

УДК 577.1 : 57.017.32 : [592+597](470.2)

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ НАУЧНОЙ ШКОЛЫ «ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ БИОХИМИЯ ЖИВОТНЫХ»

Н. Н. Немова

*Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)*

В статье представлены сведения о становлении и развитии ведущей научной школы «Экологическая биохимия животных», основу которой составляют сотрудники, аспиранты и студенты лаборатории экологической биохимии Института биологии КарНЦ РАН – исследователи нескольких поколений, объединенные общностью научных интересов. Основные исследования коллектива научной школы связаны с изучением биохимических и молекулярно-генетических механизмов развития приспособительных реакций у организмов различных экологических и филогенетических групп. Приведены сведения об основных научных результатах и публикациях коллектива научной школы по проблеме эколого-биохимических адаптаций организмов, главным образом водных. Приведены примеры реализации биохимических адаптаций у гидробионтов.

Ключевые слова: научная школа; кадры; гранты; эколого-биохимические адаптации; гидробионты

Для цитирования: Немова Н. Н. Основные направления исследований научной школы «Экологическая биохимия животных» // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 3. С. 6–25. doi: 10.17076/eco1774

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт биологии КарНЦ РАН).

N. N. Nemova. THE MAIN RESEARCH AREAS OF THE SCIENCE SCHOOL IN ECOLOGICAL BIOCHEMISTRY OF ANIMALS

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

The article presents information about the formation and development of the leading science school in Ecological Biochemistry of Animals, which is primarily composed of research associates, graduate and post-graduate students of the Environmental Biochemistry Laboratory of IB KarRC RAS, representing several generations of researchers united by common scientific interests. Studies of the science school team are mostly concerned with the biochemical and molecular-genetic mechanisms behind the development of adaptive reactions in organisms of various ecological and phylogenetic groups.

The article provides information on the main scientific results and publications of the science school team regarding ecological and biochemical adaptations of organisms, mainly aquatic ones. Examples of the biochemical adaptations in aquatic organisms are given.

Keywords: science school; human resources; grants; ecological and biochemical adaptations; aquatic organisms

For citation: Nemova N. N. The main research areas of the science school in Ecological Biochemistry of Animals. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 3. P. 6–25. doi: 10.17076/eco1774

Funding. The study was financed from the Russian federal budget through government assignment to KarRC RAS (Institute of Biology KarRC RAS).

Основу научной школы «Экологическая биохимия животных» составляют сотрудники, аспиранты и студенты лаборатории экологической биохимии Института биологии КарНЦ РАН нескольких поколений, объединенные общностью научных интересов. Основатель школы – профессор В. С. Сидоров (рис. 1), широко известный и признанный специалист в области биохимии, выпускник кафедры биохимии МГУ, аспирант Института биохимии им. А. Н. Баха, там же защитивший кандидатскую, а впоследствии и докторскую диссертацию, ученик и соратник академиков А. Н. Белозерского, А. И. Опарина, Н. М. Сисакяна. В разные годы в научные исследования школы были вовлечены ученые и преподаватели Петрозаводского госуниверситета, ихтиологи, паразитологи, физиологи животных, биофизики Института биологии КарНЦ РАН. Общая биология, как известно, включает в себя ряд самостоятельных наук, и в настоящее

время между основными методами исследований нельзя провести строгой границы.

Исследования коллектива научной школы ведутся с конца 1950-х годов (в 2022 году исполнилось 65 лет лаборатории экологической биохимии, ранее – биохимии липидов), за это время через лабораторию экологической биохимии прошло довольно большое количество ученых, аспирантов, студентов.

Статус ведущей научной школы Российской Федерации коллектив получил в 2003 году, выиграв конкурсный грант «Программы Президента Российской Федерации для поддержки научных исследований молодых российских ученых – кандидатов и докторов наук и государственной поддержки ведущих научных школ Российской Федерации» («О грантах Президента Российской Федерации для поддержки научных исследований молодых российских ученых – докторов наук и государственной поддержки ведущих научных школ Российской Федерации»).

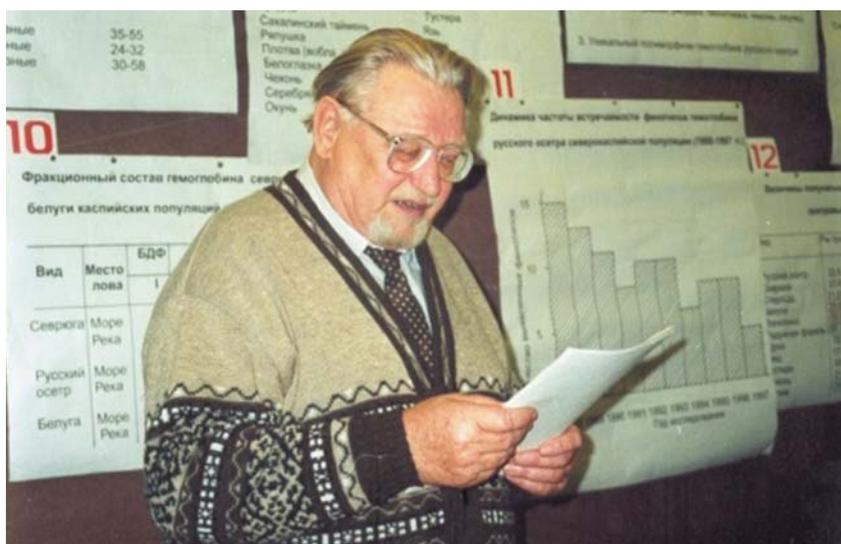


Рис. 1. Основатель научной школы проф. В. С. Сидоров
Fig. 1. The founder of the scientific school prof. V. S. Sidorov

Федерации», № 633 от 23 мая 1996 г.). Согласно этой программе, «Ведущей научной школой Российской Федерации считается сложившийся коллектив исследователей различных возрастных групп и научной квалификации, связанных проведением исследований по общему научному направлению и объединенных совместной научной деятельностью». В течение 14 лет исследования научной школы поддерживались грантами этой программы. Кроме того, в ее рамках четверо молодых ученых коллектива научной школы (С. А. Мурзина, М. В. Чурова (Кузнецова), Н. П. Канцерова, С. Н. Пеккоева) (рис. 2) получали гранты для молодых ученых – кандидатов наук и грант для молодых ученых –

докторов наук получала С. А. Мурзина. Аспиранты Н. С. Шульгина, А. А. Кочнева, С. Н. Пеккоева, Д. С. Провоторов, В. П. Воронин (рис. 3) получали стипендии Правительства РК, Правительства РФ, Президента РФ. В рамках решения научно-образовательных задач подготовлено большое число дипломных студенческих работ, кандидатов и докторов наук. Молодые ученые являются полноценными участниками в выполнении исследований бюджетных тем НИР, в рамках грантов различных Программ и Фондов, а также получали опыт руководства исследованиями, участвовали в экспедициях (в России и за рубежом), проходили стажировки в ведущих институтах и университетах.



д. б. н. С. А. Мурзина
S. A. Murzina, Doctor (DSc) of Biology



к. б. н. М. В. Кузнецова
M. V. Kuznetsova, Cand. (PhD) of Biology



к. б. н. С. Н. Пеккоева
S. N. Pekkoeva, Cand. (PhD) of Biology



к. б. н. Н. П. Канцерова
N. P. Kantserova, Cand. (PhD) of Biology

Рис. 2. Лауреаты грантов Программы Президента РФ для поддержки научных исследований молодых российских ученых – кандидатов и докторов наук и государственной поддержки ведущих научных школ Российской Федерации

Fig. 2. Laureates of grants of the Program of the President of the Russian Federation to support scientific research of young Russian scientists – candidates and doctors of sciences and state support for leading scientific schools of the Russian Federation



Д. С. Провоторов
D. S. Provotorov



А. А. Кочнева
A. A. Kochneva



В. П. Воронин
V. P. Voronin



Н. С. Шульгина
N. S. Shulgina



С. Н. Пеккоева
S. N. Pekkoeva

Рис. 3. Лауреаты стипендий Правительства Республики Карелия, Правительства Российской Федерации, Президента Российской Федерации

Fig. 3. Laureates of the Scholarship of the Government of the Republic of Karelia, the Government of the Russian Federation, the President of the Russian Federation

Члены научной школы регулярно принимают участие в работе российских и международных научных конференций и семинаров с пленарными, устными и стендовыми докладами, участвуют в научно-педагогической и просветительской деятельности. Количество публикаций в отечественной и зарубежной печати (монографий, статей, тезисов докладов, учебных пособий и других материалов) не поддается подсчету. По результатам исследований НИР участниками научной школы защищено 6 докторских и 40 кандидатских диссертаций, осуществлялось руководство докторскими и кандидатскими диссертациями ученых из

других институтов, университетов и научных организаций.

В течение всего времени существования научной школы постоянно обновлялась материально-техническая база лаборатории. Следует отметить, что еще в советский период в лаборатории имелись современные для того времени хроматографы, оборудование для гель-хроматографии и электрофореза, центрифуги и ультрацентрифуги, другое оборудование известных мировых фирм. В последние годы значительная часть современного оборудования для выполнения биохимических и молекулярно-генетических исследований была прио-

бретена за счет грантов Российского научного фонда и частично за счет национальной программы «Наука» Минобрнауки РФ.

Основные научные исследования коллектива научной школы связаны с изучением биохимических и молекулярно-генетических механизмов развития приспособительных реакций у организмов различных экологических и филогенетических групп. Оценка их адаптационного потенциала позволяет понять, каким образом на уровне макромолекул организм использует эволюционно закрепленные и приобретенные механизмы для того, чтобы приспособление проходило с минимальными затратами энергии и веществ, необходимых для поддержания гомеостаза, обеспечения всех процессов его жизнедеятельности. С использованием эволюционного и экологического подходов к оценке биохимического статуса экто- и эндотермных животных получены многочисленные экспериментальные результаты, которые послужили опорой для создания фундаментальных основ экологической биохимии животных как самостоятельного научного направления.

