

УДК 577.152.34:597.553.2

ВЗАИМОСВЯЗЬ РАЗМЕРНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК И ИНТЕНСИВНОСТИ КАЛЬЦИЙЗАВИСИМОГО ПРОТЕОЛИЗА В СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦАХ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L.) И КУМЖИ (*SALMO TRUTTA* L.) ИЗ РЕК БАСЕЙНА БЕЛОГО МОРЯ (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛ.)

**Н. П. Канцерова, Л. А. Лысенко, Д. А. Ефремов, А. Е. Веселов,
Н. Н. Немова**

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

В настоящей работе оценен уровень активности кальцийзависимых протеиназ семейства кальпаинов в скелетных мышцах молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и кумжи (*Salmo trutta* L.) из некоторых водотоков (река Золотица и ручей Лопатка) бассейна Белого моря (Архангельская обл.), продемонстрирована взаимосвязь интенсивности кальцийзависимого протеолиза с линейно-весовыми показателями исследуемых рыб. Установлено, что пестрятки атлантического лосося, обитающие в р. Золотица, имеют более крупные размеры и, следовательно, более высокий темп роста по сравнению с одновозрастными лососями из рек Мурманской обл. Сравнение размерных показателей и данных по интенсивности кальцийзависимого протеолиза у пестряток кумжи *S. trutta* из трех водотоков бассейнов Белого моря и Онежского озера показало наиболее низкий темп роста рыб возраста 3+, 4+, обитающих в ручье Лопатка. Полученные результаты свидетельствуют о зависимости темпа роста лососевых рыб *S. salar* и *S. trutta* от экологических условий и доступности кормовых ресурсов в исследованных водоемах.

Ключевые слова: бассейн Белого моря; *Salmo salar* L.; *Salmo trutta* L.; темп роста; кальпаины.

**N. P. Kantserova, L. A. Lysenko, D. A. Efremov, A. E. Veselov,
N. N. Nemova. RELATIONSHIP BETWEEN SIZE AND THE RATE OF
CALCIUM-DEPENDENT PROTEOLYSIS IN SKELETAL MUSCLES IN THE
ATLANTIC SALMON (*SALMO SALAR* L.) AND BROWN TROUT (*SALMO
TRUTTA* L.) FROM RIVERS DRAINING TO THE WHITE SEA (ARKHANGELSK
REGION)**

The activity level of calcium-dependent proteases of the calpain family in skeletal muscles of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) from some watercourses (the Zolotitsa River and Lopatka stream) draining to the White Sea (Arkhangelsk region) was estimated. A correlation between length-weight parameters of the fish and the rate of calcium-dependent proteolysis in their skeletal muscles was demonstrated. Atlantic salmon parr from the Zolotitsa River were larger and had a higher growth rate compared to salmon of the same age from rivers of the Murmansk Region. The comparison of length-weight parameters and data on the rate of calcium-dependent proteolysis

in brown trout parr from three watercourses draining to the White Sea and Lake Onego revealed the lowest growth rate in fish aged 3+, 4+ from the Lopatka stream. The obtained results indicate that the growth rate of salmonids *S. salar* and *S. trutta* depends on the environmental condition and availability of food resources in the studied waters.

Key words: White Sea drainage basin; *Salmo salar* L.; *Salmo trutta* L.; growth rate; cal-pains.

Введение

Естественные популяции лососевых рыб, крайне важных в экосистемах европейских приполярных водоемов, имеют тенденцию к сокращению. Важную роль в восстановлении и поддержании их численности играют особо охраняемые природные территории, в том числе национальные парки. В национальном парке (НП) «Онежское поморье», основанном в 2000-х годах на Онежском полуострове (Архангельская обл., с 2016 г. объединен с Кенозерским НП), встречаются атлантический лосось (*Salmo salar* L.), кумжа (*Salmo trutta* L.) и горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*). С 2015 г. в НП начаты работы по инвентаризации лососевых, частично описано распространение, плотность распределения, возрастные и размерно-массовые показатели молоди атлантического лосося и кумжи [Веселов А. Е., Ефремов Д. А., Ручьев М. А., неопубликованные данные]. Кроме вышеописанных показателей мониторинг природных популяций лососевых рыб может включать оценку паразитарных инвазий [Ieshko et al., 2016], репродуктивного потенциала [Веселов, Калюжин, 2001], а также темпов их роста [Лысенко и др., 2015; Lysenko et al., 2017].

