

УДК 577: [57.017.6:597.552.511]

АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО И УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА У МОЛОДИ ЛОСОСЯ РАЗНЫХ ВОЗРАСТНЫХ ГРУПП ИЗ РЕКИ ЗОЛОТИЦА (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

М. В. Чурова, Н. С. Шульгина, Н. Н. Немова

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

С целью оценки уровня энергетического обмена в процессе развития лосося *Salmo salar* Linnaeus, 1758 (Salmonidae) из реки Золотица (Архангельская область) было проведено исследование активности ферментов аэробного и анаэробного энергетического обмена (цитохром с оксидазы, ЦО, КФ 1.9.3.1, лактатдегидрогеназы, ЛДГ, КФ 1.1.1.27), углеводного обмена (глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, Г6ФДГ, КФ 1.1.1.49, 1-глицерофосфатдегидрогеназы 1-ГФДГ, КФ 1.1.1.8, альдолазы, КФ 4.1.2.13) в белых мышцах и печени молоди возраста 0+, 1+, 2+ и 3+. Установлен разнонаправленный характер изменения активности ферментов аэробного и анаэробного энергетического обмена в мышцах с возрастом молоди. Активность ЦО была высокой в мышцах пестряток возраста 0+, 1+, 2+ и снижалась у четырехлеток (3+). Активность ЛДГ и альдолазы в мышцах была высокой у особей более старших групп. Различия в активности ферментов в печени между возрастными группами, а именно высокая активность ЛДГ и 1-ГФДГ у трехлеток (2+), вероятно, отражают изменения степени использования углеводов в процессах биосинтеза. Проведен сравнительный анализ данных результатов с таковыми, полученными ранее для молоди лосося из реки Индера (Кольский полуостров). Установлена более высокая активность ЛДГ в мышцах у сеголеток и двухлеток и более низкие уровни активности ЦО и альдолазы в мышцах и печени у пестряток всех возрастных групп из реки Золотица по сравнению с особями из реки Индера. Выявленные различия в активности всех перечисленных ферментов энергетического и углеводного обмена у молоди лосося из рек Индера и Золотица, а также в показателях их массы непосредственно связаны с разными условиями обитания (кормовыми, гидрологическими), сложившимися в этих реках.

Ключевые слова: ферменты; энергетический обмен; углеводный обмен; молодь лосося; *Salmo salar* Linnaeus, 1758.

M. V. Churova, N. S. Shulgina, N. N. Nemova. METABOLIC ENZYME ACTIVITIES IN YOUNG SALMON OF DIFFERENT AGE GROUPS FROM THE ZOLOTITSA RIVER (ARKHANGELSK REGION)

To assess the level of the energy metabolism in the development of salmon *Salmo salar* Linnaeus, 1758 (Salmonidae) from the Zolotitsa River (Arkhangelsk region), the activity of enzymes of aerobic and anaerobic metabolism (cytochrome c oxidase, COX, 1.9.3.1, lactate dehydrogenase, LDH, EC 1.1.1.27) and carbohydrate metabolism (glu-

cose-6-phosphate dehydrogenase, G6PDH, EC 1.1.1.49, glycerol-3-phosphate dehydrogenase 1 GPDH1, EC 1.1.1.8, aldolase, EC 4.1.2.13) was studied in white muscles and liver of juveniles aged 0+, 1+, 2+ and 3+. Age-related multidirectional changes were detected in the activity of the enzymes of aerobic and anaerobic energy metabolism in muscles. Muscular COX activity was high in parr at 0+, 1+, 2+ age, and decreased on the fourth year (3+ parr). The activity of LDH and aldolase in muscles was high in individuals of older groups. Age-specific differences in the activity of enzymes in the liver, namely high activity of LDH and GPDH1 in third-year parr (2+), probably reflect changes in the involvement of carbohydrates in biosynthetic processes. These results were analyzed in comparison with those obtained previously for salmon parr from the Indera River (Kola Peninsula). There was a higher activity of LDH in muscles in the first and second years, and lower levels of muscular and hepatic COX and aldolase activities in all age groups from the Zolotitsa River compared to fish from the Indera River. The revealed differences in the activities of all the studied enzymes of energy and carbohydrate metabolism in salmon from the Indera and the Zolotitsa, as well as in their weight, are directly related to the different habitat conditions (foraging, hydrological) in these rivers.

Key words: enzymes; energy metabolism; carbohydrate metabolism; juvenile salmon; *Salmo salar* Linnaeus, 1758.

Введение

Атлантический лосось *Salmo salar* Linnaeus, 1758 (Salmonidae) – широко распространенный вид в водоемах Европейского Севера. Жизненный цикл лососевых включает разнообразные этапы развития со сложной системой адаптаций [Казаков, 1998]. Среди особей одной генерации может наблюдаться значительная дифференциация рыб по размерам и темпам роста, которая влияет на возраст начала смолтификации [Павлов и др., 2007; McCormick et al., 2013]. Это приводит к тому, что формируется сложная возрастная структура популяции лососей по длительности речного периода жизни [Atlantic..., 2011]. Каждая возрастная группа лососей имеет свои особенности обмена веществ, связанные с изменением образа жизни, расположением в потоке, типом и режимом питания, двигательной активностью и началом смолтификации.