Проблема устойчивости, приспособления организма к условиям обитания, в том числе при антропогенных воздействиях и изменении климата, является частью общей фундаментальной проблемы биологии (в том числе экологии) – взаимоотношений организма и среды. Адаптации обеспечиваются деятельностью целого комплекса механизмов, среди которых особая роль отведена биохимическим механизмам, лежащим в основе развития компенсаторных реакций клетки [Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002; Somero, 2003; Немова, Высоцкая, 2004; Озернюк, 2011]. При изменении условий среды или при переходе организма на новую стадию развития возникают новые задачи, для решения которых необходимо учитывать количественные и качественные изменения в биохимическом метаболизме как отдельного органа, так и всего организма. Природа адаптивных изменений высоко консервативна ввиду необходимости сохранения биохимического единства перед лицом разнообразия адаптивных задач. Для достижения этой консервативной цели требуются не только соответствующие генные продукты, например ферменты с термальными характеристиками, подходящими для их термальной ниши, но также и генные регуляторные механизмы, которые обеспечивают соответствующие типы генов, вызывающих адаптивные изменения. Природа адаптаций иерархична: один уровень связан с временным характером иерархии, а второй – с организационной сложностью организмов

[Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002]. Основные выводы об эколого-биохимических адаптациях водных организмов сделаны на основе анализа результатов изучения гидробионтов северных широт – организмов, развитие и становление которых, как известно, происходит при сравнительно низкой температуре, слабой минерализации, олиготрофности, при постоянных сезонных колебаниях абиотических факторов и продолжительных периодах низкой доступности пищевых ресурсов. Приспособляемость водных организмов к постоянно меняющейся среде – процесс сложный и многогранный.

Следует заметить, что многие фундаментальные концепции современной биологии установлены в процессе изучения гидробионтов – представителей эктотермных животных, у которых легче, чем у теплокровных, прослеживаются взаимосвязи организма и среды. До сих пор не существует единого мнения о степени устойчивости и чувствительности гидробионтов, обитающих в водоемах северных широт. Как этот процесс происходит реально у обитателей северных водоемов, пока не совсем ясно.

И в отечественной, и в зарубежной литературе все еще чрезвычайно мало таких комплексных работ, включающих гидробиологические, ихтиологические, эколого-биохимические, физиологические, гистохимические, молекулярно-генетические исследования механизмов развития адаптивных реакций у организмов высоких широт. Поэтому новизна и рациональность выбранного в исследованиях НИР научной школы подхода состоит в использовании сравнительно большого комплекса взаимосвязанных показателей, позволяющих максимально широко и глубоко охарактеризовать эколого-биохимический статус исследуемых гидробионтов морских и пресноводных экосистем в различных экологических, климатических и трофических условиях среды обитания.

В настоящее время основные направления исследований научной школы включают:

1. Изучение биохимических и молекулярно-генетических механизмов адаптаций животных (главным образом водных) в условиях кратковременного и длительного воздействия внешних факторов, в том числе антропогенных;
2. Исследование роли важнейших макромолекул в обеспечении метаболического и функционального гомеостаза организмов при воздействии факторов среды различного генеза;
3. Развитие теоретических основ и совершенствование методических подходов экологического мониторинга и биотестирования (си-



Коллектив научной школы в разные годы
The staff of the scientific school in different years

стема биомаркеров = “early warning signals” в морских и пресноводных экосистемах);

4. Исследования в области биотехнологии выращивания лососеобразных видов рыб;

5. Формирование и развитие метаболомики (липидомики, протеомики) в работах эколого-биохимического акцентирования и мониторинга, а также морского биопроспектинга в России.

Исследования проводили в России и за рубежом. География научных исследований научной школы обширна, включает Арктику и Антарктику, Субарктику, различные регионы РФ (Северо-Запад, Дальний Восток, Сибирь, Крым, Осетию, Каспий и др.). Следует отметить, что, несмотря на так называемые суровые условия среды, арктические экосистемы, особенно морские, демонстрируют высокую

продуктивность и сравнительно высокое биоразнообразие на фоне их значительной пространственной дискретности, обеспечивающей их устойчивость [Шатуновский, 1980; Карамушко, 2007; Нор, Gjosaeter, 2013; Флинт, 2014; Berge et al., 2015].

Главные результаты получены на основе исследований приспособительных реакций гидробионтов (рыб, моллюсков, ракообразных) разных таксономических групп: *Salmonidae*, *Coregonidae*, *Esocidae*, *Cyprinidae*, *Percidae*, *Clupeidae*, *Cottidae*, *Gasterosteidae*, *Stichaeidae*, *Gadidae*, *Bivalvia*, *Crustacea* и др. Изучены элементы водных экосистем, связанные прямыми и опосредованными пищевыми отношениями, которые играют ключевую роль в передаче и трансформации вещества и энергии (например, беломорская колюшка *Gasterosteus aculeatus*), или имеют коммерческую ценность (например, беломорская сельдь *Clupea pallasimaris albi*, лососевые), или являются показательными модельными объектами в аква- и марикультуре (например, радужная форель *Parasalmo mykiss* и пресноводная мидия *Mytilus edulis*). Кроме того, известно, что рыбы и моллюски представляют собой удобные объекты при определении степени влияния на организм различного рода ксенобиотиков, в том числе токсических.

Исследовали биохимические адаптации водных организмов при воздействии изменяющихся факторов среды, таких как температура, соленость, гипоксия, репродукция и развитие, трофика, аллелопатии, болезни рыб, ацидоз, гумифицированность водоема, техногенные факторы, сочетание факторов и др. [Сидоров, 1983; Немова, Высоцкая, 2004; Смирнов, Богдан, 2007; Высоцкая, Немова, 2008; Лысенко и др., 2011; Биота..., 2012].

Для характеристики исследуемых гидробионтов (определения видового состава, линейно-весовых характеристик, возрастного и полового состава, стадии зрелости гонад, типа и состава питания и др.) использовали классические биологические методы сезонных полевых ихтиологических и гидробиологических наблюдений.

В зависимости от задач исследовали биохимические показатели (около 150) метаболизма, включающие:

– липидный обмен: общие липиды, общие фосфолипиды и отдельные фракции, моно-, ди-, триацилглицерин, холестерин, эфиры холестерина, воска, жирные кислоты и их отдельные соотношения, включая “health” и “nutrition” indexes; липопротеиновый профиль; жирорастворимые витамины; антиоксиданты; желчные

кислоты; продукты перекисного окисления липидов;

– энергетический и углеводный обмен: определение активности цитохром с-оксидазы (COX, EC 1.9.3.1), альдолазы (EC 4.1.2.13), лактатдегидрогеназы (LDH, EC 1.1.1.27), 1-глицерофосфатдегидрогеназы (1-GPDH, EC 1.1.1.8) и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (G-6-PDH, EC 1.1.1.49);

– белковый обмен: определение активности протеолитических ферментов: протеасомы (EC 3.4.99.46), кальпаинов (EC 3.4.22.53), цистеиновой протеиназы, катепсина В (EC 3.4.22.1), и аспартатной, катепсина D (EC 3.4.23.5); содержания карбонилированных белков;

– молекулярно-генетические индикаторы: активность и уровень экспрессии генов ферментов липогенеза (CD36, Δ5FAD, Δ6FAD, ACO, CPT1, SR-B1, ELOVL_a, ELOVL_{5b}, ELOVL₂, ELOVL₄), транскрипционные факторы регуляции (PPAR α , PPAR β 1A, PPAR γ , PGC-1 α , LXR, SREBP-1, SREBP-2), активность и уровень экспрессии генов кальпаинов, протеасом, катепсина В и D, активность и уровень экспрессии генов мышечных белков по транскрипционным факторам регуляции миогенеза (MyoG, Myf5, MyoD1 (паралоги)), миостатина MSTN (паралоги), гена тяжелой цепи миозина (MyHC);

– определение концентраций важнейших компонентов ферментного комплекса антиоксидантной защиты: активности глутатион S-трансферазы (GST, EC 2.5.1.18), концентрации восстановленного глутатиона (GSH), активности супероксиддисмутазы (SOD, EC 1.15.1.1), каталазы (CAT, EC 1.11.1.6), гваякол-зависимой пероксидазы (GPx, EC 1.11.1.7), этоксирезорурфин-о-диэтилазы (EROD, EC 1.14.14.1);

– при решении определенных задач изучали также активность транспортных аденозинтрифосфатаз (обмен электролитов): Na⁺/K⁺-АТФазы (EC 7.2.2.13), лизосомальных гидролаз.

Исследования проводились в рамках бюджетных НИР и грантов различных фондов и программ: ФЦНТП, ФЦП, РФФИ, РФ, Минобрнауки РФ, Президиума РАН, ОБН РАН, Президента РФ для ведущих научных школ России и молодых ученых, международных (Норвегия, Финляндия, Чехия, Мексика и др.) проектов. В последние годы основная поддержка НИР осуществлялась в рамках Российского научного фонда:

– проект № 14-24-00102 «Лососевые рыбы Северо-Запада России: эколого-биохимические механизмы раннего развития», рук. – чл.-корр. РАН Немова Н. Н., продление 2017–2018 гг.;



65-летний юбилей лаборатории экологической биохимии
65th Anniversary of the Laboratory for Environmental Biochemistry

– проект № 17-74-20098 «Оценка эффективности использования дигидрохверцетина, уникального антиоксиданта российского производства, для увеличения производительности форелевых хозяйств в условиях Северо-Западного региона России», рук. – ст. науч. сотр., к. б. н. Канцерова Н. Н., 2017–2020 гг., продление 2021–2022 гг.;

– проект № 19-14-0081 «Влияние физических факторов на эффективность искусственного (заводского) воспроизводства молоди атлантического лосося *Salmo salar*: физиолого-биохимическая и молекулярно-генетическая характеристика», рук. – ак. РАН Немова Н. Н., 2019–2021 гг., продление 2022–2023 гг.;

– проект № 23-24-00617 «Молекулярно-генетические и биохимические показатели в оценке темпов роста садковой форели при введении дополнительного освещения в технологию товарного выращивания в условиях Южного региона РФ», рук. – ст. науч. сотр., к. б. н. Кузнецова М. В., 2023–2024 гг.

При проведении НИР использовали комплекс полевых и экспериментальных методов биологии – ихтиологии, гидробиологии, экологии, биохимии, физиологии, молекулярной генетики, гистологии. Инструментальные методы исследований включали жидкостную хроматографию низкого давления, жидкостную хроматографию высокого давления, газовую хро-

матографию, тонкослойную хроматографию, высокоэффективную тонкослойную хроматографию, гель-хроматографию, спектрофотометрию, центрифугирование (в т. ч. ультрацентрифугирование), а также методы анализа ферментов различных метаболических путей, MALDI-TOF-спектрометрию, иммуноферментный анализ, иммуноблоттинг, ПЦР, имитационное компьютерное моделирование, гистологические методы исследований, постановку аквариальных экспериментов.

Условия аквариальной, оборудованной силами лаборатории при поддержке Института биологии, позволяют проводить полноценные и полноцикловые эксперименты с пресноводными, в том числе с холодоводными, гидробионтами (рыбы, моллюски и др.), с соблюдением контроля (и регулирования) комплекса факторов среды: температура, освещение, кислород, гидрохимия (аммиак, нитриты, нитраты и др.).

