

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр
Российской академии наук»

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 4, 2018

**ИССЛЕДОВАНИЯ В ОБЛАСТИ
БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК**

по материалам международной конференции
«YOUNG BIOLOGISTS SCIENCE WEEK-2017» (YBSW-2017)
(Петрозаводск, 20–25 ноября 2017 г.)

Петрозаводск
2018

Научный журнал
Труды Карельского научного центра
Российской академии наук
№ 4, 2018
ИССЛЕДОВАНИЯ В ОБЛАСТИ
БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Scientific Journal
Transactions of the Karelian Research Centre of the
Russian Academy of Sciences
№ 4, 2018
RESEARCH IN BIOLOGICAL SCIENCES

Главный редактор
А. Ф. ТИТОВ, член-корр. РАН, д. б. н., проф.

Редакционный совет

А. М. АСХАБОВ, академик РАН, д. г.-м. н., проф.; О. Н. БАХМЕТ (зам. главного редактора), член-корр. РАН, д. б. н.; А. В. ВОРОНИН, д. т. н., проф.; И. В. ДРОБЫШЕВ, доктор биологии (Швеция – Канада); Э. В. ИВАНТЕР, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; Х. ЙООСТЕН, доктор биологии, проф. (Германия); А. С. ИСАЕВ, академик РАН, д. б. н., проф.; А. М. КРЫШЕНЬ, д. б. н.; Е. В. КУДРЯШОВА, д. флс. н., проф.; О. Л. КУЗНЕЦОВ, д. б. н.; В. В. МАЗАЛОВ, д. ф.-м. н., проф.; Н. Н. НЕМОВА, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; О. ОВАСКАЙНЕН, доктор математики, проф. (Финляндия); О. Н. ПУГАЧЕВ, академик РАН, д. б. н.; С. А. СУББОТИН, доктор биологии (США); Д. А. СУБЕТТО, д. г. н.; Н. Н. ФИЛАТОВ, член-корр. РАН, д. г. н., проф.; Т. Э. ХАНГ, доктор географии (Эстония); П. ХОЛЬТА, доктор геологии, проф. (Финляндия); К. ШАЕВСКИ, доктор математики, проф. (Польша); В. В. ЩИПЦОВ, д. г.-м. н., проф.

Editor-in-Chief
A. F. TITOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.

Editorial Council

A. M. ASKHABOV, RAS Academician, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; O. N. BAKHMET (Deputy Editor-in-Chief), RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); I. V. DROBYSHEV, PhD (Biol.) (Sweden – Canada); N. N. FILATOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Geog.), Prof.; T. E. HANG, PhD (Geog.) (Estonia); P. HÖLTTÄ, PhD (Geol.), Prof. (Finland); A. S. ISAEV, RAS Academician, DSc (Biol.), Prof.; E. V. IVANTER, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; H. JOOSTEN, Dr. (Biol.), Prof. (Germany); A. M. KRYSHEN', DSc (Biol.); E. V. KUDRYASHOVA, DSc (Phil.), Prof.; O. L. KUZNETSOV, DSc (Biol.); V. V. MAZALOV, DSc (Phys.-Math.), Prof.; N. N. NEMOVA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; O. OVASKAINEN, PhD (Math.), Prof. (Finland); O. N. PUGACHYOV, RAS Academician, DSc (Biol.); V. V. SHCHIPTSOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; S. A. SUBBOTIN, PhD (Biol.) (USA); D. A. SUBETTO, DSc (Geog.); K. SZAJEWSKI, PhD (Math.), Prof. (Poland); A. V. VORONIN, DSc (Tech.), Prof.

Редакционная коллегия тематического выпуска
«Исследования в области биологических наук»

А. С. ГОРЮНОВ, к. ф.-м. н., доцент; Е. П. ИЕШКО, д. б. н., проф.; Н. В. ИЛЬМАСТ, д. б. н., доцент; С. А. МУРЗИНА, к. б. н.; Н. Н. НЕМОВА (ответственный редактор), член-корр. РАН, д. б. н., проф.; Н. С. РЕПКИНА (ответственный секретарь), к. б. н.; Л. В. ТОПЧИЕВА, к. б. н.

Editorial Board of the thematic issue "Research in Biological Sciences"

A. S. GORYUNOV, PhD (Phys.-Math.), Assistant Prof.; E. P. IESHKO, DSc (Biol.); N. V. ILMAST, DSc (Biol.), Assistant Prof.; S. A. MURZINA, PhD (Biol.); N. N. NEMOVA (Editor-in-Charge), RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); N. S. REPKINA, PhD (Biol.); L. V. TOPCHIEVA (Executive Secretary), PhD (Biol.).

ISSN 1997-3217 (печатная версия)
ISSN 2312-4504 (онлайн-версия)

Адрес редакции: 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
тел. (8142)762018; факс (8142)769600
e-mail: trudy@krc.karelia.ru
Электронная полнотекстовая версия: <http://transactions.krc.karelia.ru>

© ФИЦ «Карельский научный центр РАН», 2018
© Институт биологии КарНЦ РАН, 2018
© ФАНО России, 2018

УДК 577.152.1:599.32

ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВЫХ И ВОЗРАСТНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ЛАКТАТДЕГИДРОГЕНАЗНОЙ СИСТЕМЫ В ТКАНЯХ ГРЫЗУНОВ (MAMMALIA: RODENTIA)

Е. П. Антонова, С. Н. Сергина, В. А. Илюха, А. Е. Якимова

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

Исследованы видовые особенности и возрастные изменения активности лактатдегидрогеназы (ЛДГ, НФ 1.1.1.27) и распределение ее изоферментов в некоторых тканях у трех видов грызунов (Rodentia), различающихся по экологическим особенностям – зимоспящей лесной мышовки *Sicista betulina* (Pallas, 1779), ныряющей водяной полевки *Arvicola amphibius* (L., 1758) и наземной полевки-экономки *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776). У полевки-экономки по сравнению с лесной мышовкой и водяной полевкой отмечено более высокое содержание М-субъединиц и фракции ЛДГ-5 в печени и скелетных мышцах, а также ЛДГ-1 и Н-субъединиц в почках и сердечной ткани. В изоферментном спектре почек и сердца лесной мышовки преобладали гибридные фракции (ЛДГ-2, ЛДГ-3 и ЛДГ-4). Кроме того, у этого вида активность ЛДГ в печени и почках была выше, чем у полевки-экономки. Печень исследованных мелких грызунов характеризовалась анаэробным образованием АТФ в различной степени – у способной к нырянию водяной полевки содержание ЛДГ-2, ЛДГ-3, ЛДГ-4 и Н-субъединиц было выше, чем у полевки-экономки. В ходе онтогенеза лесной мышовки и водяной полевки было обнаружено увеличение содержания изофермента ЛДГ-5 в почках. Отмечено увеличение активности ЛДГ в сердце водяной полевки с возрастом. Обнаруженные межвидовые различия обсуждаются в связи с адаптацией грызунов к условиям обитания – гибернации и полуводному образу жизни.

Ключевые слова: лактатдегидрогеназа; изоферменты; адаптация; ныряние; гибернация; онтогенез.

**E. P. Antonova, S. N. Sergina, V. A. Ilyukha, A. E. Yakimova.
SPECIES- AND AGE-SPECIFIC CHARACTERISTICS OF THE LACTATE
DEHYDROGENASE SYSTEM IN TISSUES OF RODENTS (MAMMALIA:
RODENTIA)**

The aim of this study was to analyze the species-specific features and age-related changes in the total lactate dehydrogenase activity (LDH, EC 1.1.1.27) and LDH patterns in some tissues in three species of rodents (Rodentia) with different ecological characteristics – the northern birch mouse *Sicista betulina* (Pallas, 1779), the European water vole *Arvicola amphibius* (L., 1758) and the tundra vole *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776). Compared to the European water vole and the northern birch mouse, the tundra vole had a higher content of M-subunits and the amount of LDH-5 isoenzyme in the liver and skeletal muscles, higher contents of aerobic LDH-1 isoenzymes and, respectively, of H-subunits in kidneys and heart. In the heart and kidneys, the hybrid fractions (LDH-2, LDH-3, LDH-4) dominated over LDH-1 and LDH-5 in the northern birch mouse.

The total LDH activity in the liver and kidneys of the northern birch mouse was higher than in the tundra vole. The extent of anaerobic ATP production in the liver of small rodents varied – the liver of the diving European water vole contained more LDH-2, LDH-3, LDH-4 and H-subunits than the corresponding tissue in the non-diving tundra vole. In kidneys of the northern birch mouse and European water vole, the content of the LDH-5 isoenzyme increased through the ontogeny. The LDH activity was higher in the heart of European water vole adults compared to young animals. Species-specific differences in LDH isoenzyme spectra and total LDH activity in the studied mammals reflect their adaptation to the semi-aquatic and hibernating lifestyles.

Key words: lactate dehydrogenase; isoenzymes; adaptation; diving; hibernation; ontogeny.

Лактатдегидрогеназа (ЛДГ) широко используется в качестве модельного фермента при изучении биохимических адаптаций [Arai et al., 1988; Hochachka, Somero, 2002; Burns et al., 2010; Sun et al., 2013; Sergina et al., 2015; Storey, 2016]. Этот фермент, участвуя в конечном этапе гликолиза, представляет собой тетрамер, состоящий из двух типов субъединиц – H (от англ. heart – сердце) и M (от англ. muscle – мышца), комбинация которых в разных вариантах дает пять изоферментов: ЛДГ-1 (H₄), ЛДГ-2 (H₃M₁), ЛДГ-3 (H₂M₂), ЛДГ-4 (H₁M₃) и ЛДГ-5 (M₄) [Hochachka, Somero, 2002; Rossignol et al., 2003]. У млекопитающих M-изомер преобладает в гликолитических скелетных мышцах и в анаэробных условиях, катализируя превращение пирувата в лактат, тогда как H-изомер характерен преимущественно для миокарда и функционирует в основном в аэробных условиях, конвертируя лактат в пируват [Arai et al., 1988; Hochachka, Somero, 2002; Washington et al., 2014]. Таким образом, количество H-субъединиц отражает аэробную мощность ткани, а преобладание M-субъединиц означает, что синтез энергии тканью осуществляется в относительно анаэробных условиях [Hochachka, Somero, 2002]. Природно-адаптированные к дефициту кислорода млекопитающие (зимоспящие и ныряющие животные) могут служить удобной моделью для изучения процессов гипоксии-реоксигенации [Burns et al., 2010; Sun et al., 2013; Storey, 2016; Hoff et al., 2016] – состояний, когда условия недостатка кислорода чередуются с резким увеличением поступления O₂ в ткани.

Выделяют две качественно различающиеся стратегии физиолого-биохимических адаптаций – резистентную и толерантную. Примером последней является гибернация, при которой наблюдается снижение температуры тела, уровня метаболизма и потребления кислорода [Hochachka, Somero, 2002]. Длительные периоды оцепенения у гибернантов регулярно перемежаются короткими периодами разо-

грева, когда температура тела восстанавливается до нормального эутермического уровня [Heldmaier et al., 2004], и это тесно связано с серьезными колебаниями уровня кислорода. Ранее проведенные исследования [Burlington, Sampson, 1968; Moon, 1978] свидетельствуют о том, что во время зимней спячки у млекопитающих – тринадцатиполосного суслика (*Citellus tridecemlineatus* Mitchill, 1821) и малой бурой ночницы (*Myotis lucifugus* Le Conte, 1831) – наблюдаются метаболические сдвиги, в частности изменение активности ЛДГ и распределения ее изоферментов.

Не менее интересной, с точки зрения изучения механизмов, является адаптация к гипоксии, связанной с нырянием [Hochachka, Somero, 2002; Burns et al., 2010; Hoff et al., 2016]. Переход млекопитающих из наземной среды обитания в водную сопровождается многочисленными морфологическими, физиологическими и биохимическими компенсаторными изменениями: увеличение сродства гемоглобина к кислороду, запасов кислорода в организме и активности гликолитических ферментов [Галанцев и др., 1994; MacArthur et al., 2001; Hochachka, Somero, 2002; Wilhelm Filho et al., 2002; Zenteno-Savin et al., 2002; Noren et al., 2008; Hoff et al., 2016]. Вместе с тем такие исследования выполнены в основном на крупных морских млекопитающих, в то время как сведения об адаптациях полуводных ныряльщиков, также испытывающих гипоксию-реоксигенацию, крайне малочисленны и фрагментарны.

В процессе онтогенеза наблюдается изменение метаболизма и становление функций ряда физиологических систем, в том числе лактатдегидрогеназной [Marieze et al., 1994; Hochachka, Somero, 2002; Burns et al., 2010]. Среди проблем экологической физиологии несомненный интерес представляет и возрастной аспект исследования функциональных реакций этой системы. Однако исследования онтогенетических изменений ферментных систем энергообеспечения у мелких полувод-

ных и зимоспящих млекопитающих крайне редки.

В связи с этим целью нашего исследования явилось изучение видовых особенностей и возрастных изменений активности ЛДГ и распределения ее изоферментов в некоторых тканях (печень, почки, сердце, легкие и скелетная мышца) грызунов (Rodentia), различающихся по экологическим особенностям.

Материалы и методы

Лабораторные исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» с соблюдением международных принципов Хельсинкской декларации о гуманном отношении к животным и правил проведения работ с использованием экспериментальных животных [Этическая экспертиза..., 2005]. Объектами исследования служили отловленные в августе в Республике Карелия представители отряда Rodentia: половозрелые и неполовозрелые особи лесной мышовки (*Sicista betulina* (Pallas, 1779)) (гибридирующий вид) и водяной полевки (*Arvicola amphibius* (L., 1758)) (ныряющий вид). Для сравнения использовались отловленные в то же время половозрелые особи наземной полевки-экономки (*Microtus oeconomus* (Pallas, 1776)). Половой и возрастной состав приведен в таблице 1. В настоящем исследовании не выявлено достоверных различий по изученным показателям между самками и самцами, поэтому результаты для обоих полов были объединены для последующего анализа.

В образцах печени, почек, легких, сердечной и скелетной мышц были проанализированы активность ЛДГ и распределение ее изоферментов.

Общую активность ЛДГ в тканях определяли количественно путем измерения скорости лактатзависимого снижения НАД⁺ при 340 нм [Karlsson et al., 1974]. За 1 усл. ед. активности фермента принимали количество фермента, которое катализирует восстановление 1 мкмоль НАД⁺ в минуту. Результаты выражали в мкмоль в минуту на 1 г сырой ткани.

Разделение изоферментов ЛДГ производили методом горизонтального энзимэлектрофореза на пластинках агарового геля с последующим окрашиванием и сканированием фореграмм [Wieme, 1959]. Содержание М-субъединиц (в %) рассчитывали по формуле: $M = \text{ЛДГ-5} + 0,75 * \text{ЛДГ-4} + 0,5 * \text{ЛДГ-3} + 0,25 * \text{ЛДГ-2}$,

тогда как содержание В-субъединиц – по формуле: $H = 100 \% - M$.

Результаты исследований были обработаны с применением пакетов программ MS Excel и Statgraphics. В таблицах приведены средние значения и их стандартные ошибки ($M \pm m$). Сравнение проводили с применением непараметрического критерия (U) Вилкоксона – Манна – Уитни. Статистически значимыми считали различия при $p < 0,05$.

Результаты исследования

Видоспецифичность активности ЛДГ и распределения ее изоферментов в органах изученных мелких млекопитающих

Среди исследованных видов грызунов в печени максимальная активность ЛДГ обнаружена у лесной мышовки (достоверно выше, чем у полевки-экономки) (рис.). В почках у полевки-экономки активность ЛДГ была значительно ниже по сравнению с половозрелыми особями лесной мышовки и водяной полевки ($p < 0,05$). Активность ЛДГ в сердечной и легочной тканях изученных грызунов достоверно не различалась. В скелетных мышцах, так же как в печени и почках, наименьшая среди изученных грызунов активность ЛДГ была выявлена у полевки-экономки.

При исследовании распределения изоферментов ЛДГ в органах мелких млекопитающих также были обнаружены межвидовые различия. Печень водяной полевки отличалась наибольшим среди изученных видов грызунов содержанием фракций ЛДГ-2, ЛДГ-3, ЛДГ-4 и Н-субъединиц фермента ($p < 0,05$) (табл. 1, 2). В почках лесной мышовки выявлено преобладание гибридных фракций ЛДГ (ЛДГ-2, ЛДГ-3, ЛДГ-4) и почти равное соотношение Н- и М-субъединиц, при этом содержание последних было значительно выше, чем у водяной полевки и полевки-экономки ($p < 0,05$) (табл. 1). Наибольшее среди изученных видов содержание ЛДГ-1, ЛДГ-2 и Н-субъединиц в почках было обнаружено у полевки-экономки. В сердце, так же как и в почках, наибольшее содержание М-субъединиц и фракции ЛДГ-5 наблюдалось у лесной мышовки (табл. 1, 2). По сравнению с полевкой-экономкой легкие лесной мышовки и водяной полевки отличались высоким содержанием гибридной фракции ЛДГ-3. Также в легочной и скелетной тканях полевки-экономки было выявлено максимальное среди изученных грызунов содержание фракции ЛДГ-5 (табл. 1).

Возрастные изменения активности ЛДГ и распределения ее изоферментов в органах изученных грызунов

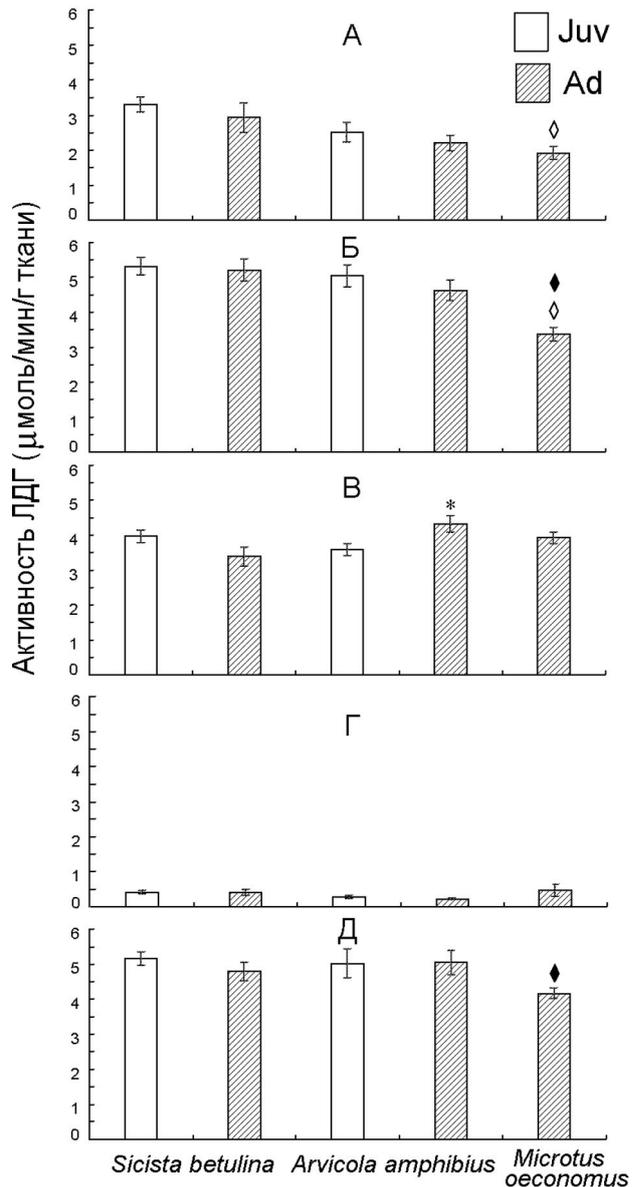
С возрастом в печени и почках лесной мышовки и водяной полевки достоверных возрастных изменений активности ЛДГ не обнаружено. В сердце половозрелых особей лесной мышовки активность ЛДГ была ниже, чем у молодых животных (рис.). Напротив, у водяной полевки выявлено увеличение активности ЛДГ в сердечной ткани ($p < 0,05$). В легких и скелетных мышцах исследованных видов достоверных возрастных изменений активности ЛДГ не наблюдалось.

В печени и скелетной мышце, отличающихся преимущественно анаэробным способом получения энергии, достоверных изменений распределения изозимов и соотношения Н- и М-субъединиц ЛДГ с возрастом не установлено (табл. 1 и 2). В почках у молодых особей лесной мышовки и водяной полевки обнаружено более низкое содержание изофермента ЛДГ-5 по сравнению с половозрелыми особями ($p < 0,05$) (табл. 1). У лесной мышовки в сердце с возрастом достоверно увеличилось содержание гибридной фракции ЛДГ-3. В легочной ткани достоверные различия выявлены только между неполовозрелыми и половозрелыми особями водяной полевки – у последних содержание фракций ЛДГ-4 и ЛДГ-5, а также М-субъединиц было достоверно выше, чем у молодых животных (табл. 1, 2).

Обсуждение

Использование для приспособления к условиям среды различных наборов изоферментов является одной из стратегий биохимической адаптации [Arai et al., 1988; Hochachka, Somero, 2002; Hoff et al., 2016; Wang et al., 2016]. Множественные молекулярные формы ферментов, участвующих в процессах приспособления организма, обеспечивают специфический обмен для каждого типа тканей [Райдер, Тейлор, 1983]. Хорошо известно, что уровень энергетического обмена и тип обмена тканей зависят от экологических особенностей вида [Sun et al., 2013; Hoff et al., 2016; Wang et al., 2016]. Изоферменты ЛДГ, поддерживая определенный для цитоплазмы клеток уровень восстановительных эквивалентов, сопряжены с процессами углеводного, жирового и белкового обмена в клетках и в общем играют важную роль в адаптивных реакциях целого организма [Hochachka, Somero, 2002].

