за счет компонентов внутренних органов происходит созревание гонад у позже подошедших на нерестилища рыб, а также компенсируется недостаточное поступление экзогенных питательных веществ, то есть происходит переключение на эндогенное питание, в котором основную роль играют ферменты лизосом. В конце нерестового периода в гонадах самок колюшки отмечено повышение уровня β -глюкуронидазы и нуклеаз, что можно связать с резорбцией невыметанной икры и инволюцией тканей гонад. Несколько выделяются данные по изменению активности изученных ферментов в жабрах рыб, выловленных на разных нерестилищах. К концу нерестового периода в этом органе, ответственном за осморегуляцию и поддержание кислотно-щелочного баланса, в акваториях, где происходило значительное повышение солености, наблюдалось угнетение активности гликозидаз и активация РНКазы.

В целом можно сделать вывод, что под влиянием комплекса факторов в органах трехиглой

колюшки в течение нерестового периода происходили адаптивные перестройки в активности лизосомального аппарата во всех органах. При этом реакция лизосомальных гидролаз на экологические флуктуации в разных акваториях в этот период была менее выраженной по сравнению с влиянием эндогенных факторов, связанных с нерестом.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0076).

Литература

Амелина В. С. Кислые нуклеазы и их роль в приспособительных реакциях водных организмов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2006. 26 с.

Аmineва В. А., Яржомбек А. А. Физиология рыб. М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1984. 200 с.

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

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

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

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

Высоцкая Р. У., Ломаева Т. А., Такшеев С. А., Амелина В. С., Бахмет И. Н. Активность лизосомальных и некоторых других ферментов в тканях мидий при разном уровне солености // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря: Материалы IX междунар. конф. (11–14 октября 2004 г., Петрозаводск). Петрозаводск: ПИН, 2005. С. 72–75.

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

Демчук А. С., Иванов М. В., Иванова Т. С., Полякова Н. В., Головин П. В., Лайус Д. Л. Питание беломорской трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) на нерестилищах // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 4. С. 42–58. doi: 10.17076/them818

Доргам А. С., Головин П. В., Иванова Т. С., Иванов М. В., Савельев П. Д., Лайус Д. Л. Гетерогенность морфологических признаков трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* на разных этапах нереста // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 4. С. 59–73. doi: 10.17076/them819

Иванова Т. С., Лайус Д. Л. Временная и пространственная изменчивость численности трехиглой колюшки в районе Керетского архипелага Кандакшского залива Белого моря // Мат-лы науч. конф., посв. 70-летию Беломорской биологической станции МГУ: Сб. ст. М.: Гриф и К, 2008. С. 267–270.

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

Лайус Д. Л., Иванов М. В., Иванова Т. С., Шатских Е. В. «Волны жизни» беломорской колюшки // Природа. 2013а. № 4. С. 43–52.

Лайус Д. Л., Иванов М. В., Иванова Т. С., Шатских Е. В. Сколько сейчас колюшки в Белом море? // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: XII Междунар. конф. с элементами школы для молодых ученых и аспирантов: Сб. материалов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013б. С. 185–188.

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

Лысенко Л. А., Канцерова Н. П., Тушина Е. Д., Полякова Н. В., Лайус Д. Л., Немова Н. Н. Разнокачественность трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря в начале нереста по активности кальцийзависимых протеиназ и популяционным характеристикам // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 5. С. 79–88. doi: 10.17076/eco700

Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н., Воронин В. П., Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Немова Н. Н. Липидный и жирнокислотный статус печени и гонад трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (сем. Колюшковые, *Gastroteidae*) с разных нерестилищ в Белом море // Известия РАН. Сер. биол. 2018. № 6. С. 593–602. doi: 10.1134/S0002332918060085

Немова Н. Н. Внутриклеточные протеолитические ферменты у рыб. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1996. 104 с.

Озернюк Н. Д. Феноменология и механизмы адаптационных процессов. М.: МГУ, 2003. 215 с.

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

Рендаков Н. Л. Некоторые аспекты стероидной регуляции у костистых рыб // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 6. С. 3–21. doi: 10.17076/eb777

Чурова М. В., Шульгина Н. С., Немова Н. Н. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена в органах колюшки *Gasterosteus aculeatus* из разных биотопов Белого моря в период нереста // ДАН. 2018. Т. 482, № 1. С. 111–113. doi: 10.31857/S086956520003148-5

Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century // *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17(3). P. 317–334.

Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polaykova N. V., Mas-Marti E., Lajus D. L. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages // *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 2015. Vol. 95(8). P. 1635–1643. doi: 10.1017/S0025315415000569

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. 301–305.