Статистический анализ проводили с использованием пакета Excel и компьютерной программы Statgraphics 2.5 для Windows. Достоверность различий между липидными показателями оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (One-way ANOVA). Непараметрический критерий Вилкоксона – Манна – Уитни [Гублер, Генкин, 1973] использовали в случае «ненормального» распределения полученных в ходе анализа данных. Различия

между значениями отдельных показателей в сравниваемых вариантах считали достоверными при $p \leq 0,05$.

В рамках одной статьи сложно рассказать обо всех результатах в деталях; научным коллективом опубликовано большое число работ в авторитетных, высокорейтинговых российских и международных журналах [Биота..., 2012; Богдан, 1999; Бондарева, Немова, 2006, 2008; Волкова, Немова, 2006; Высоцкая, Егорова, 2007; Высоцкая, Немова, 2008; Высоцкая, Суховская, 2006; Лысенко и др., 2011; Мурзина и др., 2018–2020; Мещерякова и др., 2017; Немова, 1996, 2003, 2005; Немова, Бондарева, 2005; Немова, Высоцкая, 2004; Немова и др., 2002, 2014–2016, 2018, 2021a, б; Павлов и др., 2007; Пеккоева и др., 2017, 2018; Рабинович, Иванов, 2009; Сидоров, 1983; Сидоров и др., 1989, 2002, 2003; Смирнов, Богдан, 2007; Смирнов, Суховская, 2005; Фокина и др., 2010, 2020; Чурова и др., 2021; Эколого-биохимический..., 2016; Bakhmet et al., 2009, 2021; Churova et al., 2014, 2017, 2019, 2021; Fokina et al., 2014, 2016; Kantserova et al., 2017; Kochneva et al., 2021; Lysenko et al., 2012, 2015, 2017; Murzina et al., 2012–2014, 2019–2022; Nefedova et al., 2015; Nemova et al., 2013, 2020, 2021a, б; Nemova, Lysenko, 2013; Pekkoeva et al., 2021; Rabinovich et al., 1999, 2003, 2006; Rendakov et al., 2018; Rendakov, 2021; Sukhovskaya et al., 2020; Vasilyeva et al., 2016; Voronin et al., 2021a, b; Vysotskaya et al., 2021; Zotin et al., 2021], в настоящей статье представлены некоторые обобщения.

Так, в последние несколько лет исследования значительной части коллектива научной школы связаны с разработкой и теоретическим обоснованием практических мер, направленных на оптимизацию и совершенствование технологии воспроизводства лососевых рыб в аквакультуре. Основные проблемы искусственного разведения и выращивания рыб включают понимание того, как обеспечить максимальный прирост мышечной массы при минимальном отходе рыбы, здоровье рыб, устойчивость к заболеваниям и патогенам, устойчивость и поддержание баланса природной экосистемы, решение проблемы отходов и переработки. В этом направлении уже проведены исследования и получены результаты по биохимической оценке процессов роста и развития, эффективности используемых кормов, применения биоактивных добавок к кормам для повышения продуктивности товарного выращивания радужной форели *Oncorhynchus mykiss* [Фокина и др., 2020; Kantserova et al., 2020; Канцерова и др., 2022].

Одним из ведущих механизмов формирования биохимических адаптаций у гидробионтов выступает эволюционно закрепленная так называемая «метаболическая» разнокачественность видов. В наших исследованиях на атлантическом лососе было показано, что индивидуальная биохимическая разнокачественность морфологически сходных сеголеток лососевых рыб становится очевидна уже в эмбриогенезе и проявляется на личиночной стадии, поэтому при распределении из нерестовых гнезд часть выклюнувшихся личинок имеет определенные метаболические преимущества, позволяющие активно заселять лучшие выростные участки [Эколого-биохимический..., 2016]. Показано, что различия в биохимическом статусе между молодью лососевых рыб (атлантический лосось *Salmo salar*, кумжа *Salmo trutta*) из разных биотопов на нерестово-выростных участках рек определяют темпы роста, реореакцию, пищевую активность, время перехода к новому этапу развития, готовность к смолтификации, определяют растянутость периода наступления смолтификации у пестряток одной генерации и, соответственно, ранней или поздней миграции в море, что отражается на формировании сложной возрастной структуры популяции, успешности перезимовки и в целом реализации жизненной стратегии, а также выживаемости молоди в условиях северных широт [Нефедова и др., 2014; Чурова и др., 2015; Немова и др., 2015, 2019; Эколого-биохимический..., 2016; Kantserova et al., 2017; Lysenko et al., 2017; Мурзина, 2019; Nemova et al., 2020].

Результаты и сделанные на их основе выводы о роли биохимических адаптаций в раннем развитии атлантического лосося использованы в исследованиях по искусственному выращиванию лосося в условиях рыбоводного завода. В последнем случае помимо биохимической характеристики процессов роста и развития лосося от оплодотворенной икры до молоди, готовой к выпуску в море, изучали введение в технологию выращивания молоди физических факторов (разных режимов освещения и облучение лазером на этапе бластулы). Эти результаты могут быть важны для научного обоснования и корректировки технологии эффективного и безопасного выращивания молоди лососевых рыб в условиях аквакультуры [Немова и др., 2018; Nemova et al., 2020, 2021a; Shulgina et al., 2021; Voronin et al., 2021a]. Ранее в рамках бюджетных тем НИР были проведены биохимические исследования влияния часто встречающихся при искусственном выращивании молоди лосося болезней, таких как некроз плавников, ихтиофтириоз, в также аэромоноз



За работой
At work

карповых рыб (получен патент) [Смирнов, Богдан, 2007].

Результаты многолетних исследований эколого-биохимических адаптаций гидробионтов, представленные в большом количестве научных статей и монографий коллектива научной школы, позволили сделать общие заключения о роли и взаимосвязи различных метаболических путей превращения молекул в организме в достижении гомеостаза, в значительной степени согласующиеся с положениями, высказанными в фундаментальных трудах П. Хочачки и Дж. Сомеро [Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002; Somero, 2003] по биохимическим адаптациям у организмов различных таксономических групп при развитии ответной реакции на воздействие изменяющихся факторов среды различного генеза:

- стабильность регуляции жизненных функций организмов в различных экологических условиях обеспечивается с участием биохимических систем организма;

- нижний и верхний пределы тех или иных воздействий, влияющих на гомеостаз организма, располагаются очень близко к границе устойчивости белковых комплексов и липид-белковых взаимодействий в биологических мембранах;

- успех адаптации зависит от выбора организмом стратегии эффективного расходования запасных ресурсов, способности перестраивать свой метаболизм в соответствии с их видовыми, половыми, возрастными особенностями, гидрологическими, экологическими и кормовыми условиями мест обитания;

- долговременные эволюционные изменения часто бывают сходны с кратковременными акклиматизационными сдвигами (один из примеров – адаптивные изменения липидов: поддержание нужной микровязкости достигается сравнимыми способами как у видов, приспособленных к разным температурам, так и у популяций одного и того же вида, акклимированных к разным условиям);

– биохимические адаптации к изменению факторов среды обычно носят компенсаторный характер (например, биосинтез или ресинтез соответствующих липидов за счет их жирнокислотных компонентов с такими физико-химическими свойствами, которые обеспечивают компенсацию изменений температуры, солености и др.);

– при всей стереотипности адаптивных реакций, вызванных разными природными и антропогенными факторами, можно выделить некоторые различия, определяемые таксономической и половой принадлежностью организма, его физиологическим состоянием, стадией развития, природой и силой воздействующего фактора.

Биохимический гомеостаз гидробионтов при изменении факторов среды поддерживается за счет реализации механизмов развития взаимосвязанных метаболических реакций с участием липидов, белков, в т. ч. ферментных, углеводов и других биомолекул с соблюдением принципа максимальной экономии при расходовании энергетических и пластических ресурсов, что является важнейшим условием адаптации. Одним из ведущих механизмов формирования биохимических адаптаций у гидробионтов выступает эволюционно закрепленная так называемая «метаболическая» разнокачественность видов, обитающих в морских и пресноводных экосистемах.

Кроме того, на основе результатов многолетних исследований сформулированы особенности эколого-биохимических адаптаций гидробионтов:

– полная зависимость от среды и принадлежность к группе эктотермных животных, особенности цикла развития; например, для всех исследованных видов в условиях приспособления к вариациям условий среды (зимовка или миграции, смена сезонов) характерно накопление высокого уровня общих липидов в теле и их обязательное депонирование, при этом особенно важным является «определение» ключевого органа жиронакопления;

– эволюционная консервативность эколого-биохимических адаптаций у исследуемых костистых рыб, ракообразных, моллюсков, которые обнаруживают сходство между собой и различаются степенью ответной реакции, уровнем активности и лабильностью в ряде экологических ситуаций; например, эволюционным механизмом адаптации, сформировавшимся у исследованных гидробионтов (вне зависимости от вида, возраста, экологических условий среды), является ведущее положение и постоянное присутствие во всех тканях и органах

олеиновой ЖК, что демонстрирует ее как генеральную биохимическую «единицу», присутствующую в структуре практически всех основных липидов, как структурных, формирующих липидный каркас биомембран, так и запасных липидов, определяющих их энергетическую емкость;

– большое значение имеют адаптации на уровне микросреды, прежде всего липидного окружения, в котором функционируют многие ферменты;

– характерны некая «растянутость» (во времени) адаптивных перестроек по сравнению с теплокровными, более широкий набор изоферментов, большая степень ненасыщенности жирных кислот, соотношение структурных липидов и жирных кислот в мембранах соответствует физическим или химическим особенностям среды;

– биохимические адаптации у обитателей северных водоемов, развитие и становление которых происходит при сравнительно низкой температуре, слабой минерализации, олиготрофности, более разнообразны;

– для гидробионтов высоких широт характерны адаптации, которые способствуют «синхронизации» специфических биохимических путей обмена веществ с сезонным функционированием водной экосистемы, что особенно выражено для морской экосистемы;

– гидробионты, которые испытывают суточные и/или сезонные выраженные колебания факторов окружающей среды, вероятно обладают механизмами защиты, обеспечивающими и большую толерантность к антропогенной нагрузке.

Следует подчеркнуть, что устойчивость водных организмов (рыб и беспозвоночных) к изменению факторов среды в значительной степени определяется вовлечением эволюционно закрепленных биохимических механизмов адаптаций, которые обеспечиваются во многом за счет изменения метаболической активности макромолекул [Крепс, 1981]. Наши исследования свидетельствуют о том, что до определенного предела водные организмы противостоят вредным воздействиям токсикантов благодаря эволюционно выработанным механизмам биохимических адаптаций, однако дальнейшая нагрузка может приводить к патологическим изменениям в организмах, нарушениям связей в популяциях [Биота..., 2012].