Известно, что рыбы растут на протяжении всей жизни, причем интенсивность роста зависит от возраста, пола рыбы, а также от температуры, доступности корма и других внешних факторов. Темп роста рыбы в первый год жизни влияет на ее дальнейшее развитие, например, у атлантического лосося он определяет возраст смолтификации [Dickhoff et al., 1997; Stefansson et al., 2008]. Весовой прирост особи преимущественно зависит от увеличения объема ее мышечной ткани, составляющей примерно половину общей массы тела рыбы [Bureau et al., 2006]. Очевидно, что мышечный рост связан с преобладанием синтеза белка над его деградацией. Синтез мышечных белков, контролируемый нейроэндокринной системой, хорошо изучен у атлантического лосося [Bower et al., 2008; Bower, Johnston, 2010; Nevruy et al., 2011], радужной форели [Cleveland, Weber, 2010] и других костистых рыб [Amaral et al., 2011]. Белковый распад определяется функциональ-

ной активностью нескольких протеолитических систем: лизосомально-аутофагической с ведущей ролью катепсинов, кальпаиновой и протеасомной. Кальпаины признаны основными протеиназами, осуществляющими деградацию мышечных (миофибриллярных и саркоплазматических) белков у рыб [Salem et al., 2004; Overturf, Gaylord, 2009]. Вклад других протеолитических систем (протеасомной и лизосомальной) менее значим и занимает подчиненное положение, поскольку кальпаинам принадлежит ведущая роль в разборке миофибриллярных белковых комплексов [Kofodziejska, Sikorski, 1996; Goll et al., 2003].

К настоящему моменту описано участие внутриклеточных протеиназ в регуляции процессов роста и развития лососевых рыб, включая различные физиологические этапы, такие как половое созревание, миграция, нерест, дефицит корма и голодание [Salem et al., 2007; Cleveland, Burr, 2011; Salmerón et al., 2013]. Показано, что изучаемые параметры внутриклеточного протеолиза могут служить индикаторами роста, а также качественного изменения состояния рыб при переходе от одной стадии развития к другой [Salem et al., 2007; Лысенко и др., 2015; Канцерова и др., 2017; Kantserova et al., 2017; Lysenko et al., 2017]. Целью настоящего исследования явилась характеристика группировок атлантического лосося и кумжи, обитающих в некоторых водотоках бассейна Белого моря (Архангельская обл.), по размерно-массовым и биохимическим показателям (уровню активности кальцийзависимых протеиназ), а также их сравнение с популяциями лососевых рыб Республики Карелия и Мурманской области.

Материалы и методы

Районы исследования. Исследование проведено на молоди атлантического лосося и кумжи, выловленной в июле 2015 г. в реке Золотица и ручье Лопатка (бассейн Белого моря, Онежский полуостров, Архангельская обл.) соответственно. Река Золотица является самым крупным водотоком Онежского полуострова. Ее длина составляет 27 км, общее падение –

62 м, уклон – 2,3 м/км. Русло реки каменистое, местами песчано-галечное. Для р. Золотица характерно чередование порожистых и плесовых участков [Ресурсы..., 1965]. Длина ручья Лопатка составляет 13,6 км, общее падение – 81 м, уклон – 6 м/км. Фракционный состав грунта на многих участках ручьев состоит из гальки разного размера и небольшого содержания песка, что свидетельствует о наличии достаточных площадей качественных нерестовых участков. Выростные участки представлены галечно-валунным грунтом, редко встречаются глыбы.

Сбор и обработка проб. Рыб отлавливали с помощью электролова ранцевого типа (Fa-2, Норвегия). У каждой особи определяли возраст, массу (г) и длину тела по Смиуту (АС, см). Затем рыб выдерживали в течение суток в русловых садках для снятия эффекта воздействия электрического поля, замораживали в жидком азоте и хранили там до начала биохимического анализа.

Биохимические методы. Использовались химические реагенты, ингибиторы и субстраты протеиназ (Sigma-Aldrich, США); оборудование ЦКП Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук»: гомогенизатор TissueLyser LT (Qiagen, Германия), микроцентрифуга 5417R (Eppendorf, Германия), ультрацентрифуга OptimaBeckman LE 80 (Beckman Coulter, США), твердотельный термостат CH-100 (BioSan, Латвия), спектрофотометр СФ-2000 (ОКБ Спектр, Россия).