В результате исследования нами была выявлена видоспецифичность активности ЛДГ



Активность ЛДГ в печени (А), почках (Б), сердце (В), легких (Г) и скелетной мышце (Д) у грызунов. Здесь и далее: Juv – неполовозрелые особи, Ad – взрослые животные; * – различия достоверны по сравнению с молодыми животными у одного вида, ◇ – различия достоверны по сравнению с взрослыми животными *Sicista betulina*, ◆ – различия достоверны по сравнению с взрослыми животными *Arvicola amphibius* в той же ткани, $p < 0,05$

LDH activity in the liver (A), kidneys (Б), heart (В), lungs (Г), and skeletal muscle (D) of rodents. Here and hereinafter: Juv – immature individuals, Ad – adult animals. * – the differences are significant in comparison with young animals of one species, ◇ – the differences are significant in comparison with adult animals *Sicista betulina*, ◆ – the differences are significant in comparison with adult animals *Arvicola amphibius* in the same tissue, $p < 0.05$

и распределения ее изоферментов в органах изученных видов млекопитающих. В большин-

Таблица 1. Распределение изоферментных спектров ЛДГ (в % от общего содержания) в тканях у грызунов
Table 1. LDH spectra (% total) in the rodents' tissues

Изоферменты ЛДГ Isozymes of LDH	<i>Sicista betulina</i>		<i>Arvicola amphibius</i>		<i>Microtus oeconomus</i>
	Juv (3♀/5♂)	Ad (2♀/3♂)	Juv (3♀/4♂)	Ad (7♀/3♂)	Ad (4♀/4♂)
Печень Liver					
1 (H ₄)	0,79 ± 0,20	1,33 ± 0,72	0,0 ± 0,0	3,58 ± 1,87	3,11 ± 1,22
2 (H ₃ M ₁)	4,11 ± 1,11	3,45 ± 1,77	6,10 ± 1,20	10,04 ± 1,91◊	2,08 ± 0,63♦
3 (H ₂ M ₂)	9,06 ± 1,50	7,07 ± 1,79	13,59 ± 1,75	17,98 ± 2,01◊	6,87 ± 1,22♦
4 (H ₁ M ₃)	9,18 ± 1,23	9,73 ± 1,67	25,92 ± 3,27	19,70 ± 2,98◊	6,80 ± 1,42♦
5 (M ₄)	76,86 ± 2,39	78,42 ± 3,60	54,39 ± 5,12	48,69 ± 5,46◊	81,14 ± 3,30
Почки Kidneys					
1 (H ₄)	9,50 ± 1,08	9,27 ± 1,05	34,93 ± 1,25	34,24 ± 1,09◊	38,54 ± 1,43◊♦
2 (H ₃ M ₁)	24,07 ± 1,59	21,28 ± 0,91	34,94 ± 0,94	33,01 ± 0,74◊	39,69 ± 0,89◊♦
3 (H ₂ M ₂)	35,08 ± 1,40	31,86 ± 0,79	22,61 ± 1,17	22,78 ± 0,61◊	18,65 ± 1,60◊
4 (H ₁ M ₃)	20,58 ± 2,40	20,06 ± 2,01	7,44 ± 1,34	8,77 ± 0,95◊	2,41 ± 0,67◊♦
5 (M ₄)	10,77 ± 1,81	17,53 ± 2,91*	0,07 ± 0,05	1,20 ± 0,48*◊	0,71 ± 0,26◊
Сердце Heart					
1 (H ₄)	46,84 ± 2,82	40,08 ± 1,56	42,29 ± 2,24	43,78 ± 2,71	59,22 ± 0,98◊♦
2 (H ₃ M ₁)	29,25 ± 1,12	28,56 ± 2,91	37,65 ± 1,71	37,28 ± 0,59◊	36,89 ± 0,82◊
3 (H ₂ M ₂)	13,91 ± 1,31	20,32 ± 0,08*	18,51 ± 1,63	17,87 ± 2,47	3,75 ± 0,36◊♦
4 (H ₁ M ₃)	2,26 ± 0,07	2,71 ± 1,30	1,04 ± 0,57	0,82 ± 0,57	0,0 ± 0,0
5 (M ₄)	7,75 ± 1,33	8,33 ± 0,21	0,52 ± 0,23	0,26 ± 0,14◊	0,14 ± 0,03◊
Легкие Lungs					
1 (H ₄)	4,06 ± 2,41	3,36 ± 0,89	13,00 ± 1,82	12,71 ± 1,33	18,20 ± 1,82
2 (H ₃ M ₁)	5,11 ± 0,56	7,13 ± 2,17	18,64 ± 12,31	13,51 ± 3,25	13,16 ± 2,83
3 (H ₂ M ₂)	41,00 ± 3,70	35,99 ± 7,92	58,99 ± 16,42	38,60 ± 1,68	12,70 ± 2,67
4 (H ₁ M ₃)	21,56 ± 5,20	26,99 ± 11,59	9,37 ± 5,92	18,69 ± 1,33*	12,18 ± 1,26
5 (M ₄)	28,27 ± 3,93	26,53 ± 4,95	0,0 ± 0,0	16,49 ± 2,27	43,76 ± 2,38
Скелетная мышца Skeletal muscle					
1 (H ₄)	3,66 ± 0,68	4,63 ± 1,49	5,27 ± 0,61	3,25 ± 0,50	7,76 ± 1,55
2 (H ₃ M ₁)	14,91 ± 0,94	15,28 ± 1,70	10,36 ± 1,10	6,31 ± 1,10	7,01 ± 1,51◊
3 (H ₂ M ₂)	22,15 ± 1,18	21,46 ± 0,55	25,23 ± 5,00	13,14 ± 2,54	9,08 ± 2,15◊
4 (H ₁ M ₃)	24,41 ± 1,01	23,53 ± 1,47	32,93 ± 1,59	40,23 ± 1,15	7,92 ± 1,87◊♦
5 (M ₄)	34,86 ± 2,58	35,10 ± 3,26	26,21 ± 7,12	37,07 ± 5,29	68,22 ± 5,30◊

стве исследованных органов полевки-экономки (печень, почки и скелетная мышца) активность ЛДГ была ниже, чем у водяной полевки и лесной мышовки. Изоферментные спектры ЛДГ печени, почек, сердца и скелетной мышцы у наземной полевки-экономки были схожи с таковыми у лабораторной крысы [Sergina et al., 2015], но отличались от спектров водяной полевки и мышовки. Так, в печени и скелетных мышцах полевки-экономки выявлено наибольшее среди изученных видов содержание М-субъединиц и фракции ЛДГ-5 (табл. 1, 2). Напротив, в почках и сердечной ткани у данного вида было обнаружено максимальное среди

исследованных грызунов содержание Н-субъединиц и фракции ЛДГ-1.

Известно, что большое значение в формировании изоферментного спектра ЛДГ имеет наличие кислорода [Hochachka, Somero, 2002; Rossignol et al., 2003]. Обнаруженные ранее метаболические перестройки лактатдегидрогеназной системы во время гибернации [Burlington, Sampson, 1968; Moon, 1978] и в процессе адаптации млекопитающих к гипоксии при нырянии [Hochachka, Somero, 2002; Hoff et al., 2016] в большей степени связаны с недостатком кислорода. Было показано, что как при выходе из спячки, так и после ныряния в крови млеко-

Таблица 2. Содержание (в %) субъединиц ЛДГ в тканях у грызунов
 Table 2. Percentages of H and M subunits of LDH in the rodents' tissues

Субъединицы ЛДГ Subunits of LDH	<i>Sicista betulina</i>		<i>Arvicola amphibius</i>		<i>Microtus oeconomus</i>
	Juv (n=8)	Ad (n=5)	Juv (n=7)	Ad (n=10)	Ad (n=8)
Печень Liver					
H	10,70 ± 1,52	9,88 ± 2,53	17,85 ± 2,08	25,03 ± 3,44◊	9,80 ± 2,11
M	89,30 ± 1,52	90,12 ± 2,53	82,15 ± 2,08	74,97 ± 3,44◊	90,20 ± 2,11
Почки Kidneys					
H	50,24 ± 2,11	46,18 ± 1,75	74,31 ± 1,07	72,58 ± 1,05◊	78,24 ± 1,06◊♦
M	49,76 ± 2,11	53,82 ± 1,75	25,69 ± 1,07	27,42 ± 1,05◊	21,76 ± 1,06◊♦
Сердце Heart					
H	76,30 ± 1,65	72,34 ± 0,54	80,04 ± 1,22	80,88 ± 1,60◊	88,76 ± 0,32◊♦
M	23,70 ± 1,65	27,66 ± 0,54	19,96 ± 1,22	19,12 ± 1,60◊	11,24 ± 0,32◊♦
Легкие Lungs					
H	33,78 ± 3,51	33,45 ± 0,32	58,82 ± 0,69	46,81 ± 1,62*	37,47 ± 1,29
M	66,22 ± 3,51	66,55 ± 0,32	41,18 ± 0,69	53,19 ± 1,62*	62,53 ± 1,29
Скелетная мышца Skeletal muscle					
H	32,02 ± 1,66	32,70 ± 2,69	33,89 ± 3,25	24,61 ± 2,88	19,54 ± 2,78◊
M	67,98 ± 1,66	67,30 ± 2,69	66,11 ± 3,25	75,39 ± 2,88	80,46 ± 2,78◊

питающих наблюдается увеличение концентрации лактата [Галанцев и др., 1994; Hochachka, Somero, 2002; Lee et al., 2002]. В нашем исследовании показано, что у лесной мышовки, впадающей зимой в спячку, в печени и почках общая активность ЛДГ была выше, чем у полевки-экономки. У летучих мышей во время гибернации, несмотря на низкий уровень метаболизма, активность ЛДГ в печени и почках также была достоверно выше, чем у негибернирующих видов, схожих по размеру тела [Антонова и др., 2017]. Необходимо отметить, что в летний и осенний периоды зимоспящие млекопитающие запасают жир. Поскольку из пирувата образуется ацетил-КоА, необходимый для синтеза жирных кислот, можно предположить, что перестройки изоферментного спектра и высокая активность ЛДГ могут быть связаны не только со способом получения энергии, но и с необходимостью синтеза липидов.

В изоферментных спектрах сердца и почек лесной мышовки преобладали гибридные фракции. Схожая картина распределения изоферментов ЛДГ в почках наблюдалась у рукокрылых во время гибернации [Антонова и др., 2018]. В тех тканях, в которых периодически создаются как аэробные, так и анаэробные условия, совместное присутствие обоих изоферментов Н- и М-типа является наиболее выгодным, поскольку в этом случае большая

часть молекул ЛДГ будет относиться к гибричному типу [Hochachka, Somero, 2002; Storey, 2016]. Известно, что изоферменты ЛДГ, обладая почти одинаковой ферментативной активностью, отличаются по сродству к субстратам и кофакторам. Возможно, изменение качественного состава субъединиц необходимо из-за того, что во время спячки энзиматическая активность снижается, при этом кинетические различия субъединиц позволяют организму адаптироваться к различным условиям среды.

Ранее было продемонстрировано, что усиленная утилизация циркулирующего лактата, как адаптация в период восстановления после ныряния, достигается либо за счет увеличения активности ЛДГ, как это наблюдается в тканях ныряющей ондатры (*Ondatra zibethicus* L., 1766), либо за счет преобладания Н-субъединиц ЛДГ в большинстве исследованных органов (сердца, почек, легких и селезенки), как это отмечено у бобра (*Castor fiber* L., 1758) [Sergina et al., 2015]. В данном исследовании, согласно распределению изоферментов ЛДГ и соотношению Н- и М-субъединиц, почки, сердце и легкие водяной полевки характеризовались главным образом преобладанием аэробных метаболических путей. Более того, в печени у ныряющей водяной полевки содержание Н-субъединиц ЛДГ было выше, чем у полевки-экономки. Скелетные мышцы водяной полевки

содержали больше Н-субъединиц по сравнению с той же тканью у полевки-экономки и крысы [Sergina et al., 2015], что согласуется с ранее полученными результатами – скелетные мышцы полуводных бобра и ондатры имели больше Н-субъединиц по сравнению с крысой [Sergina et al., 2015], и связано это, вероятно, с более высокими запасами кислорода в скелетных мышцах ныряльщиков [Hochachka, Somero, 2002; Hoff et al., 2016]. Учитывая высокое содержание Н-субъединиц и общую активность ЛДГ, можно предположить, что в скелетной мышце у водяной полевки аэробная способность была выше, чем у полевки-экономки.

Анализ онтогенетических изменений активности ЛДГ и распределения ее изоферментов выявил некоторое сходство между водяной полевкой и лесной мышовкой: с возрастом в печени и почках лесной мышовки и водяной полевки было обнаружено незначительное снижение активности ЛДГ (рис.). При этом в печени, отличающейся преимущественно анаэробным способом получения энергии, не наблюдалось достоверных различий в распределении изоферментов ЛДГ между молодыми и взрослыми животными у обоих видов. Однако в почках у лесной мышовки и водяной полевки с возрастом происходило достоверное увеличение содержания изофермента ЛДГ-5 (табл. 1), что свидетельствует о смещении реакции гликолиза в сторону образования лактата. В скелетных мышцах исследованных видов не наблюдалось достоверных возрастных изменений как активности ЛДГ, так и распределения изоферментов и соотношения Н- и М-субъединиц.

Помимо сходств у исследованных видов грызунов были обнаружены и различия в становлении системы ЛДГ. Так, например, у лесной мышовки в сердце с возрастом достоверно увеличилось содержание гибридной фракции ЛДГ-3, а общая активность ЛДГ снижалась. Напротив, у водяной полевки выявлено достоверное увеличение активности ЛДГ в сердечной ткани с возрастом (рис.). Аналогичные данные были получены в исследовании на тюленях (*Cystophora cristata* (Erxleben, 1777) и *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777)) – в ходе онтогенеза животных активность ЛДГ в сердце увеличивалась у обоих изученных видов [Burns et al., 2010]. Для сердца млекопитающих лактат является более предпочтительным, чем глюкоза, в качестве энергетического субстрата [Hochachka, Somero, 2002]. Экспрессия гена LDH-A чувствительна к гипоксии [Semenza et al., 1994; Rossignol et al., 2003]. Установлено [Daneshrad et al., 2003], что при гипоксии изменение изоферментного спектра и активности

ЛДГ в сердце зависит от возраста животных. Хроническая гипоксия у взрослых крыс индуцирует повышение специфической активности М-субъединиц как в левом, так и в правом желудочке сердца, в то время как у молодых животных, подвергающихся гипоксии, удельная активность М-изомера не отличалась, а активность Н-субъединиц была значительно ниже, чем у контрольных животных. Поэтому авторы [Daneshrad et al., 2003] предполагают, что у молодых животных постнатальное созревание изоферментного спектра ЛДГ может ингибироваться гипоксией, а обнаруженные адаптивные изменения могут быть связаны с активацией индуцированных гипоксией факторов транскрипции (HIF-1). Таким образом, наблюдаемая картина распределения изоферментов ЛДГ и ее активности предполагает, что сердце половозрелой водяной полевки обладает большей способностью к окислению лактата, тем самым препятствуя его накоплению. В легочной ткани водяной полевки, отличающейся максимальным среди изученных грызунов содержанием Н-субъединиц ЛДГ, с возрастом содержание фракций ЛДГ-4 и ЛДГ-5 и М-субъединиц достоверно увеличивалось. Изозимы ЛДГ-1 и ЛДГ-2 имеют более высокую долю Н-субъединиц и поэтому более чувствительны к ингибированию увеличением концентрации пирувата, чем изоферменты ЛДГ-4 и ЛДГ-5 [Hochachka, Somero, 2002]. Водяная полевка относится к ныряющим видам, поэтому вполне вероятно, что становление у нее в онтогенезе изоферментного профиля ЛДГ и ее активности в тканях сердца и легких может быть связано с продолжительностью ныряния. Так, например, у ондатры было установлено, что с возрастом их способность к длительным погружениям под воду возрастает [Hindle et al., 2006]. Кроме того, молодые ондатры отличаются более низким уровнем гемоглобина, насыщения крови кислородом и миоглобина в скелетной мускулатуре [MacArthur et al., 2001, 2003].

Заключение

Лактатдегидрогеназа, участвуя в процессах приспособления к факторам внешней среды, обеспечивает специфический обмен, характерный для каждого вида животных и типа тканей [Burns et al., 2010; Sun et al., 2013; Hoff et al., 2016; Wang et al., 2016], а изоферментные спектры данного фермента отражают направленность способа получения энергии [Hochachka, Somero, 2002]. Основываясь на полученных результатах, можно заключить, что видоспецифичность активности ЛДГ и рас-

пределения ее изоферментов связана с экологическими особенностями изученных видов. Высокая активность ЛДГ у лесной мышовки (в печени и почках) и водяной полевки (почки и скелетная мышца) по сравнению с наземной полевкой-экономкой свидетельствует о высоком уровне циркулирующего лактата. Кроме того, у лесной мышовки, которая зимой впадает в спячку, в изоферментном спектре почек и сердца преобладали фракции ЛДГ-2, ЛДГ-3 и ЛДГ-4. Возрастные изменения системы ЛДГ у природно-адаптированных к гипоксии-реоксигенации видов (лесная мышовка и водяная полевка) можно рассматривать как адаптивные механизмы, обеспечивающие функционирование организма в условиях периодически возникающего дефицита кислорода.

Финансовое обеспечение исследования осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (темы 0221-2017-0052 и 0221-2017-0046), а также при финансовой поддержке гранта РФФИ (проект № 16-34-00283 мол_а).

Литература

- Антонова Е. П., Сергина С. Н., Илюха В. А., Унжаков А. Р., Якимова А. Е., Белкин В. В. Лактатдегидрогеназная система в тканях мелких млекопитающих (Mammalia: Rodentia, Chiroptera) // Научная неделя молодых ученых и специалистов в области биологических наук-2017: Мат-лы межд. конф. (Петрозаводск, 20–25 нояб. 2017 г.). Петрозаводск, 2017. С. 51–58.
- Антонова Е. П., Илюха В. А., Сергина С. Н., Унжаков А. Р., Белкин В. В. Изоферменты лактатдегидрогеназы в тканях гибернирующих рукокрылых (Chiroptera) // Биофизика. 2018. Т. 63, № 1. С. 152–159.
- Галанцев В. П., Камардина Т. А., Коваленко Р. И. Реакции сердечно-сосудистой системы и биоэнергетический метаболизм в связи с адаптацией к апноэ // Физиол. журн. им. И. М. Сеченова. 1994. Т. 80, № 9. С. 117–123.
- Райдер К., Тейлор К. Изоферменты. М.: Мир, 1983. 197 с.
- Этическая экспертиза биомедицинских исследований. Практические рекомендации / Под ред. Ю. Б. Белоусова. М.: Рос. об-во клинич. иссл., 2005. 156 с.
- Arai T., Sasaki M., Tanaka J., Oki Y. Characteristics of lactate dehydrogenase isozymes in tissue extracts of herbivorous vole, *Microtus arvalis* // Nihon Juigaku Zasshi. 1988. Vol. 50, no. 1. P. 287–290.
- Burlington R. F., Sampson J. H. Distribution and activity of lactic dehydrogenase isozymes in tissues from a hibernator and a non-hibernator // Comp. Biochem. Physiol. 1968. Vol. 25. P. 185–192.
- Burns J. M., Skomp N., Bishop N., Lestyk K., Hammill M. Development of aerobic and anaerobic metabolism in cardiac and skeletal muscles from harp and hooded seals // J. Exp. Biol. 2010. Vol. 213, no. 5. P. 740–748. doi: 10.1242/jeb.037929
- Daneshrad Z., Verdys M., Birot O., Troff F., Bigard A. X., Rossi A. Chronic hypoxia delays myocardial lactate dehydrogenase maturation in young rats // Exp. Physiol. 2003. Vol. 88. P. 405–413.
- Heldmaier G., Ortman S., Elvert R. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals // Respir. Physiol. Neurobiol. 2004. Vol. 141. P. 317–329. doi: 10.1016/j.resp.2004.03.014
- Hindle A. G., Senkiw R. W., MacArthur R. A. Body cooling and the diving capabilities of muskrats (*Ondatra zibethicus*): A test of the adaptive hypothermia hypothesis // Comp. Biochem. Physiol. 2006. Vol. 144A. P. 232–241. doi: 10.1016/j.cbpa.2006.03.001
- Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanisms and process in physiological evolution. N. Y.: Oxford University Press, 2002. 466 p.
- Hoff M. L., Fabrizio A., Folkow L. P., Burmester T. An atypical distribution of lactate dehydrogenase isoenzymes in the hooded seal (*Cystophora cristata*) brain may reflect a biochemical adaptation to diving // J. Comp. Physiol. B. 2016. Vol. 186, no. 3. P. 373–386. doi: 10.1007/s00360-015-0956-y
- Karlsson J., Frith K., Sjödin B. Distribution of LDH isozymes in human skeletal muscle // Scand. J. Clin. Lab. Invest. 1974. Vol. 33. P. 307–312.
- Lee M., Choi I., Park K. Activation of stress signaling molecules in bat brain during arousal from hibernation // J. Neurochem. 2002. Vol. 82. P. 867–873.
- MacArthur R. A., Humphries M. M., Fines G. A., Campbell K. L. Body oxygen stores, aerobic dive limits, and the diving abilities of juvenile and adult muskrats (*Ondatra zibethicus*) // Physiol. Biochem. Zool. 2001. Vol. 74. P. 178–190.
- MacArthur R. A., Weseen G. L., Campbell K. L. Diving experience and the aerobic dive capacity of muskrats: does training produce a better diver? // J. Exp. Biol. 2003. Vol. 206. P. 1153–1161. doi: 10.1242/jeb.00221
- Marieze V. L., Briand M., Badaoui S., Dadet M.-H., Briand Y. Expression of lactic dehydrogenase isoenzymes in rabbit muscle during development // Int. J. Biochem. 1994. Vol. 26, no. 4. P. 491–495.
- Moon T. W. Enzymes of heterotherms' LDH of hibernating and normothermic little brown bats, *Myotis lucifugus* // Comp. Biochem. Physiol. 1978. Vol. 59B. P. 183–190.
- Noren S. R., Iverson S. J., Boness D. J. Development of the blood and muscle oxygen stores in gray seals (*Halichoerus grypus*): Implications for juvenile diving capacity and the necessity of a terrestrial postweaning fast // Physiol. Biochem. Zool. 2008. Vol. 78, no. 4. P. 482–490. doi: 10.1086/430228
- Rosignol F., Solares M., Balanza E., Coudert J., Clottes E. Expression of lactate dehydrogenase A and B genes in different tissues of rats adapted to chronic hypobaric hypoxia // J. Cell. Biochem. 2003. Vol. 89, no. 1. P. 67–79. doi: 10.1002/jcb.10484
- Semenza G. L., Roth P. H., Fang H. M., Wang G. L. Transcriptional regulation of genes encoding glycolytic

enzymes by hypoxia-inducible factor 1 // *J. Biol. Chem.* 1994. Vol. 269. P. 23757–23763.

Sergina S., Antonova E., Ilyukha V., Łapiński S., Lis M., Niedbała P., Unzhakov A., Belkin V. Biochemical adaptations to dive-derived hypoxia/reoxygenation in semiaquatic rodents // *Comp. Biochem. Physiol. B.* 2015. Vol. 190. P. 37–45. doi: 10.1016/j.cbpb.2015.08.012

Storey K. B. Comparative enzymology – new insights from studies of an “old” enzyme, lactate dehydrogenase // *Comp. Biochem. Physiol. B.* 2016. Vol. 199. P. 13–20. doi: 10.1016/j.cbpb.2015.12.004

Sun S. Z., Wei L., Wei D. B., Wang D. W., Ma B. Y. Differences of glycolysis in skeletal muscle and lactate metabolism in liver between plateau zokor (*Myospalax baileyi*) and plateau pika (*Ochotona curzoniae*) // *Sheng Li Xue Bao.* 2013. Vol. 65, no. 3. P. 276–284.

Washington T. A., Healey J. M., Thompson R. W., Lowe L. L., Carson J. A. Lactate dehydrogenase regulation in aged skeletal muscle: Regulation by anabolic

steroids and functional overload // *Exp. Gerontol.* 2014. Vol. 57. P. 66–74. doi: 10.1016/j.exger.2014.05.003

Wang Y., Wei L., Wei D., Li X., Xu L., Wei L. Enzymatic kinetic properties of the lactate dehydrogenase isoenzyme C4 of the plateau pika (*Ochotona curzoniae*) // *Int. J. Mol. Sci.* 2016. Vol. 17, no. 1. P. 39. doi: 10.3390/ijms17010039

Wieme R. Studies on Agar-gel Electrophoresis. Arscia Uitgaven N. V. Brussels: Stoffstraat Publ., 1959.

Wilhelm Filho D., Sell F., Ribeiro L., Ghislandi M., Carrasquedo F., Fraga C. G., Wallauer J. P., Simões-Lopes P. C., Uhart M. M. Comparison between the antioxidant status of terrestrial and diving mammals // *Comp. Biochem. Physiol.* 2002. Vol. 133, no. 3. P. 885–892.

Zenteno-Savín T., Clayton-Hernandez E., Elsner R. Diving seals: are they a model for coping with oxidative stress? // *Comp. Biochem. Physiol.* 2002. Vol. 133C, no. 4. P. 527–536.

Поступила в редакцию 07.03.2018

References

Antonova E. P., Sergina S. N., Ilyukha V. A., Unzhakov A. R., Yakimova A. E., Belkin V. V. Laktatdegidrogenaznaya sistema v tkanyakh melkikh mlekopitayushchikh (Mammalia: Rodentia, Chiroptera) [Lactate dehydrogenase system in tissues of small mammals (Mammalia: Rodentia, Chiroptera)]. *Nauch. ned. molodykh uch. i spets. v oblasti biol. nauk-2017.* Mat. mezhd. konf. (Petrozavodsk, 20–25 noyab. 2017 g.) [Young Biologists Science Week-2017/YBSW-2017: Proceed. Int. Conf. (Petrozavodsk, Nov. 20–25, 2017)]. Petrozavodsk, 2017. P. 51–58.