Результаты исследований научной школы важны:

– для получения новых знаний о механизмах развития приспособительных реакций у живых организмов, стоящих на различных ступенях эволюционного развития; оценка их адаптационного потенциала позволяет понять,

каким образом на уровне макромолекул организм использует эволюционно закрепленные и приобретенные механизмы для того, чтобы приспособление проходило с минимальными затратами энергии и веществ, необходимых для поддержания гомеостаза, обеспечения всех процессов его жизнедеятельности;

– для создания научно-практических (методических) рекомендаций по применению комплекса биохимических показателей для биоиндикации состояния водных организмов и среды их обитания в системе общих мер охраны и рационального использования рыбных ресурсов водоемов Северо-Запада России;

– для разработки и теоретического обоснования практических мер, направленных на оптимизацию и совершенствование технологии воспроизводства рыб в аквакультуре;

– для разработки методологии использования ресурсных и потенциально-ресурсных видов гидробионтов как компонентов биохимического сырья для препаратов различного назначения.

Следует подчеркнуть, что научная школа «Экологическая биохимия животных» имеет оптимизированную возрастную структуру, полностью соответствует критериям для ведущих научных школ, определенным Роснаукой и Минобрнауки РФ, и настроена на продолжительное существование. Наука не бывает молодой или старой. В коллективе должны быть люди разного возраста. Важно, чтобы они могли решать поставленные задачи. Благодаря расширению спектра современных общебиологических, в том числе традиционных полевых, а также биохимических, молекулярно-генетических методов исследований, постоянному совершенствованию материально-технической базы, повышению квалификации научных работников коллектив научной школы может решать задачи, связанные с пониманием механизмов эколого-биохимических адаптаций живых организмов и получать результаты мирового уровня, значимые для фундаментальной и прикладной науки.

Литература

Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия / Ред. Н. Н. Немова и др. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. 230 с.

Богдан В. В., Смирнов Л. П., Сидоров В. С. Влияние аэромонад разной патогенности на жирнокислотный состав фосфолипидов карпа // Прикладная биохимия и микробиология. 1999. Т. 35, № 2. С. 236–238.

Бондарева Л. А., Немова Н. Н. Молекулярная эволюция внутриклеточных Ca^{2+} -зависимых протеиназ // Биоорганическая химия. 2008. Т. 34, № 3. С. 295–302.

Бондарева Л. А., Немова Н. Н., Кяйвяряйнен Е. И. Внутриклеточная Ca^{2+} -зависимая протеолитическая система животных. М.: Наука, 2006. 294 с.

Волкова Т. О., Немова Н. Н. Молекулярные механизмы апоптоза лейкозной клетки. М.: Наука, 2006. 231 с.

Высоцкая Р. У., Егорова А. А. Лабораторные работы по биологической химии: учебно-методическое пособие. Петрозаводск: КГПУ, 2007. 124 с.

Высоцкая Р. У., Немова Н. Н. Лизосомальные ферменты у рыб. М.: Наука, 2008. 284 с.

Высоцкая Р. У., Суховская И. В. Контрольные работы по курсу биологической химии. Пособие для студентов педагогических университетов по специальностям химия и биология. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 86 с.

Гублер Е. В., Генкин А. А. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. Л.: Мед, 1973. 141 с.

Канцерова Н. П., Тушина Е. Д., Суховская И. В., Лысенко Л. А. Окислительная модификация и протеолиз белков печени садковой радужной форели при воздействии средовых факторов // Биоорганическая химия. 2022. Т. 48(4). С. 470–478. doi: 10.31857/S0132342322030083

Карамушко Л. И. Биоэнергетика рыб северных морей. М.: Наука, 2007. 56 с.

Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. СПб.: Наука, 1981. 339 с.

Лысенко Л. А., Немова Н. Н., Канцерова Н. П. Протеолитическая регуляция биологических процессов. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2011. 482 с.

Мещерякова О. В., Чурова М. В., Немова Н. Н. Метаболические предпосылки формирования популяционной структуры атлантического лосося в раннем онтогенезе (на примере энергетического и углеводного обмена) // Известия РАН. Серия биологическая. 2017. № 1. С. 52–56. doi: 10.7868/S0002332917010052

Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н., Веселов А. Е., Ручьев М. А., Немова Н. Н. Жирнокислотный статус пресноводной и морской формы молоди кумжи (*Salmo trutta* L.) // Сибирский экологический журнал. 2018. Т. 25, № 3. С. 353–358. doi: 10.15372/SEJ20180307

Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н., Лайус Д. Л., Немова Н. Н. Жирные кислоты колюшки трехиглой (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря // Прикладная биохимия и микробиология. 2019. Т. 55, № 1. С. 93–97.

Мурзина С. А., Пеккоева С. Н., Чурова М. В., Нефедова З. А., Филиппова К. А., Фальк-Петерсен С., Немова Н. Н. Суточная динамика липидов и жирных кислот и активность ферментов энергетического и углеводного обмена у молоди лептоклинуса пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) разных стадий развития в условиях полярной ночи // Онтогенез. 2020. Т. 51, № 2. С. 143–153. doi: 10.31857/S047514502002007X

Мурзина С. А. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в эколого-биохимических адаптациях рыб северных морей: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2019. 45 с.

Немова Н. Н. Биохимические эффекты накопления ртути у рыб. М.: Наука, 2005. 164 с.

Немова Н. Н. Введение в экологическую биохимию. Учебное пособие. Петрозаводск: Петрозаводский госуниверситет, 1996. 76 с.

Немова Н. Н. Введение в энзимологию. Учебное пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 167 с.

Немова Н. Н., Бондарева Л. А. Протеолитические ферменты. Учебное пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 90 с.

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

Немова Н. Н., Высоцкая Р. У., Сидоров В. С. Эколого-биохимическое тестирование водоемов по состоянию рыб // Научные аспекты экологических проблем России. М.: Наука, 2002. Т. 1. С. 215–220.

Немова Н. Н., Лысенко Л. А., Канцерова Н. П. Деградация белков скелетных мышц в процессах роста и развития лососевых рыб // Онтогенез. 2016. Т. 47, № 4. С. 197–208. doi: 10.7868/S0475145016040066

Немова Н. Н., Лысенко Л. А., Мещерякова О. В., Комов В. Т. Ртуть в рыбах: биохимическая индикация // Биосфера. 2014. Т. 6, № 2. С. 176–186. doi: 10.24855/biosfera.v6i2.215

Немова Н. Н., Мурзина С. А., Лысенко Л. А., Мещерякова О. В., Чурова М. В., Канцерова Н. П., Нефедова З. А., Крупнова М. Ю., Пеккоева С. Н., Руоколайнен Т. Р., Веселов А. Е., Ефремов Д. А. Эколого-биохимический статус атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. в раннем развитии // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80, № 3. С. 175–186. doi: 10.1134/S0044459619030059

Немова Н. Н., Мурзина С. А., Лысенко Л. А., Мещерякова О. В., Чурова М. В., Канцерова Н. П., Нефедова З. А., Крупнова М. Ю., Пеккоева С. Н., Руоколайнен Т. Р., Веселов А. Е., Ефремов Д. А. Эколого-биохимический статус атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. в раннем развитии // Журнал общей биологии. 2018. Т. 80, № 3. С. 1–12. doi: 10.1134/S0044459619030059

Немова Н. Н., Нефедова З. А., Мурзина С. А., Веселов А. Е., Рипатти П. О., Павлов Д. С. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Экология. 2015. № 3. С. 206–211. doi: 10.7868/S0367059715030087

Немова Н. Н., Нефедова З. А., Мурзина С. А., Пеккоева С. Н., Воронин В. П., Руоколайнен Т. Р. Влияние фотопериода на липидный профиль сеголеток (0+) атлантического лосося *Salmo salar* при заводских условиях выращивания // Онтогенез. 2021а. Т. 52, № 2. С. 129–136. doi: 10.31857/S0475145021020051

Немова Н. Н., Пеккоева С. Н., Воронин В. П., Руоколайнен Т. Р., Falk-Petersen S., Berge J., Мурзина С. А. Сравнительное исследование содержания липидов у молоди *Leptoclinius maculatus* из Конгсфьорда и Рипфьорда, архипелаг Шпицберген // Доклады РАН. Науки о жизни. 2021б. Т. 501. С. 563–568. doi: 10.1134/S1607672921060041

Нефедова З. А., Мурзина С. А., Веселов А. Е., Рипатти П. О., Немова Н. Н. Разнокачественность липидных и жирнокислотных спектров у сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* L., разли-

чающихся размерно-весовыми характеристиками // Сибирский экологический журнал. 2014. Т. 21, № 4. С. 639–645.

Озернюк Н. Д. Адаптационные особенности энергетического метаболизма в онтогенезе рыб // Онтогенез. 2011. Т. 42, № 3. С. 235–240.

Павлов Д. С., Немова Н. Н., Кириллов П. И., Кириллова Е. А., Нефедова З. А., Васильева О. Б. Липидный статус и характер питания молоди лососевых в год, предшествующий миграции в море, как факторы, определяющие их будущую смолтификацию // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47, № 3. С. 241–245.

Пеккоева С. Н., Мурзина С. А., Иешко Е. П., Нефедова З. А., Falk-Petersen S., Berge J., Lonne O., Немова Н. Н. Экологические группы арктическо-бореального вида люмпена пятнистого *Leptoclinius* в процессах роста и раннего развития // Экология. 2018. № 3. С. 225–233. doi: 10.7868/S0367059718030083

Пеккоева С. Н., Мурзина С. А., Нефедова З. А., Руоколайнен Т. Р., Falk-Petersen S., Berge J., Lonne O. J. Роль фосфолипидов в развитии молоди арктическо-бореального вида *Leptoclinius maculatus* (Stichaeidae) // Вопросы ихтиологии. 2017. Т. 57, № 4. С. 467–471. doi: 10.7868/S0042875217040129

Рабинович А. Л., Иванов В. А. Обзор методов компьютерного моделирования молекулярных систем: метод Монте-Карло // Методы компьютерного моделирования для исследования полимеров и биополимеров / Отв. ред. В. А. Иванов, А. Л. Рабинович, А. Р. Хохлов. М.: ЛИБРОКОМ, 2009. С. 64–121.

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

Сидоров В. С., Высоцкая Р. У., Немова Н. Н. Вариабельность биохимического индекса у рыб под влиянием техногенных вод горно-обогатительного комбината // Прикладная биохимия и микробиология. 2002. Т. 38, № 3. С. 345–350.

Сидоров В. С., Высоцкая Р. У., Смирнов Л. П., Гурьянова С. Д. Сравнительная биохимия гельминтов рыб: Аминокислоты, белки, липиды. Л.: Наука, 1989. 152 с.

Сидоров В. С., Немова Н. Н., Высоцкая Р. У., Феклов Ю. А. Использование биохимических методов при определении ПДК промышленных токсикантов // Прикладная биохимия и микробиология. 2002. Т. 38, № 3. С. 345–350.