Уровень энергетического обмена, как один из метаболических факторов, определяющих процессы роста и развития рыб, является важной характеристикой организма, отражающей возрастные особенности рыб. Исследуя параметры энергетического и углеводного обмена, можно оценить уровень важнейших процессов образования энергии – аэробного синтеза АТФ, гликолиза, а также участие углеводов в процессах образования энергии и синтезе различных промежуточных соединений. Проведенные ранее исследования свидетельствуют о том, что активность ферментов энергетического и углеводного обмена взаимосвязана с процессами роста рыб, отражает сезонные и возрастные изменения метаболизма, а так-

же коррелирует с размерно-весовыми показателями особей, что продемонстрировано для различных видов рыб [Imstrand et al., 2006; Davies, Moyes 2007; Gauthier et al., 2008; Koedijk et al., 2010; Чурова и др., 2010, 2015]. На основании результатов изучения активности ферментов аэробного и анаэробного обмена у пестряток атлантического лосося установлены различия в энергетическом обмене между группами особей, обитающих в главном русле реки Варзуга и ее притоке [Павлов и др., 2007]. Было высказано предположение о том, что значительные различия в параметрах энергетического обмена у пестряток в первый год жизни в русле реки и ее притоке являются причиной начала их смолтификации в разном возрасте – 2+, 3+ или 4+.

Результаты изучения возрастных особенностей энергетического обмена у молоди лосося позволят расширить представления о механизмах роста и развития рыб в первые годы жизни. Ранее нами были установлены различия в активности ферментов энергетического и углеводного обмена у пестряток лосося разных возрастов из реки Индера (Кольский п-ов, Мурманская область) [Чурова и др., 2015, Churova et al., 2017]. С целью выявления общих закономерностей и различий в уровне энергетического обмена у пестряток лосося разных возрастных групп из разных по географическому положению и условиям мест обитания было проведено исследование активности ключевых ферментов энергетического и углеводного обмена у лососей из реки Золотица (Архангельская область). В данной работе у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в белых мышцах и печени пестряток возрастных групп 0+, 1+, 2+, 3+ опре-

деляли активность ферментов аэробного и анаэробного энергетического обмена (цитохром с оксидазы (ЦО), лактатдегидрогеназы (ЛДГ), углеводного обмена (глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Г-6-ФДГ), 1-глицерофосфатдегидрогеназы (1-ГФДГ), альдолазы).

Материалы и методы

Исследовали пестряток атлантического лосося возраста 0+, 1+, 2+, 3+ из реки Золотица (Архангельская область) в летний период. Температура воды во время вылова составляла 15 °С. Вылов произведен по квотам национального парка «Онежское Поморье». Использовался электролов (аппарат Fa-2 норвежского производства). После отлова молодь выдерживали 1 сутки в садках. Каждую особь измеряли и взвешивали, кусочки тканей (мышцы, печень) замораживали в жидком азоте и далее хранили при –80 °С до начала анализа. Данные по размерно-весовым показателям отловленной молоди лосося представлены в табл. 1.

Характеристика рек. Результаты данного исследования сравнивали с более ранними, полученными для лосося из реки Индера. Ниже представлена характеристика этих двух рек.

Река Золотица (65°33'89,16" с. ш., 41°09'00,37" в. д.) относится к бассейну Белого моря, является самой большой из водотоков Онежского полуострова. Площадь водосборного бассейна составляет 1150 км². В целом средний показатель плотности молоди для р. Золотица – 55 экз./100 м². Это выше среднего значения (50 экз./100 м²) для нерестовых рек Северо-Запада России [Веселов и др., в печати].

Река Индера (66°14'31,89" с. ш., 37°8'35,15" в. д.) расположена на Кольском п-ове, на Терском берегу Белого моря. Длина водотока 34 км, площадь водосбора 284,6 км². Площадь нерестово-выростных участков лососевых рыб – 186 000 м². Численность производителей лосося – около 400 экз., потенциальная численность 1100 экз. Плотность молоди лосося изменяется в пределах 36–94 экз./100 м² [Веселов и др., 2016].