Antonova E. P., Ilyukha V. A., Sergina S. N., Unzhakov A. R., Belkin V. V. Izofermenty laktatdegidrogenazy v tkanyakh giberniruyushchikh rukokrylykh (Chiroptera) [Lactate dehydrogenase isoenzyme patterns in tissues of hibernating bats (Chiroptera)]. *Biofizika* [Biophysics]. 2018. Vol. 63, no. 1. P. 152–159.

Galantsev V. P., Kamardina T. A., Kovalenko R. I. Reaktsii serdechno-sosudistoi sistemy i bioenergeticheskii metabolizm v svyazi s adaptatsiei k apnoe [Cardiovascular system reactions and bioenergy metabolism in relation to adaptation to apnea]. *Fiziol. zhurn. im. I. M. Sechenova* [I. M. Sechenov Physiol. J.]. 1994. Vol. 80, no. 9. P. 117–123.

Raider K., Teilor K. Izofermenty [Isozymes]. Moscow: Mir, 1983. 197 p.

Eticheskaya ekspertiza biomeditsinskikh issledovaniy. Prakticheskie rekomendatsii [Ethical expertise of biomedical research. Practical recommendations]. Moscow: Ros. ob-vo klinich. issl., 2005. 156 p.

Arai T., Sasaki M., Tanaka J., Oki Y. Characteristics of lactate dehydrogenase isozymes in tissue extracts of herbivorous vole, *Microtus arvalis*. *Nihon Juigaku Zasshi.* 1988. Vol. 50, no. 1. P. 287–290.

Burlington R. F., Sampson J. H. Distribution and activity of lactic dehydrogenase isozymes in tissues from a hibernator and a non-hibernator. *Comp. Biochem. Physiol.* 1968. Vol. 25. P. 185–192.

Burns J. M., Skomp N., Bishop N., Lestyk K., Hammill M. Development of aerobic and anaerobic me-

tabolism in cardiac and skeletal muscles from harp and hooded seals. *J. Exp. Biol.* 2010. Vol. 213, no. 5. P. 740–748. doi: 10.1242/jeb.037929

Daneshrad Z., Verdys M., Birot O., Troff F., Bigard A. X., Rossi A. Chronic hypoxia delays myocardial lactate dehydrogenase maturation in young rats. *Exp. Physiol.* 2003. Vol. 88. P. 405–413.

Heldmaier G., Ortman S., Elvert R. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals. *Respir. Physiol. Neurobiol.* 2004. Vol. 141. P. 317–329. doi: 10.1016/j.resp.2004.03.014

Hindle A. G., Senkiw R. W., MacArthur R. A. Body cooling and the diving capabilities of muskrats (*Ondatra zibethicus*): A test of the adaptive hypothermia hypothesis. *Comp. Biochem. Physiol.* 2006. Vol. 144A. P. 232–241. doi: 10.1016/j.cbpa.2006.03.001

Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanisms and process in physiological evolution. N. Y.: Oxford University Press, 2002. 466 p.

Hoff M. L., Fabrizius A., Folkow L. P., Burmester T. An atypical distribution of lactate dehydrogenase isoenzymes in the hooded seal (*Cystophora cristata*) brain may reflect a biochemical adaptation to diving. *J. Comp. Physiol. B.* 2016. Vol. 186, no. 3. P. 373–386. doi: 10.1007/s00360-015-0956-y

Karlsson J., Frith K., Sjödin B. Distribution of LDH isozymes in human skeletal muscle. *Scand. J. Clin. Lab. Invest.* 1974. Vol. 33. P. 307–312.

Lee M., Choi I., Park K. Activation of stress signaling molecules in bat brain during arousal from hibernation. *J. Neurochem.* 2002. Vol. 82. P. 867–873.

MacArthur R. A., Humphries M. M., Fines G. A., Campbell K. L. Body oxygen stores, aerobic dive limits, and the diving abilities of juvenile and adult muskrats (*Ondatra zibethicus*). *Physiol. Biochem. Zool.* 2001. Vol. 74. P. 178–190.

MacArthur R. A., Weseen G. L., Campbell K. L. Diving experience and the aerobic dive capacity of muskrats: does training produce a better diver? *J. Exp. Biol.* 2003. Vol. 206. P. 1153–1161. doi: 10.1242/jeb.00221

Marieze V. L., Briand M., Badaoui S., Dadet M.-H., Briand Y. Expression of lactic dehydrogenase isoenzymes in rabbit muscle during development. *Int. J. Biochem.* 1994. Vol. 26, no. 4. P. 491–495.

Moon T. W. Enzymes of heterotherms" LDH of hibernating and normothermic little brown bats, *Myotis lucifugus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 1978. Vol. 59B. P. 183–190.

Noren S. R., Iverson S. J., Boness D. J. Development of the blood and muscle oxygen stores in gray seals (*Halichoerus grypus*): Implications for juvenile diving capacity and the necessity of a terrestrial postweaning fast. *Physiol. Biochem. Zool.* 2008. Vol. 78, no. 4. P. 482–490. doi: 10.1086/430228

Rossignol F., Solares M., Balanza E., Coudert J., Clottes E. Expression of lactate dehydrogenase A and B genes in different tissues of rats adapted to chronic hypobaric hypoxia. *J. Cell. Biochem.* 2003. Vol. 89, no. 1. P. 67–79. doi: 10.1002/jcb.10484

Semenza G. L., Roth P. H., Fang H. M., Wang G. L. Transcriptional regulation of genes encoding glycolytic enzymes by hypoxia-inducible factor 1. *J. Biol. Chem.* 1994. Vol. 269. P. 23757–23763.

Sergina S., Antonova E., Ilyukha V., Łapiński S., Lis M., Niedbała P., Unzhakov A., Belkin V. Biochemical adaptations to dive-derived hypoxia/reoxygenation in semiaquatic rodents. *Comp. Biochem. Physiol. B.* 2015. Vol. 190. P. 37–45. doi: 10.1016/j.cbpb.2015.08.012

Storey K. B. Comparative enzymology – new insights from studies of an “old” enzyme, lactate dehydroge-

nase. *Comp. Biochem. Physiol. B.* 2016. Vol. 199. P. 13–20. doi: 10.1016/j.cbpb.2015.12.004

Sun S. Z., Wei L., Wei D. B., Wang D. W., Ma B. Y. Differences of glycolysis in skeletal muscle and lactate metabolism in liver between plateau zokor (*Myospalax baileyi*) and plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Sheng Li Xue Bao.* 2013. Vol. 65, no. 3. P. 276–284.

Washington T. A., Healey J. M., Thompson R. W., Lowe L. L., Carson J. A. Lactate dehydrogenase regulation in aged skeletal muscle: Regulation by anabolic steroids and functional overload. *Exp. Gerontol.* 2014. Vol. 57. P. 66–74. doi: 10.1016/j.exger.2014.05.003

Wang Y., Wei L., Wei D., Li X., Xu L., Wei L. Enzymatic kinetic properties of the lactate dehydrogenase isoenzyme C4 of the plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Int. J. Mol. Sci.* 2016. Vol. 17, no. 1. P. 39. doi: 10.3390/ijms17010039

Wieme R. Studies on Agar-gel Electrophoresis. Arscia Uitgaven N. V. Stoffstraat Publ., Brussels. 1959.

Wilhelm Filho D., Sell F., Ribeiro L., Ghislandi M., Carrasquedo F., Fraga C. G., Wallauer J. P., Simões-Lopes P. C., Uhart M. M. Comparison between the antioxidant status of terrestrial and diving mammals. *Comp. Biochem. Physiol.* 2002. Vol. 133, no. 3. P. 885–892.

Zenteno-Savín T., Clayton-Hernandez E., Elsner R. Diving seals: are they a model for coping with oxidative stress? *Comp. Biochem. Physiol.* 2002. Vol. 133C, no. 4. P. 527–536.

Received March 07, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Антонова Екатерина Петровна

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: antonova88ep@mail.ru
тел.: (8142) 573107

Сергина Светлана Николаевна

заведующая лаб. экологической физиологии животных, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН» ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: cvetnick@yandex.ru

Илюха Виктор Александрович

директор, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН» ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: ilyukha@bio.krc.karelia.ru

Якимова Алина Евгеньевна

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: angelina73@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Antonova, Ekaterina

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: antonova88ep@mail.ru
tel.: (8142) 573107

Sergina, Svetlana

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

Ilyukha, Victor

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

Yakimova, Alina

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: angelina73@mail.ru

УДК 599.323.45: 591.472: 575

РЕЗУЛЬТАТЫ ЗАМЕЩЕНИЯ ПОВЕРХНОСТНОГО ДЕФЕКТА ГИАЛИНОВОГО ХРЯЩА КРЫСЫ КЛЕТОЧНО- ИНЖЕНЕРНОЙ КОНСТРУКЦИЕЙ В ЭКСПЕРИМЕНТЕ

М. С. Божокин¹, С. А. Божкова¹, Г. И. Нетылько¹,
Д. Г. Наконечный¹, М. И. Блинова², Ю. А. Нащекина²

¹ Российский научно-исследовательский институт травматологии и ортопедии
имени Р. Р. Вредена, Санкт-Петербург, Россия

² Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия

Лечение и восстановление поврежденного слоя гиалинового хряща на сегодняшний день является важной и актуальной задачей, которая, несмотря на большое количество применяемых в клинической практике методик, до сих пор не решена в полном объеме. Перспективным направлением в решении данной проблемы может быть трансплантация клеточно-инженерной конструкции (КИК), состоящей из культуры клеток и биodeградируемого каркаса (мембраны). В экспериментальной работе на крысах была использована мембрана на основе полилактида и культуры мезенхимальных мультипотентных стволовых клеток (ММСК), а модель повреждения гиалинового слоя коленного сустава создавалась с помощью стоматологического бора. Клеточную культуру предварительно модифицировали с помощью белкового фактора роста TGF- β -3 для увеличения синтеза белков внеклеточного матрикса (ВКМ), в результате чего экспрессия генов *Acan* и *col2a1*, ответственных за синтез ВКМ, увеличилась в 4 раза по сравнению с контрольным образцом. При анализе области повреждения на длительных сроках наблюдения (до 90 суток) с помощью методики сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) удалось выявить уменьшение диаметра повреждения при трансплантации КИК, в то время как в контрольной группе, без применения КИК, диаметр повреждения увеличивался более чем в 2,5 раза. Таким образом, использование клеточно-инженерных конструкций является перспективным методом для восстановления поврежденного слоя гиалинового хряща, однако требуется проведение дополнительных исследований, направленных на увеличение эффективности модификации клеточной культуры, разработку методов совмещения ее с биodeградируемым каркасом, а также выбор способа фиксации КИК в области повреждения.

Ключевые слова: гиалиновый хрящ; дефект; клеточно-инженерная конструкция; восстановление; ММСК.

**M. S. Bozhokin, S. A. Bozhkova, G. I. Netyl'ko, D. G. Nakonechnyj,
M. I. Blinova, Yu. A. Nashchekina. EXPERIMENTAL RESULTS OF RAT
HYALINE CARTILAGE SURFACE DEFECT REPLACEMENT WITH A CELL
ENGINEERING STRUCTURE**

Nowadays, hyaline cartilage damage therapy and repair is one of the most topical research fields in regenerative medicine. However, in spite of a large number of methods

used in clinical practice, this problem has not been fully solved yet. A promising approach in dealing with this problem may be a transplantation of a cell engineering structure (CES), made up of cell culture and biodegradable scaffold (membrane). In our experiments with animal models we used a membrane made of polylactide and multipotent mesenchymal stem cells (MSC) culture, and the damage of the knee joint hyaline layer was simulated by dental boron. The cell culture was pre-modified by TGF- β -3 growth factor to promote the synthesis of extracellular matrix proteins (ECM). As a result, we observed a four-fold increase in *Acan* and *col2a1* expression compared to the control. Damaged areas were analyzed by scanning electron microscopy (SEM) over long observation periods (up to 90 days), and the diameter of the damaged area was found to decrease after CES transplantation, while the damage area in the control group, without CES, increased more than 2.5-fold in diameter. Thus, application of cell engineering structures is a promising method of repairing the damaged layer of hyaline cartilage. However, further studies are needed to enhance the effectiveness of the cell culture modification, develop methods for combining it with biodegradable scaffold, and select the method of fixing the CES in the damaged area.

Key words: hyaline cartilage; defect; cell engineering structure; recovery; MSC.

Введение

Лечение повреждений гиалинового хряща на сегодняшний день является актуальной задачей [Божокин и др., 2016]. Несмотря на относительную простоту биохимической и клеточной организации гиалинового хряща, его регенерационные способности крайне ограничены [Божокин и др., 2017]. В настоящее время в клинической практике хирурги применяют широкий набор методов по восстановлению поврежденной поверхности гиалинового хряща (артроскопическая туннелизация, микрофрактурирование, мозаичная аутохондропластика, пересадка собственной культуры хондроцитов) [Григорян и др., 2010; Волова и др., 2012; Новочадов, 2013; Bekkers et al., 2013], разрабатывают гидрогелевые имплантаты для замещения дефектов хряща [Божкова и др., 2016], однако эффективного метода лечения данной патологии в настоящее время не существует. Перспективным направлением является использование клеточно-инженерных конструкций (КИК) на основе биodeградируемого матрикса и культуры клеток, предварительно обработанной белковым фактором роста TGF- β -3 [Dahlin et al., 2014; Gonzalez-Fernandez et al., 2016]. Анализ процессов, происходящих на поверхности гиалинового хряща при его повреждении и последующей трансплантации КИК, может помочь исследователям в дальнейшей разработке перспективных клеточных конструкций для его восстановления.

Цель данной работы заключалась в оценке перифокальных реакций при замещении поверхностного дефекта гиалинового хряща крысы клеточно-инженерной конструкцией.

Материалы и методы

Экспериментальная работа прошла этическую экспертизу и соответствовала международным рекомендациям по проведению медико-биологических исследований с использованием животных. Клетки костного мозга выделяли из бедренных костей половозрелых крыс и культивировали в среде DMEM (БиолоТ, Россия) с добавлением 15% эмбриональной телячьей сыворотки (БиолоТ, Россия) и смеси антибиотиков пенициллина и стрептомицина в концентрации 50 мкг/мл (Gibco, Великобритания) до третьего пассажа (37 °C, 5 % CO₂). Подтверждение фенотипа ММСК в полученной культуре проводили на проточном цитофлуориметре BD FACS Aria III (BD Biosciences, США) с использованием моноклональных антител CD45 и CD90. Флуоресцентную окраску для подтверждения заселения КИК проводили красителями родамин-фаллоидином (Invitrogen, США) и DAPI (Sigma-Aldrich, США) согласно протоколу производителя. Для направленной дифференцировки клеток применяли белковый фактор роста TGF- β -3 (Sigma-Aldrich, США) в концентрации 0,01 нг/мл, который добавлялся при каждой замене среды. Уровень экспрессии генов коллагена II типа и агрекана определяли методом полимеразной цепной реакции в реальном времени на амплификаторе CFX96 (Biorad, США) с праймерами: Col2a1F-ATCACCTACCACTGTAAGAA; Col2a1R-CCCTCATCTCCACATCAT; AcanF-GAGAACCGT-CTACCTCTACC; AcanR-TACCTCGGAAGCAGAAGG. Биodeградируемые матрицы для культивирования готовили методом выщелачивания из полилактида. Для получения КИК культуру ММСК

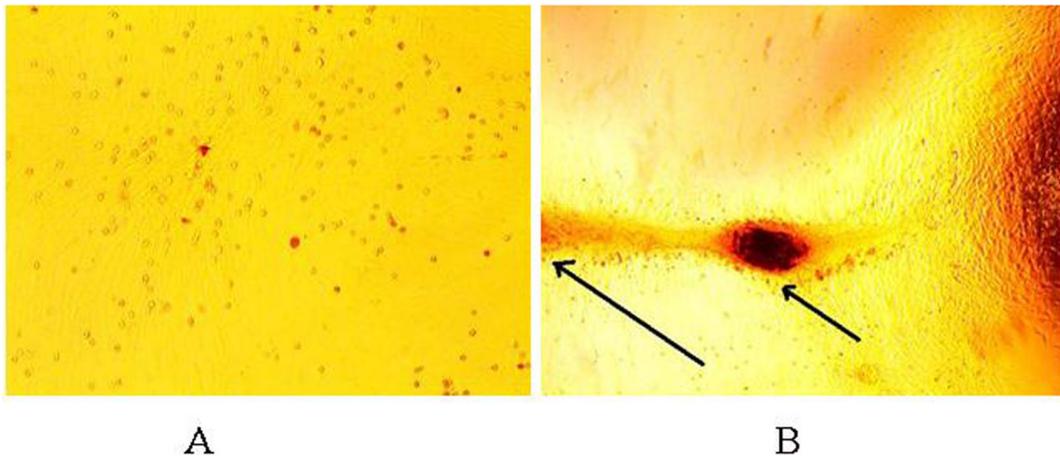


Рис. 1. Микрофотография культуры ММСК. Срок 12 суток. Световая микроскопия. Ув. 40 х. А – культура клеток без добавления фактора TGF-β-3, В – опытная культура, культивируемая в присутствии фактора TGF-β-3. Стрелками отмечены области формирования хондросфер
Fig. 1. MSC cell culture, 12 days growth. Light microscopy. Scale x40. A – cell culture without TGF-β-3 treatment, B – MSC cell culture treated with TGF-β-3. Areas of chondrosphere formation are shown by arrows

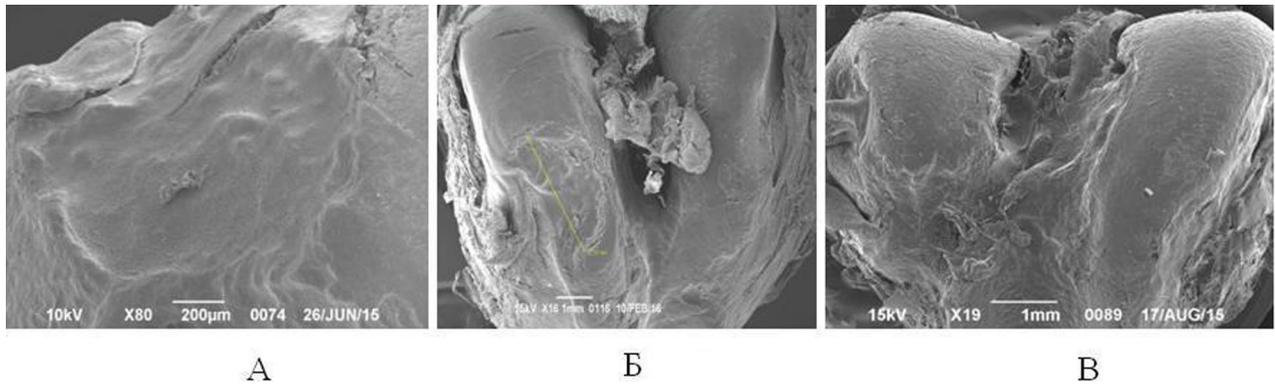


Рис. 2. Микрофотография препарата области дефекта на 14-е (А), 30-е (Б) и 90-е (В) сутки (контрольная группа). СЭМ. Контрольный штрих указан на рисунке
Fig. 2. Area of the defect after 14 days (A), 30 days (B) and 90 days (B) (control group). SEM microscopy. The control stroke is shown on the figure

совмещали с полилактидной матрицей статическим методом. Заселение матрицы на всю глубину было подтверждено методом флюоресцентной микроскопии.

Исследование выполнено на 18 половозрелых самках крыс линии Wistar весом 200–250 г в возрасте 6 месяцев. Всем опытным животным формировали дефект гиалинового хряща коленного сустава глубиной 0,5 мм бором диаметром 1,0 мм с частотой вращения 40 об/с. Наружным парапателлярным доступом вскрывали суставную сумку, отодвигали надколенник, обнажали мышелки бедра и в положении сгибания коленного сустава формировали дефект хрящевой поверхности в нагружаемой зоне. Средний диаметр сформированных дефектов составил $1,21 \pm 0,01$ мм. Все животные были разделены на три группы: в контрольной

группе (n=6) создавали дефект без последующей трансплантации КИК, животным опытной группы 1 (n=6) в область дефекта трансплантировали КИК со стандартной культурой ММСК, животным опытной группы 2 (n=6) трансплантировали КИК с дифференцированной культурой ММСК. Далее коленный сустав разгибали, надколенник фиксировали на месте рассасывающейся нитью 3/0, суставную сумку и окружающие ткани послойно ушивали, на кожу накладывали швы по Хостеду. Животных помещали в стандартные условия содержания. Крыс содержали в клетках по 5 особей в условиях искусственного освещения (по 12 часов темного и светлого времени), принудительной 12-кратной в час вентиляции, при температуре 18–26 °С и относительной влажности 30–70 %.

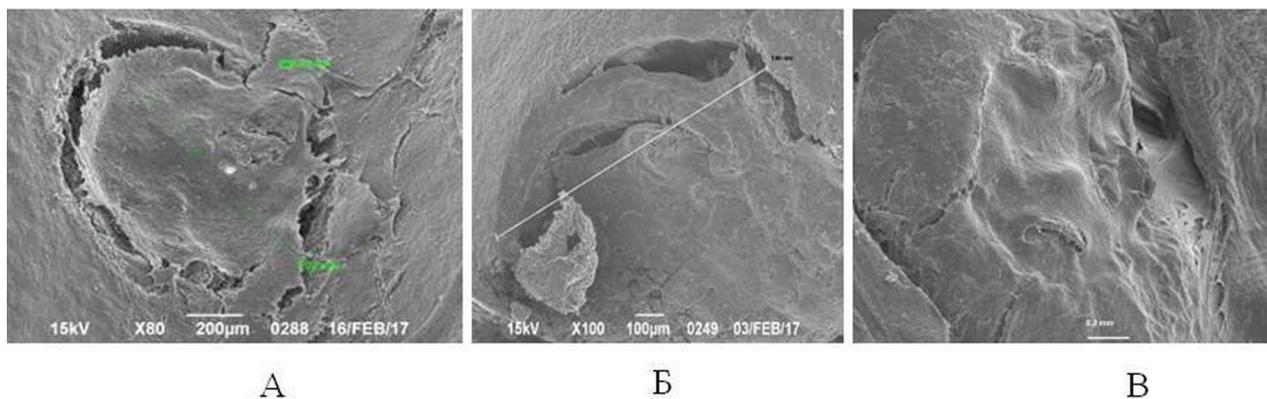


Рис 3. Микрофотография препарата области дефекта на 14-е (А), 30-е (Б) и 90-е (В) сутки (дефект + мембрана + ММСК, опытная группа 1). СЭМ. Контрольный штрих указан на рисунке

Fig. 3. Area of the defect after 14 days (A), 30 days (Б) and 90 days (В) (the defect + membrane + MSC, experimental group 1). SEM microscopy, MSC without TGF- β -3. The control stroke is shown on the figure

На 14-е, 30-е и 90-е сутки проводили эктаназию экспериментальных животных передозировкой раствора тиопентала натрия. Область поврежденной суставной поверхности выделяли единым блоком 6×6×3 мм и обезвоживали в спиртах восходящей концентрации для дегидратации. Исследования проводили методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ), контролем служила хрящевая поверхность интактного коленного сустава контрлатеральной конечности. СЭМ-исследования проводили на комплексе Jeol JSM 6390LA (Япония) совместно с ФГБУН «Ботанический институт им. В. Л. Комарова». Полученные образцы коленного сустава крысы предварительно обезвоживали в этиловых спиртах восходящей крепости, после чего подготовленные препараты помещали в вакуумную среду, где на поверхность напыляли частицы золота и палладия. Под действием электрического поля до 30 кВ пучок электронов, направленный на образцы, отклонялся, детектировался, и происходила пространственная (объемная) визуализация (до 0,4 нанометра) деструктивных изменений поверхности сустава. Методика позволила провести сравнительную визуальную оценку приповерхностных слоев хряща коленного сустава крысы.