Смирнов Л. П., Богдан В. В. Липиды в физиолого-биохимических адаптациях эктотермных организмов к абиотическим и биотическим факторам среды. М.: Наука, 2007. 182 с.

Смирнов Л. П., Суховская И. В., Немова Н. Н. Влияние различных факторов среды на низкомолекулярные пептиды рыб // Экология. 2005. № 1. С. 48–54.

Флинт М. В. Биоресурсы арктических морей России: влияние природных изменений и антропогенных воздействий, научные основы и перспективы охраны // Научно-технические проблемы освоения Арктики. М.: Наука, 2014. С. 48–59.

Фокина Н. Н., Лысенко Л. А., Руоколайнен Т. Р., Суховская И. В., Канцерова Н. П., Немова Н. Н. Зависимость содержания липидов и ненасыщенных жирных кислот в скелетных мышцах радужной

форели от условий выращивания и физиологического состояния рыб // Прикладная биохимия и микробиология. 2020. Т. 56(3). С. 305–312. doi: 10.31857/S0555109920030034

Фокина Н. Н., Неведова З. А., Немова Н. Н. Липидный состав мидий Белого моря. Влияние некоторых факторов среды обитания. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 242 с.

Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. М.: Мир, 1988. 568 с.

Чурова М. В., Шульгина Н. С., Крупнова М. Ю., Ефремов Д. А., Немова Н. Н. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена у смолтов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) при изменении солёности воды // Известия РАН. 2021. № 5. С. 470–478.

Чурова М. В., Мещерякова О. В., Веселов А. Е., Немова Н. Н. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена и уровень некоторых молекулярно-генетических показателей у молоди лосося (*Salmo salar* L.), различающейся возрастом и массой // Онтогенез. 2015. Т. 46, № 5. С. 304–312.

Шатуновский М. И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 283 с.

Эколого-биохимический статус молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. из некоторых рек бассейна Белого моря / Под ред. Н. Н. Немовой. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. 203 с.

Bakhmet I. N., Fokina N. N., Nefedova Z. A., Nemova N. N. Physiological-biochemical properties of blue mussel *Mytilus edulis* adaptation to oil contamination // Environ. Monit. Assess. 2009. Vol. 155. P. 581–591.

Bakhmet I., Fokina N., Ruokolainen T. Changes of heart rate and lipid composition in *Mytilus edulis* and *Modiolus modiolus* caused by crude oil pollution and low salinity effects // J. Xenobiot. 2021. Vol. 11. P. 46–60. doi: 10.3390/jox11020004

Berge J., Renaud P. E., Darnis G., Cottier F., Last K. S., Gabrielsen T. M., Johnsen G., Seuthe L., Weslawski J. M., Leu E., Moline M. A., Nahrgang J., Søreide J. E., Varpe Ø., Lønne O. J., Daase M., Falk-Petersen S. In the dark: A review of ecosystem processes during the Arctic polar night // Prog. Oceanogr. 2015. Vol. 139. P. 258–271. doi: 10.1016/J.POCEAN.2015.08.005

Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Ruchev M., Nemova N. N. Age- and stage-dependent variations of muscle-specific gene expression in brown trout *Salmo trutta* L. // Comp. Biochem. Physiol. B. 2017. Vol. 211(4). P. 16–21. doi: 10.1016/j.cbpb.2017.04.001

Churova M. V., Murzina S. A., Meshcheryakova O. V., Nemova N. N. Metabolic enzymes activity and histomorphology in the liver of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and pike (*Esox lucius* L.) inhabiting a mineral contaminated lake // Environ. Sci. Polluti. Res. 2014. Vol. 21(23). P. 13342–13352. doi: 10.1007/s11356-014-3014-5

Churova M. V., Shulgina N. S., Krupnova M. Y., Efremov D. A., Nemova N. N. Activity of energy and carbohydrate metabolism enzymes in the juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) during the transition from freshwater to a marine environ-

ment // Biol. Bull. 2021. Vol. 48, no. 5. P. 546–554. doi: 10.1134/S106235902104004X

Churova M., Shulgina N., Kuritsyn A., Krupnova M., Nemova N. Muscle-specific gene expression and metabolic enzyme activities in Atlantic salmon *Salmo salar* L. fry reared under different photoperiod regimes // Comp. Biochem. Physiol. B. 2019. P. 110330. doi: 10.1016/j.cbpb.2019.110330

Fokina N. N., Bakhmet I. N., Shklyarevich G. A. Effect of seawater desalination and oil pollution on the lipid composition of blue mussels *Mytilus edulis* L. from the White Sea // Ecotoxicol. Environ. Safety. 2014. Vol. 110. P. 103–109. doi: 10.1016/j.ecoenv.2014.08.010

Fokina N. N., Shklyarevich G. A., Ruokolainen T. R. Effect of low salinity on intertidal blue mussels, *Mytilus edulis* L., from the White Sea: lipids and their fatty acid composition as a biochemical marker // Aquatic Ecosystems: Influences, Interactions and Impact on the Environment. Nova Science Publishers, Inc.; 2016. P. 87–124.

Hochachka P., Somero G. Biochemical adaptation: Mechanism and process in physiological evolution. New York: Oxford University Press, 2002. 466 p.

Hop H., Gjosaeter H. Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea // Marine Biol. Res. 2013. Vol. 9, no. 9. P. 878–894. doi: 10.1080/17451000.2013.775458

Kantserova N., Lysenko L., Churova M., Tushina E., Sukhovskaya I., Nemova N. Dietary supplement with dihydroquercetin and arabinogalactan affects growth performance, intracellular protease activities and muscle-specific gene expression in bacterially infected *Oncorhynchus mykiss* // Int. Aquat. Res. 2020. Vol. 12(1). P. 63–73. doi: 10.22034/IAR(20).2020.671431

Kantserova N. P., Lysenko L. A., Veselov A. E., Nemova N. N. Protein degradation systems in the skeletal muscles of parr and smolt Atlantic salmon *Salmo salar* L. and brown trout *Salmo trutta* L. // Fish Physiol. Biochem. 2017. Vol. 43, no. 4. P. 1187–1194. doi: 10.1007/s10695-017-0364-1

Kochneva A., Borvinskaya E., Smirnov L. Zone of interaction between the parasite and the host: Protein profile of the body cavity fluid of *Gasterosteus aculeatus* L. infected with the cestode *Schistocephalus solidus* (Muller, 1776) // Acta Parasit. 2021. Vol. 66. P. 569–583. doi: 10.1007/s11686-020-00318-8

Lysenko L. A., Kantserova N. P., Kaivarainen H. I., Krupnova M. Ju., Nemova N. N. Skeletal muscles protease activities in the early growth and development of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Comp. Biochem. Physiol. B. 2017. Vol. 211. P. 22–28. doi: 10.1016/j.cbpb.2017.05.001

Lysenko L. A., Sukhovskaya I. V., Borvinskaya E. V., Krupnova M. Y., Kantserova N. P., Bakhmet I. N., Nemova N. N. Detoxification and protein quality control markers in *Mytilus edulis* (Linnaeus) exposed to crude oil: Salinity-induced modulation // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2015. Vol. 167. Part A. P. 220–227. doi: 10.1016/j.ecss.2015.10.006

Murzina S. A., Dgebuadze P. Y., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Mekhova E. S., Thanh N. T. H. Lipids and fatty acids of the gonads of Sea Urchin *Diadema*

setosum (Echinodermata) from the coastal area of the Nha Trang Bay, Central Vietnam // Eur. J. Lipid Sci. Technol. 2021. Art. 2000321. doi: 10.1002/ejlt.202000321

Murzina S. A., Meyer Ottesen C. A., Falk-Petersen S., Hop H., Nemova N. N., Poluektova O. G. Oogenesis and lipids in gonad and liver of daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*) females from Svalbard waters // Fish Physiol. Biochem. 2012. Vol. 38(5). P. 1393–1407. doi: 10.1007/s10695-012-9627-z

Murzina S. A., Nefedova Z. A., Veselov A. E., Ripatti P. O., Nemova N. N., Pavlov D. S. Changes in fatty acid composition during embryogenesis and in young age groups (0+) of Atlantic salmon *Salmo salar* L. The role of rheotactic behavior and lipid composition of fry in the formation of phenotypic groups of salmon in large Arctic rivers // Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic importance / Eds. T. K. Patrick Woo, D. J. Noakes. NY: Nova Sci. Publ., 2014. P. 47–67.

Murzina S. A., Nefedova Z., Falk-Petersen S., Ripatti P. O., Ruokolainen T. R., Pekkoeva S. N., Nemova N. N. Lipid status of the two high latitude fish species, *Leptoclinus maculatus* and *Lumpenus fabricii* // Int. J. Mol. Sci. 2013. Vol. 14, no. 4. P. 7048–7060. doi: 10.3390/ijms14047048

Murzina S. A., Pekkoeva S. N., Kondakova E. A., Nefedova Z. A., Filippova K. A., Nemova N. N., Orlov A. M., Berge J., Falk Petersen S. Tiny but fatty: Lipids and fatty acids in the daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*), a small fish in Svalbard Waters // Biomolecules. 2020. Vol. 10. Art. 368. doi: 10.3390/biom10030368

Murzina S. A., Sokolov S. G., Pekkoeva S. N., Ieshko E. P., Nemova N. N., Kristoffersen R., Falk-Petersen S. First data on the parasite fauna of daubed shanny *Leptoclinus maculatus* (Fries 1838) (Actinopterygii, Perciformes: Stichaeidae) in Svalbard waters // Polar Biology. 2019. Vol. 42, no. 4. P. 831–834. doi: 10.1007/s00300-018-02448-2

Murzina S. A., Voronin V. P., Churova M. V., Ruokolainen T. R., Shulgina N. S., Provotorov D. S., Tikhonova O. V., Nemova N. N. The effects of low-level helium-neon (He-Ne) laser irradiation on lipids and fatty acids, and the activity of energetic metabolism enzymes and proteome in the blastula stage and underyearlings of the Atlantic salmon *Salmo salar*: A novel approach in salmonid restoration procedures in the North // Biomolecules. 2022. Vol. 12. P. 133. doi: 10.3390/biom12010133

Nefedova Z. A., Murzina S. A., Veselov A. E. Features in the lipid status of two generations of fingerlings (0+) of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) inhabiting the Arenga River (Kola Peninsula) // Int. J. Mol. Sci. 2015. Vol. 16, iss. 8. P. 17535–17545. doi: 10.3390/ijms160817535

Nemova N. N., Fokina N. N., Nefedova Z. A., Ruokolainen T. R., Bakhmet I. N. Modifications of gill lipid composition in littoral and cultured blue mussels *Mytilus edulis* L. under the influence of ambient salinity // Polar Record. 2013. Vol. 49(03). P. 272–277. doi: 10.1017/S0032247412000629