Определение активности ферментов. Активность ферментов определяли в белых мышцах и печени рыб. Активность ферментов печени определяли только у особей возраста 1+, 2+, 3+ в связи с небольшой массой этого органа у сеголеток (0+), недостаточной для взятия навески. Ткань гомогенизировали в 0,01 М трис-НСI буферном растворе (рН 7,5). Активность ферментов определяли в гомогенатах тканей при комнатной температуре (25 °С). Общую активность ферментов лактатдегидрогеназы

Таблица 1. Размерно-весовые характеристики рыб из реки Золотица

Table 1. Characteristics of fish from the Zolotitsa River

Возраст Age	n	Масса, г Weight, g	Длина, АС, см FL, cm
0+	8	0,46 ± 0,04	3,66 ± 0,09
1+	8	5,37 ± 0,36	8,40 ± 0,18
2+	9	8,00 ± 0,37	9,28 ± 0,16
3+	7	13,49 ± 0,88	11,08 ± 0,34

(ЛДГ, КФ 1.1.1.27), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Г6ФДГ, КФ 1.1.1.49) и глицерофосфатдегидрогеназы (1-ГФДГ, КФ 1.1.1.8) в органах рыб определяли по общепринятым методикам [Кочетов, 1980]. Активность цитохром с оксидазы (ЦО, КФ 1.9.3.1) определяли по методу Смита [Smith, 1955]. Активность альдолазы (КФ 4.1.2.13) определяли по методике Векс в модификации Ананьева и Обуховой [Колб, Камышников, 1976]. Активность ферментов выражали в мкмоль/мин/г ткани.

Статистический анализ полученных результатов производили с помощью критерия Краскела – Уоллиса с последующим сравнением выборок с использованием критерия Манна – Уитни. Различия считали достоверными при $p < 0,05$.

Работа выполнена с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты и обсуждение

Активность исследуемых ферментов в мышцах пестряток

Установлены возрастные различия в уровне активности ферментов энергетического и углеводного обмена в мышцах пестряток из реки Золотица. Изменения активности ферментов аэробного и анаэробного обмена, ЦО и ЛДГ, носили разнонаправленный характер. Достоверных различий в активности ЦО между пестрятками возрастов 0+, 1+, 2+ не установлено, а в возрасте 3+ она достоверно снижалась (табл. 2). ЦО – ключевой фермент дыхательной цепи митохондрий, и его активность является показателем уровня аэробного метаболизма [Goolish, Adelman, 1987]. Результаты указывают на снижение аэробного обмена в мышцах рыб более старшего возраста. В ранее проведенном исследовании активности ферментов энергетического обмена у лососей из реки Индера было показано, что высокий уровень

аэробного обмена в мышцах характерен для сеголеток и двухлеток лососей, а у пестряток возраста 2+ и 3+ он постепенно снижался (табл. 2) [Churova et al., 2017]. В ходе развития молоди рыб с увеличением массы происходит снижение удельной интенсивности потребления кислорода, снижение тканевого дыхания и в целом уровня стандартного обмена [Davies, Moyes, 2007]. С возрастом снижаются темпы роста рыб и, следовательно, энергетические затраты, связанные с синтезом новых белков, структурных, функциональных и запасных веществ [Шатуновский, 2001].

Активность фермента анаэробного обмена ЛДГ в мышцах у лососей из реки Золотица увеличивалась в возрасте 1+ по сравнению с 0+ и сохранялась относительно высокой у более старших рыб (табл. 2). Активность ЛДГ в белых мышцах непосредственно связана с участием этого фермента в анаэробном гликолизе, основном процессе их энергообеспечения при интенсивных сокращениях [Somero, Childress, 1980]. Таким образом, в возрастном ряду пестряток лососей наблюдается увеличение интенсивности анаэробного энергетического обмена у особей 1+ и старше. У лососей из реки Индера увеличение анаэробного обмена с возрастом было последовательным (табл. 2) [Churova et al., 2017]. Как известно, молодь лосося возраста 1+ (и старше) переходит к обитанию на пороговых участках с высокой скоростью течения и вынуждена активно противостоять потоку [Шустов, 1983]. Рост активности ЛДГ в мышцах с увеличением возраста и массы тела лососей может быть направлен на повышение энергообеспечения плавательной активности, совершение стремительных пищевых и оборонительных бросков из спокойных по течению придонных слоев в толщу воды, характеризующуюся стремительным потоком [Burness et al., 1999; Чурова и др., 2015]. Ранее было показано, что уровень активности ЛДГ отражает степень двигательной активности рыб; так, скелетные мышцы морских рыб пелагических видов обладают большей активностью ферментов гликолиза в сравнении с мышцами бентосных малоактивных видов [Drazen, Seibel, 2007]. Для многих видов рыб показано также возрастное увеличение интенсивности анаэробного энергетического обмена, активности ЛДГ и других ферментов гликолиза [Somero, Childress, 1980; Burness et al., 1999].

Характер изменения активности альдолазы, которая отражает степень использования углеводов в гликолизе [Johansen, Overturf, 2006], аналогичен таковому для ЛДГ (табл. 2), что ранее было показано и для пестряток лосося

Таблица 2. Активность ферментов ЦО, ЛДГ, альдолазы, 1-ГФДГ (мкмоль/мин/г ткани) в мышцах у лосося разных возрастных групп из рек Золотица и Индера

Table 2. Activity of COX, LDH, aldolase, 1-GPDH ($\mu\text{mol}/\text{min}/\text{g}$ tissue) in muscles of salmon of different age groups from the Zolotitsa River and the Indera River