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

Rybkina E. V., Demchuk A. S., Lajus D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Galaktionov K. V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17(3). P. 335–354. URL: <http://evolutionaryecology> (дата обращения: 10.10.2018).

References

Amelina V. S. Kislye nukleazy i ikh rol' v prisposobitel'nykh reaktsiyakh vodnykh organizmov [Acid nucleases and their role in adaptive reactions of aquatic organisms]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 2006. 26 p.

Amineva V. A., Yarzhombek A. A. Fiziologiya ryb [Fish physiology]. Moscow: Light and food industry, 1984. 200 p.

Annotirovannyi katalog kruglorotykh i ryb kontinental'nykh vod Rossii [Annotated check-list of the cyclostomes and fishes of the continental waters of Russia]. Ed. Yu. S. Reshetnikov. Moscow: Nauka, 1998. 220 p.

Barrett A. J., Heat M. F. Lizosomal'nye fermenty [Lysosomal enzymes]. *Lyzosomy. Metody issled.* [Lysosomes: a laboratory handbook]. Ed. J. T. Dingle. Amsterdam; New York; Oxford: North-Holland Publishing Company, 1977. Moscow: Mir, 1980. P. 25–156.

Berger V. Ya. Produktsionnyi potentsial Belogo morya. Issledovaniya fauny morei [Production potential of the White Sea. Study of marine fauna]. Vol. 60(68). St. Petersburg: ZIN RAN, 2007. 292 p.

Churova M., Shul'gina N., Nemova N. Aktivnost' fermentov energeticheskogo i uglevodnogo obmena v organakh kolyushki *Gasterosteus aculeatus* iz raznykh biotopov Belogo morya v period neresta [The activity of enzymes of energy and carbohydrate metabolism in the organs of stickleback *Gasterosteus aculeatus* from different biotopes of the White Sea during the spawning period]. *DAN* [Proceed. RAS]. 2018. Vol. 482, no. 1. P. 111–113. doi: 10.31857/S086956520003148-5

Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polyakova N. V., Golovin P. V., Lajus D. L. Pitanie belomorskoj trekhigloi kolyushki *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) na nerestilishchakh [Feeding of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) at the spawning grounds]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 4. P. 42–58. doi: 10.17076/them818

Dorgham A. S., Golovin P. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Savel'ev P. D., Lajus D. L. Geterogennost' morfologicheskikh priznakov trekhigloi kolyushki *Gasterosteus aculeatus* na raznykh etapakh neresta [Morphological variation of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) on different stages of the spawning period]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 4. P. 59–73. doi: 10.17076/them819

Rybkina E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Kucheryavyi A. V., Lajus D. L. Habitat preference of three-spined stickleback juveniles in experimental conditions and in wild eelgrass // *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 2017. Vol. 97(7). P. 1437–1445. doi: 10.1017/S0025315416000825

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

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

Поступила в редакцию 17.10.2018

Gubler E. V., Genkin A. A. Primenenie kriteriev neparаметricheskoi statistiki dlya otsenki razlichii grupp nablyudenii v medico-biologicheskikh issledovaniyakh [Application of criteria of nonparametric statistics for estimating differences between two study groups in biomedical research]. Moscow: Meditsina, 1969. 29 p.

Ivanter D. E., Ryzhkov L. P. Ryby [Fish]. Petrozavodsk: PetrSU, 2004. 176 p.

Ivanova T. S., Lajus D. L. Vremennaya i prostranstvennaya izmenchivost' chislennosti trekhigloi kolyushki v raione Keretskogo arhipelaga Kandalakshskogo zaliva Belogo morya [Time and spatial variability of the Keret Archipelago of the Gulf of Kandalaksha in the White Sea]. *Mat. nauch. konf., posv. 70-let. Belomorskoj biol. stantsii MGU* [Proceed. sci. conf. dedicated to the 70th anniv. of the Belomorsk biol. station of the Moscow St. Univ.]. Moscow: Grif i K, 2008. P. 267–270.

Lajus 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]. 2013a. Vol. 4. P. 43–52.

Lajus D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Shatskikh E. V. Skol'ko seichas kolyushki v Belom more? [How many sticklebacks are there in the White Sea now?]. *Probl. izuch., rats. ispolz. i okhrany prir. res. Belogo morya: XIII Mezhd. konf. s elem. shkoly dlya molodykh uch. i asp.* (Petrozavodsk, 2013) [Iss. of studying, rational use, and protection of nat. res. of the White Sea: abs. XIII int. conf.-school for young scientists and graduate students. Coll. papers (Petrozavodsk, 2013)]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2013b. P. 185–188.