Nemova N. N., Kaivarainen E. I., Rendakov N. L., Nikerova K. M., Efremov D. A. Cortisol content and Na^+/K^+ -ATPase activity under adaptation of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae)

to salinity changes // J. Ichthyol. 2021a. Vol. 61, no. 5. P. 771–778. doi: 10.1134/S0032945221050118

Nemova N. N., Lyzenko L. A. Biological significance of protease diversity // Paleontol. J. 2013. Vol. 47, no. 9. P. 1085–1089. doi: 10.1134/S0031030113090141

Nemova N. N., Nefedova Z. A., Murzina S. A., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Ruokolainen T. R. The effect of the photoperiod on the lipid profile in hatchery-reared Atlantic salmon *Salmo salar* L. fingerlings (0+) // Russ. J. Dev. Biol. 2021b. Vol. 52, no. 2. P. 105–111. doi: 10.3390/biom10060845

Nemova N. N., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Shulgina N. S., Churova M. V., Murzina S. A. The effect of the photoperiod on the fatty acid profile and weight in hatchery-reared underyearlings and yearlings of Atlantic salmon *Salmo salar* L. // Biomolecules. 2020. Vol. 10(6). Art. 845. doi: 10.3390/biom10060845

Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Shatilina Z. M., Madyarova E. V., Axenov-Gribanov D. V., Shirokova Y. A., Timofeyev M. A., Nemova N. N., Murzina S. A. Lipid and fatty acid composition of scavenging amphipods *Ommatogammarus* spp. from different depths of lake Baikal // Limnology. 2021. Vol. 22(3). P. 299–311. doi: 10.1007/s10201-021-00657-z

Rabinovich A. L., Ripatti P. O., Balabaev N. K., Leermakers F. A. M. Molecular dynamics simulations of hydrated unsaturated lipid bilayers in the liquid-crystal phase and comparison to self-consistent field modeling // Phys. Rev. E. 2003. Vol. 67, no. 1. Art. 011909. doi: 10.1103/PhysRevE.67.011910

Rabinovich A. L., Ripatti P. O., Balabaev N. K. Computer simulations of model lipid membranes // Molecular Simulation Studies in Material and Biological Sciences / Ed. Kh. Kholmurodov. New York: Nova Sci. Publ., 2006. Chapter 3. P. 15–29.

Rabinovich A. L., Ripatti P. O., Balabaev N. K. Molecular dynamics investigation of bond ordering of unsaturated lipids in monolayers // J. Biol. Physics. 1999. Vol. 25, no. 2. P. 245–262.

Rendakov N. L. Ionocyte functions and hormonal regulation of ion exchange in fish // Biol. Bull. Rev. 2021. Vol. 11, no. 6. P. 616–631. doi: 10.1134/S2079086421060074

Rendakov N. L., Pekkoeva S. N., Nikerova K. M., Murzina S. A., Nemova N. N. Dynamics of estradiol level during metamorphosis in the daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*, Fries, 1838) from Spitsbergen Island // Dokl. Biol. Sci. 2018. Vol. 482(1). P. 188–190. doi: 10.1134/S001249661805006X

Shulgina N. S., Churova M. V., Murzina S. A., Krupnova M. Y. The effect of continuous light on growth and muscle-specific gene expression in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) yearlings // Life. 2021. Vol. 11, no. 4. Art. 328. doi: 10.3390/life11040328

Somero G. N. Protein adaptations to temperature and pressure: complementary roles of adaptive changes in amino acid sequence and internal milieu // Comp. Biochem. Physiol. B. 2003. Vol. 136(4). P. 577–591.

Sukhovskaya I. V., Borvinskaya E. V., Kochneva A. A., Slukovsky Z. I., Kurpe S. R., Fokina N. N. Antioxidant system response of freshwater mussel *Anodonta*

cygnea to cadmium exposure // KnE Life Sciences. 2020. P. 450–467. doi: 10.18502/kl.v5i1.6105

Vasilyeva O. B., Nazarova M. A., Ripatti P. O. The influence of season and levels of dietary lipid on growth performance and lipid composition in rainbow trout *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9, no. 2. P. 212–222.

Voronin V. P., Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Ruokolainen T. R., Ruch'ev M. A., Nemova N. N. A comparative study of lipids and its dynamic during embryogenesis and early post – embryonic development of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) // Russ. J. Dev. Biol. 2021a. Vol. 52, no. 2. P. 87–96. doi: 10.1134/S1062360421020090

Voronin V. P., Nemova N. N., Ruokolainen T. R., Artemenkov D. V., Rolskii A. Y., Orlov A. M., Murzina S. A. Into the deep: New data on the lipid and fatty acid profile of redfish *Sebastes mentella* inhabiting different depths in the Irminger Sea // Biomolecules. 2021b. Vol. 11, no. 5. P. 704. doi: 10.3390/biom11050704

Vysotskaya R. U., Ieshko E. P., Krupnova M. Yu., Anikieva L. V., Lebedeva D. I. Lysosomal enzymes in adaptive responses of Cestodes of the genus *Triaenophorus* // Parazytol. 2021. Vol. 55(2). P. 91–100. doi: 10.31857/S0031184721020010

Zotin A. A., Murzina S. A., Efremov D. A., Oulasvirta P., Ieshko E. P. Ecology of *Margaritifera margaritifera* (Bivalva, Margaritiferidae) in the River Kamennaya, White Sea, Russia // Nat. Conserv. Res. 2021. Vol. 6, no. S1. P. 61–75. doi: 10.24189/ncr.2021.005

References

Bakhmet I. N., Fokina N. N., Nefedova Z. A., Nemova N. N. Physiological-biochemical properties of blue mussel *Mytilus edulis* adaptation to oil contamination. *Environ. Monit. Assess.* 2009;155:581–591.

Bakhmet I., Fokina N., Ruokolainen T. Changes of heart rate and lipid composition in *Mytilus edulis* and *Modiolus modiolus* caused by crude oil pollution and low salinity effects. *J. Xenobiot.* 2021;11:46–60. doi: 10.3390/jox11020004

Berge J., Renaud P. E., Darnis G., Cottier F., Last K. S., Gabrielsen T. M., Johnsen G., Seuthe L., Weslawski J. M., Leu E., Moline M. A., Nahrgang J., Søreide J. E., Varpe Ø., Lønne O. J., Daase M., Falk-Petersen S. In the dark: A review of ecosystem processes during the Arctic polar night. *Prog. Oceanogr.* 2015; 139:258–271. doi: 10.1016/J.POCEAN.2015.08.005

Bogdan V. V., Smirnov L. P., Sidorov V. S. Impact of aeromonads of different pathogenicity on the fatty acid composition of carp phospholipids. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology.* 1999;35(2):236–238. (In Russ.)

Bondareva L. A., Nemova N. N., Kyaivyaryainen E. I. Intracellular Ca²⁺-dependent proteolytic system of animals. Moscow: Nauka; 2006. 294 p. (In Russ.)

Bondareva L. A., Nemova N. N. Molecular evolution of intracellular Ca²⁺-dependent proteases. *Bioorganicheskaya khimiya = Russian Journal of Bioorganic Chemistry.* 2008;34(3):295–302. (In Russ.)

Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Ruchev M., Nemova N. N. Age- and stage-dependent variations of muscle-specific gene expression in brown trout *Salmo trutta* L. *Comp. Biochem. Physiol. B.* 2017;211(4): 16–21. doi: 10.1016/j.cbpb.2017.04.001

Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Veselov A. E., Nemova N. N. Activity of enzymes involved in the energy and carbohydrate metabolism and the level of some molecular-genetic characteristics in young salmon (*Salmo salar* L.) with different age and weight. *Ontogenez = Russian Journal of Developmental Biology.* 2015;46(5):304–312. (In Russ.)

Churova M. V., Murzina S. A., Meshcheryakova O. V., Nemova N. N. Metabolic enzymes activity and histomorphology in the liver of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and pike (*Esox lucius* L.) inhabiting a mineral contaminated lake. *Environ. Sci. Polluti. Res.* 2014;21(23):13342–13352. doi: 10.1007/s11356-014-3014-5

Churova M. V., Shulgina N. S., Krupnova M. Y., Efremov D. A., Nemova N. N. Activity of energy and carbohydrate metabolism enzymes in the juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) during the transition from freshwater to a marine environment. *Biol. Bull.* 2021;48(5):546–554. doi: 10.1134/S106235902104004X

Churova M. V., Shulgina N. S., Krupnova M. Yu., Efremov D. A., Nemova N. N. Activity of energy and carbohydrate metabolism enzymes in the juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) during the transition from freshwater to a marine environment. *Izvestiya RAN = Biology Bulletin.* 2021;5:470–478. (In Russ.)

Churova M., Shulgina N., Kuritsyn A., Krupnova M., Nemova N. Muscle-specific gene expression and metabolic enzyme activities in Atlantic salmon *Salmo salar* L. fry reared under different photoperiod regimes. *Comp. Biochem. Physiol. B.* 2019;110330. doi: 10.1016/j.cbpb.2019.110330

Flint M. V. Bioresources of the Arctic seas of Russia: Natural changes and man-induced impact, scientific foundations, and prospects for protection. *Nauchno-tekhnicheskie problemy osvoeniya Arktiki = Scientific and technical problems of the development of the Arctic.* Moscow: Nauka; 2014. P. 48–59. (In Russ.)

Fokina N. N., Bakhmet I. N., Shklyarevich G. A. Effect of seawater desalination and oil pollution on the lipid composition of blue mussels *Mytilus edulis* L. from the White Sea. *Ecotoxicol. Environ. Safety.* 2014;110:103–109. doi: 10.1016/j.ecoenv.2014.08.010

Fokina N. N., Lysenko L. A., Ruokolainen T. R., Sukhovskaya I. V., Kantserova N. P., Nemova N. N. Dependence of the lipid and unsaturated fatty-acid compositions in rainbow-trout skeletal muscle on the rearing conditions and physiological status of fish. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology.* 2020;56(3):305–312. doi: 10.31857/S0555109920030034 (In Russ.)

Fokina N. N., Nefedova Z. A., Nemova N. N. Lipid composition of mussels in the White Sea. Impact of some environmental factors. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2010. 242 p. (In Russ.)

Fokina N. N., Shklyarevich G. A., Ruokolainen T. R. Effect of low salinity on intertidal blue mussels, *Mytilus*

edulis L., from the White Sea: lipids and their fatty acid composition as a biochemical marker. *Aquatic Ecosystems: Influences, Interactions and Impact on the Environment*. Nova Science Publishers, Inc.; 2016. P. 87–124.