Возраст Age	Биотоп Biotope	
	р. Золотица Zolotitsa r.	р. Индера Indera r.
ЦО COX		
0+	0,26 ± 0,07	0,76 ± 0,03 ^a
1+	0,24 ± 0,06	0,65 ± 0,05 ^a
2+	0,31 ± 0,09	0,54 ± 0,01*
3+	0,18 ± 0,07*	0,43 ± 0,02* ^a
ЛДГ LDH		
0+	22,82 ± 2,11	13,99 ± 2,1 ^a
1+	36,71 ± 1,81*	18,84 ± 3,2* ^a
2+	35,33 ± 3,12	30,44 ± 4,4*
3+	32,35 ± 2,71	37,71 ± 3,3
Альдолаза Aldolase		
0+	24,4 ± 3,11	68,52 ± 10,12 ^a
1+	81,1 ± 5,92*	179,30 ± 21,22* ^a
2+	77,4 ± 4,71	211,94 ± 19,38* ^a
3+	89,8 ± 1,35*	211,57 ± 20,19 ^a
1-ГФДГ 1-GPDH		
0+	0,23 ± 0,06	0,25 ± 0,02
1+	0,49 ± 0,07*	0,59 ± 0,02*
2+	0,60 ± 0,08*	1,02 ± 0,04*
3+	0,54 ± 0,09	1,43 ± 0,02* ^a

Примечание. Здесь и далее: * – различия между возрастными группами в сравнении с предыдущей достоверны, $p < 0,05$; ^a – различия между биотопами достоверны, $p < 0,05$; данные по активности исследуемых ферментов у особей из реки Индера по: [Churova et al., 2017].

Note. Here and hereinafter: * – Significant differences between parr and those of a previous age group, $p < 0.05$; ^a – significant differences between biotopes, $p < 0.05$. Data on the activity of enzymes studied in salmon from river Indera are given after [Churova et al., 2017].

из реки Индера (табл. 2) [Churova et al., 2017]. Полученные результаты указывают на то, что изменение степени использования углеводов в мышцах молоди лосося с возрастом соответствует тенденции изменения уровня анаэробного обмена.

Обращает на себя внимание постепенное увеличение активности 1-ГФДГ в мышцах у возрастных групп пестряток: от 0+ к более старшим особям (табл. 2). Такой же результат был показан и для лососей из реки Индера (табл. 2). Фермент 1-ГФДГ катализирует реакцию образования 1-глицерофосфата, являющегося пред-

шественником структурных и запасных липидов, и наблюдаемое увеличение активности 1-ГФДГ может свидетельствовать о более высоком уровне синтеза и запасания липидов в мышцах у более крупных особей [Мещерякова и др., 2016].

Активность исследуемых ферментов в печени пестряток

По результатам анализа ферментов энергетического и углеводного обмена в печени пестряток лосося из реки Золотица установлены некоторые различия в активности ферментов углеводного обмена в зависимости от возраста. Изменений в уровне аэробного обмена у пестряток разных возрастных групп показано не было. Обнаружено, что активность ферментов ЛДГ и 1-ГФДГ была наиболее высокой у трехлеток (2+) лосося по сравнению с двухлетками (1+) и четырехлетками (3+) (табл. 3). Это указывает, что трехлетки отличаются высоким уровнем использования углеводов в гликолизе и реакциях биосинтеза (синтезе глицерофосфата), а также увеличением интенсивности глюконеогенеза. Для особей из реки Индера таких различий в активности ферментов печени между возрастными группами установлено не было [Чурова и др., 2015; Churova et al., 2017].

Сравнительный анализ данных активности исследуемых ферментов у молоди лосося из рек Золотица и Индера

При сравнении полученных в летний период результатов по активности исследуемых ферментов у разновозрастной молоди лосося (пестряток) из разных биотопов, географически удаленных друг от друга (реки Золотица и Индера), показаны более низкие уровни активности ЦО и альдолазы в мышцах и печени у пестряток всех возрастных групп и более высокая активность ЛДГ в мышцах у сеголеток и двухлеток из реки Золотица по сравнению с особями из реки Индера (табл. 2 и 3). Таким образом, в условиях обитания в реке Золотица особи лосося отличаются более низкими уровнем аэробного обмена и степенью использования углеводов в гликолизе в мышцах и печени. Высокий уровень анаэробного обмена в мышцах может быть связан с тем, что особи возраста 0+ и 1+ из реки Золотица крупнее по размеру, чем молодь из реки Индера, а также других рек Кольского полуострова [Веселов и др., в печати]. Высокий уровень анаэробного синтеза АТФ необходим для обеспечения энергией двигательной активности более крупных осо-

Таблица 3. Активность ферментов ЦО, ЛДГ, альдолазы, 1-ГФДГ, Г6ФДГ (мкмоль/мин/г ткани) в печени у лосося разных возрастных групп из рек Золотица и Индера

Table 3. Activity of COX, LDH, aldolase, 1-GPDH ($\mu\text{mol}/\text{min}/\text{g}$ tissue) in livers of salmon of different age groups from the Zolotitsa River and the Indera River