Анализ статистической значимости различий показателей (диаметр дефекта и увеличение экспрессии генов) между группами не выполняли из-за малого количества наблюдений.

Результаты

Установлено, что культивирование *in vitro* ММСК в присутствии фактора TGF- β -3 приводило к хондрогенной дифференцировке, что выражалось в клеточной агрегации начиная

с 3-х суток, которая приводила к образованию хондросфер на 9-е сутки (рис. 1). Методом полимеразной цепной реакции в реальном времени было показано увеличение экспрессии генов *col2a1* и *Acan* в среднем в $4,0 \pm 0,2$ раза по сравнению с контрольным образцом на 21-е сутки наблюдения.

За время проведения эксперимента *in vivo* летальных исходов и воспалительных реакций у опытных животных не зафиксировано, нарушений функции оперированного сустава отмечено не было. В контрольной группе на 14-е сутки после вмешательства был отмечен явный симметричный дефект суставной поверхности со средним размером 1,2 мм, что соответствует диаметру исходного повреждения (рис. 2, А). Краевая зона визуализировалась явно, по всей окружности. По границам повреждения отмечалось незначительное образование деградационных поверхностных трещин. Дефект был покрыт новообразованным регенератом с незначительным присутствием нерегулярных структур, состав которых установить методикой СЭМ не представляется возможным.

К 30-м суткам в контрольной группе повреждение принимало несимметричную форму, со средним размером 2,26 мм, что превышало диаметр исходного дефекта на 84 % (рис. 2, Б). Краевая зона визуализировалась явно по всей окружности, за исключением тех мест, где дегградация гиалинового хряща распространилась до границы мышелка. По границам повреждения отмечались явные деструктивные изменения, связанные со значительным увеличением размера дефекта, как в глубину, так и в диаметре. Наличие вновь синтезированного внеклеточного матрикса не выявлено. Поверхность дефекта была несимметричной формы с визуально рыхлым содержимым, отмечалось

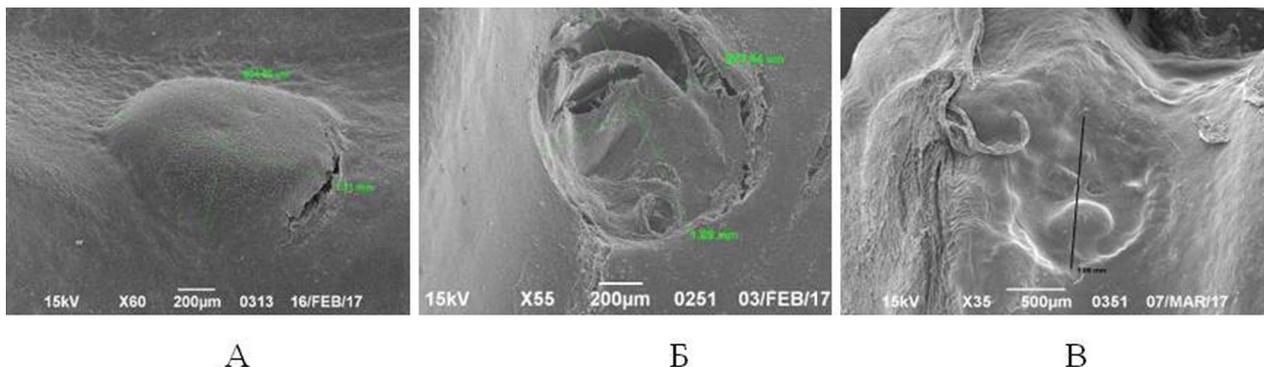


Рис 4. Микрофотография препарата области дефекта на 14-е (А), 30-е (Б) и 90-е (В) сутки. Опытная группа 2 (дефект + мембрана + дифференцированная культура ММСК). СЭМ. Контрольный штрих указан на рисунке
 Fig. 4. Area of the defect after 14 days (A), 30 days (Б) and 90 days (В). Experimental group 2 (the defect + membrane + MSC). SEM microscopy, MSC with TGF- β -3. The control stroke is shown on the figure

незначительное присутствие нерегулярных структур, а также зафиксирована деградация верхнего клеточного слоя.

На 90-е сутки наблюдалось повреждение суставной поверхности значительной части мыщелка (рис. 2, В). Краевая зона визуализировалась неявно, часть мыщелка полностью деградировала, глубина дефекта увеличилась до субхондрального слоя, поперечный размер повреждения в 2 раза превышал диаметр исходного дефекта.

В опытной группе 1 на 14-е сутки после трансплантации КИК определялось симметричное повреждение суставной поверхности, со средним размером 0,93 мм, что на 24 % меньше исходно сформированного дефекта (рис. 3, А). Краевая зона определялась явно, по всей окружности, как и в контрольной группе. По границам повреждения отмечались краевые трещины, в глубине которых частично визуализировалась КИК. Радиальных трещин и явных деструктивных изменений определено не было, в отличие от контрольной группы.

На 30-е сутки повреждение суставной поверхности сохраняло округлую форму со средним размером 1,04 мм, что меньше исходного на 15 % (рис. 3, Б). Краевая зона и краевые трещины на границе повреждения визуализировались явно, местами просматривалась пористая структура КИК, деструктивных изменений обнаружено не было. Поверхность дефекта вдавлена, несимметричной формы с рыхлым содержанием, с присутствием нерегулярных структур.

На 90-е сутки повреждение суставной поверхности сохраняло округлую форму, поперечный размер соответствовал исходному (1,23 мм) (рис. 3, В). Краевая зона визуализировалась практически по всей окружности. По границе повреждения отмечались единич-

ные неглубокие краевые трещины, а также значительные радиальные трещины. Биodeградируемая мембрана, по-видимому, была покрыта вновь образовавшимся регенератом, вследствие чего не визуализировалась. Поверхность дефекта неровная с плотным содержанием, с присутствием нерегулярных структур.

В опытной группе 2 на 14-е сутки сформированный дефект также сохранял симметричную форму, средний размер составил 1,00 мм, что меньше исходного размера сформированного дефекта на 18 % (рис. 4, А). Краевая зона визуализировалась явно, но не по всей окружности. По границе КИК-хрящ определялась единичная краевая трещина, в которой визуализировалась биodeградируемая мембрана, радиальных трещин и явных деструктивных изменений обнаружено не было. В центральной части дефекта отмечалась предположительно активная клеточная пролиферация. Размер клеточных элементов составлял 10 мкм, форма клеток была сферическая с тенденцией к распластыванию. Отмечалась миграция клеток из зоны дефекта на интактный неповрежденный хрящ. Поверхность дефекта симметричной формы с рыхлым содержанием без нерегулярных структур.

На 30-е сутки в опытной группе 2 дефект сохранял округлую форму, его средний размер составил 1,00 мм, что меньше исходного размера дефекта (1,21 мм) на 18 % (рис. 4, Б). Краевая зона визуализировалась явно за счет краевых трещин, количество которых увеличилось по сравнению со сроком наблюдения 14 суток в этой группе. Радиальных трещин и выраженных деструктивных изменений визуализировано не было. В центральной части дефекта отмечались предположительно клеточные элементы, с размером примерно 15 мкм и миграцией из зоны дефекта на незаполнен-

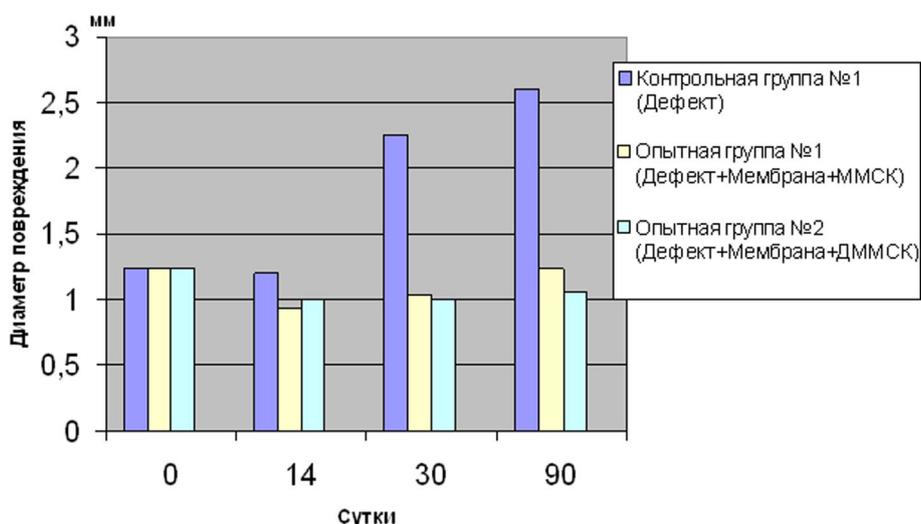


Рис. 5. Диаметр повреждения в разных группах наблюдения

Fig. 5. Diameter of the defect according to observation date and experimental group

ные участки поврежденной суставной поверхности. Поверхность дефекта была вдавленная с клеточным содержимым на поверхности КИК.

На 90-е сутки в опытной группе 2 на месте сформированного дефекта отмечалось неявное округлой формы неглубокое вдавление суставной поверхности со сглаженными краями средним размером 1,06 мм, который на 13 % меньше исходного (рис. 4, В). По границе повреждения отмечались неглубокие сглаженные тонкие борозды – возможно, следы бывших краевых трещин; радиальных трещин и каких-либо деструктивных изменений не визуализировано. Трансплантированная КИК поверхностно не визуализировалась. Форму клеток в центре повреждения и по его краям установить не удалось, так как клеточные структуры были покрыты большим слоем предположительно вновь образованного внеклеточного матрикса, что говорит об увеличенном синтезе последнего. Поверхность дефекта гладкая, визуально схожая с интактным неповрежденным хрящом.

По результатам исследования при сроке наблюдения 14 суток во всех группах отмечалось незначительное уменьшение размера повреждения. Данный факт связан с образованием временного регенерата в области повреждения, следствием которого было уменьшение диаметра дефекта. На 30-е сутки в контрольной группе данный регенерат подвергался деградации с увеличением размера повреждения на 84 %, в опытных группах размер повреждения остался прежним. На 90-е сутки наблюдения данная тенденция сохранялась, в контрольной группе размер дефекта увеличился на 126 % и достиг границ мышечка, в опытных группах диаметр повреждения практически

не изменился. На основании полученных данных можно составить диаграмму зависимости диаметра повреждения от срока наблюдения и типа группы (рис. 5).

Обсуждение

Применение модифицированной культуры клеток в составе КИК для восстановления поврежденной поверхности гиалинового хряща является перспективным и динамично развивающимся направлением экспериментальной медицины, которое, однако, недостаточно изучено отечественными исследователями. В имеющихся публикациях исследователи в первую очередь изучают биосовместимость изучаемых экспериментальных КИК [Севастьянов и др., 2017]. В нашей работе изучалась безопасность исследуемых КИК на основе полилактидных матриц-носителей, и не было получено данных о тканевых реакциях воспалительного характера или признаков отторжения инородного материала, что свидетельствует о биосовместимости исследуемой матрицы.

В ходе экспериментов удалось получить четырехкратное увеличение уровня экспрессии основных генов ВКМ гиалинового хряща, тем не менее полученные результаты в группе с применением КИК с культурой дифференцированных хондробластов не позволили полностью заместить сформированный дефект суставного хряща. Вероятно, это свидетельствует о необходимости еще большего увеличения синтеза белков ВКМ, что может потребовать разработки способа не просто стимуляции дифференцировки, а модификации культуры клеток. Одним из таких, на наш взгляд, пер-

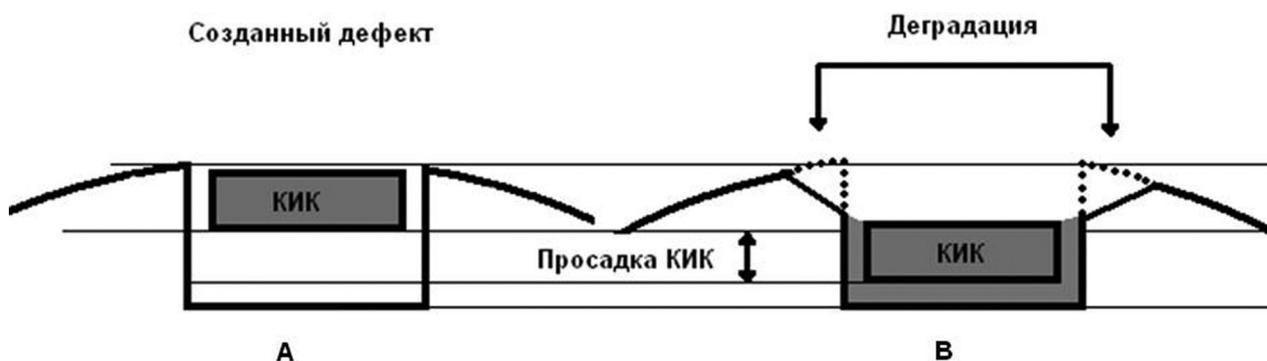


Рис. 6. Схематичное изображение созданного повреждения и КИК: сразу после создания повреждения и трансплантации КИК (А); в отдаленные сроки (В)

Fig. 6. Schema of created damage and CES: immediately after damage creation and CES transplantation (A); and in the long-term observations (B)

спективных способов является генетическая модификация с помощью последовательностей TGF- β -3 и (или) BMP2, при которой процесс трансфекции проходил *in vivo* в области трансплантации альгинатного гидрогеля, содержащего соответствующие плазмиды [Gonzalez-Fernandez et al., 2016].

Изучение перифокальных изменений в области созданного повреждения на разных сроках наблюдения и разных группах позволило выявить некоторые общие закономерности. Во всех исследуемых группах на поздних сроках наблюдалось «проседание» экспериментальных КИК и признаки краевой деградации гиалинового хряща, наиболее выраженные в контрольной группе и наименее – при использовании КИК с дифференцированной культурой хондробластов (рис. 6), что проявлялось в первую очередь увеличением диаметра повреждения при увеличении срока наблюдения в контрольной группе и опытной группе 1.

Аналогичные результаты были получены в работе Dai с соавт. [2014], где при моделировании дефектов гиалинового хряща у кроликов при использовании ММСК и биodeградируемого носителя авторы отмечали восстановление поверхностного слоя хрящевой поверхности на длительных сроках наблюдения. С учетом имеющихся данных об отсутствии восстановления поверхностного слоя хрящевой поверхности вне зависимости от размера первоначального повреждения гиалинового хряща крысы [Божокин и др., 2017] применение технологии восстановления хряща с трансплантацией КИК представляется перспективным.

Следует отметить существенное различие поверхностного строения регенерата на больших сроках наблюдения в наших исследованиях, где по краям повреждения наблюдались отдельные радиальные деградиационные тре-

щины, и в работе, проведенной Л. Т. Воловой с соавт., которые отмечали формирование органотипичной гиалиновой хрящевой ткани по всей поверхности повреждения в экспериментах на кроликах с применением диминерализованной спонгиозы и культуры аллогенных клеток [Волова и др., 2012].

Данное исследование выявило ряд недостатков, требующих устранения в последующих экспериментах. В обеих опытных группах отмечены краевые трещины по окружности повреждения. По-видимому, это следствие недостаточной фиксации КИК к краям дефекта и малого объема КИК, проседание которой наблюдалось с увеличением сроков эксперимента. При действии нагрузки на поверхность сустава часть ее распределяется на трансплантированную КИК, что приводит к ее уплощению и проседанию на дно дефекта, вызывая при этом разрыв регенерата на границе неповрежденный хрящ – КИК. В опытной группе 2 на 90-е сутки была отмечена единичная краевая трещина, в отличие от опытной группы 1, где они присутствовали по всей окружности повреждения. Данный факт свидетельствует о том, что модифицированная КИК менее подвержена деформации с течением времени, чем КИК без клеточной модификации. Для получения более точных результатов в дальнейшей работе мы планируем проведение морфологических исследований. Тем не менее для получения первичной информации, динамики протекания процессов и внешней визуализации поверхностных изменений на первом этапе исследований СЭМ-методика является эффективной.

Наше исследование имеет ряд ограничений: малое количество наблюдений на каждый срок исследования, отсутствие морфологического исследования, которое позволило бы дать достоверный ответ о природе, строении и составе той или иной структуры.

Заключение

Использованная в данном исследовании методика культивирования и разработанный протокол направленной дифференцировки с применением белкового фактора роста TGF- β -3 позволил существенно увеличить уровень экспрессии основных генов ВКМ гиалинового хряща и достичь дифференцировки ММСК в хондробласты *in vitro*. При замещении дефектов суставной поверхности КИК наибольшую эффективность продемонстрировало использование клеточно-инженерной конструкции с дифференцированной культурой ММСК, применение которой способствовало замедлению деградационных процессов и уменьшению размера повреждения на отдаленных сроках наблюдения. Одновременно с этим данное исследование выявило некоторые недостатки использования экспериментальной КИК, что определило необходимость в будущих исследованиях увеличить объем используемой матрицы и обеспечить тщательную адгезию КИК к неповрежденным участками суставной поверхности.

Литература

Божкова С. А., Буянов А. Л., Кочиш А. Ю., Румакин В. П., Хрипунов А. К., Нетьлько Г. И., Смыслов Р. Ю., Афанасьев А. В., Панарин Е. Ф. Перифокальные тканевые реакции на имплантацию образцов гидрогелевого материала на основе полиакриламида с добавлением целлюлозы (экспериментальное исследование) // Морфология. 2016. Т. 149, № 2. С. 47–53.

Божокин М. С., Божкова С. А., Нетьлько Г. И. Возможности современных клеточных технологий для восстановления поврежденного суставного хряща (Аналитический обзор литературы) // Травматология и ортопедия России. 2016. № 3. С. 122–134. doi: 10.21823/2311-2905-2016-22-3-122-134

Божокин М. С., Божкова С. А., Нетьлько Г. И., Румакин В. П., Наконечный Г. И., Чепурненко М. Н. Морфофункциональная характеристика хондрогенераторного процесса в экспериментальном локальном дефекте поверхности суставного хряща // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2017. № 8–2. С. 302–306.

References

Bozhkova S. A., Buyanov A. L., Kochish A. Yu., Rumakin V. P., Hripunov A. K., Netyl'ko G. I., Smyslov R. Yu., Afanas'ev A. V., Panarin E. F. Perifokal'nye tkanevye reaktsii na implantatsiyu obraztsov gidrogelevogo materiala na osnove poliakrilamida s dobavleniem tsellyulozy (eksperimental'noe issledovanie) [Perifocal

Волова Л. Т., Котельников Г. П., Тертерян М. А. Эффективность совместного применения клеточных и тканевых биотехнологий для восстановления суставной гиалиновой ткани // Вестник неотложной и восстановительной медицины. 2012. Т. 13. С. 44–47.

Григорян А. С., Деев Р. В., Кругляков П. В., Библина А. А., Соколова И. Б., Павличенко Н. Н., Полинцев Д. Г. Применение трансплантатов, содержащих мультипотентные мезенхимальные стромальные клетки, для восстановления поврежденных суставных поверхностей в эксперименте // Гены и клетки. 2010. № 5(2). С. 44–55.

Новоцадов В. В. Проблема управления клеточным заселением и ремоделированием тканеинженерных матриц для восстановления суставного хряща (обзор литературы) // Вестник Волгоградского гос. ун-та. Естественные науки. 2013. № 1(5). С. 19–28.

Севастьянов В. И., Басок Ю. Б., Григорьев А. М., Кирсанова Л. А., Василец В. Н. Применение технологии тканевой инженерии для формирования хрящевой ткани человека в проточном биореакторе // Вестник трансплантологии и искусственных органов. 2017. Т. 19, № 3. С. 81–92.

Bekkers J. E., Tsuchida A. I., van Rijien M. H., Vonk L. A., Dhert W. J., Creemers L. B., Saris D. B. Single-stage cell-based cartilage regeneration using a combination of chondrons and mesenchymal stromal cells: comparison with microfracture // Am. J. Sports Med. 2013. Vol. 41, no. 9. P. 2158–2166. doi: 10.1177/0363546513494181

Gonzalez-Fernandez T., Tierney E., Cunniffe G., Kelly D. J. Gene Delivery of TGF- β 3 and BMP2 in an MSC-Laden Alginate Hydrogel for Articular Cartilage and Endochondral Bone Tissue Engineering // Tissue Eng. Part A. 2016. Vol. 22. P. 776–787. doi: 10.1089/ten.TEA.2015.0576

Dahlin R. L., Ni M., Meretoja V. V., Kasper F. K., Mikos A. G. TGF- β 3-induced chondrogenesis in co-cultures of chondrocytes and mesenchymal stem cells on biodegradable scaffolds // Biomaterials. 2014. Vol. 35. P. 123–132. doi: 10.1016/j.biomaterials.2013.09.086

Dai L., He Z., Zhang X., Hu X., Yuan L., Qiang M., Zhu J., Shao Z., Zhou C., Ao Y. One-step repair for cartilage defects in a rabbit model: a technique combining the perforated decalcified cortical-cancellous bone matrix scaffold with microfracture // Am. J. Sports Med. 2014. Vol. 42, no. 3. P. 583–591. doi: 10.1177/0363546513518415

Поступила в редакцию 12.03.2018

vosstanovleniya povrezhdennogo sustavnogo khryashcha (analiticheskii obzor literatury) [Possibilities of current cellular technologies for articular cartilage repair (analytical review)]. *Traumatologiya i ortopediya Rossii* [Traumatology and Orthopedics of Russia]. 2016. No. 3. P. 122–134. doi: 10.21823/2311-2905-2016-22-3-122-134

Bozhokin M. S., Bozhkova S. A., Netyl'ko G. I., Rumakin V. P., Nakonechnyj G. I., Chepurnenko M. N. Morfofunktsional'naya kharakteristika khondroregeneratorsnogo protsessa v eksperimental'nom lokal'nom defekte poverkhnosti sustavnogo khryashcha [Morphofunctional characteristic of hondroregenerating process for articular cartilage injuries]. *Mezhd. zhurn. prikl. i fund. issled.* [Int. J. Appl. and Fund. Res.]. 2017. No. 8–2. P. 302–306.

Grigoryan A. S., Deev R. V., Kruglyakov P. V., Bilibina A. A., Sokolova I. B., Pavlichenko N. N., Polynceev D. G. Primenenie transplantatov, sodержashchikh mul'tipotentnye mezenkhimal'nye stromal'nye kletki, dlya vosstanovleniya povrezhdennykh sustavnykh poverkhnostei v eksperimente [The use of grafts containing multipotent mesenchymal stromal cells to repair damaged joint surfaces in an experiment]. *Geny i kletki* [Genes and Cells]. 2010. Vol. 5, no. 2. P. 44–55.

Novochadov V. V. Problema upravleniya kletochnym zaseleniem i remodelirovaniem tkaneinzhenernykh matrits dlya vosstanovleniya sustavnogo khryashcha (obzor literatury) [The control of the cell settlement and scaffold remodeling in cartilage tissue engineering: a review]. *Vestnik Volgograd. gos. univ. Estest. nauki* [Bull. Volgograd St. Univ. Nat. Sci.]. 2013. Vol. 1, no. 5. P. 19–28.

Sevast'yanov V. I., Basok Yu. B., Grigor'ev A. M., Kirsanova L. A., Vasilec V. N. Primenenie tekhnologii tkanevoi inzhenerii dlya formirovaniya khryashchevoi tkani cheloveka v protochnom bioreaktore [Application of tissue engineering technology for the formation of human cartilage in a flow bioreactor]. *Vestnik transpl.*

i iskusstvennykh organov [Bull. Transplantology and Artificial Organs]. 2017. Vol. 19, no. 3. P. 81–92.

Volova L. T., Kotel'nikov G. P., Terteryan M. A. Effektivnost' sovmestnogo primeneniya kletochnykh i tkanevykh biotekhnologii dlya vosstanovleniya sustavnoi gialinovoii tkani [Efficiency of combined application of cell and tissue biotechnologies for regenerating hyaline cartilage tissue]. *Vestnik neotlozhnoi i vosstanovitel'noi meditsiny* [Bull. Emergency and Rehabilitation Medicine]. 2012. Vol. 13. P. 44–47.