У рыб изымались белые скелетные мышцы в области спинного плавника для биохимического анализа. Образцы тканей (0,1 г) гомогенизировались в 20 мМ Трис-НСI-буфере (рН 7,5) с добавлением 150 мМ NaCl, 5 мМ ЭДТА-Na, 20 мМ дитиотреитола (ДТТ), 0,1% тритона X-100, ингибиторов протеиназ (1 мМ PMSF, 1 мкг/мл лейпептина, 1 мкг/мл пепстатина) в соотношении 1:10 (вес/объем) и центрифугировались при 20000 г в течение 20 мин. Надосадочная жидкость (ферментсодержащая фракция) служила источником изучаемых протеиназ – растворимых и мембраносвязанных кальпаинов.

В ферментсодержащей фракции тестировалась активность кальпаинов (ЕС 3.4.22.53) – кальцийзависимая казеинолитическая активность, чувствительная к ингибиторам цистеиновых протеиназ [Enns, Belcastro, 2006]. Реакционная смесь, общим объемом 500 мкл, включала 0,5 мг белкового субстрата (денатурированного щелочью казеина), 20 мМ ДТТ, 200 мкл ферментсодержащей фракции

и 2,5 мМ CaCl₂ (Ca²⁺-зависимая активность) или хелатора ионов кальция ЭДТА-Na (Ca²⁺-независимая активность) в 50 мМ Трис-НСI-буфере (рН 7,5). После 30-мин инкубации (28 °С) в аликвотах объемом 100 мкл определялось содержание остаточного белка по методу Брэдфорда [Bradford, 1976]. За единицу активности (ед. акт.) кальпаинов принималось количество фермента, вызывающее увеличение оптического поглощения при 595 нм на 0,1 ОЕ за время реакции в указанных условиях. Удельная активность кальпаинов рассчитывалась на 1 мг белка соответствующей фракции.

Концентрация растворимого белка определялась по методу Брэдфорда [Bradford, 1976] с использованием бычьего сывороточного альбумина в качестве стандарта.

Полученные данные обрабатывались общепринятыми методами вариационной статистики с использованием пакетов программ MS Excel и Statgraphics. Распределение данных отличалось от нормального, поэтому для оценки достоверности различий использовали непараметрические критерии: для нескольких групп – Краскела-Уоллеса, попарно – U Манна-Уитни. Значение $p \leq 0,05$ считалось достоверным. В тексте значения приводятся как среднее \pm стандартное отклонение.

Результаты и обсуждение

Атлантический лосось

Анализ данных о стадиях жизненного цикла и возрасте атлантического лосося, выловленного в р. Золотица в июле 2015 г., свидетельствует о достаточно сложной структуре этой популяции. Были отловлены ювенильные пестрятки (0+, 1+, 2+, 3+), а также карликовые самцы возрастных групп 3+ и 4+ [Веселов, Ефремов, Ручьев, неопубликованные данные]. Активность кальцийзависимых протеиназ была определена в скелетных мышцах ювенильных пестряток (табл. 1).

На первом и втором году жизни атлантический лосось, обитающий в р. Золотица, имеет более высокий темп роста (линейный и весовой прирост) по сравнению с лососем из р. Индера (Мурманская обл., вылов июль 2015 г. [Канцера и др., 2017]) – пестрятки 0+: 3,60 против 2,73 см, 0,42 против 0,15 г; пестрятки 1+: 8,7 против 5,4 см, 6,01 против 1,30 г. Более интенсивный линейный и весовой прирост лососей возраста 0+ и 1+ из р. Золотица свидетельствует о благоприятном для роста младших возрастных групп комплексе факторов, определяющим из которых, по-видимому, является

Таблица 1. Активность кальпаинов и размерно-массовые показатели пестряток атлантического лосося, *S. salar* L., из реки Золотица (Архангельская обл.)

Table 1. Calpain activity and length-weight parameters of Atlantic salmon parr, *S. salar* L., from the Zolotitsa river (Arkhangelsk region)

Возраст Age	n	Масса, г Mass, g	АС, см FL, cm	Активность кальпаинов, ед. акт./г белка Calpain activity, act. un./g of prot.
0+	5	0,42 ± 0,01	3,6 ± 0,01	53,17 ± 2,55
1+	8	6,01 ± 1,01 ^a	8,7 ± 0,4 ^a	36,73 ± 5,94 ^a
2+	9	7,66 ± 1,24 ^{ab}	9,3 ± 0,66 ^a	38,58 ± 8,57
3+	5	14,29 ± 3,38 ^{abc}	11,28 ± 0,82 ^{ab}	31,12 ± 13,03

Примечание. а – различия достоверны по сравнению с особями 0+, б – по сравнению с особями 1+, с – по сравнению с особями 2+.