Levitskii A. P., Barabash R. D., Konovets V. M. Sezonnnye osobennosti aktivnosti ribonukleazy i α -amilazy slyuny i slyunnykh zhelez u krys linii Vistar [Seasonal features of ribonuclease and α -amylase activity of saliva and salivary glands in Wistar rats]. Leningrad: Nauka, 1973. P. 192–195.

Lysenko L. A., Kantserova N. P., Tushina E. D., Polyakova N. V., Lajus D. L., Nemova N. N. Raznokachestvennost' trekhigloi kolyushki (*Gasterosteus aculeatus*) Belogo morya v nachale neresta po aktivnosti kal'tsiyavisimykh proteinaz i populyatsionnym kharakteristikam [The White Sea threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, differentiation at the beginning of spawning by the activity of calcium-dependent pro-

teases and population characteristics]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 5. P. 79–88. doi: 10.17076/eco700

Murzina C. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Lajus D. L., Ivanova T. S., Nemova N. N. Lipidnyi i zhirkokislотноyi status pecheni i gonad trokhigloi kolyushki *Gasterosteus aculeatus* (sem. Kolyushkovye, Gastrosteidae) s raznykh nerestilishch v Belom more [Lipid and fatty acid status of liver and gonads of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Gastrosteidae) from different spawning places in the White Sea]. *Izv. RAN. Ser. Biol.* [Biol. Bull.]. 2018. No. 6. P. 593–602. doi: 10.1134/S0002332918060085

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

Ozernyyuk N. D. Fenomenologiya i mekhanizmy adaptatsionnykh protsessov [Phenomenology and mechanisms of adaptation processes]. Moscow: MGU, 2003. 215 p.

Pokrovskii A. A., Archakov A. I. Metody razdeleniya i fermentnoi identifikatsii subkletochnykh fraktsii [Methods of separation and enzymatic identification of subcellular fractions]. *Sovr. metody v biokhim.* [Modern methods in biochem.]. Moscow: Meditsina, 1968. P. 5–59.

Rendakov N. L. Nekotorye aspekty steroidnoi regulatsii u kostistykh ryb [Some aspects of steroid regulation in Teleosts]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 6. P. 3–21. doi: 10.17076/eb777

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

Vysotskaya R. U., Lomaeva T. A., Taksheev S. A., Amelina V. S., Bakhmet I. N. Aktivnost' lizosomal'nykh i nekotorykh drugikh fermentov v tkanyakh midii pri raznom urovne solenosti [Lysosomal and some other enzymes activity in tissues of *Mytilus edulis* under different salinity]. *Probl. izucheniya, ratsional'nogo ispol'z. i okhr. resursov Belogo morya: Mat. IX mezhdunar. konf.* [Probl. of study, sustainable use and conservation of natural resources of the White Sea: Proceed. IX int. conf. (Oct. 11–14, 2004. Petrozavodsk)]. Petrozavodsk: PIN, 2005. P. 72–75.

Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17(3). P. 317–334.

Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polaykova N. V., Mas-Marti E., Lajus D. L. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 2015. Vol. 95(8). P. 1635–1643. doi: 10.1017/S0025315415000569

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. 301–305.

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

Rybkina E. V., Demchuk A. S., Lajus D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Galaktionov K. V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17(3). P. 335–354. URL: <http://evolutionaryecology> (accessed: 10.10.2018).

Rybkina E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Kucheryavyy A. V., Lajus D. L. Habitat preference of three-spined stickleback juveniles in experimental conditions and in wild eelgrass. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 2017. Vol. 97(7). P. 1437–1445. doi: 10.1017/S0025315416000825

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

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

Received October 17, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Высоцкая Римма Ульяновна

главный научный сотрудник лаб. экологической биохимии, 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: rimma@bio.krc.karelia.ru
тел.: (8142) 571879

Буэй Елизавета Андреевна

младший научный сотрудник лаб. экологической биохимии
Институт биологии КарНЦ РАН,

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»

ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910

эл. почта: elizaveta.vdovichenko@gmail.com
тел.: (8142) 571879

CONTRIBUTORS:

Vysotskaya, Rimma

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

Buoy, Elizaveta

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

Лайус Дмитрий Людвигович

доцент, к. б. н.
Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра ихтиологии и гидробиологии
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: dlajus@gmail.com

Lajus, Dmitry

Saint-Petersburg State University,
29, 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: dlajus@gmail.com