Gubler E. V., Genkin A. A. Application of nonparametric statistics criteria in biomedical research. *Leninograd: Med*; 1973. 141 p. (In Russ.)

Hochachka P., Somero G. Biochemical adaptation. Moscow: Mir; 1988. 568 p. (In Russ.)

Hochachka P., Somero G. Biochemical adaptation: Mechanism and process in physiological evolution. New York: Oxford University Press; 2002. 466 p.

Hop H., Gjosaeter H. Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea. *Marine Biol. Res.* 2013;9(9):878–894. doi: 10.1080/17451000.2013.775458

Kantserova N., Lysenko L., Churova M., Tushina E., Sukhovskaya I., Nemova N. Dietary supplement with dihydroquercetin and arabinogalactan affects growth performance, intracellular protease activities and muscle-specific gene expression in bacterially infected *Onchorhynchus mykiss*. *Int. Aquat. Res.* 2020;12(1):63–73. doi: 10.22034/IAR(20).2020.671431

Kantserova N. P., Lysenko L. A., Veselov A. E., Nemova N. N. Protein degradation systems in the skeletal muscles of parr and smolt Atlantic salmon *Salmo salar* L. and brown trout *Salmo trutta* L. *Fish Physiol. Biochem.* 2017;43(4):1187–1194. doi: 10.1007/s10695-017-0364-1

Kantserova N. P., Tushina E. D., Sukhovskaya I. V., Lysenko L. A. Oxidative modification and proteolysis of hepatic proteins in reared rainbow trout impacted by environmental variables. *Bioorganicheskaya khimiya = Russian Journal of Bioorganic Chemistry*. 2022;48(4):470–478. doi: 10.31857/S0132342322030083 (In Russ.)

Karamushko L. I. Bioenergy of fish of northern seas. Moscow: Nauka; 2007. 56 p. (In Russ.)

Kochneva A., Borvinskaya E., Smirnov L. Zone of interaction between the parasite and the host: Protein profile of the body cavity fluid of *Gasterosteus aculeatus* L. infected with the cestode *Schistocephalus solidus* (Muller, 1776). *Acta Parasit.* 2021;66:569–583. doi: 10.1007/s11686-020-00318-8

Kreps E. M. Cell membrane lipids. Evolution of brain lipids. Adaptive function of lipids. St. Petersburg: Nauka; 1981. 339 p. (In Russ.)

Lysenko L. A., Kantserova N. P., Kaivarainen H. I., Krupnova M. Ju., Nemova N. N. Skeletal muscles protease activities in the early growth and development of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Comp. Biochem. Physiol. B.* 2017;211:22–28. doi: 10.1016/j.cbpb.2017.05.001

Lysenko L. A., Nemova N. N., Kantserova N. P. Proteolytic regulation of biological processes. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2011. 482 p. (In Russ.)

Lysenko L. A., Sukhovskaya I. V., Borvinskaya E. V., Krupnova M. Y., Kantserova N. P., Bakhmet I. N., Nemova N. N. Detoxification and protein quality control markers in *Mytilus edulis* (Linnaeus) exposed to crude oil: Salinity-induced modulation. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2015;167(A):220–227. doi: 10.1016/j.ecss.2015.10.006

Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Nemova N. N. Metabolic prerequisites for the formation of the population structure of the Atlantic salmon in early ontogeny (on the example of energy and carbohydrate metabolism). *Izvestiya RAN. Ser. biol. = Biology Bulletin*. 2017;1:52–56. doi: 10.7868/S0002332917010052 (In Russ.)

Murzina S. A., Dgebuadze P. Y., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Mekhova E. S., Thanh N. T. H. Lipids and fatty acids of the gonads of Sea Urchin *Diadema setosum* (Echinodermata) from the coastal area of the Nha Trang Bay, Central Vietnam. *Eur. J. Lipid Sci. Technol.* 2021:2000321. doi: 10.1002/ejlt.202000321

Murzina S. A., Meyer Ottesen C. A., Falk-Petersen S., Hop H., Nemova N. N., Poluektova O. G. Oogenesis and lipids in gonad and liver of daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*) females from Svalbard waters. *Fish Physiol. Biochem.* 2012;38(5):1393–1407. doi: 10.1007/s10695-012-9627-z

Murzina S. A., Nefedova Z., Falk-Petersen S., Ripatti P. O., Ruokolainen T. R., Pekkoeva S. N., Nemova N. N. Lipid status of the two high latitude fish species, *Leptoclinus maculatus* and *Lumpenus fabricii*. *Int. J. Mol. Sci.* 2013;14(4):7048–7060. doi: 10.3390/ijms14047048

Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Lais D. L., Nemova N. N. Fatty acids of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) from the White Sea. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology*. 2019;55(1):93–97. (In Russ.)

Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Veselov A. E., Ruch'ev M. A., Nemova N. N. Fatty acid status of freshwater resident and anadromous forms of young brown trout (*Salmo trutta* L.). *Sibirskii ekologicheskii zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2018;25(3):353–358. doi: 10.15372/SEJ20180307 (In Russ.)

Murzina S. A., Nefedova Z. A., Veselov A. E., Ripatti P. O., Nemova N. N., Pavlov D. S. Changes in fatty acid composition during embryogenesis and in young age groups (0+) of Atlantic salmon *Salmo salar* L. The role of rheotactic behavior and lipid composition of fry in the formation of phenotypic groups of salmon in large Arctic rivers. *Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic importance*. NY: Nova Sci. Publ.; 2014. P. 47–67.

Murzina S. A., Pekkoeva S. N., Churova M. V., Nefedova Z. A., Filippova K. A., Fal'k-Petersen S., Nemova N. N. Daily dynamics of lipids and fatty acids and the activity of enzymes of the energy and carbohydrate metabolism in young fish of the daubed shanny *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) at different developmental stages during polar night. *Ontogenez = Russian Journal of Developmental Biology*. 2020;51(2):143–153. doi: 10.31857/S047514502002007X (In Russ.)

Murzina S. A., Pekkoeva S. N., Kondakova E. A., Nefedova Z. A., Filippova K. A., Nemova N. N., Orlov A. M., Berge J., Falk Petersen S. Tiny but fatty: Lipids and fatty acids in the daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*), a small fish in Svalbard Waters. *Biomolecules*. 2020;10:368. doi: 10.3390/biom10030368

Murzina S. A. Role of lipids and their fatty acid components in ecological and biochemical adaptation of

fish of northern seas: Summary DSc (Dr. of Biol.) thesis. Moscow; 2019. 45 p. (In Russ.)

Murzina S. A., Sokolov S. G., Pekkoeva S. N., Ieshko E. P., Nemova N. N., Kristoffersen R., Falk-Petersen S. First data on the parasite fauna of daubed shanny *Leptoclinus maculatus* (Fries 1838) (Actinopterygii, Perciformes: Stichaeidae) in Svalbard waters. *Polar Biol.* 2019;42(4):831–834. doi: 10.1007/s00300-018-02448-2

Murzina S. A., Voronin V. P., Churova M. V., Ruokolainen T. R., Shulgina N. S., Provotorov D. S., Tikhonova O. V., Nemova N. N. The effects of low-level helium–neon (He–Ne) laser irradiation on lipids and fatty acids, and the activity of energetic metabolism enzymes and proteome in the blastula stage and underyearlings of the Atlantic salmon *Salmo salar*: A novel approach in salmonid restoration procedures in the North. *Biomolecules.* 2022;12:133. doi: 10.3390/biom12010133

Nefedova Z. A., Murzina S. A., Veselov A. E. Features in the lipid status of two generations of fingerlings (0+) of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) inhabiting the Arenga River (Kola Peninsula). *Int. J. Mol. Sci.* 2015;16(8):17535–17545. doi: 10.3390/ijms160817535

Nefedova Z. A., Murzina S. A., Veselov A. E., Ripatti P. O., Nemova N. N. Heterogeneity of lipids and fatty acids of fingerlings of the Atlantic salmon *Salmo salar* L. different in weight and size. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal = Contemporary Problems of Ecology.* 2014;21(4):39–645. (In Russ.)

Nemova N. N. Biochemical effects of mercury accumulation in fish. Moscow: Nauka; 2005. 164 p. (In Russ.)

Nemova N. N., Bondareva L. A. Proteolytic enzymes. A study guide. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2005. 90 p. (In Russ.)

Nemova N. N. (ed.). Ecological and biochemical status of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. from some rivers of the White Sea basin. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2016. 203 p. (In Russ.)

Nemova N. N. et al. (eds.). Biota of northern lakes under man-induced impact. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2012. 230 p. (In Russ.)

Nemova N. N. Introduction to ecological biochemistry. A study guide. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University; 1996. 76 p. (In Russ.)

Nemova N. N. Introduction to enzymology. A study guide. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2003. 167 p. (In Russ.)

Nemova N. N., Fokina N. N., Nefedova Z. A., Ruokolainen T. R., Bakhmet I. N. Modifications of gill lipid composition in littoral and cultured blue mussels *Mytilus edulis* L. under the influence of ambient salinity. *Polar Record.* 2013;49(03):272–277. doi: 10.1017/S0032247412000629

Nemova N. N., Kaivarainen E. I., Rendakov N. L., Nikerova K. M., Efremov D. A. Cortisol content and Na^+/K^+ -ATPase activity under adaptation of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) to salinity changes. *J. Ichthyol.* 2021;61(5):771–778. doi: 10.1134/S0032945221050118

Nemova N. N., Lyzenko L. A. Biological significance of protease diversity. *Paleontol. J.* 2013;47(9):1085–1089. doi: 10.1134/S0031030113090141

Nemova N. N., Lyzenko L. A., Kantserova N. P. Degradation of skeletal muscle protein during growth

and development of salmonid fish. *Ontogenez = Russian Journal of Developmental Biology.* 2016;47(4):197–208. doi: 10.7868/S0475145016040066 (In Russ.)

Nemova N. N., Lyzenko L. A., Meshcheryakova O. V., Komov V. T. Mercury in fish: Biochemical indication. *Biosfera = Biosphere.* 2014;6(2):176–186. doi: 10.24855/biosfera.v6i2.215 (In Russ.)

Nemova N. N., Murzina S. A., Lyzenko L. A., Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Kantserova N. P., Nefedova Z. A., Krupnova M. Yu., Pekkoeva S. N., Ruokolainen T. R., Veselov A. E., Efremov D. A. Ecological and biochemical status of the Atlantic salmon *Salmo salar* L. and the brown trout *Salmo trutta* L. at early stages of development. *Zhurnal obshchei biologii = Biology Bulletin Reviews.* 2019;80(3):175–186. doi: 10.1134/S0044459619030059 (In Russ.)