Note. a – differences are significant when comparing with individuals 0+, b – comparing with individuals 1+, c – comparing with individuals 2+.

хорошая обеспеченность кормом. Основу численности (10 тыс. экз./м²) и биомассы (5,5 г/м²) зообентоса составили личинки хирономид, поденок, ручейников, мошек, а также малощетинковые черви [Барышев, Веселов, 2005; Веселов, Ефремов, Ручьев, неопубликованные данные]. На третьем году жизни лосося (возраст 2+ и выше) преимущество обитания в реках Архангельской области утрачивается (9,30 против 9,87 см, 7,77 против 8,22 г).

Следует отметить, что средний показатель плотности молоди для р. Золотица (55 экз./100 м²) превышает среднее значение для нерестовых рек Северо-Запада России (50 экз./100 м²), что подтверждает благоприятные условия для роста и размножения лосося [Веселов, Ефремов, Ручьев, неопубликованные данные]. Возраст смолтификации, вероятно, 3+, поскольку особи 4+ в реке практически не встречаются. В реке Золотица были выловлены пестрятки, длина которых превышала 11 см. Этот размер у лососей из р. Индера (Мурманская обл.) возраста 2+ и 3+ был признан пороговым для перехода пестряток к смолтификации [Канцерова и др., 2017], то есть, по всей видимости, нагул лососей в реке Золотица продолжается в течение более длительного времени и до достижения ими более крупных размеров.

Помимо различий лосося из разных регионов по размерным характеристикам и темпу роста было выявлено их отличие по уровню протеолитической активности в скелетных мышцах, зависящему прежде всего от активности кальпаиновой системы. Однако следует отметить выявленную сходную с лососями Кольского полуострова возрастную динамику активности кальпаинов: у сеголеток 0+ обнаруживается максимальный уровень активности кальпаинов в скелетных мышцах, достоверно

отличающийся от уровня у следующих возрастных групп, начиная с 1+ (53,17 ± 2,55 против 36,73 ± 5,94 у лосося 0+ и 1+ соответственно). У всех возрастных групп обнаруживается выявленная ранее (у лососей из рек Мурманской обл. [Канцерова и др., 2017]) положительная зависимость темпа роста и активности основных внутриклеточных протеиназ мышечной ткани – кальпаинов. Так, максимальный темп роста на первом году жизни (14,3-кратный по массе и 2,41-кратный по длине) соответствует максимальной интенсивности кальпаинзависимого протеолиза. Снижение темпа прироста на втором году жизни (до 1,27-кратного по массе и 1,06-кратного по длине) сопровождается снижением активности кальпаинов.

Различия в скорости роста между рыбами в решающей мере объясняются регуляцией обмена белков в мышцах. Синтез белка при недетерминированном росте должен превалировать над его распадом, по крайней мере в мышечной ткани, которая составляет более половины веса рыбы. Высокая скорость синтеза белка у активно растущих особей (от 0+ до 3+) сопровождается интенсивной работой протеолитических систем, отвечающих за его обмен и контроль качества, при том что баланс синтеза и распада белка остается положительным.

Кумжа

Показано, что в уловах из ручья Лопатка (Архангельская обл.) полностью отсутствовали пестрятки кумжи младших возрастных групп, а также смолты. Отсутствие пестряток от 0+ до 2+ в ручье Лопатка может быть связано с высоким уровнем нелегального лова в низовье, где нерестятся производители кумжи [Веселов, Ефремов, Ручьев, неопубликованные данные]. Плотность молоди была низ-

Таблица 2. Активность кальпаинов и размерно-массовые показатели кумжи, *S. trutta L.*, из ручья Лопатка (Архангельская обл.)