Возраст Age	Биотоп Biotope	
	р. Золотица Zolotitsa r.	р. Индера Indera r.
ЦО COX		
1+	0,56 ± 0,04	0,95 ± 0,15 ^a
2+	0,58 ± 0,03	0,64 ± 0,09
3+	0,42 ± 0,02	0,89 ± 0,25 ^a
ЛДГ LDH		
1+	14,87 ± 2,15	16,08 ± 3,3
2+	25,97 ± 2,51*	18,19 ± 2,2
3+	19,01 ± 3,16	15,72 ± 2,0
Альдолаза Aldolase		
1+	5,43 ± 1,91	19,11 ± 3,2
2+	6,25 ± 1,52	18,47 ± 3,2
3+	5,55 ± 1,25	22,28 ± 3,2
1-ГФДГ 1-GPDH		
1+	0,29 ± 0,06	0,34 ± 0,03
2+	0,40 ± 0,04*	0,32 ± 0,02
3+	0,27 ± 0,07*	0,29 ± 0,02
Г6ФДГ G6PDH		
1+	0,68 ± 0,06	0,49 ± 0,01 ^a
2+	0,43 ± 0,07	0,43 ± 0,01
3+	0,46 ± 0,02	0,41 ± 0,02

бей. Согласно данным литературы, активность ферментов гликолиза лактатдегидрогеназы, а также пируваткиназы в белых мышцах коррелирует с темпом роста атлантической трески [Couture et al., 1998; Koedijk et al., 2010], молоди сайды [Mathers et al., 1992] и пятнистой зубатки [Imsland et al., 2006], что свидетельствует о наличии положительной взаимосвязи между высоким уровнем энергетического обмена в скелетных мышцах и скоростью прироста мышечной ткани. Полученные нами данные по высокой активности ЛДГ в мышцах рыб согласуются с данными по темпам роста молоди в реке Золотица в первые годы жизни.

В печени двухлеток лососей из реки Золотица уровень активности Г6ФДГ выше по сравнению с особями из реки Индера (табл. 3). Известно, что Г6ФДГ является ключевым ферментом пентозофосфатного пути, в результате которого генерируется восстановитель

в форме НАДФН, использующийся в реакциях биосинтеза жирных кислот, холестерина, стероидных гормонов, сфинголипидов [Tian et al., 1998]. Высокая активность Г6ФДГ в печени лососей возраста 2+ указывает на более высокий уровень использования углеводов в процессе биосинтеза.

Выявленные различия в активности всех исследуемых ферментов энергетического и углеводного обмена у разновозрастной молодежи лосося из рек Индера и Золотица, а также данные по их массе, скорее всего, отражают условия обитания, сложившиеся в этих реках (кормовые, гидрологические). Река Золотица, как было показано ранее [Веселов и др., в печати], отличается более высокой продуктивностью в отличие от рек Кольского полуострова, что способствует более высоким темпам роста молодежи в первые годы жизни.

Заключение

В ходе проведенных исследований установлен разнонаправленный характер изменения с возрастом активности исследованных ферментов в мышцах молодежи лососей. Результаты указывают, что в возрастном ряду пестряток лососей наблюдается снижение аэробного обмена и увеличение интенсивности анаэробного энергетического обмена в мышцах. Увеличение с возрастом степени использования углеводов в мышцах молодежи лосося соответствует тенденции изменения уровня анаэробного обмена. С возрастом постепенно происходит увеличение синтеза глицерофосфата в мышцах молодежи. Различия между возрастными группами в активности исследуемых ферментов в печени рыб, скорее всего, отражают изменения степени использования углеводов в процессах биосинтеза. В частности, трехлетки лосося отличаются высоким уровнем использования углеводов в гликолизе и реакциях биосинтеза (синтезе глицерофосфата), а также увеличением интенсивности глюконеогенеза.

Сравнительный анализ результатов с данными, полученными ранее для молодежи лосося из реки Индера, свидетельствует о том, что молодежь из этих двух рек отличается между собой как по уровню аэробного и анаэробного обмена в мышцах, так и по степени использования углеводов в процессах гликолиза и биосинтеза в мышцах и печени, что прежде всего может быть связано с различиями в кормовых и гидрологических условиях биотопов. Вариации интенсивности и направления изученных ключевых метаболических реакций обеспечивают поддержание энергетического гомеостаза, выбор

стратегии эффективного расходования запасных ресурсов, регуляцию синтеза структурных и запасных веществ, а также определяют возможности адаптации каждой из групп лососей в соответствии с возрастными потребностями и с условиями обитания в исследуемых реках. Результаты исследования в дальнейшем можно использовать в мониторинге и оценке состояния популяций лосося в речной период развития.

Авторы выражают благодарность сотрудникам лаборатории экологии рыб и водных позвоночных А. Е. Веселову, Д. А. Ефремову и М. А. Ручьеву за помощь в сборе материала.

Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РНФ по проекту «Лососевые рыбы Северо-Запада России: эколого-биохимические механизмы раннего развития» № 14-24-00102.