Bekkers J. E., Tsuchida A. I., van Rijien M. H., Vonk L. A., Dhert W. J., Creemers L. B., Saris D. B. Single-stage cell-based cartilage regeneration using a combination of chondrons and mesenchymal stromal cells: comparison with microfracture. *Am. J. Sports Med.* 2013. Vol. 41, no. 9. P. 2158–2166. doi: 10.1177/0363546513494181

Gonzalez-Fernandez T., Tierney E., Cunniffe G., Kelly D. J. Gene Delivery of TGF- β 3 and BMP2 in an MSC-Laden Alginate Hydrogel for Articular Cartilage and Endochondral Bone Tissue Engineering. *Tissue Eng. Part A.* 2016. Vol. 22, no. 9–10. P. 776–787. doi: 10.1089/ten.TEA.2015.0576

Dahlin R. L., Ni M., Meretoja V. V., Kasper F. K., Mikos A. G. TGF- β 3-induced chondrogenesis in co-cultures of chondrocytes and mesenchymal stem cells on biodegradable scaffolds. *Biomaterials.* 2014. Vol. 35. P. 123–132. doi: 10.1016/j.biomaterials.2013.09.086

Dai L., He Z., Zhang X., Hu X., Yuan L., Qiang M., Zhu J., Shao Z., Zhou C., Ao Y. One-step repair for cartilage defects in a rabbit model: a technique combining the perforated decalcified cortical-cancellous bone matrix scaffold with microfracture. *Am. J. Sports Med.* 2014. Vol. 42, no. 3. P. 583–591. doi: 10.1177/0363546513518415

Received March 12, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Божокин Михаил Сергеевич

лаборант-исследователь
Российский научно-исследовательский институт
травматологии и ортопедии имени Р. Р. Вредена
ул. Академика Байкова, 8, Санкт-Петербург, Россия,
195427
эл. почта: writeback@mail.ru
тел.: +79523636173

Божкова Светлана Анатольевна

профессор каф. травматологии и ортопедии,
заведующая науч. отд. профилактики и лечения раневой
инфекции и отд. клинической фармакологии, д. м. н.
Российский научно-исследовательский институт
травматологии и ортопедии имени Р. Р. Вредена
ул. Академика Байкова, 8, Санкт-Петербург, Россия,
195427
эл. почта: clinpharm-rniito@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Bozhokin, Mikhail

Russian Scientific Research Institute of Traumatology
and Orthopedics named after R. R. Vreden
8 Academician Baikov St., 195427 St. Petersburg, Russia
e-mail: writeback@mail.ru

Bozhkova, Svetlana

Russian Scientific Research Institute of Traumatology
and Orthopedics named after R. R. Vreden
8 Academician Baikov St., 195427 St. Petersburg, Russia
e-mail: clinpharm-rniito@yandex.ru

Нетылько Георгий Иванович

заведущий экспериментально-морфологическим отд.,
д. м. н.
Российский научно-исследовательский институт
травматологии и ортопедии имени Р. Р. Вредена
ул. Академика Байкова, 8, Санкт-Петербург, Россия,
195427
эл. почта: doctornetylko@mail.ru

Наконечный Дмитрий Георгиевич

заведущий отд. № 8, к. м. н.
Российский научно-исследовательский институт
травматологии и ортопедии имени Р. Р. Вредена
ул. Академика Байкова, 8, Санкт-Петербург, Россия,
195427
эл. почта: dnakonechny@mail.ru

Блинова Миральда Ивановна

ведущий научный сотрудник центра клеточных технологий,
к. б. н.
Институт цитологии РАН
Тихорецкий пр., 4, Санкт-Петербург, Россия, 194064
эл. почта: mira.blinova@mail.ru

Нащекина Юлия Александровна

научный сотрудник центра клеточных технологий, к. б. н.
Институт цитологии РАН
Тихорецкий пр., 4, Санкт-Петербург, Россия, 194064
эл. почта: ulychka@mail.ru

Netyl'ko, Georgy

Russian Scientific Research Institute of Traumatology
and Orthopedics named after R. R. Vreden
8 Academician Baikov St., 195427 St. Petersburg, Russia
e-mail: doctornetylko@mail.ru

Nakonechnyj, Dmitry

Russian Scientific Research Institute of Traumatology
and Orthopedics named after R. R. Vreden
8 Academician Baikov St., 195427 St. Petersburg, Russia
e-mail: dnakonechny@mail.ru

Blinova, Miral'da

Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences
4 Tikhoretsky Ave., 194064 St. Petersburg, Russia
e-mail: mira.blinova@mail.ru

Nashchekina, Yulia

Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences
4 Tikhoretsky Ave., 194064 St. Petersburg, Russia
e-mail: ulychka@mail.ru

УДК 597.2/.5 (262.5)

СОВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА И ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ РЫБ ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ ЮГО-ЗАПАДНОГО КРЫМА НА ПРИМЕРЕ БУХТЫ КАЗАЧЬЯ

А. Р. Болтачев, Е. П. Карпова

*Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН,
Севастополь, Россия*

Представлены результаты многолетних ихтиологических исследований в бухте Казачья, являющейся одной из самых крупных на юго-западном побережье Крыма. Ихтиофауна бухты включает 83 вида рыб, принадлежащих 59 родам из 41 семейства, и по этому показателю она занимает первое место среди бухт Севастополя. Анализируется эколого-фаунистический состав рыбного населения. По разнообразию доминируют морские по происхождению рыбы, их доля составляет около 90 % всего количества видов, остальная часть приходится на реликтовые понто-каспийские проходные и солоноватоводные виды. За период исследований прослежено вселение восьми чужеродных восточноатлантических и средиземноморских видов и одного целенаправленно интродуцированного в Азово-Черноморский бассейн дальневосточного эндемика пиленгаса. Отмечен заметный рост численности видов-вселенцев, что, возможно, связано с увеличением температуры воды. Основу ихтиофауны б. Казачья составляют оседлые рыбы, относящиеся к донным и придонным экологическим группам. Подчеркивается важность бухты как нерестилища и места нагула рыб различных экологических групп. Из всех зарегистрированных в бухте видов 48 являются промысловыми или объектами любительского рыболовства, 9 включены в Красную книгу г. Севастополя. Приводятся сведения о пространственном положении, приуроченности к биотопам и видовом разнообразии пяти ихтиоценов бухты. Делается вывод о продолжающемся процессе «медиеранизации» ихтиофауны прибрежной зоны юго-западного побережья Крымского полуострова, за счет которого увеличивается ее разнообразие. Одновременно происходит сокращение численности аборигенных понто-каспийских проходных и солоноватоводных рыб, и этот процесс в целом характерен для всего Черного моря. Предлагается организовать природоохранные участки в акватории б. Казачья.

Ключевые слова: ихтиофауна; ихтиоцен; экологическая структура; чужеродный вид; Крым; Черное море.

A. R. Boltachev, E. P. Karpova. CONTEMPORARY STRUCTURE AND DYNAMICS OF FISH COMMUNITIES IN THE COASTAL ZONE OF SOUTHWESTERN CRIMEA, EXAMPLE OF KAZACH'YA BAY

The results of long-term ichthyological research in one of the largest bays on the southwestern coast of the Crimea, Kazach'ya Bay, are presented. The fish fauna includes 83 species belonging to 59 genera in 41 families, and according to this parameter it ranks top among bays of Sevastopol. The ecological and faunal composition of the fish population is analyzed. Marine fishes dominate in terms of diversity, contributing about 90 % to the total

number of species, while the rest are relict Ponto-Caspian migratory and brackish-water species. During the study period, the invasion of 8 alien East Atlantic and Mediterranean species and one intentional introduction of a Far East endemic (so-iuy mullet) into the Azov-Black Sea drainage basin were monitored. The abundance of the alien species has increased noticeably, possibly owing to a rise in water temperature. The bulk of the fish fauna in Kazach'ya Bay is resident fish belonging to the demersal ecological group. The importance of the bay as spawning grounds and feeding grounds for fish of various ecological groups is emphasized. Among the species registered in the bay, 48 are objects of commercial or amateur fishing, 9 species are included in the Red Data Book of the City of Sevastopol. Data on the spatial distribution, habitat preferences and species diversity of the five ichthyocenes of the bay are reported. It is concluded that the diversity of the fish fauna of the south-western coastal zone of the Crimean Peninsula is continuing to grow due to 'mediterraneanization', but at the same time there is a decrease in the abundance of native Ponto-Caspian migratory and brackish-water fish, and this process is typical for the Black Sea at large. It is proposed to set up nature protection areas in the waters of Kazach'ya Bay.

Key words: fish fauna; ichthyocene; ecological structure; alien species; mediterraneanization; space-time variability; Crimea; Black Sea.

Введение

Изучение проблем трансформации сообществ гидробионтов на разных уровнях организации под воздействием природных и антропогенных факторов является основой для оценки сложившейся экологической ситуации, выявления причин происходящих процессов и разработки адекватных мер по рациональному использованию и охране водных биологических ресурсов. Одним из уникальных участков прибрежной зоны Черного моря, выделяющимся своими абиотическими факторами и биологическим разнообразием, является юго-западное побережье Крымского полуострова, простирающееся от м. Толстый, расположенного к северу от входа в Севастопольскую бухту, до м. Айя, находящегося примерно в 8 км к юго-востоку от Балаклавской бухты, и территориально относящееся к Севастопольскому региону (рис.), что позволяет выделить его в самостоятельный естественно-исторический район прибрежной зоны Крыма [Болтачев, Карпова, 2012]. На этом сравнительно небольшом участке побережья протяженностью менее 45 км сосредоточены разнообразные биотопы, приуроченные как к открытому взморью, так и к многочисленным (около 40) бухтам, отличающимся своими морфологическими и биоценотическими особенностями, таким образом, общая протяженность береговой линии с учетом бухт составляет около 103 км.

Гидрологические условия прибрежной зоны юго-западного района относятся к морскому типу, характерному для большей части акватории Черного моря. Сезонные колебания температуры воды в среднем составляют от 6 °С зимой до 26 °С летом, а соленость достаточно

стабильна – около 18‰, но в бухтах условия отличаются более значительными внутригодовыми колебаниями температуры (от 0 до 28, иногда до 30 °С), в некоторых из них имеются локальные квазистационарные значительно опресненные участки, образованные за счет поступления речных и субмаринных пресных вод. Немаловажное значение имеет географическое положение Крымского полуострова, простирающегося в южном направлении почти до середины моря. Самая южная точка – м. Сарыч – находится всего в 258 км от Анатолийского полуострова, и именно на этом участке наблюдается сезонное поверхностное течение, направленное от турецкого побережья к Крыму, которое при подходе к полуострову отклоняется в западном направлении и далее следует вдоль его юго-западного побережья [Гидрометеорология..., 1991]. С водами этого течения возможно проникновение некоторых средиземноморских видов в район исследований. Наличие значительного числа убежищ и участков, благоприятных для нереста и нагула, способствует развитию видовой разнообразия ихтиофауны, в первую очередь морских оседлых видов донно-придонного комплекса. Подходы активных пелагических мигрантов наблюдаются преимущественно во время весенних нерестово-нагульных и осенних зимовальных миграций, традиционно пролегающих вдоль юго-западной оконечности Крыма. В теплые зимы некоторые из этих рыб концентрируются в прибрежной зоне, а нередко и в бухтах. Наряду с собственно морскими видами на зимовку сюда подходят проходные осетровые рыбы из северо-западной части Черного и Азовского морей [Зернов, 1913; Водяницкий, 1949]. Такое уникальное сочетание разнообра-

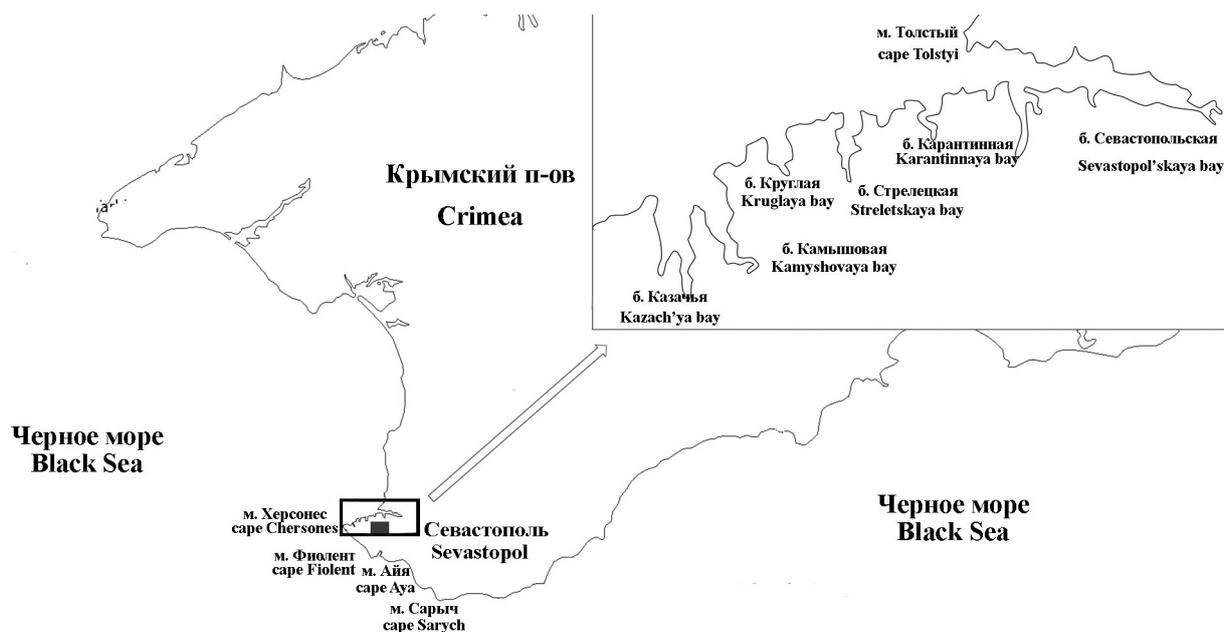


Схема расположения бухты Казахья
Location of the Kazach'ya Bay

зия косной и живой природы побережья юго-западного Крыма уже более 200 лет, с самого начала исследований Черного моря и по настоящее время, привлекает внимание ученых различных направлений океанологии к этому району.

Первые работы, посвященные морской ихтиофауне полуострова, связаны с именами таких выдающихся ученых, как К. И. Габлиц, П. С. Паллас, А. фон Нордманн, и ряда других. В организации планомерных комплексных гидробиологических работ чрезвычайно важным событием было создание в 1871 г. Севастопольской биологической станции (ныне Институт морских биологических исследований РАН) – одного из старейших морских биологических научных учреждений в мире. Уже во второй половине XIX века начали публиковаться обобщающие списки видов гидробионтов, включая рыб, бухт и побережья Севастополя из которых наиболее значимой ихтиологической работой явилась монография К. Ф. Кесслера [1877]. В этом труде на основе всех полученных к тому времени литературных и собственных данных только для описываемого района автором указывался 71 вид рыб. Итоговая ихтиофаунистическая сводка для Черного моря на начало XX века, составленная по литературным данным, была подготовлена В. К. Совинским [1904], и для акватории Севастополя в ней упоминалось 75 видов. В начале XX века С. А. Зерновым выполнялись круглогодичные исследования рыб в бухтах и прибреж-

ной зоне Севастополя, автор тщательно изучал не только их видовой состав, но и особенности миграций, сроки образования промысловых скоплений, особенности биологии и экологии [Зернов, 1913]. Всего за этот период исследований было зарегистрировано 56 видов рыб, и меньшее видовое богатство связано с включением в список только достоверно определенных им видов. В течение XX и текущего века опубликованы десятки статей, посвященных ихтиофаунистическим исследованиям, выполненным в бухтах и прибрежной зоне Севастополя. На основании их анализа с привлечением собственных данных в 2012 г. нами была подготовлена обобщающая статья, в которой приведены списки рыб для шести наиболее крупных бухт, а также прибрежной зоны Севастополя от м. Толстый до м. Айя, и в целом для этого района указывается 120 видов [Болтачев, Карпова, 2012]. Как оказалось, степень изученности бухт существенно различалась, и минимальное количество сведений приходилось на бухту Казахья, вторую по величине после Севастопольской. Это связано с тем, что до сравнительно недавнего времени на берегах бухты располагались воинские части и большая часть ее акватории была закрыта для научных работ. Лишь в период с 1970 по 1972 г. на отдельных участках бухты проводился сбор ихтиопланктона и облов взрослых рыб, результаты которого положены в основу работ А. Д. Гординой [1976] о зарослевых биоценозах некоторых Севастопольских бухт, прибрежных зон Крыма и Кавка-

за, но отдельно видовой состав рыб б. Казачья автором не рассматривался.

Цель исследования – оценить современное состояние ихтиофауны бухт и прибрежной зоны юго-западного Крыма и происходящих в ней изменений, связанных с различными факторами природного и антропогенного характера, на примере бухты Казачья.

Материалы и методы

Ихтиологический материал собран в период с 1996 по 2017 г. на всей акватории бухты Казачья (рис.).

Лов рыбы проводили круглогодично, в диапазоне глубин от 1 до 10 м, жаберными сетями с размером ячеи от 10 до 200 мм и крючьевыми снастями. В теплое время года с помощью ручного сачка диаметром 25–30 см (ячея 2 мм) отлавливали мелких донных рыб на глубинах до 5 м. В верховьях бухты осуществляли также обловы зарослевых биоценозов буксируемым сачком, имеющим входное отверстие полукруглой формы размером 1,6×0,8 м, площадью 1 м², оснащенный хамсеросом с размером ячеи 6,5 мм. Периодически анализировали уловы промыслового гундерного ставного невода, установленного на входе в бухту, а также рыбу, пойманную рыболовами-любителями и подводными охотниками. Регулярно проводили подводные визуальные наблюдения, фото- и видеосъемку рыб. Всего видовому анализу подвергли 1644 экземпляра рыб. Чужеродные впервые обнаруженные и редкие рыбы после проведения видовой идентификации фиксировались 4%-м формальдегидом, этикетировались и передавались на хранение в ЦКП «Коллекция гидробионтов Мирового океана» ФГБУН ИМБИ.

Результаты и обсуждение

Краткая характеристика бухты Казачья.

Бухта расположена в северо-западной части Гераклеийского полуострова, примерно в 2 км к востоку от м. Херсонес и ориентирована в меридиональном направлении с юга на север, в холодное время года подвержена воздействию преобладающих в этот период ветров северных румбов (рис.). Длина бухты составляет 3,3 км, наибольшая ширина 1,1 км, глубина на выходе до 20,5 м, в центральной части – 10–12 м. В верхней части она разделена мысом на две мелководных бухты с глубинами 0,2–0,5 м. Б. Казачья отличается разнообразием донных ландшафтных комплексов. На малых глубинах вдоль берегов между выходами из-

вестняковых скальных пород, покрытых зарослями водорослей с преобладанием бурой водоросли цистозире *Cystoseira barbata*, залегают пески и грубообломочные грунты [Болтачев, Карпова, 2012]. На глубинах 4–6 м происходит замещение твердых грунтов на мягкие песчаные и илисто-песчаные с отдельными участками ракушечника, а глубже 8 м находятся илистые грунты. В верхней части бухты преобладает в различной степени заиленный песок с примесью ракуши, местами покрытый густыми зарослями морских трав – зостеры *Zostera marina*, руппии *Ruppia sp.* Естественный прибрежный рельеф в незначительной степени преобразован гидротехническими сооружениями, которые занимают малую часть береговой линии.

В нижней части бухты сезонные колебания температуры воды составляют от 6,9 °С зимой до 26,8 °С летом, солёности – 16,90–18,24‰ соответственно и во многом аналогичны с морской прибрежной зоной. В суровые зимы большая или меньшая площадь зеркала поверхности может покрываться льдом. Летом на мелководьях вода прогревается до 30 °С, а в отдельные годы даже до 32 °С.

В бухте имеется большинство типов биотопов, характерных для юго-западного Крыма, а разнообразие условий позволяет рассматривать этот водоем в качестве модельного полигона для ихтиофаунистических исследований и выявления динамики показателей видовой разнообразия.

До недавнего времени б. Казачья считалась одной из самых чистых бухт Севастополя по содержанию нефтепродуктов, тяжелых металлов и других поллютантов [Мионов и др., 2003; Марикультура..., 2007], но в последние примерно 10 лет осуществляется интенсивное строительство жилых домов и коттеджей в непосредственной близости от уреза воды, в связи с чем резко возросло эвтрофирование, которое в летние месяцы вызывает массовое развитие зеленой водоросли кладофоры *Cladophora sericea*, приводящее к существенному ухудшению условий обитания гидробионтов, включая рыб, вплоть до их гибели.

Ихтиофауна бухты Казачья. За весь период исследований в б. Казачья зарегистрировано 83 вида рыб, принадлежащих 59 родам из 41 семейства (табл.), что составляет примерно 2/3 от общего списка рыб, отмеченных в районе юго-западного Крыма, и по этому показателю она занимает первое место среди бухт Севастополя. Анализ списка видов показывает, что наибольшим видовым разнообразием отличается семейство Gobiidae (17 видов), далее следуют семейства Blenniidae (7),

Syngnathidae, Sparidae и Labridae (по 5), Mugilidae (4) и Acipenseridae (3). Семейства Atherinidae, Gobiesocidae и Callionymidae насчитывают по 2 вида, остальные 31 представлены одним видом каждое. Таксономическая структура в целом является характерной для региона.

В ихтиофауне бухты обнаружено 9 чужеродных новых для прибрежной зоны Крыма либо в целом для Черного моря видов, один из которых – дальневосточный эндемик пиленгас – был целенаправленно интродуцирован в Азово-Черноморский бассейн и довольно быстро образовал самовоспроизводящиеся популяции в этих морях. Проникновение прочих видов связано с перманентным естественным процессом «медитерранизации», в ходе которого морские рыбы из Средиземного моря самостоятельно проникают в Черное и часть из них формируют независимые популяции. За период наших исследований образовали стабильные популяции и значительно увеличили численность такие виды-вселенцы, как лысун Бата, бычок Кауча, красноротый бычок, зеленая собачка и сальпа, наблюдается рост частоты встречаемости атлантического землероя. В 2015 г. в б. Казачья впервые были зарегистрированы два довольно редких малоизученных средиземноморских криптобентических вида – бычок-зебра и четырехполосый хромогибиус, причем первый вид в Черном море был известен по единичной поимке возле побережья Турции у м. Ясон [Болтачев, Карпова, 2017]. За три года эти виды стали довольно обычными в бухте, и, очевидно, происходит процесс их натурализации. Значительно чаще стал отмечаться представитель теплолюбивого семейства барракудовых – европейская сфирена, известная в Черном море по единичным находкам. Возле берегов юго-западного Крыма в XX веке было отмечено всего две поимки этого вида – в 1905 г. в Балаклавской бухте и в 1950 г. в прибрежной зоне, а начиная с 2007 г. пять экземпляров европейской сфирены было зарегистрировано в бухтах Севастополя – Казачьей, Стрелецкой и Балаклавской [Световидов, 1964; Болтачев, Карпова, 2017]. Появление чужеродных морских субтропических и тропических видов и натурализация некоторых из них в б. Казачья, прибрежной зоне юго-западного Крыма и большей части Черного моря, очевидно, связано с процессом повышения температуры воды, наблюдаемым с начала текущего столетия.

Эколого-фаунистический состав рыб бухты Казачья. В целом ихтиофауна Черного моря не отличается разнообразием и к настоящему времени насчитывает 263 вида, но при этом в ней присутствует несколько групп рыб,

отличающихся по своему происхождению и особенностям экологии, что является следствием бурной истории этого водоема, который то соединялся проливами со Средиземным морем, то существовал как значительно опресненное озеро-море, при этом в каждом из периодов формировалась специфическая флора и фауна [Зайцев, 1998; Болтачев, Карпова, 2017].