Nemova N. N., Murzina S. A., Lyzenko L. A., Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Kantserova N. P., Nefedova Z. A., Krupnova M. Yu., Pekkoeva S. N., Ruokolainen T. R., Veselov A. E., Efremov D. A. Ecological and biochemical status of the Atlantic salmon *Salmo salar* L. and the brown trout *Salmo trutta* L. at early stages of development. *Zhurnal obshchei biologii = Biology Bulletin Reviews.* 2018;80(3):1–12. doi: 10.1134/S0044459619030059 (In Russ.)

Nemova N. N., Nefedova Z. A., Murzina S. A., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Ruokolainen T. R. The effect of the photoperiod on the lipid profile in hatchery-reared Atlantic salmon *Salmo salar* L. fingerlings (0+). *Russ. J. Dev. Biol.* 2021;52(2):105–111. doi: 10.3390/biom10060845

Nemova N. N., Nefedova Z. A., Murzina S. A., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Ruokolainen T. R. The effect of the photoperiod on the lipid profile in hatchery-reared underyearlings (0+) of Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Ontogenez = Russian Journal of Developmental Biology.* 2021;52(2):129–136. doi: 10.31857/S0475145021020051 (In Russ.)

Nemova N. N., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Shulgina N. S., Churova M. V., Murzina S. A. The effect of the photoperiod on the fatty acid profile and weight in hatchery-reared underyearlings and yearlings of Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Biomolecules.* 2020;10(6):845. doi: 10.3390/biom10060845

Nemova N. N., Nefedova Z. A., Murzina S. A., Veselov A. E., Ripatti P. O., Pavlov D. S. Impact of environmental conditions on the dynamics of fatty acids in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Ekologiya = Russian Journal of Ecology.* 2015;3:206–211. doi: 10.7868/S0367059715030087 (In Russ.)

Nemova N. N., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Ruokolainen T. R., Falk-Petersen S., Berge J., Murzina S. A. Comparative study of lipid content in *Leptoclinus maculatus* postlarvae from Kongsfjord and Rjippfjord, Svalbard Archipelago. *Doklady RAN. Nauki o zhizni = Doklady Biochemistry and Biophysics.* 2021;501:563–568. doi: 10.1134/S1607672921060041 (In Russ.)

Nemova N. N., Vysotskaya R. U. Biochemical indication of fish state. Moscow: Nauka; 2004. 215 p. (In Russ.)

Nemova N. N., Vysotskaya R. U., Sidorov V. S. Ecological and biochemical testing of water bodies according to the fish state. *Nauchnye aspekty ekologicheskikh problem Rossii = Scientific Aspects of Environmental*

Problems in Russia. Moscow: Nauka; 2002. T. 1. P. 215–220. (In Russ.)

Ozernyuk N. D. Adaptation features of energy metabolism in fish ontogeny. *Ontogenez = Russian Journal of Developmental Biology*. 2011;42(3):235–240. (In Russ.)

Pavlov D. S., Nemova N. N., Kirillov P. I., Kirillova E. A., Nefedova Z. A., Vasil'eva O. B. Lipid status and feeding habits of salmonid juveniles in the year preceding seaward migration as factors controlling their future smoltification. *Voprosy ikhtiologii = Journal of Ichthyology*. 2007;47(3):241–245. (In Russ.)

Pekkoeva S. N., Murzina S. A., Ieshko E. P., Nefedova Z. A., Falk-Petersen S., Berge J., Lonne O., Nemova N. N. Ecological groups of the Arctic-boreal species of spotted lumpen *Leptoclinus* in the processes of growth and early development. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*. 2018;3:225–233. doi: 10.7868/S0367059718030083 (In Russ.)

Pekkoeva S. N., Murzina S. A., Nefedova Z. A., Ruokolainen T. R., Falk-Petersen S., Berge J., Lonne O. J. Role of phospholipids in early ontogenesis of Arctic-Boreal species *Leptoclinus maculatus* (Stichaeidae). *Voprosy ikhtiologii = Journal of Ichthyology*. 2017;57(4):467–471. doi: 10.7868/S0042875217040129 (In Russ.)

Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Shatilina Z. M., Madyarova E. V., Axenov-Gribanov D. V., Shirokova Y. A., Timofeyev M. A., Nemova N. N., Murzina S. A. Lipid and fatty acid composition of scavenging amphipods *Ommatogammarus* spp. from different depths of lake Baikal. *Limnology*. 2021;22(3):299–311. doi: 10.1007/s10201-021-00657-z

Rabinovich A. L., Ivanov V. A. Review of computer simulation methods of molecular systems: Monte Carlo. *Metody komp'yuternogo modelirovaniya dlya issledovaniya polimerov i biopolimerov = Computer simulation methods for studying polymers and biopolymers*. Moscow: LIBROKOM; 2009. P. 64–121. (In Russ.)

Rabinovich A. L., Ripatti P. O., Balabaev N. K. Computer simulations of model lipid membranes. *Molecular Simulation Studies in Material and Biological Sciences*. New York: Nova Sci. Publ.; 2006. Ch. 3. P. 15–29.

Rabinovich A. L., Ripatti P. O., Balabaev N. K., Leermakers F. A. M. Molecular dynamics simulations of hydrated unsaturated lipid bilayers in the liquid-crystal phase and comparison to self-consistent field modeling. *Phys. Rev. E*. 2003;67(1):011909. doi: 10.1103/PhysRevE.67.011910

Rabinovich A. L., Ripatti P. O., Balabaev N. K. Molecular dynamics investigation of bond ordering of unsaturated lipids in monolayers. *J. Biol. Physics*. 1999;25(2):245–262.

Rendakov N. L. Ionocyte functions and hormonal regulation of ion exchange in fish. *Biol. Bull. Rev*. 2021;11(6):616–631. doi: 10.1134/S2079086421060074

Rendakov N. L., Pekkoeva S. N., Nikerova K. M., Murzina S. A., Nemova N. N. Dynamics of estradiol level during metamorphosis in the daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*, Fries, 1838) from Spitsbergen Island. *Dokl. Biol. Sci.* 2018;482(1):188–190. doi: 10.1134/S001249661805006X

Shatunovskii M. I. Ecological patterns of metabolism in marine fish. Moscow: Nauka; 1980. 283 p. (In Russ.)

Shulgina N. S., Churova M. V., Murzina S. A., Krupnova M. Y. The effect of continuous light on growth and

muscle-specific gene expression in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) yearlings. *Life*. 2021;11(4):328. doi: 10.3390/life11040328

Sidorov V. S. Ecological biochemistry of fish. Lipids. Moscow: Nauka; 1983. 240 p. (In Russ.)

Sidorov V. S., Nemova N. N., Vysotskaya R. U., Feklov Yu. A. Determination of maximum permissible concentrations of industrial toxicants using the integral biochemical index. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology*. 2002;38(3):345–350. (In Russ.)

Sidorov V. S., Vysotskaya R. U., Smirnov L. P., Gur'yanova S. D. Comparative biochemistry of fish helminths: Amino acids, proteins, and lipids. Leningrad: Nauka; 1989. 152 p. (In Russ.)

Sidorov V. S., Vysotskaya R. U., Nemova N. N. Variability of the biochemical index in fish exposed to technogenic water of mining and ore-processing works. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology*. 2002;38(3):345–350. (In Russ.)

Smirnov L. P., Bogdan V. V. Lipids in physiological and biochemical adaptation of ectothermic organisms to abiotic and biotic environmental factors. Moscow: Nauka; 2007. 182 p. (In Russ.)

Smirnov L. P., Sukhovskaya I. V., Nemova N. N. Effects of environmental factors on low-molecular-weight peptides of fishes: A review. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*. 2005;1:48–54. (In Russ.)

Somero G. N. Protein adaptations to temperature and pressure: complementary roles of adaptive changes in amino acid sequence and internal milieu. *Comp. Biochem. Physiol. B*. 2003;136(4):577–591.

Sukhovskaya I. V., Borvinskaya E. V., Kochneva A. A., Slukovsky Z. I., Kurpe S. R., Fokina N. N. Antioxidant system response of freshwater mussel *Anodonta cygnea* to cadmium exposure. *KnE Life Sciences*. 2020:450–467. doi: 10.18502/kls.v5i1.6105

Vasilyeva O. B., Nazarova M. A., Ripatti P. O. The influence of season and levels of dietary lipid on growth performance and lipid composition in rainbow trout *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792). *Contemporary Problems of Ecology*. 2016;9(2):212–222.

Volkova T. O., Nemova N. N. Molecular mechanisms of leukemic cell apoptosis. Moscow: Nauka; 2006. 231 p. (In Russ.)

Voronin V. P., Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Ruokolainen T. R., Ruch'ev M. A., Nemova N. N. A comparative study of lipids and its dynamic during embryogenesis and early post-embryonic development of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.). *Russ. J. Dev. Biol*. 2021;52(2):87–96. doi: 10.1134/S1062360421020090

Voronin V. P., Nemova N. N., Ruokolainen T. R., Artemenkov D. V., Rolskii A. Y., Orlov A. M., Murzina S. A. Into the deep: New data on the lipid and fatty acid profile of redfish *Sebastes mentella* inhabiting different depths in the Irminger Sea. *Biomolecules*. 2021;11(5):704. doi: 10.3390/biom11050704

Vysotskaya R. U., Egorova A. A. Laboratory works in biological chemistry: A study guide. Petrozavodsk: KGPU; 2007. 124 p. (In Russ.)

Vysotskaya R. U., Ieshko E. P., Krupnova M. Yu., Anikieva L. V., Lebedeva D. I. Lysosomal enzymes in

adaptive responses of Cestodes of the genus *Triaenophorus*. *Parazytol.* 2021;55(2):91–100. doi: 10.31857/S0031184721020010

Vysotskaya R. U., Nemova N. N. Lysosomal enzymes in fish. Moscow: Nauka; 2008. 284 p. (In Russ.)

Vysotskaya R. U., Sukhovskaya I. V. Control works in biological chemistry. A manual for chemistry and bio-

logy students of pedagogical universities. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2006. 86 p. (In Russ.)

Zotin A. A., Murzina S. A., Efremov D. A., Oulasvirta P., Ieshko E. P. Ecology of *Margaritifera margaritifera* (Bivalva, Margaritiferidae) in the River Kamennaya, White Sea, Russia. *Nat. Conserv. Res.* 2021;6(S1):61–75. doi: 10.24189/ncr.2021.005

*Поступила в редакцию / received: 02.05.2023; принята к публикации / accepted: 22.05.2023.
Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflict of interest.*

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Немова Нина Николаевна

академик РАН, д-р биол. наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, руководитель научного направления КарНЦ РАН «Биологические науки»

e-mail: nemova@krc.karelia.ru

CONTRIBUTOR:

Nemova, Nina

RAS Academician, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Chief Researcher at the Environmental Biochemistry Laboratory, KarRC RAS Biological Sciences Research Area Leader