Литература

- Веселов А. Е., Ефремов Д. А., Ручьев М. А. Состояние воспроизводства атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реке Золотица и прилегающих ручьях национального парка «Онежское поморье» (бассейн Белого моря) // Труды КарНЦ РАН (в печати). doi: 1017076/bg695
- Веселов А. Е., Ефремов Д. А., Ручьев М. А., Барышев И. А. Атлантический лосось рек Варзуга, Индера и Ольховка (Кольский полуостров, бассейн Белого моря) // Эколого-биохимический статус молодежи Атлантического лосося *Salmo salar* L. из некоторых рек бассейна Белого моря / Под ред. Н. Н. Немовой. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. С. 9–59.
- Казаков Р. В. Атлантический лосось / Ред. Р. В. Казакова. СПб.: Наука, 1998. 575 с.
- Колб В. Г., Камышников В. С. Клиническая биохимия. Минск: Беларусь, 1976. 311 с.
- Кочетов Г. А. Практическое руководство по энзимологии. М.: Высшая школа, 1980. 272 с.
- Мещерякова О. В., Чурова М. В., Немова Н. Н. Взаимосвязь активности ферментов энергетического и углеводного обмена с размерно-весовыми характеристиками некоторых видов сиговых и лососевых рыб // Сибирский экологический журнал. 2016. № 2. С. 237–245.
- Павлов Д. С., Мещерякова О. В., Веселов А. Е., Немова Н. Н., Лупандин А. И. Показатели энергетического обмена у молодежи атлантического лосося (*Salmo salar* L.), обитающей в главном русле и притоке реки Варзуга (Кольский полуостров) // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47, № 6. С. 819–826.
- 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 молодежи лосося (*Salmo salar* L.), различающейся возрастом и массой // Онтогенез. 2015. Т. 46, № 5. doi: 10.1134/S1062360415050021

Чурова М. В., Мещерякова О. В., Немова Н. Н., Шатуновский М. И. Соотношение роста и некоторых биохимических показателей рыб на примере микижи (*Parasalmo mykiss* Walb.) // Известия РАН. Сер. Биол. 2010. № 3. С. 289–299. doi: 10.1134/S1062359010030040

Шатуновский М. И. Эколого-физиологические подходы к периодизации онтогенеза рыб // Экологические проблемы онтогенеза рыб: физиолого-биохимические аспекты. М.: МГУ, 2001. С. 13–19.

Шустов Ю. А. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 1983. 153 с.

Atlantic salmon ecology / Eds. Ø. Aas, A. Klemetsen, S. Einum, J. Skurdal, Oxford: Blackwell Publ. Ltd, 2011.

Burness G. P., Leary S. C., Hochachka P. W., Moyes C. D. Allometric scaling of RNA, DNA, and enzyme levels in fish muscle // Am. J. Physiol. 1999. Vol. 277. P. R1164–R1170.

Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Veselev A. E., Efremov D. A., Nemova N. N. Activity of metabolic enzymes and muscle-specific gene expression in parr and smolts Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) of different age groups // Fish Physiol. Biochem. 2017. Vol. 43, no. 4. P. 1117–1130. doi: 10.1007/s10695-017-0357-0

Couture P., Dutil J.-D., Guderley H. Biochemical correlates of growth and condition in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*) from Newfoundland // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1998. Vol. 55. P. 1591–1598.

Davies R., Moyes C. D. Allometric scaling in centrarchid fish: origins of intra- and inter-specific variation in oxidative and glycolytic enzyme levels in muscle // J. Exp. Biol. 2007. Vol. 210, no. 21. P. 3798–3804. doi: 10.1242/jeb.003897

Drazen J. C., Seibel B. A. Depth-related trends in metabolism of benthic and benthopelagic deep-sea fishes // Limnol. Oceanogr. 2007. Vol. 52. P. 2306–2316.

Gauthier C., Campbell P., Couture P. Physiological correlates of growth and condition in the yellow perch (*Perca flavescens*) // Comp. Biochem. Physiol. A. 2008. Vol. 151. P. 526–532. doi: 10.1016/j.cbpa.2008.07.010

Goolish E. M., Adelman I. R. Tissue-specific cytochrome oxidase activity in largemouth bass: the meta-

bolic costs of feeding and growth // Physiol. Zool. 1987. Vol. 60. P. 454–464.

Imsland A. K., Le Francois N. R., Lammare S. G., Ditlecadet D., Sigurosson S., Foss A. Myosin expression levels and enzyme activity in juvenile spotted wolfish (*Anarhichas minor*) muscle: a method for monitoring growth rates // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2006. Vol. 63. P. 1959–1967. doi: 10.1139/F06-091

Johansen K. A., Overturf K. Alterations in expression of genes associated with muscle metabolism and growth during nutritional restriction and refeeding in rainbow trout // Comp. Biochem. Physiol. B. 2006. Vol. 144(1). P. 119–127. doi: 10.1016/j.cbpb.2006.02.001

Koedijk R. M., Le Francois N. R., Blier P. U., Foss A., Folkvord A., Ditlecadet D., Lamarre S. G., Stefansson S. O., Imsland A. K. Ontogenetic effects of diet during early development on growth performance, myosin mRNA expression and metabolic enzyme activity in Atlantic cod juveniles reared at different salinities // Comp. Biochem. Physiol. A: Molecular & Integrative Physiology. 2010. Vol. 156, no. 1. P. 102–109. doi: 10.1016/j.cbpa.2010.01.007

Mathers E. M., Houlihan D. E., Cunningham M. J. Nucleic acid concentrations and enzyme activities as correlates of growth rate of the saithe *Pollachius virens*: growth-rate estimates of open-sea fish // Marine Biology. 1992. Vol. 112. P. 363–369.