Table 2. Calpain activity and length-weight parameters of brown trout, *S. trutta L.*, from the Lopatka stream (Arkhangelsk region)

Группа Group	n	Масса, г Mass, g	АС, см FL, cm	Активность кальпаинов, ед. акт./г белка Calpain activity, act. un./g of prot.
Самец Male 3+	1	53,33	17,8	31,07
Самка Female 4+	8	32,56 ± 5,83	14,83 ± 0,76	36,01 ± 8,6
Самец Male 4+	1	35,55	15,2	74,71
Самец Male 5+	1	41,92	16,6	81,09
Самец-карлик Dwarf male 4+	3	51,57 ± 2,89	16,5 ± 0,52	34,23 ± 11,56
Самец-карлик Dwarf male 5+	2	37,41 ± 5,89	15,25 ± 0,78	45,9 ± 13,8

кой – 5–6 экз./100 м². Основу улова составляли пестрятки 3+ и 4+, а также карликовые самцы (28 % улова; жилая форма), созревающие уже к возрасту 3+ (табл. 2). Обилие кормовой базы в ручье позволяет кумже размножаться за счет карликовых производителей, минуя стадии смолтификации и ската на нагул в море.

Сравнение размерных показателей пестрятки кумжи старших возрастных групп из разных водотоков – ручья Лопатка, бассейн Белого моря, Архангельская обл.; р. Ольховка, бассейн Белого моря, Мурманская обл. [Kantserova et al., 2017]; р. Орзег, бассейн Онежского озера, Республика Карелия [Веселов, Ефремов, Ручьев, неопубликованные данные] – показало, что наиболее крупные особи возраста 3+, 4+ обитают в р. Орзег, наиболее мелкие – в ручье Лопатка. По данным ихтиологических наблюдений, также более низкой оказалась плотность молоди кумжи в ручье Лопатка (5–6 экз./100 м²), тогда как для кумжевых рек Онежского озера плотность составляет 10–22 экз./100 м² [Веселов, Калюжин, 2001]. Эти данные, наряду с отсутствием в уловах из ручья Лопатка кумжи младших возрастных групп (0+, 1+, 2+), подтверждают влияние высокой внутри- и межвидовой конкуренции, снижающей благополучие кумжи и стабильность ее воспроизводства в реках Архангельской обл.

Различие по уровню активности кальпаинов отмечено между одновозрастными самками

и самцами кумжи. Так, у самок 4+ активность кальпаинов в два раза выше, чем у самца. У карликовых самцов уровень кальцийзависимого протеолиза в скелетных мышцах в 2 раза ниже, чем у одновозрастных пестряток. Вероятно, сказывается различие их физиологического статуса: пестрятки интенсивно растут, и в их мышцах активный белковый синтез сопровождается высокой интенсивностью протеолиза, необходимого для контроля качества вновь синтезируемых белков и их обмена, а у карликовых самцов в связи с преобладанием синтетических процессов в формирующихся гонадах белковый метаболизм в мышечной ткани снижен. В этом заключается отличие жилой формы кумжи (карликовых производителей) от проходных форм, которые в ходе нереста и связанной с ним миграции утрачивают значительную часть мышечной массы за счет высокой интенсивности протеолиза мышечных белков.

Сравнение уровня активности кальпаинов у пестряток кумжи старших возрастных групп 3+ и 4+ из разных водотоков – ручья Лопатка, бассейн Белого моря, Архангельская обл.; р. Ольховка, бассейн Белого моря, Мурманская обл. [Kantserova et al., 2017]; р. Орзег, бассейн Онежского озера, Республика Карелия [Веселов, Ефремов, Ручьев, неопубликованные данные] – показало, что более низкий уровень обнаруживается у кумжи из ручья Лопатка. Поскольку в ранее проведенных экспериментах

нами была подтверждена положительная зависимость темпа роста рыб и уровня активности кальпаинов в их мышцах [Лысенко и др., 2015; Lysenko et al., 2017], эти данные согласуются с обнаруженными размерно-массовыми различиями кумжи разных местообитаний и подтверждают более низкую скорость ростовых процессов у рыб из ручья Лопатка (Архангельская обл.).

Заключение

Таким образом, в настоящей работе были охарактеризованы группировки атлантического лосося и кумжи из некоторых водотоков Архангельской обл. по ряду ихтиологических, морфометрических и биохимических показателей. Подтверждена взаимосвязь темпов роста лососевых с интенсивностью кальцийзависимого протеолиза в их скелетных мышцах. Анализ данных о стадиях жизненного цикла, возрасте, размерно-массовых и некоторых биохимических показателях (уровень активности внутриклеточных протеиназ) у атлантического лосося из р. Золотица свидетельствует о благополучии изучаемой популяции, а также о достаточном уровне ее воспроизводства. В свою очередь, плотность кумжи в ручье Лопатка находится на низком уровне, а возрастной состав ее популяции неоднороден. Кроме того, кумжа из ручья Лопатка имеет наиболее низкий темп роста по сравнению с особями из других водотоков. Полученные результаты свидетельствуют о необходимости усиления рыбоохранных мероприятий, направленных на стабилизацию и увеличение численности кумжи в исследуемом ручье.