В настоящее время основу видового богатства рыб в Черном море составляют аллохтонные морские по своему происхождению рыбы (67,3%), процесс вселения которых начался после очередного воссоединения Новозвксинского озера-моря со Средиземным (примерно 7–8 тыс. лет тому назад) и продолжается по настоящее время, т. е. происходит перманентный процесс «медитерранизации» его ихтиофауны [Болтачев, 2017]. Подавляющее большинство морских рыб относятся к восточноатлантическо-средиземноморской зоогеографической группе, некоторые имеют более широкое распространение в Мировом океане, например, лобан, катран. Некоторые из морских рыб образовали черноморские подвиды: ставрида, сарган, атерина, барабуля, калкан и др., что в настоящее время оспаривается рядом ученых, не признающих существование подвидов [Световидов, 1964; Васильева, 2007]. Среди морских рыб выделяются пять чужеродных видов, нативные ареалы которых охватывают различные районы Индийского и Тихого океанов, а их проникновение непосредственно связано с деятельностью человека, причем все эти экзотические виды были отмечены у берегов юго-западного Крыма [Болтачев, 2017; Болтачев, Карпова, 2017].

Автохтонные понто-каспийские эндемики, представленные солоноватоводными и проходными рыбами, составляют соответственно 8 и 5,7% от всего списка видов; доля пресноводных рыб сравнительно высока – 19%, но они в основном придерживаются эстуарных зон рек.

В б. Казачьей видовое разнообразие рыб вышеуказанных групп было иным, а именно доминировали морские по происхождению рыбы, составлявшие 89,2% от всего количества видов, причем только один из них – пиленгас – является дальневосточным эндемиком, который был целенаправленно интродуцирован в Азово-Черноморский бассейн, к настоящему времени полностью натурализовался, и в рассматриваемой бухте его молодь весьма многочисленна. Проходные рыбы были представлены пятью видами (6%), солоноватоводные – четырьмя (4,8%), пресноводные отсутствовали (табл.).

Список видов и эколого-фаунистический состав рыб бухты Казачья

List of the species and the ecological and faunal composition of fish of the Kazach'ya Bay

1	Семейство, вид Family, species	Экологическая группа Ecological group			
		3	4	5	6
	Катрановые – Squalidae				
1	<i>Squalus acanthias</i> L., 1758 – акула-катран (picked dogfish)	I	М	П	ЯЖ
	Скатовые – Rajidae				
2	<i>Raja clavata</i> L., 1758 – морская лисица (thornback ray)	I	М	ПД	ЯК
	Хвостоколовые – Dasyatidae				
3	<i>Dasyatis pastinaca</i> (L., 1758) – скат-хвостокол (common stingray)	I	М	ПД	ЯЖ
	Осетровые – Acipenseridae				
4	* <i>Acipenser gueldenstaedtii</i> Brandt et Ratzeburg, 1833 – русский осетр (Russian sturgeon)	III	М	ПД	ЛФ
5	* <i>Acipenser stellatus</i> Pallas, 1771 – северюга (stellate sturgeon)	III	М	ПД	ЛФ
6	* <i>Huso huso</i> (L., 1758) – белуга (beluga)	III	М	ПД	ЛФ
	Анчоусовые – Engraulidae				
7	<i>Engraulis encrasicolus</i> (L., 1758) – европейский анчоус (European anchovy)	I	М	П	ПФ
	Сельдевые – Clupeidae				
8	<i>Alosa immaculata</i> Bennett, 1835 – черноморско-азовская проходная сельдь (Pontic shad)	III	М	П	ПФ
	Семейство Лососёвые – Salmonidae				
9	* <i>Salmo labrax</i> Pallas, 1814 – черноморская кумжа (Black Sea trout)	III	М	П	ЛФ
	Нитепёрые налимы – Phycidae				
10	<i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (L., 1758) – трехусый средиземноморский налим (shore rockling)	I	О	Д	ПФ
	Тресковые – Gadidae				
11	<i>Merlangius merlangus euxinus</i> (Nordmann, 1840) – черноморский мерланг (Black Sea whiting)	I	М	ПД	ПФ
	Ошибневые – Ophidiidae				
12	<i>Ophidion rochei</i> Muller, 1845 – ошибень (cusk-eel)	I	О	Д	ПФ
	Кефалевые – Mugilidae				
13	<i>Liza aurata</i> (Risso, 1810) – сингиль (golden grey mullet)	I	М	П	ПФ
14	<i>Liza haematocheila</i> (Temminck et Schlegel, 1845) – пиленгас (so-iuy mullet)	I	М	П	ПФ
15	<i>Liza saliens</i> (Risso, 1810) – остронос (leaping mullet)	I	М	П	ПФ
16	<i>Mugil cephalus</i> L., 1758 – лобан (striped mullet)	I	М	П	ПФ
	Атериновые – Atherinidae				
17	<i>Atherina hepsetus</i> L., 1758 – средиземноморская атерина (Mediterranean sand smelt)	I	О	П	ФФ
18	<i>Atherina pontica</i> (Eichwald, 1831) – черноморская атерина (Black Sea sand smelt)	I	О	П	ФФ
	Саргановые – Belonidae				
19	<i>Belone belone euxini</i> Gunther, 1866 – черноморский сарган (garfish)	I	М	П	ФФ
	Колюшковые – Gasterosteidae				
20	<i>Gasterosteus aculeatus</i> L., 1758 – трехиглая колюшка (three-spined stickleback)	I	О	ПД	ГН
	Игловые – Syngnathidae				
21	* <i>Hippocampus hippocampus</i> (L., 1758) – морской конек (short-snouted seahorse)	I	О	ПД	ВН
22	<i>Syngnathus abaster</i> Risso, 1827 – морская игла пухлощекая (black-striped pipefish)	I	О	ПД	ВН
23	<i>Syngnathus schmidti</i> Popov, 1927 – морская игла пелагическая (pelagic pipefish)	I	О	П	ВН
24	* <i>Syngnathus typhle</i> L., 1758 – морская игла длиннорылая (broadnosed pipefish)	I	О	ПД	ВН

Продолжение табл.

Table (continued)

1	2	3	4	5	6
25	* <i>Syngnathus variegatus</i> Pallas, 1814 – толсторылая рыба-игла (thickly snouted pipefish)	I	O	ПД	ВН
	Скорпеновые – Scorpaenidae				
26	<i>Scorpaena porcus</i> L., 1758 – скорпена (black scorpionfish)	I	O	Д	ПФ
	Тригловые – Triglidae				
27	* <i>Chelidonichthys lucerna</i> L., 1758 – морской петух (tub gurnard)	I	O	Д	ПФ
	Лавраковые – Moronidae				
28	<i>Dicentrarchus labrax</i> (L., 1758) – лаврак (sea bass)	I	М	П	ПФ
	Серрановые – Serranidae				
29	<i>Serranus scriba</i> (L., 1758) – каменный окунь-зебра (painted comber)	I	O	ПД	ПФ
	Луфаревые – Pomatomidae				
30	<i>Pomatomus saltatrix</i> (L., 1766) – луфарь (bluefish)	I	М	П	ПФ
	Ставридовые – Carangidae				
31	<i>Trachurus mediteraneus ponticus</i> Aleev, 1956 – черноморская ставрида (horse mackerel)	I	М	П	ПФ
	Спаровые – Sparidae				
32	<i>Boops boops</i> (L., 1758) – бопс (bogue)	I	O	ПД	ПФ
33	<i>Diplodus annularis</i> (L., 1758) – ласкирь (annular seabream)	I	O	ПД	ПФ
34	<i>Diplodus puntazzo</i> (Cetti, 1777) – зубарик (sharpnose seabream)	I	O	ПД	ПФ
35	<i>Lithognathus mormyrus</i> (L., 1758) – атлантический землерой (striped seabream)	I	O	ПД	ПФ
36	<i>Sarpa salpa</i> (L., 1758) – сальпа (goldline sea bream)	I	O	ПД	ПФ
	Смаридовые – Centracanthidae				
37	<i>Spicara flexuosa</i> Rafinesque, 1810 – спикара (spicara)	I	O	П	ГН
	Горбылёвые – Sciaenidae				
38	<i>Sciaena umbra</i> L., 1758 – темный горбыль (brown meagre)	I	O	ПД	ПФ
	Султанковые – Mullidae				
39	<i>Mullus barbatus ponticus</i> Essirov, 1927 – черноморская барабуля (red mullet)	I	O	Д	ПФ
	Помацентровые – Pomacentridae				
40	<i>Chromis chromis</i> (L., 1758) – морская ласточка (damselfish)	I	O	ПД	ГН
	Губановые – Labridae				
41	<i>Symphodus cinereus</i> (Bonnaterre, 1788) – рябчик (grey wrasse)	I	O	ПД	ГН
42	<i>Symphodus ocellatus</i> (Forsskal, 1775) – глазчатый губан (ocellated wrasse)	I	O	ПД	ГН
43	<i>Symphodus roissali</i> (Risso, 1810) – перепелка (five-spotted wrasse)	I	O	ПД	ГН
44	<i>Symphodus scina</i> (Forsskal, 1775) – носатый губан (pointed-snout wrasse)	I	O	ПД	ГН
45	<i>Symphodus tinca</i> (L., 1758) – рулена (East Atlantic peacock wrasse)	I	O	ПД	ГН
	Песчанковые – Ammodytidae				
46	<i>Gymnammodytes cicerellus</i> (Rafinesque, 1810) – песчанка (Mediterranean sand eel)	I	O	ПД	ПС
	Драконовые – Trachinidae				
47	<i>Trachinus draco</i> L., 1758 – морской дракон (greater weever)	I	O	Д	ПФ
	Звездочётовые – Uranoscopidae				
48	<i>Uranoscopus scaber</i> L., 1758 – европейский звездочёт (stargazer)	I	O	Д	ПФ
	Тропеёровые – Tripterygiidae				
49	<i>Tripterygion tripteronotus</i> (Risso, 1810) – черноголовый тропеёр (red-black triplefin)	I	O	Д	ГН
	Собачковые – Blenniidae				
50	<i>Aidablennius sphynx</i> (Valenciennes, 1836) – морская собачка-сфинкс (sphinx blenny)	I	O	Д	ГН
51	<i>Coryphoblennius galerita</i> (L., 1758) – хохлатая морская собачка (Montagu's Blenny)	I	O	Д	ГН

Продолжение табл.

Table (continued)

1	2	3	4	5	6
52	<i>Parablennius incognitus</i> (Bath, 1968) – зеленая морская собачка (mystery blenny)	I	O	D	ГН
53	<i>Parablennius sanguinolentus</i> (Pallas, 1814) – обыкновенная морская собачка (rusty blenny)	I	O	D	ГН
54	<i>Parablennius tentacularis</i> (Brünnich, 1768) – длиннощупальцевая морская собачка (tentacled blenny)	I	O	D	ГН
55	<i>Parablennius zvonimiri</i> (Kolombatović, 1892) – морская собачка Звонимира (Zvonimir's blenny)	I	O	D	ГН
56	<i>Salarias pavo</i> (Risso, 1810) – морская собачка-павлин (peacock blenny)	I	O	D	ГН
Присосковые – Gobiesocidae					
57	<i>Diplecogaster bimaculatus</i> (Bonnaterre, 1788) – пятнистая присоска (two-spotted clingfish)	I	O	D	ГН
58	<i>Lepadogaster candollei</i> Risso, 1810 – толсторылая присоска (Connemara clingfish)	I	O	D	ГН
Лировые – Callionymidae					
59	<i>Callionymus pusillus</i> Delaroche, 1809 – бурая пескарка (Sailfin dragonet)	I	O	D	ПФ
60	<i>Callionymus risso</i> Lesueur, 1814 – серая пескарка (Risso's dragonet)	I	O	D	ПФ
Бычковые – Gobiidae					
61	<i>Aphia minuta</i> (Risso, 1810) – бланкет (transparent goby)	I	M	P	ФФ
62	* <i>Chromogobius quadrivittatus</i> (Steindachner, 1863) – четырехполосый хромогобиус (Chestnut goby)	I	O	D	ГН
63	<i>Gobius bucchichi</i> Steindachner, 1870 – бычок-рысь (Bucchich's goby)	I	O	D	ГН
64	<i>Gobius cobitis</i> Pallas, 1814 – бычок-кругляш (giant goby)	I	O	D	ГН
65	<i>Gobius couchi</i> Miller & El-Tawil, 1974 – бычок Кауча (Couch's goby)	I	O	D	ГН
66	<i>Gobius cruentatus</i> Gmelin, 1789 – красноротый бычок (red-mouthed goby)	I	O	D	ГН
67	<i>Gobius niger</i> L., 1758 – черный бычок (black goby)	I	O	D	ГН
68	<i>Gobius paganellus</i> L., 1758 – бычок-паганель (rock goby)	I	O	D	ГН
69	<i>Gobius xanthocephalus</i> Heymer et Zander, 1992 – золотглавый бычок (golden goby)	I	O	D	ГН
70	<i>Mesogobius batrachocephalus</i> (Pallas, 1814) – мартовик (knout goby)	II	O	D	ГН
71	<i>Neogobius eurycephalus</i> (Kessler, 1874) – бычок-рыжик (mushroom goby)	II	O	D	ГН
72	<i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814) – бычок-кругляк (round goby)	II	O	D	ГН
73	<i>Pomatoschistus bathi</i> Miller, 1982 – лысун Бата (Bath's goby)	I	O	D	ГН
74	<i>Pomatoschistus marmoratus</i> (Risso, 1810) – леопардовый лысун (marbled goby)	I	O	D	ГН
75	<i>Proterorhinus marmoratus</i> (Pallas, 1814) – бычок-цуцик (tubenose goby)	II	O	D	ГН
76	<i>Zebrus zebrus</i> (Risso, 1827) – бычок-зебра (zebra goby)	I	O	D	ГН
77	<i>Zosterisessor ophiocephalus</i> (Pallas, 1814) – травяник (grass goby)	I	O	D	ГН
Барракудовые – Sphyaenidae					
78	<i>Sphyaena sphyaena</i> (L., 1758) – европейская сфирена (European barracuda)	I	M	P	ПФ
Скумбриевые – Scombridae					
79	<i>Sarda sarda</i> (Bloch, 1793) – пелагида (bonito)	I	M	P	ПФ
Семейство Ромбовые – Scorpthalmidae					
80	<i>Scorpthalmus maeoticus</i> (Pallas, 1814) – черноморский калкан (Black Sea turbot)	I	O	D	ПФ
Камбаловые – Pleuronectidae					
81	<i>Platichthys flesus luscus</i> (Pallas, 1814) – глосса (hatchery-reared flounder)	I	O	D	ПФ

Окончание табл.

Table (continued)

1	2	3	4	5	6
Ботусовые – Bothidae					
82	<i>Arnoglossus kessleri</i> Schmidt, 1915 – арноглосс Кесслера (scaldback)	I	O	Д	ПФ
Солевые – Soleidae					
83	<i>Pegusa lascaris</i> (Risso, 1810) – морской язык (sand sole)	I	O	Д	ПФ

Примечание. Условные обозначения эколого-фаунистических групп рыб: I – морские, II – солоноватоводные, III – проходные, М – мигранты, О – оседлые, Д – донные, ПД – придонные, П – пелагические, ПФ – пелагофил, ЛФ – литофил, ФФ – фитофил, ПС – псаммофил, ГН – строящие гнезда, ЯЖ – яйцеживородящие, ЯК – яйцекладущие, ВН – вынашивающие икру и личинок. * Виды, внесенные в Красную книгу города Севастополя.

Note. Legend of ecological and faunal groups of fish: I – marine, II – brackish-water, III – anadromous. M – migrants, O – nonmigratory, Д – bottom, ПД – near-bottom, П – pelagic. ПФ – pelagophilous, ЛФ – lithophilous, ФФ – phytophilous, ПС – psammophilous, ГН – building nests, ЯЖ – ovoviviparous, ЯК – oviparous, ВН – bearing eggs and larvae. *Species included in the Red Data Book of Sevastopol.

Такое соотношение характерно для большей части черноморской прибрежной зоны, за исключением северо-западного района – места впадения таких крупных рек, как Дунай, Днепр, Днестр, Южный Буг, в эстуарных зонах которых концентрируются солоноватоводные и пресноводные рыбы. Следует отметить, что эндемичным видам бычков в б. Казачьей жесткую пищевую и территориальную конкуренцию составляют средиземноморские вселенцы, преимущественно бычки и некоторые другие донные рыбы, разнообразие которых только за период наших исследований увеличилось на 8 видов. Защищенность б. Казачьей от сильных штормов и наличие разнообразных биотопов создают благоприятные условия для обитания рыб, ведущих преимущественно оседлый образ жизни либо совершающих ограниченные по протяженности сезонные миграции для зимовки на больших глубинах (62 вида). Они почти в 3 раза превышают количество видов, являющихся активными мигрантами (табл.). Таким образом, основу ихтиофауны б. Казачья составляют рыбы, относящиеся к донно-придонному комплексу, из пелагических мигрантов ее постоянными обитателями в теплый сезон являются все 4 вида кефалей, черноморская ставрида, европейская хамса, молодь луфаря, черноморский сарган, средиземноморская атерина, а также не совершающая значительных миграций черноморская атерина.

По способу размножения среди оседлых рыб в б. Казачья выделяются виды, откладывающие донную икру в специально подготовленные гнезда или норки, в расщелины скал и камней, на подводные предметы – 34 вида, причем самцы этой экологической группы охраняют кладки икры. Типичными представителями группы являются рыбы семейств бычковых (за исключением бланкета), собачковых, присосковых,

губановых и некоторых других (табл.). Также проявляют заботу о потомстве все 5 видов семейства игловых, самцы которых вынашивают икру и личинок в специальных выводковых камерах. Рыбы, использующие в качестве нерестового субстрата подводную растительность (фитофилы), насчитывают 4 вида – это оба вида атерин, черноморский сарган и бланкет, и только один вид – песчанка – откладывает икру в песок (псаммофил). Рыбы, имеющие пелагическую икру, насчитывают 32 вида (табл.). Высокое видовое разнообразие рыб, откладывающих донную икру непосредственно в бухте, и присутствие мальков пелагических рыб подчеркивает важность района как нерестилища и места нагула молоди, а также взрослых рыб различных экологических групп, хозяйственной и природоохранной значимости.

Из всех зарегистрированных в бухте видов 48 являются промысловыми или объектами любительского рыболовства. Непосредственно к первой группе рыб, включенных в рыбопромысловые сводки, относятся около 25 видов – это катран, скаты, европейский анчоус, все сельдевые, кефалевые, мерланг, сарган, барабуля, луфарь, ставрида, пелагида, морские караси, некоторые бычки, калкан и глосса. Из встреченных в б. Казачья рыб к видам, включенным в Красную книгу Российской Федерации и список особо охраняемых, относятся все осетровые и черноморская кумжа, а в региональную книгу Севастополя – 9 видов (табл.) [Красная книга, 2001; Постановление..., 2013; Болтачев, Карпова, 2016].

Ихтиоцены бухты Казачья. В бухте располагается несколько биотопов, различающихся по структуре донных ландшафтных комплексов, занимаемой площади, батиметрическому положению, условиям среды и, соответственно, по составу населяющих их донных и придонных

рыб. Здесь сконцентрировано большинство типов рыбных сообществ, приуроченных к прибрежной зоне Крымского полуострова.

Ихтиоценоз скальных и скально-каменистых ландшафтов является поясным и простирается вдоль побережья местами от уреза воды до глубины, в среднем 3–5 м в нижней и частично средней части бухты. Здесь наблюдается самое высокое видовое разнообразие рыб донно-придонного комплекса, и его основу составляют представители семейства губановых, наиболее массовыми из которых являются рулена, перепелка и глазчатый губан, здесь же отмечены единичные особи носатого губана. Возле крупных скальных обломков и стенок гидротехнических сооружений преимущественно на глубинах от 3 м концентрируются стаи морской ласточки. В этом биотопе обитают все виды семейства собачковых, среди них по обилию выделяются морские собачки сфинкс и обыкновенная, обычны морские собачки Звонимира и зеленая, отсутствующие в других частях бухты, а также близкий к ним по экологии черноголовый троепер. Из бычковых наиболее часто встречаются бычки: кругляш, красноротый, паганель, златоглавый, первые три из которых обычно скрываются под камнями, а златоглавого бычка нередко можно видеть «парящим» возле стенок крупных валунов, в расщелинах которых он скрывается в случае опасности. Спаровые здесь представлены ласкирем и зубариком, причем последний, как и некоторые виды других семейств – темный горбыль, каменный окунь-зебра, скорпена, – ведет скрытый образ жизни.

В средней и частично нижней части бухты от уреза воды до глубин 0,5–3,0 м донный ландшафт представлен россыпями камней, отдельными пористыми известняковыми валунами, песчаными и галечными участками, перемежающимися зарослями водорослей и морских трав. Сообщество рыб этого биотопа сформировано за счет представителей семейств бычковых (бычки: рыжик, паганель, Кача, кругляш, златоглавый и рысь, для последнего вида характерно нахождение на песчаных полянках, граничащих с пористыми известняковыми валунами, являющимися убежищами), присосковых (толсторылая присоска), собачковых (морские собачки: обыкновенная, павлин, сфинкс, длиннощупальцевая), губановых (глазчатый губан, перепелка, рулена) и некоторых других.

Ихтиоценоз песчаных грунтов (песка, илистого песка, песчано-ракушечного) по пространственному положению также является поясным, но располагается обычно глубже

нижней границы скально-каменистого, а на локальном участке между верхней и средней частями бухты песчаный биотоп начинается непосредственно от уреза воды. Преобладающими в этом ихтиоценозе являются донные виды – черноморская барабуля, бычки: черный и кругляк, лысуны: мраморный, Бата, только в нем зарегистрированы оба представителя семейства лировых – серая и бурая пескарки, а также арноглосс Кесслера, встречаются здесь морской дракон, европейский звездочет, морской язык. Над песчаным грунтом в толще воды образует скопление песчанка, которая в случае опасности быстро опускается на дно и зарывается в песок. На отдельных участках ракушечника, сформированного преимущественно створками устриц, отмечена пятнистая присоска.

В ихтиоценозе илистых грунтов, расположенных на глубинах более 8–10 м, можно встретить скатов – хвостокола и морскую лисицу, глоссу, черноморского калкана, морского петуха, бычка-мартовика и крайне редко осетровых – белугу, севрюгу и русского осетра.

Зарослевый ихтиоценоз морских трав приурочен преимущественно к мелководным защищенным от волнения илисто-песчаным участкам верхней части бухты. Определяющими разнообразие являются представители семейств игловых – морские иглы: пухлощепая, толсторылая, длиннорылая, изредка морской конек и бычки: кругляк, черный, цуцик, взрослые особи последнего в основном обитают на границе зарослей морских трав и камней на мелководье, из губановых многочислен рябчик.

Распределение пелагических видов в основном определяется особенностями их экологии и гидрометеорологическими условиями, сезоном года и слабо связано с наличием тех или иных биотопов. За исключением самых холодных месяцев (январь – первая половина марта) в бухте наиболее массовыми являются все представители семейств кефалевых, атериновых, европейский анчоус, спикара, весной и осенью в бухту заходят черноморская ставрида, луфарь и черноморский сарган.

Большинство из зарегистрированных в бухте Казачьей видов обитают в ее средней и нижней части.