McCormick S. D. Smolt physiology and endocrinology // Fish Physiol. 2013. Vol. 32. P. 199–251. doi: 10.1016/B978-0-12-396951-4.00005-0

Smith L. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase // Methods in Biochem. Analysis. 1955. Vol. 2. P. 427–434. doi: 10.1002/9780470110188.ch13

Somero G. N., Childress J. J. A violation of the metabolism-size scaling paradigm: activities of glycolytic enzymes in muscle increase in larger size fish // Physiol. Zool. 1980. Vol. 53. P. 322–337. doi: 10.1086/physzool.53.3.30155794

Tian W. N., Braunstein L. D., Pang J., Stuhlmeier K. M., Xi Q. C., Tian X., Stanton R. C. Importance of glucose-6-phosphate dehydrogenase activity for cell growth // J. Biol. Chem. 1998. Vol. 273. P. 10609–10617.

Поступила в редакцию 05.03.2018

References

Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Nemova N. N., Shatunovskii M. I. Sootnoshenie rosta i nekotorykh biokhimicheskikh pokazatelei ryb na primere miki-zhi (*Parasalmo mykiss* Walb.) [The correlation between fish growth and several biochemical characteristics by the example of the steelhead (*Parasalmo mykiss* Walb.)]. *Izv. RAN. Ser. Biol.* [Proceed. RAS. Ser. Biol.]. 2010. No. 3. P. 289–299. doi: 10.1134/S1062359010030040

Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Veselev A. E., Nemova N. N. Aktivnost' fermentov energeticheskogo i uglevodnogo obmena i uroven' nekotorykh molekulyarno-geneticheskikh pokazatelei u molodi lososya (*Salmo salar* L.), razlichayushcheisya vozrastom i massoi [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* [Ontogenesis]. 2015. Vol. 46, no. 5. doi: 10.1134/S1062360415050021

Kazakov R. V. Atlanticheskii losos' [Atlantic salmon]. St. Petersburg: Nauka, 1998. 575 p.

Kochetov G. A. Prakticheskoe rukovodstvo po enzimologii [A practical guide in enzymology]. Moscow: Vysshaya shkola, 1980. 272 p.

Kolb V. G., Kamyshnikov V. S. Klinicheskaya biokhimiya [Clinical biochemistry]. Minsk: Belarus', 1976. 311 p.

Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Nemova N. N. Vzaimosvyaz' aktivnosti fermentov energeticheskogo i uglevodnogo obmena s razmerno-vesovymi kharakteristikami nekotorykh vidov sigovykh i lososevykh ryb [Correlation between the activity of enzymes involved

in energy and carbohydrate metabolism with the size and weight parameters of some coregonidae and salmonidae fish. *Sibirskii ekol. zhurn.* [Siberian Ecol. J.]. 2016. No. 2. P. 237–245.

Pavlov D. S., Meshcheryakova O. V., Veselov A. E., Nemova N. N., Lupandin A. I. Pokazateli energeticheskogo obmena u molodi atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.), obitayushchei v glavnom rusle i pritoke reki Varzuga (Kol'skii poluostrov) [Parameters of energy metabolism in juveniles of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) living in the mainstream and in the tributary of the Varzuga River (the Kola Peninsula)]. *Voprosy ikhtiologii* [J. Ichthyology]. 2007. Vol. 47, no. 9. P. 819–826.

Shatunovskii M. I. Ekologo-fiziologicheskie podkhody k periodizatsii ontogeneza ryb [Ecological and physiological approaches to the periodization of fish ontogeny]. *Ekol. probl. ontogeneza ryb: fiziologo-biokhim. asp.* [Ecol. Problems of Fish Ontogeny: Physiol. and Biochem. Aspects]. Moscow: MGU, 2001. P. 13–19.

Shustov Yu. A. Ekologiya molodi atlanticheskogo lososya [Ecology of juvenile Atlantic salmon]. Petrozavodsk: Kareliya, 1983. 153 p.

Veselov A. E., Efremov D. A., Ruch'ev M. A. Sostoyanie vosпроизводства atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.) v reke Zolotitsa i privileyushchikh ruch'yakh natsional'nogo parka "Onezhskoe pomor'e" (bassein Belogo morya) [The state of reproduction of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Zolotitsa River and adjacent streams of the Onega Pomorye National Park (the White Sea basin)]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS] (in print). doi: 1017076/bg695

Veselov A. E., Efremov D. A., Ruch'ev M. A., Baryshev I. A. Atlanticheskii losos' rek Varzuga, Indera i Ol'khovka (Kol'skii poluostrov, bassein Belogo morya) [The Atlantic salmon of the Varzuga, Indera, and Olkhovka (Kola Peninsula, the White Sea basin)]. *Ekologo-biokhim. status molodi Atlanticheskogo lososya Salmo salar L. iz nekotorykh rek bass. Belogo morya* [Ecologo-biochemical Status of the Atlantic Salmon *Salmo salar* L. from some Rivers of the White Sea Basin]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2016. P. 9–59.