Авторы выражают благодарность сотруднику лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных ИБ КарНЦ РАН М. А. Ручьеву за помощь в сборе и обработке ихтиологического материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант «Лососевые рыбы Северо-Запада России: эколого-биохимические механизмы раннего развития», № 14-24-00102) по квотам вылова НП «Онежское Поморье».

Литература

Барышев И. А., Веселов А. Е. Количественная характеристика зообентоса некоторых рек бассейна Белого моря (Карельский, Терский и Архангельский берега) // Лососевидные рыбы Восточной Финноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 23–30.

Веселов А. Е., Калюжин С. М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.

Канцерова Н. П., Лысенко Л. А., Немова Н. Н. Белковая деградация в скелетных мышцах пестряток и смолтов атлантического лосося *Salmo salar* L. // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 1. С. 63–68. doi: 10.7868/S0002332917010040

Лысенко Л. А., Канцерова Н. П., Крупнова М. Ю., Веселов А. Е., Немова Н. Н. Внутриклеточная белковая деградация в процессе роста атлантического лосося *Salmo salar* L. // Биоорг. хим. 2015. Т. 41, № 6. С. 717–724. doi: 10.7868/S013234231506009

Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. Т. 3. Северный край / Под ред. Н. М. Жила. Л.: Гидрометеиздат, 1965. 612 с.

Amaral I. P., Johnston I. A. Insulin-like growth factor (IGF) signalling and genome-wide transcriptional regulation in fast muscle of zebrafish following a single-satiating meal // J. Exp. Biol. 2011. 214:2125–2139. doi: 10.1242/jeb.053298

Bower N. I., Li X., Taylor R., Johnston I. A. Switching to fast growth: the insulin-like growth factor (IGF) system in skeletal muscle of Atlantic salmon // J. Exp. Biol. 2008. Vol. 211. P. 3859–3870. doi: 10.1242/jeb.024117

Bower N. I., Johnston I. A. Transcriptional regulation of the IGF signaling pathway by amino acids and insulin-like growth factors during myogenesis in Atlantic salmon // PLoS One. 2010. 5(6): e11100. doi: 10.1371/journal.pone.0011100

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

Bureau D. P., Hua K., Cho C. Y. Effect of feeding level on growth and nutrient deposition in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) growing from 150 to 600 g // Aqua. Res. 2006. Vol. 37. P. 1090–1098. doi: 10.1111/j.1365-2109.2006.01532.x

Cleveland B. M., Burr G. S. Proteolytic response to feeding level in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Aquaculture. 2011. Vol. 319. P. 194–204.

Cleveland B. M., Weber G. M. Effects of insulin-like growth factor-I, insulin, and leucine on protein turnover and ubiquitin ligase expression in rainbow trout primary myocytes // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2010. 298: R341–R350. doi: 10.1152/ajpregu.00516.2009

Dickhoff W. W., Beckman B. R., Larsen D. A., Duan C., Moriyama S. The role of growth in endocrine regulation of salmon smoltification // Fish Physiol. Biochem. 1997. Vol. 17. P. 231–236.

Goll D. E., Thompson V. F., Li H., Wei W., Cong J. The calpain system // Physiol. Rev. 2003. Vol. 83(3). P. 731–801. doi: 10.1152/physrev.00029.2002

Enns D. L., Belcastro A. N. Early activation and redistribution of calpain activity in skeletal muscle during hindlimb unweighting and reweighting // Can. J. Physiol. Pharmacol. 2006. Vol. 84. P. 601–609. doi: 10.1139/y06-013

Hevrøy E. M., Azpeleta C., Shimizu M., Lanzén A., Kaiya H., Espe M., Olsvik P. A. Effects of short-term starvation on ghrelin, GH-IGF system, and IGF-binding

proteins in Atlantic salmon // *Fish Physiol. Biochem.* 2011. 37: 217–232. doi: 10.1007/s10695-010-9434-3

Ieshko E. P., Geist J., Murzina S. A., Veselov A. E., Lebedeva D. I., Ziuganov V. V. The characteristics of the infection of juvenile Atlantic salmon with glochidia of the freshwater pearl mussel in rivers of Northwest Russia // *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 2016. Vol. 417. 6.