Заключение

Ихтиофауна б. Казачья отличается значительным разнообразием, в ее состав входят рыбы, имеющие природоохранный статус в Красных книгах Российской Федерации и г. Севастополя, более половины зарегистри-

рованных видов относятся к объектам промышленного и любительского рыболовства. Жизненные циклы 62 видов донных и придонных рыб непосредственно связаны с бухтой, здесь также происходит нерест и (или) нагул пелагических видов. В целом ихтиофауна бухты относится к морскому типу, сформированному за счет аллохтонных преимущественно восточно-атлантических и средиземноморских иммигрантов, составляющих около 90 % видового ее разнообразия. Понто-каспийские проходные виды, за исключением азово-черноморской сельди, встречаются крайне редко, а численность солоноватоводных реликтовых бычков неуклонно снижается. За период исследований в бухте зарегистрировано 9 чужеродных новых для прибрежной морской зоны Крыма либо в целом для Черного моря видов рыб, 8 из которых проникли в результате естественного процесса «медитерранизации» и один был искусственно вселен в Азово-Черноморский бассейн. Отмечено формирование самовоспроизводящихся популяций по меньшей мере 7 видов-вселенцев и увеличение их численности, что, вероятно, связано с повышением температуры воды, которое наблюдается в последние два десятилетия. За счет всех этих процессов можно ожидать увеличения богатства черноморской ихтиофауны при одновременном сокращении численности и в конечном счете – разнообразия эндемичных понто-каспийских проходных и солоноватоводных рыб.

Высокое видовое разнообразие ихтиофауны, наличие значительного количества охраняемых видов, натурализация малоизученных видов-вселенцев, важность этого водоема как места нереста и нагула значительного числа видов рыб являются вескими аргументами в пользу придания акватории б. Казачья либо ее наименее урбанизированной западной части природоохранного статуса. Особую актуальность это предложение приобретает в настоящее время в связи с возрастающим давлением на гидробиоценозы бухты.

Работа выполнена в рамках бюджетной темы «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана», рег. № НИОКТР: АААА-А18-118020890074-2. В работе использован коллекционный материал, хранящийся в ЦКП «Коллекция гидробионтов Мирового океана» ФГБУН ИМБИ, поддержанного программой биоресурсных коллекций ФАНО.

Литература

Болтачев А. Р. История формирования ихтиофауны Черного моря и ее современное состояние // Научная неделя молодых ученых и специалистов в области биологических наук-2017: Мат-лы междунар. конф. (Петрозаводск, 20–25 ноября 2017 г.). Петрозаводск, 2017. С. 83–88.

Болтачев А. Р., Карпова Е. П. Ихтиофауна прибрежной зоны Севастополя (Черное море) // Морской экологический журнал. 2012. Т. 11, № 2. С. 10–27.

Болтачев А. Р., Карпова Е. П. Морские рыбы Крымского полуострова. Симферополь: Бизнес-Информ, 2017. 376 с.

Болтачев А. Р., Карпова Е. П. Редкие, уязвимые и исчезнувшие рыбы Севастопольского региона // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартыан». 2016. Вып. 7. С. 251–264.

Васильева Е. Д. Рыбы Черного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригаллиных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С. В. Богородским. М.: ВНИР, 2007. 238 с.

Водяницкий В. А. О естественноисторическом районировании Черного моря и в частности у берегов Крыма // Тр. Севаст. биол. ст. 1949. Т. 7. С. 249–255.

Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Справочное издание. Проект «Моря СССР» / Отв. ред. Ф. С. Терзиев. Т. 4. Черное море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. СПб.: Гидрометеиздат, 1991. 430 с.

Гордина А. Д. Распределение и сезонные изменения численности взрослых рыб в зарослевых биоценозах Черного моря // Биол. моря. 1976. Т. 39. С. 78–92.

Зайцев Ю. П. Самое синее в мире // Черноморская экологическая серия. Нью-Йорк: ООН, 1998. Т. 6. 142 с.

Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Зап. Импер. Академии наук, физ.-мат. отд. 1913. Т. 32, № 1. 299 с.

Красная книга Российской Федерации (животные). М.: АСТ, Астрель, 2001. 862 с.

Кесслер К. Ф. Труды Арало-Каспийской экспедиции. Вып. 4. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-Понтийской ихтиологической области. СПб.: Тип. М. М. Стасюлевича, 1877. 360 с.

Марикультура мидий на Черном море / НАН Украины, Ин-т биологии южных морей им А. О. Ковалевского; ред. В. Н. Иванов. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2007. 311 с.

Мионов О. Г., Кирюхина Л. Н., Алемов С. В. Санитарно-биологические аспекты экологии Севастопольских бухт в XX веке. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. 185 с.

Постановление Правительства РФ от 31 октября 2013 г. N 978 «Об утверждении перечня особо ценных диких животных и водных биологических ресурсов, принадлежащих к видам, занесенным в Красную книгу Российской Федерации и (или) охраняемым международными договорами Российской Федерации, для целей статей 226.1 и 258.1 Уголовного кодекса Российской Феде-

рации». URL: <http://base.garant.ru/70494432/> (дата обращения: 06.03.2018).

Световидов А. Н. Рыбы Черного моря. М.; Л.: Наука, 1964. 546 с.

Совинский В. К. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемой с точки зрения самостоятельной

зоогеографической провинции // Записки Киевского общества естествоиспытателей. 1904. Т. 18. С. I–XIII, 1–497. + Приложение 1-е. С. 1–193; Приложение 2-е. С. 194–216.

Поступила в редакцию 05.03.2018

References

Boltachev A. R. Istoriya formirovaniya ikhtiofauny Chernogo morya i ee sovremennoe sostoyanie [History of the Black Sea ichthyofauna formation and its present state]. *Nauchnaya nedelya molodykh uchenykh i spetsialistov v oblasti biol. nauk-2017*: Mat. mezhd. konf. (Petrozavodsk, Rossiya, 20–25 noyabrya 2017 g.) [Young Biologists Science Week-2017/YBSW-2017. Proceed. Int. Conf. (Petrozavodsk, Karelia, Russia, Nov. 20–25, 2017)]. Petrozavodsk, 2017. P. 83–88.

Boltachev A. R., Karpova E. P. Ikhtiofauna pribrezhnoi zony Sevastopolya (Chernoe more) [The ichthyofauna of the Sevastopol coastal zone (the Black Sea)]. *Morsk. ekol. zhurn.* [Marine Ecol. J.]. 2012. Vol. 11, no. 2. P. 10–27.

Boltachev A. R., Karpova E. P. Morskie ryby Krymskogo poluostrova [Sea fish species of the Crimean Peninsula]. Simferopol: Biznes-Inform, 2017. 376 p.

Boltachev A. R., Karpova E. P. Redkie, uyazvymye i ischeznuvshie ryby Sevastopol'skogo regiona [Rare, vulnerable, and extinct fish of the Sevastopol region]. *Nauchnye zapiski prirodnogo zapovednika "Mys Mart'yan"* [Bull. Cape Martyan Nat. Res.]. 2016. Iss. 7. P. 251–264.

Gidrometeorologiya i gidrokimiya morei SSSR [Hydrometeorology and hydrochemistry of the USSR seas]. Vol. 4. The Black Sea. Iss. 1. Hydrometeorol. Cond. St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1991. 430 p.

Gordina A. D. Raspredelenie i sezonnye izmeneniya chislennosti vzroslykh ryb v zaroslevykh biotsenozakh Chernogo morya [Distribution and seasonal changes in the number of adult fish in the Black Sea biocenoses]. *Biol. morya* [Sea Biol.]. 1976. Vol. 39. P. 78–92.

Kessler K. F. Trudy Aralo-Kaspiiskoi ekspeditsii. Vyp. 4. Ryby, vodyashchiesya i vstrechayushchiesya v Aralo-Kaspiisko-Ponticheskoi ikhtologicheskoi oblasti [Proceedings of the Aral-Caspian Expedition. Iss. 4. Fish species of the Aral-Caspian-Pontic ichthyological region]. St. Petersburg: Tip. M. M. Stasyulevicha, 1877. 360 p.

Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (zhivotnye) [The Red Data Book of the Russian Federation (animals)]. Moscow: AST, Astrel', 2001. 862 p.

Marikul'tura midii na Chernom more [Mariculture of mussels in the Black Sea]. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2007. 311 p.

Mironov O. G., Kiryukhina L. N., Alemov S. V. Sanitarno-biologicheskie aspekty ekologii Sevastopol'skikh bukht v XX veke [Sanitary and biological aspects of the ecology of the Sevastopol bays in the 20th century]. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2003. 185 p.

Postanovlenie Pravitel'stva RF ot 31 oktyabrya 2013 g. N 978 "Ob utverzhdenii perechnya osobo tsennykh dikikh zhivotnykh i vodnykh biologicheskikh resursov, prinadlezhashchikh k vidam, zanesennym v Krasnuyu knigu Rossiiskoi Federatsii i (ili) okhranyaemym mezhdunarodnymi dogovorami Rossiiskoi Federatsii, dlya tselei statei 226.1 i 258.1 Ugolovnogo kodeksa Rossiiskoi Federatsii" [On the approval of the list of particularly valuable wildlife and aquatic biological resources, belonging to the species listed in the Red Data Book of the Russian Federation and (or) protected by international treaties of the Russian Federation, for the purposes of Articles 226.1 and 258.1 of the Criminal Code of the Russian Federation: Decree of the Russian Government No. 978 dated 31.10.2016]. URL: <http://base.garant.ru/70494432/> (accessed: 06.03.2018).

Sovinskii V. K. Vvedenie v izuchenie fauny Ponto-Kaspiisko-Aral'skogo morskogo basseina, rassmatrivamoj s tochki zreniya samostoyatel'noi zoogeograficheskoi provintsii [An introduction to the study of the fauna of the Ponto-Caspian-Aral Sea Basin considered as an independent zoogeographical province]. *Zap. Kiev. obshch. estestvoispytatelei* [Notes of the Kiev Society of Naturalists]. Vol. 18. P. I–XIII, 1–497. + Appendix 1-st. P. 1–193; Appendix 2nd. P. 194–216.

Svetovidov A. N. Ryby Chernogo morya [Fish of the Black Sea]. Moscow; Leningrad: Nauka, 1964. 546 p.

Vasil'eva E. D. Ryby Chernogo morya. Opredelitel' morskikh, solonovatovodnykh, evrigalinnykh i prokhodnykh vidov s tsvetnymi illyustratsiyami, sobrannymi S. V. Bogorodskim [Fish of the Black Sea. Key to marine, brackishwater, euryhaline, and migratory species with color illustrations, collected by S. V. Bogorodsky]. Moscow: VNIRO, 2007. 238 p.

Vodyanitskii V. A. O estestvennoistoricheskom raionirovanii Chernogo morya i v chastnosti u beregov Kryma [On the natural historical division of the Black Sea and, in particular, off the coast of the Crimea]. *Tr. Sevast. biol. st.* [Proceed. Sevastopol Biol. St.]. 1949. Vol. 7. P. 249–255.

Zaitsev Yu. P. Samoe sinee v mire [The most blue in the world]. *Black Sea Ecol. Ser.* New York: UN, 1998. Vol. 6. 142 p.

Zernov S. A. K voprosu ob izuchenii zhizni Chernogo morya [On the study of the life in the Black Sea]. *Zap. Imper. Akad. nauk, fiz.-mat. otd.* [Trans. Imperial Acad. of Sci., Dep. Physics Math.]. 1913. Vol. 32, no. 1. 299 p.

Received March 05, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Болтачев Александр Романович

ведущий научный сотрудник, руководитель отдела
планктона, к. б. н.
Институт морских биологических исследований
им. А. О. Ковалевского РАН
пр. Нахимова, 2, Севастополь, Россия, 299011
эл. почта: a_boltachev@mail.ru
тел.: +78692542484

Карпова Евгения Павловна

старший научный сотрудник отдела планктона, к. б. н.
Институт морских биологических исследований
им. А. О. Ковалевского РАН
пр. Нахимова, 2, Севастополь, Россия, 299011
эл. почта: karpova_jevy@mail.ru
тел.: +78692542484

CONTRIBUTORS:

Boltachev, Alexander

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research,
Russian Academy of Sciences
2 Nakhimov Pr., 299011 Sevastopol, Russia
e-mail: a_boltachev@mail.ru
tel.: +78692542484

Karpova, Evgeniia

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research,
Russian Academy of Sciences
2 Nakhimov Pr., 299011 Sevastopol, Russia
e-mail: karpova_jevy@mail.ru
tel.: +78692542484

УДК 591.557.6: 593.92: 594.3

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ СИМБИОНТОВ И ХОЗЯЕВ НА ПРИМЕРЕ МОРСКИХ ЗВЕЗД *CULCITA NOVAEGUINEAE* И БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ *STILIFER VARIABILIS*

П. Ю. Дгебуадзе, Е. С. Мехова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,
Москва, Россия*

В ходе наблюдений за иглокожими в естественных условиях обитания (Южно-Китайское море, залив Нячанг) обнаружено необычное явление отторжения симбиотических брюхоногих моллюсков тканями хозяина – морской звезды. В дальнейшем были поставлены лабораторные эксперименты в аквариумах с целью выявить причину такого явления. Морские звезды *Culcita novaeguineae*, заселенные брюхоногими моллюсками *Stilifer variabilis*, содержались в течение 10 дней в аквариумах с отсутствием аэрации и постепенным повышением температуры воды. В результате выявлено необычное поведение галлообразующих симбиотических брюхоногих моллюсков: макушка раковины начинала сильнее торчать на поверхности тела хозяина, в некоторых случаях отмечено внезапное выметывание яйцевых капсул симбионтами. Однако, в отличие от естественных условий среды, моллюски-симбионты не погибали и не отторгались тканями хозяина. В дальнейшем планируется продолжить лабораторные эксперименты в аквариумах с большей выборкой морских звезд и их симбионтов, а также анализируя различные абиотические факторы среды (помимо температурного режима и содержания кислорода в воде).

Ключевые слова: коралловые рифы; симбиотические ассоциации; брюхоногие моллюски; морские звезды; Eulimidae; лабораторные эксперименты.

P. Yu. Dgebuadze, E. S. Mekhova. SOME FEATURES IN INTERACTIONS BETWEEN SYMBIONTS AND THEIR HOSTS AS EXEMPLIFIED BY STARFISH *CULCITA NOVAEGUINEAE* AND GASTROPODS *STILIFER VARIABILIS*

During the observations of echinoderms in the natural conditions (South China Sea, Nha Trang Bay), a peculiar phenomenon of the rejection of symbiotic gastropods by host-starfish tissues was discovered. Later on, laboratory experiments were carried out in aquariums in order to find the cause of this phenomenon. Starfish *Culcita novaeguineae* bearing gastropods *Stilifer variabilis* were kept for 10 days in aquariums with no aeration and a gradual increase in water temperature. As a result, an unusual behavior of gall-forming symbiotic gastropods was revealed: the apex of the shell began to stick more out of the surface of the host's body, and in some cases sudden ejection of egg capsules by the symbionts was noted. In contrast to the natural conditions, however, the symbionts neither died nor were totally rejected by the host's tissues. There are plans to continue aquarium-based laboratory experiments with a larger selection of starfish and their sym-

bionts, and to analyze various abiotic environmental factors (not only the temperature regime and the oxygen content in the water).

Key words: coral reefs; symbiotic associations; gastropods; echinoderms; Eulimidae; laboratory experiments.

Введение

Eulimidae – одно из самых крупных семейств брюхоногих моллюсков [Warén, 1983]. Все эулимиды ассоциированы с иглокожими, однако разные виды связаны со своим хозяином в разной степени. Моллюски из рода *Stilifer* заселяют морские звезды и обитают в галлах, сформированных тканями стенки тела хозяина. Представители вида *Stilifer variabilis* O. Boettger, 1893 являются одними из наиболее обычных паразитов тропических морских звезд *Culcita novaeguineae* Müller & Troschel, 1842 (рис. 1). Однако, несмотря на детально изученную морфологию этого вида, до сих пор нет данных о его жизненном цикле, влиянии и особенностях взаимодействия с хозяином. Большинство авторов не предполагает возможности открепления от хозяев этих животных, но нет и информации об обнаружении мертвых раковин в тканях иглокожих [Иванов, 1945; Грузов, 1965].

С другой стороны, сам способ обитания моллюска в тканях хозяина, очевидно, должен причинять ущерб морской звезде. У большинства

видов-хозяев имеются различные защитные механизмы (физиологические и поведенческие), позволяющие избавляться от паразитов. В случае же заражения морских звезд моллюсками из рода *Stilifer* представляется, что хозяин не в состоянии освободиться от симбионтов. Однако в 2014 году в ходе экспедиции от Российско-Вьетнамского Тропического центра при сборе материала в Южно-Китайском море (Южный Вьетнам) были обнаружены две морские звезды *Culcita novaeguineae* с крупными моллюсками *Stilifer variabilis*, не погруженными в ткани, а лежавшими полностью открыто на поверхности хозяина, не прикрепившись к нему. По данным наручного водолазного компьютера была отмечена довольно высокая температура воды (29 °C). Содержание растворенного кислорода в воде, а также другие абиотические факторы не регистрировались ввиду отсутствия соответствующих приборов. Предполагалось, что повышение температуры могло спровоцировать гибель моллюсков и отторжение их тканями хозяина. Чтобы проверить это, была смоделирована такая ситуация в условиях аквариума.

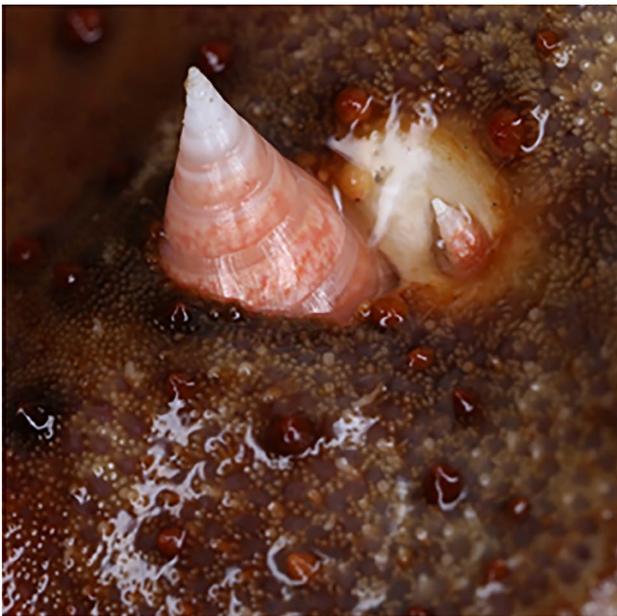


Рис. 1. Брюхоногие моллюски *Stilifer variabilis* в галлах, сформированных в тканях морских звезд *Culcita novaeguineae*

Fig. 1. Gastropods *Stilifer variabilis* in galls formed in tissues of the starfish *Culcita novaeguineae*

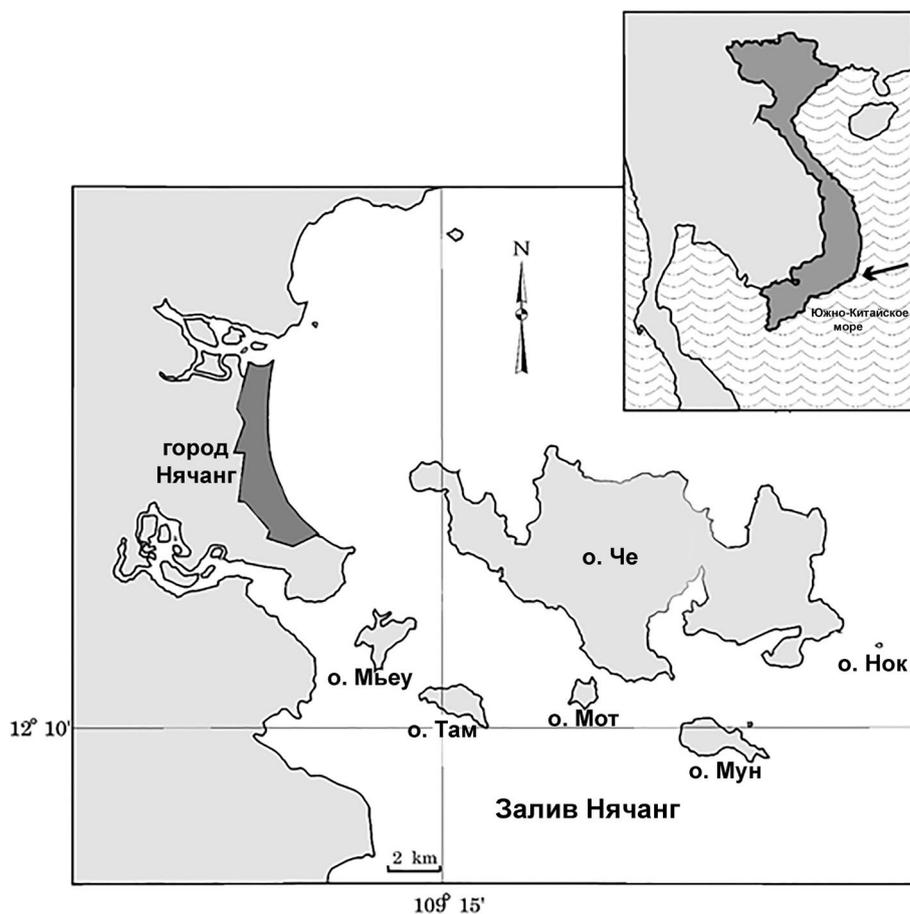


Рис. 2. Карта-схема места сбора материала для лабораторных наблюдений
 Fig. 2. Schematic map of the sampling site for laboratory observations

Материалы и методы

Лабораторные эксперименты выполнены на базе Приморского отделения Российско-Вьетнамского Тропического центра. Наблюдения проводились за моллюсками *Stilifer variabilis*, ассоциированными с морскими звездами *Culcita novaeguineae*.

Морские звезды, заселенные эулимидами, собраны с помощью легкого водолазного снаряжения в заливе Нячанг (Южно-Китайское море) на глубинах 5–15 м (рис. 2). Во время сборов по показаниям наручного водолазного компьютера зафиксирована температура воды 26–27 °С. Далее животные были транспортированы в лабораторию и помещены в индивидуальные аквариумы (размеры аквариумов слегка варьировали: 27×27×27 см, 34×26×26 см, 27×27×25 см). Средний размер морских звезд составил 11,6 см (измерялось расстояние от края луча до ротового отверстия морской звезды (R)). В каждом аквариуме присутствовала аэрация. Температура воды измерялась термометром. Другие абиотические факторы не фиксировались.

После суток акклиматизации подача воздуха была снижена, чтобы спровоцировать повышение температуры и вызвать недостаток кислорода. Температура воды в экспериментальных аквариумах составляла 28–29 °С. Вода заменялась один раз в два дня для снижения концентрации в ней продуктов обмена и для повышения содержания кислорода. В ходе эксперимента два раза в сутки (утром и вечером) фиксировалось состояние морских звезд и их симбионтов. Продолжительность экспериментов составила 10 дней. После эксперимента морские звезды были возвращены в естественные условия. Всего в работе участвовали три морские звезды *Culcita novaeguineae* (рис. 3).

При наблюдениях наиболее важными были следующие предположения, которые требовалось проверить:

- 1) повышение температуры сильнее сказывается на симбионтах, чем на хозяевах;
- 2) после гибели моллюска происходит его отторжение тканями хозяина (то есть галл открывается, и раковина моллюска выпадает во внешнюю среду);



Рис. 3. Морская звезда *Culcita novaeguineae* в естественных условиях обитания и экспериментальные морские звезды в аквариумах

Fig. 3. Starfish *Culcita novaeguineae* in natural conditions and experimental starfish in aquariums

3) все эти процессы не приводят к гибели самого хозяина.

Результаты и обсуждение

В ходе аквариумных наблюдений на 2-е сутки эксперимента один из симбиотических моллюсков из морской звезды № 3 массово выметал яйцевые капсулы, окруженные большими тяжами слизи, отходящими от отверстия галла. При этом никаких механизмов, позволяющих им задержаться на поверхности тела хозяина,

отмечено не было. Симбионты других морских звезд (№ 1 и № 2) стали лишь сильнее торчать из стенок тела хозяев, но не оторгались ими и полностью сохраняли жизнеспособность (рис. 4).