Atlantic salmon ecology. Oxford: Blackwell Publ. Ltd, 2011.

Burness G. P., Leary S. C., Hochachka P. W., Moyes C. D. Allometric scaling of RNA, DNA, and enzyme levels in fish muscle. *Am. J. Physiol.* 1999. Vol. 277. P. R1164–R1170.

Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Veselov A. E., Efremov D. A., Nemova N. N. Activity of metabolic enzymes and muscle-specific gene expression in parr and smolts Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) of different age groups. *Fish Physiol. Biochem.* 2017. Vol. 43, no. 4. P. 1117–1130. doi: 10.1007/s10695-017-0357-0

Couture P., Dutil J.-D., Guderley H. Biochemical correlates of growth and condition in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*) from Newfoundland. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1998. Vol. 55. P. 1591–1598.

Davies R., Moyes C. D. Allometric scaling in centrarchid fish: origins of intra- and inter-specific variation in oxidative and glycolytic enzyme levels in muscle. *J. Exp. Biol.* 2007. Vol. 210, no. 21. P. 3798–3804. doi: 10.1242/jeb.003897

Drazen J. C., Seibel B. A. Depth-related trends in metabolism of benthic and benthopelagic deep-sea fishes. *Limnol. Oceanogr.* 2007. Vol. 52. P. 2306–2316.

Gauthier C., Campbell P., Couture P. Physiological correlates of growth and condition in the yellow perch (*Perca flavescens*). *Comp. Biochem. Physiol. A.* 2008. Vol. 151. P. 526–532. doi: 10.1016/j.cbpa.2008.07.010

Goolish E. M., Adelman I. R. Tissue-specific cytochrome oxidase activity in largemouth bass: the metabolic costs of feeding and growth. *Physiol. Zool.* 1987. Vol. 60. P. 454–464.

Imsland A. K., Le Francois N. R., Lammare S. G., Ditlecadet D., Sigurosson S., Foss A. Myosin expression levels and enzyme activity in juvenile spotted wolfish (*Anarhichas minor*) muscle: a method for monitoring growth rates. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2006. Vol. 63. P. 1959–1967. doi: 10.1139/F06-091

Johansen K. A., Overturf K. Alterations in expression of genes associated with muscle metabolism and growth during nutritional restriction and refeeding in rainbow trout. *Comp. Biochem. Phys. B.* 2006. Vol. 144(1). P. 119–127. doi: 10.1016/j.cbpb.2006.02.001

Koedijk R. M., Le Francois N. R., Blier P. U., Foss A., Folkvord A., Ditlecadet D., Lamarre S. G., Stefansson S. O., Imsland A. K. Ontogenetic effects of diet during early development on growth performance, myosin mRNA expression and metabolic enzyme activity in Atlantic cod juveniles reared at different salinities. *Comp. Biochem. Physiol. A: Molecular and Integrative Physiology.* 2010. Vol. 156, no. 1. P. 102–109. doi: 10.1016/j.cbpa.2010.01.007

Mathers E. M., Houlihan D. E., Cunningham M. J. Nucleic acid concentrations and enzyme activities as correlates of growth rate of the saithe *Pollachius virens*: growth-rate estimates of open-sea fish. *Marine Biology.* 1992. Vol. 112. P. 363–369.

McCormick S. D. Smolt physiology and endocrinology. *Fish Physiology.* 2013. Vol. 32. P. 199–251. doi: 10.1016/B978-0-12-396951-4.00005-0

Smith L. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase. *Methods in Biochem. Analysis.* 1955. Vol. 2. P. 427–434. doi: 10.1002/9780470110188.ch13

Somero G. N., Childress J. J. A violation of the metabolism-size scaling paradigm: activities of glycolytic enzymes in muscle increase in larger size fish. *Physiol. Zool.* 1980. Vol. 53. P. 322–337. doi: 10.1086/physzool.53.3.30155794

Tian W. N., Braunstein L. D., Pang J., Stuhlmeier K. M., Xi Q. C., Tian X., Stanton R. C. Importance of glucose-6-phosphate dehydrogenase activity for cell growth. *J. Biol. Chem.* 1998. Vol. 273. P. 10609–10617.

Received March 05, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Чурова Мария Викторовна

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: mchurova@yandex.ru

Шульгина Наталья Сергеевна

магистрант
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: shulgina28@yandex.ru

Немова Нина Николаевна

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

CONTRIBUTORS:

Churova, Maria

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

Shulgina, Natalia

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: shulgina28@yandex.ru

Nemova, Nina

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