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

Kołodziejska I., Sikorski Z. E. Neutral and alkaline muscle proteases of marine fish and invertebrates // *J. Food Biochem.* 1996. Vol. 20. P. 349–363.

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

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

trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* 2009. Vol. 152. P. 150–160. doi: 10.1016/j.cbpb.2008.10.012

Salem M., Kenney B., Killefer J., Nath J. Isolation and characterization of calpains from rainbow trout muscle and their role in texture development // *J. Muscle Foods.* 2004. 15: 245–255.

Salem M., Silverstein J., Rexroad C., Yao J. Effect of starvation on global gene expression and proteolysis in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *BMC Genomic.* 2007. Vol. 8. P. 328.

Salmerón C., García de la Serrana D., Jiménez-Amilburu V., Fontanillas R., Navarro I., Johnston I. A., Gutiérrez J., Capilla E. Characterisation and expression of calpain family members in relation to nutritional status, diet composition and flesh texture in gilthead sea bream (*Sparus aurata*) // *PLoS ONE.* 2013. Vol. 8(9). P. e75349. doi: 10.1371/journal.pone.0075349

Stefansson S. O., Björnsson B. Th., Ebbesson L. O. E., McCormick S. D. Smoltification // *Fish Larval Physiology / Eds Finn R. N., Kapoor B. G. Enfield: Sci. Publ.,* 2008. P. 639–681.

Поступила в редакцию 05.03.2018

References

Baryshev I. A., Veselov A. E. Kolichestvennaya kharakteristika zoobentosa nekotorykh rek basseina Belogo morya (Karel'skii, Terskii i Arkhangel'skii berega) [Quantitative characteristics of zoobenthos in some rivers of the White Sea drainage basin (Karelian, Tersky and Arkhangelsk coasts)]. *Lososevidnye ryby Vostochnoi Fennoskandii* [Salmonid Fish of Eastern Fennoscandia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2005. P. 23–30.

Kantserova N. P., Lysenko L. A., Nemova N. N. Belkovaya degradatsiya v skeletnykh myshtsakh pestryatok i smoltov atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L. [Protein degradation in the skeletal muscles of parrs and smolts of the Atlantic salmon *Salmo salar* L.]. *Izv. RAN. Ser. Biol.* [Biol. Bull.]. 2017. No. 1. P. 63–68. doi: 10.7868/S0002332917010040

Lysenko L. A., Kantserova N. P., Krupnova M. Yu., Veselov A. E., Nemova N. N. Vnutrikletchnaya belkovaya degradatsiya v protsesse rosta atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L. [Intracellular protein degradation in the development of the Atlantic salmon *Salmo salar* L.]. *Bioorg. khim.* [Russ. J. Bioorganic Chem.] 2015. Vol. 41, no. 6. P. 717–724. doi: 10.7868/S013234231506009

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR: Gidrologicheskaya izuchennost'. T. 3. Severnyi krai [Resources of surface waters of the USSR: hydrological study. Vol. 3. Northern region]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1965. 612 p.

Veselov A. E., Kalyuzhin S. M. Ekologiya, povedenie i raspredelenie molodi atlanticheskogo lososya [Ecology, behavior, and distribution of juvenile Atlantic salmon]. Petrozavodsk: Kareliya, 2001. 160 p.

Amaral I. P., Johnston I. A. Insulin-like growth factor (IGF) signalling and genome-wide transcriptional regulation in fast muscle of zebrafish following a single-satiating meal. *J. Exp. Biol.* 2011. 214:2125–2139. doi: 10.1242/jeb.053298

Bower N. I., Li X., Taylor R., Johnston I. A. Switching to fast growth: the insulin-like growth factor (IGF) system in skeletal muscle of Atlantic salmon. *J. Exp. Biol.* 2008. Vol. 211. P. 3859–3870. doi: 10.1242/.024117

Bower N. I., Johnston I. A. Transcriptional regulation of the IGF signaling pathway by amino acids and insulin-like growth factors during myogenesis in Atlantic salmon. *PLoS One.* 2010. 5(6): e11100. doi: 10.1371/journal.pone.0011100

Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.* 1976. Vol. 72. P. 248–254.

Bureau D. P., Hua K., Cho C. Y. Effect of feeding level on growth and nutrient deposition in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) growing from 150 to 600 g. *Aqua. Res.* 2006. Vol. 37. P. 1090–1098. doi: 10.1111/j.1365-2109.2006.01532.x

Cleveland B. M., Burr G. S. Proteolytic response to feeding level in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture.* 2011. Vol. 319. P. 194–204.

Cleveland B. M., Weber G. M. Effects of insulin-like growth factor-I, insulin, and leucine on protein turnover and ubiquitin ligase expression in rainbow trout primary myocytes. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2010. 298: R341–R350. doi: 10.1152/ajpregu.00516.2009

Dickhoff W. W., Beckman B. R., Larsen D. A., Duan C., Moriyama S. The role of growth in endocrine regulation of salmon smoltification. *Fish Physiol. Biochem.* 1997. Vol. 17. P. 231–236.

Goll D. E., Thompson V. F., Li H., Wei W., Cong J. The calpain system. *Physiol. Rev.* 2003. Vol. 83(3). P. 731–801. doi: 10.1152/physrev.00029.2002

Enns D. L., Belcastro A. N. Early activation and redistribution of calpain activity in skeletal muscle during

hindlimb unweighting and reweighting. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 2006. Vol. 84. P. 601–609. doi: 10.1139/y06-013

Havrøy E. M., Azpeleta C., Shimizu M., Lanzén A., Kaiya H., Espe M., Olsvik P. A. Effects of short-term starvation on ghrelin, GH-IGF system, and IGF-binding proteins in Atlantic salmon. *Fish Physiol. Biochem.* 2011. 37: 217–232. doi: 10.1007/s10695-010-9434-3

Ieshko E. P., Geist J., Murzina S. A., Veselov A. E., Lebedeva D. I., Ziuganov V. V. The characteristics of the infection of juvenile Atlantic salmon with glochidia of the freshwater pearl mussel in rivers of Northwest Russia. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 2016. Vol. 417. P. 161–178. doi: 10.1051/kmae/2015039

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

Kołodziejska I., Smorski Z. E. Neutral and alkaline muscle proteases of marine fish and invertebrates. *J. Food Biochem.* 1996. Vol. 20. P. 349–363.

Lysenko L. A., Kantserova N. P., Kaivarainen E. I., Krupnova M. Yu., Nemova N. N. Skeletal muscle protease activities in the early growth and development of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Comp. Biochem.*

Physiol. B Biochem. Mol. Biol. 2017. Vol. 211. P. 22–28. doi: 10.1016/j.cbpb.2017.05.001

Overturf K., Gaylord T. Determination of relative protein degradation activity at different life stages in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* 2009. Vol. 152. P. 150–160. doi: 10.1016/j.cbpb.2008.10.012

Salem M., Kenney B., Killefer J., Nath J. Isolation and characterization of calpains from rainbow trout muscle and their role in texture development. *J. Muscle Foods.* 2004. 15: 245–255.

Salem M., Silverstein J., Rexroad C., Yao J. Effect of starvation on global gene expression and proteolysis in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *BMC Genomic.* 2007. Vol. 8. P. 328.

Salmerón C., García de la Serrana D., Jiménez-Amilburu V., Fontanillas R., Navarro I., Johnston I. A., Gutiérrez J., Capilla E. Characterisation and expression of calpain family members in relation to nutritional status, diet composition and flesh texture in gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *PLoS ONE.* 2013. Vol. 8(9). P. e75349. doi: 10.1371/journal.pone.0075349

Stefansson S. O., Björnsson B. Th., Ebbesson L. O. E., McCormick S. D. Smoltification. *Fish Larval Physiology.* Enfield: Sci. Publ., 2008. P. 639–681.

Received March 05, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Канцеровва Надежда Павловна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН» ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: nkantserova@yandex.ru
тел.: (8142) 571879

Лысенко Людмила Александровна

ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН» ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: l-lysenko@yandex.ru
тел.: (8142) 571879

Ефремов Денис Александрович

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН» ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: denisefremov@list.ru
тел.: (8142) 571679

Веселов Алексей Елпидифорович

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН» ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: veselov@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 571679

CONTRIBUTORS:

Kantserova, Nadezhda

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

Lysenko, Liudmila

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

Efremov, Denis

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: denisefremov@list.ru
tel.: (8142) 571679

Veselov, Aleksey

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: veselov@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 571679

Немова Нина Николаевна

главный научный сотрудник, чл.-корр. РАН, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН, Федеральный
исследовательский центр «Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: nemova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 783615

Nemova, Nina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: nemova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 783615