На 4–5-е сутки от недостатка кислорода морские звезды стали чаще подниматься к урзу воды и выделять значительное количество слизи на поверхности тела. Все моллюски оставались в галлах, однако у некоторых из них отверстия становились шире, а симбионты делались более заметными – из отверстия пока-



Рис. 4. Моллюск *Stilifer variabilis*, сильно торчащий из галла на поверхности тела хозяина, и выметанные яйцевые капсулы

Fig. 4. Mollusk *Stilifer variabilis* strongly protruding from the gall on the host surface and swept egg capsules

зывалась не только макушка раковины, но и несколько последующих оборотов. При любом механическом воздействии раковины моллюсков втягивались внутрь галла.

Вероятно, такое поведение паразитов связано с уменьшением количества кислорода (падение растворимости при повышении температуры) в воде. Большое раскрытие галла увеличивает водообмен с внешней средой, однако делает при этом паразита более уязвимым.

На 9–10-е сутки (к моменту завершения эксперимента) лишь один из симбионтов (из морской звезды № 3) полностью показался на поверхности тела хозяина, но не погиб и не отторгся тканями морской звезды. Все другие симбиотические моллюски были по-прежнему относительно плотно погружены в мягкие ткани своих хозяев. Активное выделение слизи на поверхности тела морских звезд продолжалось до самого конца экспериментальных наблюдений. Температура воды в аквариумах составляла 29 °С.

Заключение

Таким образом, в ходе лабораторных экспериментов мы не выявили гибели симбиотических брюхоногих моллюсков *Stilifer variabilis* и полного их отторжения из тканей хозяина. Однако проявленное поведение – макушка раковины начинала сильнее торчать на поверхности тела хозяина при изменении условий

окружающей среды, в некоторых случаях было отмечено внезапное выметывание яйцевых капсул симбионтами – в целом вписывается в предположения. В отличие от полевых наблюдений, в аквариумах моллюски-симбионты сохраняли свою жизнеспособность до конца эксперимента. Возможно, гибель симбионта происходит при более длительном воздействии повышенной температуры (и связанным с этим обеднением воды растворенным кислородом). Полученные в ходе наблюдений данные позволяют допустить, что температурный режим дает возможность контролировать численность паразитических моллюсков. Кроме того, можно предполагать у зараженных морских звезд предпочтение мест обитания с повышенной температурой для избавления от части паразитов. Однако эти соображения требуют более детальной проверки как в естественных условиях, так и в условиях аквариумных экспериментов с учетом анализа различных абиотических факторов.

Авторы выражают благодарность дирекциям и сотрудникам Приморского отделения Российско-Вьетнамского Тропического центра за предоставленную возможность проведения исследования по данной теме; д. б. н. Т. А. Бригаеву, д. б. н. Ю. И. Кантору, а также всем коллегам за помощь и интересную совместную работу в море и лаборатории.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-04-00340 а.

Литература

Грузов Е. Н. Приспособление брюхоногих моллюсков к паразитизму // Зоол. журн. 1965. № 64(11). С. 1620–1629.

Иванов А. В. Новый эндопаразитический моллюск *Parenteroxenos dogieli* nov. gen., nov. sp. // ДАН. 1945. № 48(6). С. 477–480.

Warén A. A generic revision of the family Eulimidae (Gastropoda, Prosobranchia) // The Journal of Molluscan Studies. 1983. Suppl. 13. P. 1–96.

Поступила в редакцию 22.03.2018

References

Gruzov E. N. Prispособlenie bryukhonogikh mollyuskov k parazitizmu [The adaptation of gastropods to parasitism]. *Zool. zhurn.* [Zool. J.]. 1965. No. 64(11). P. 1620–1629.

Ivanov A. V. Novyi endoparaziticheskii mollyusk *Parenteroxenos dogieli* nov. gen., nov. sp. [New endoparasitic mollusk *Parenteroxenos dogieli* nov. gen., nov.

sp.]. *DAN* [Proceed. of the USSR Acad. of Sci.]. 1945. No. 48(6). P. 477–480.

Warén A. A generic revision of the family Eulimidae (Gastropoda, Prosobranchia). *J. of Molluscan Studies*. 1983. Suppl. 13. P. 1–96.

Received March 22, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Дгебуадзе Полина Юрьевна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский проспект, 33, Москва, Россия, 119071
эл. почта: p.dgebuadze@gmail.com

Мехова Елена Сергеевна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский проспект, 33, Москва, Россия, 119071
эл. почта: elena.mehova@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Dgebuadze, Polina

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Pr., 119071 Moscow, Russia
e-mail: p.dgebuadze@gmail.com

Mekhova, Elena

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Pr., 119071 Moscow, Russia
e-mail: elena.mehova@gmail.com

УДК 597.556.25: 591.13: 591.543.43

ПИТАНИЕ БЕЛОМОРСКОЙ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ *GASTEROSTEUS ACULEATUS* (LINNAEUS, 1758) НА НЕРЕСТИЛИЩАХ

**А. С. Демчук, М. В. Иванов, Т. С. Иванова, Н. В. Полякова,
П. В. Головин, Д. Л. Лайус**

*Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра ихтиологии
и гидробиологии, Россия*

Приведены результаты исследования питания в течение всего нерестового периода (конец мая – начало июля 2016 г.) половозрелых особей трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L., отловленных в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря на трех нерестилищах. Определен полный спектр кормовых объектов, обнаруженных в желудках рыб, отдельно для самцов и самок. Показан преимущественно бентосный характер питания производителей в прибрежье. Основными кормовыми объектами на нерестилищах являются собственная икра (до половины спектра питания), куколки и личинки Chironomidae, Polychaeta и Amphipoda, а также имаго Diptera. Выявлены половые, временные и пространственные различия в пищевом спектре. Самки по сравнению с самцами имеют более широкий спектр питания (20 пищевых компонентов против 13 у самцов) и более выраженную его динамику в течение нереста. В отличие от самцов они не связаны заботой о потомстве, что позволяет им переключаться на более доступный и энергетически выгодный в данный момент корм. Самки заканчивают нерест раньше и начинают интенсивный посленерестовый откорм, в то время пока большая часть самцов еще охраняют потомство и питаются менее интенсивно. На нерестилищах с высокой плотностью нерестящихся рыб значение собственной икры в питании было выше по сравнению с нерестилищем с низкой плотностью производителей. Также в течение нереста у рыб обоих полов наблюдается снижение упитанности.

Ключевые слова: трехиглая колюшка; *Gasterosteus aculeatus*; спектр питания; интенсивность питания; коэффициент упитанности; нерест; Белое море.

**A. S. Demchuk, M. V. Ivanov, T. S. Ivanova, N. V. Polyakova,
P. V. Golovin, D. L. Lajus. FEEDING OF THE THREESPINE STICKLEBACK
GASTEROSTEUS ACULEATUS (LINNAEUS, 1758) IN SPAWNING GROUNDS**

The feeding of mature threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. was studied during the entire spawning period (late May – early July) in 2016 at three locations in the mouth of Chupa Inlet, Gulf of Kandalaksha, White Sea. The fish mostly feed on benthos: stickleback eggs (up to a half of stomach content), pupae and larvae of Chironomidae, Polychaeta and Amphipoda, as well as imagoes of Diptera. In good spawning grounds with a high density of spawners, the proportion of stickleback eggs in the diet is higher. The effects of sex, spawning stage and location were determined. Females, in comparison with males, have a more diverse diet (20 food items versus 13) and show greater changes

during the spawning season, in particular, they consume energetically richer food items. This is likely because the more territorial males, occupied with guarding the progeny, are more limited in their diet modification possibilities. Differences between the sexes are especially high by the end of the spawning period. Females begin intensive post-spawning feeding earlier than males, who have to guard the nests. We also observed a decrease of the condition factor during the spawning period, which is probably associated with high energetic costs of spawning.

Key words: threespine stickleback; *Gasterosteus aculeatus*; feeding spectrum; feeding intensity; condition factor; spawning; White Sea.

Введение

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) – один из наиболее распространенных видов рыб, обитающих как в пресных водах, так и в морях [Берг, 1949; Wootton, 1984; Решетников, 2002)]. Она часто является доминирующим видом в ряде пресноводных и прибрежно-морских экосистем и определяет их облик, будучи связана разнообразными зависимостями с рядом других видов [Гурвич, 1938; Зюганов, 1991; Ljunggren et al., 2010; Sieben et al., 2011; Bergström et al., 2015; Bystrom et al., 2015; Jakubavičiūtė et al., 2017a]. На данный момент колюшка – самая многочисленная пелагическая рыба в ихтиоценозе Белого моря [Лайус и др., 2011, 2013а, б; Ivanova et al., 2016]. В Белом море колюшки мечут икру в мелководных районах, предпочитая заросли подводной растительности [Ivanova et al., 2016]. Кандалакшский залив Белого моря с чрезвычайно изрезанной береговой линией и отличающийся обилием заросших водной растительностью (в первую очередь морской травой *Zostera marina* L.) мелководных заливов и многочисленных литоральных луж с илистым грунтом создает благоприятные условия для нереста этого вида рыб [Зюганов, 1991; Ivanova et al., 2016]. Икра развивается в гнезде под охраной самца. Кроме того, самец вентилирует икру в гнезде и убирает неоплодотворенные и погибшие икринки. Самки, отложив икру, некоторое время остаются в прибрежной зоне, где усиленно питаются. Часто самки нападают на гнезда и, если удастся, поедают икру и молодь собственного вида [Мухомедияров, 1966]. Мальки колюшки после вылупления держатся у берега, предпочитая заросли морской травы зостеры и, в меньшей степени, заросли фукусовых водорослей [Rybkina et al., 2017].

Приходя на нерест из пелагиали в прибрежные биотопы, колюшка играет важную роль в питании многих прибрежных хищных рыб в Белом [Ершов, 2010а, б; Bakhvalova et al., 2016] и Балтийском [Hansson et al., 2001; Almqvist et al.,

2010] морях. В свою очередь, весьма велика роль колюшки в прибрежных биотопах и как потребителя пищи. Современных сведений о питании взрослой колюшки на нерестилищах немного. Большинство авторов описывают питание пресноводной формы взрослой колюшки [Hynes, 1950; Walkey, 1967; Wootton, 1984; Зюганов, 1991]. Достаточно много работ сделано по сильно опресненному Балтийскому морю [Костричкина, 1970; Peltonen et al., 2004; Lankov et al., 2010; Ojaveer et al., 2017; Jakubavičiūtė et al., 2017a], где в большей степени описывается питание колюшки в открытых частях водоема. Литературы о питании именно морской колюшки на нерестилищах, включая более ранние исследования на Белом море, относительно мало [Абдель-Малек, 1963; Мухомедияров, 1966; Blegwad, 1971; Sanchez-Gonzales et al., 2001]. Есть достаточно подробные данные о питании сеголетков трехиглой колюшки в местах нагула во второй половине лета до их отхода от берега [Demchuk et al., 2015] и связи питания мальков с зараженностью паразитами [Rybkina et al., 2016].

Целью данной работы является изучение особенностей питания взрослой беломорской трехиглой колюшки во время нереста в разных прибрежных биотопах.

Материалы и методы

Материал собирали в 2016 г. на трех станциях в районе учебно-научной базы (УНБ) СПбГУ «Беломорская» в Керетском архипелаге Кандалакшского залива Белого моря (рис. 1). Координаты станций и даты сбора приведены в таблице. Сбор проб привязывали к началу, середине и концу нерестового периода.

Отлов производителей колюшки осуществляли с помощью равнокрылого малькового невода длиной 7 м, невод заводили на 30 м от берега. Исходя из предварительных исследований, при оценке плотности рыб площадь облова принимали 120 м², коэффициент уловистости 0,6, погрешность повторности 10 %.

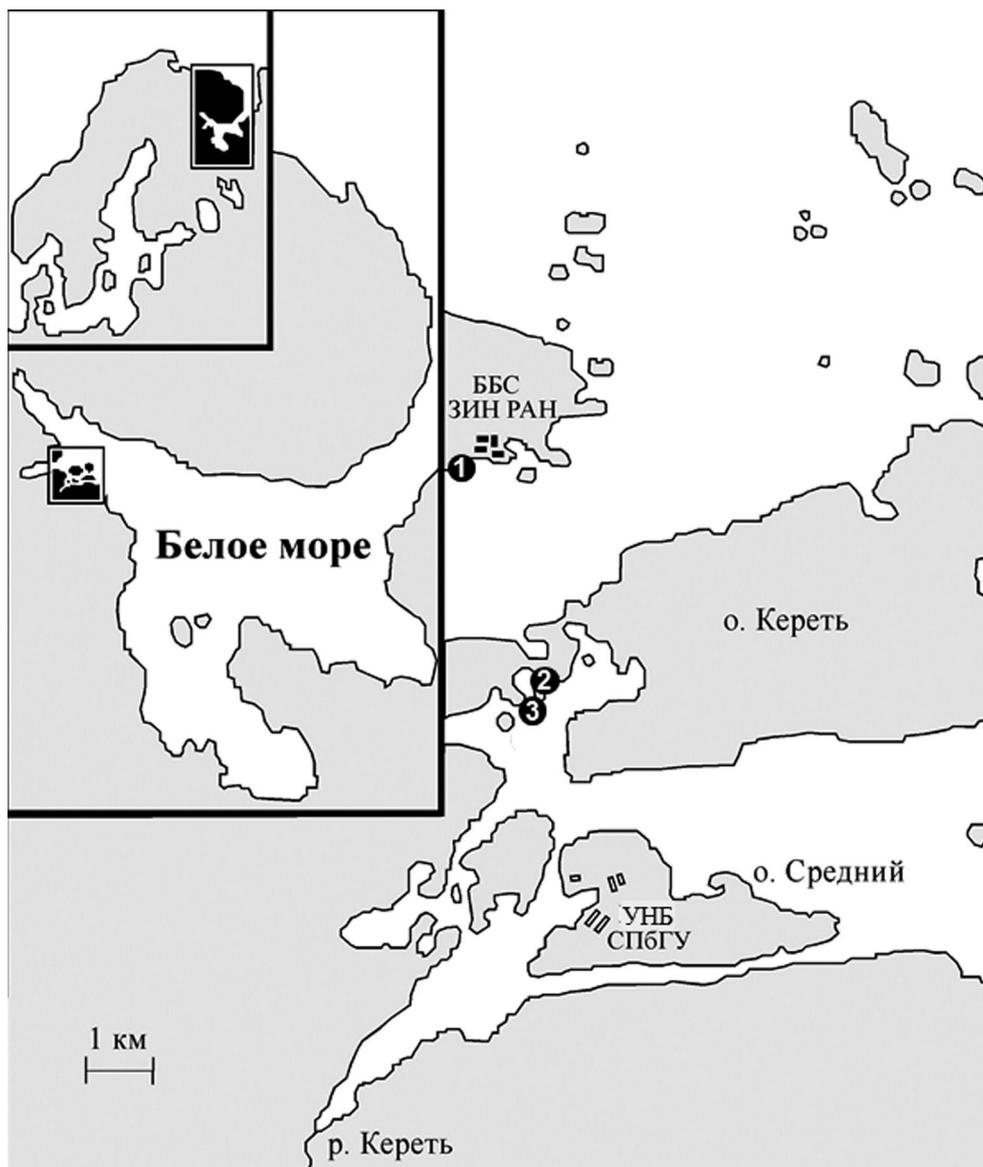


Рис. 1. Карта-схема расположения станций пробоотбора:

1 – губа Сельдяная, 2 – лагуна Колюшковая, 3 – пролив Сухая Салма

Fig. 1. Sampling locations:

1 – Seldianaia Inlet, 2 – Koliushkovaia Lagoon, 3 – Sukhaia Salma Strait

На каждой станции из невода случайным образом отбирали:

1. 7 самцов и 7 самок для изучения питания.

2. Пробу объемом 0,5 литра (примерно 100 рыб) для оценки популяционных характеристик (численность, соотношение полов). После оценки популяционных характеристик из этих рыб случайным образом отбирали 15 самцов и 15 самок для анализа индивидуальной массы и возраста.

У всех отобранных особей измеряли длину тела, общую массу. У рыб, взятых для анализа питания, желудок и пищевод фиксировали 4% формалином. В дальнейшем пищевод и желуд-

ки вскрывали и под бинокулярным микроскопом просматривали их содержимое в камере Богорова. Найденные организмы определяли до наименьшего возможного ранга и подсчитывали их численность. У части наиболее хорошо сохранившихся экземпляров каждой группы (до 10 шт.) с помощью окуляр-микрометра измеряли линейные размеры с точностью до 0,03 мм. Далее, зная линейные размеры идентифицированных организмов, восстанавливали их массу. Для большинства планктонных организмов бралась уже ранее известная стандартная масса [Перцова, 1967]. Для некоторых бентосных организмов использовали опубликован-

ные аллометрические уравнения зависимости длины от массы тела [Численко, 1968; Балушкина, 1987]. У всех особей путем суммирования восстановленных биомасс идентифицированных организмов также определяли массу пищевого комка с точностью до 0,05 мг и рассчитывали индекс наполнения желудка (отношение массы пищевого комка к общей массе рыбы [Методическое пособие..., 1974]). Роль отдельных кормовых объектов в питании молоди определяли, используя их частоту встречаемости и долю в пищевом комке [Hyslop, 1980].

Коэффициент упитанности рыб рассчитывали по формуле Кларка:

$$Q = \frac{W}{L^3} \times 100\%,$$

где Q – коэффициент упитанности, W – масса рыбы без внутренностей (в г), L – стандартная длина тела (в см).

Для комплексного анализа спектров питания использовали анализы PCA и ANOSIM. Для анализа отдельных показателей, таких как коэффициент упитанности и индекс наполнения, использовали анализы GLM и ANOVA с post hoc анализом. Для анализа связи длины и массы тела рыб (без внутренностей) использовали регрессионный анализ. Статистическую обработку данных проводили с использованием программ MS Excel 2010 и Past 3.18.

Краткое географическое и физико-химическое описание исследованных нерестилищ колюшки

Расположение станций пробоотбора показано на карте (рис. 1). Основные характеристики станций приведены в таблице.

Губа Сельдяная. Треугольная губа с широким входом (максимальная глубина около 4 м), вершина мелководная, с очень небольшим пресноводным стоком. Интенсивный водообмен за счет приливов. Грунт илистый. Очень густые заросли морской травы *Zostera marina* в центральной и кутовой части губы. Одно из наиболее продуктивных нерестилищ колюшки.

Лагуна Колюшковая. Полузамкнутая акватория (площадь поверхности – 0,07 км²), связанная с морем через мелководный пролив. Вода заходит во время приливов, в основном сизигийных. В остальное время вода стекает в море в виде небольшого ручья. Амплитуда колебаний уровня в сизигий – 0,4 м. Средняя глубина около 1,5 м, максимальная – 4 м. Площадь мелководий (<1,5 м) занимает примерно половину акватории. Температура воды летом приблизительно на 2 градуса выше, чем в при-

Характеристики станций. Температура и соленость приведены на день пробоотбора

Characteristics of sampling locations. Temperature and salinity are provided for the time of sampling

Станция Location	Дата сбора Date of sampling	Температура, °C Temperature, °C	Соленость, ‰ Salinity, ‰
Сельдяная Seldianaia 66,338066°N 33,622516°E	29.05.2016	15	12
	15.06.2016	12	20
	07.07.2016	20	24
Колюшковая Koliushkovaia 66,313262°N 33,645953°E	30.05.2016	16	15
	17.06.2016	14	15
	09.07.2016	22	20
Сухая Салма Sukhaia Salma 66,311696°N 33,647370°E	28.05.2016	12	16
	16.06.2016	12	17
	08.07.2016	20	19

легающей морской акватории. Грунт илистый в основной части лагуны и каменисто-илистый в проливе. Как нерестилище лагуна явно привлекательна для колюшек, в том числе и из-за отсутствия хищных рыб.

Пролив Сухая Салма. Типичное илисто-песчаное побережье, характерное как для района исследований, так и для Кандалакшского залива в целом. Расположено в акватории, закрытой для сильного волнового воздействия. Сильно разреженные заросли фукоидов и зоотеры. Интенсивный водообмен за счет приливов. Место сбора проб расположено в 50 м от пролива в лагуну Колюшковая. В качестве нерестилища акватория имеет среднюю привлекательность для колюшек.

Более подробно характеристики указанных станций приведены Доргамом с соавторами [2018].

Динамика численности производителей колюшки в течение нереста

Анализ численности производителей колюшки позволяет разделить изученные нерестилища на условно «хорошие», где количество производителей исчисляется десятками особей на квадратный метр, и «плохие», где оно исчисляется единицами (рис. 2). К первой группе относятся нерестилища в губе Сельдяная и лагуне Колюшковая, ко второй – в проливе Сухая Салма. На «хороших» нерестилищах больше всего самцов наблюдается в начале нерестового периода, а самок – либо в начале, либо в середине. На «плохом» нерестилище численность и самок, и самцов максимальна в середине нерестового периода. К концу нереста численность и самцов, и самок резко снижается на всех нерестилищах.

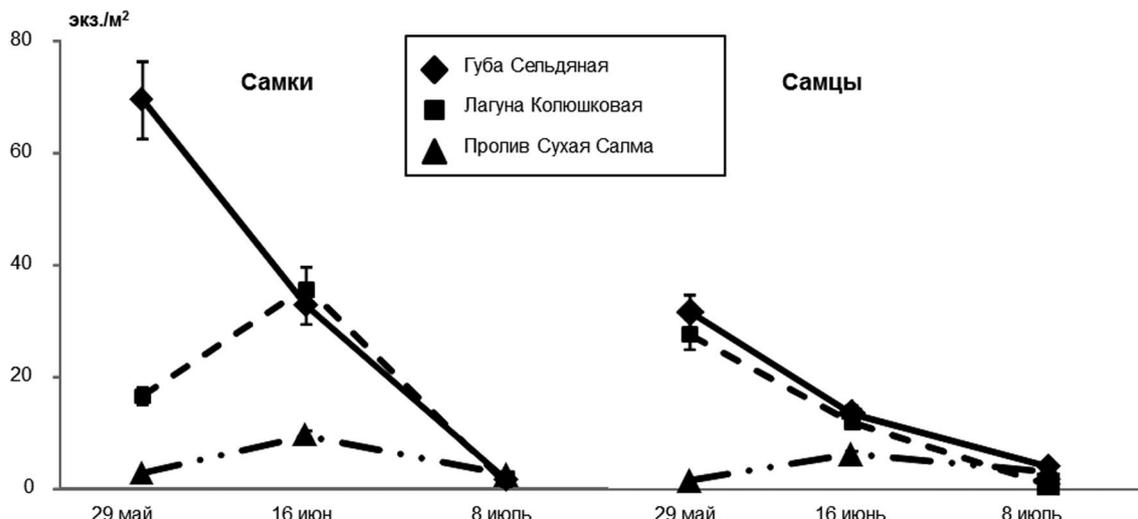


Рис. 2. Динамика численности самок и самцов колюшки на нерестилищах

Fig. 2. Dynamics of the abundance of stickleback females and males on spawning grounds

Все исследованные рыбы имели возраст 2 или 3 года.

Динамика показателей состояния производителей на нерестилищах

Связь длины с массой. В начале и середине нереста и самки, и самцы колюшки имеют высокие коэффициенты детерминации линейно-весовых уравнений, а к концу нереста коэффициенты детерминации снижаются (рис. 3). То есть при одинаковой длине тела разброс веса увеличивается, в основном за счет повышения доли истощенных, худых рыб. У самок этот эффект выражен слабее, а у самцов разброс значений массы становится настолько высоким, что связь длины и массы становится статистически недостоверной.

Индекс упитанности. Для оценки влияния разных факторов на коэффициент упитанности (Q) провели трехфакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Показано достоверное и независимое друг от друга влияние всех трех факторов (ANOVA, этап нереста – $F(2, 253) = 25,2$, $p < 0,0001$, станция – $F(2, 253) = 12,2$, $p < 0,0001$; пол – $F(1, 253) = 86,6$, $p < 0,0001$). Динамика коэффициента упитанности производителей обоих полов в течение нерестового периода на трех станциях представлена на рис. 4.

Более подробный анализ влияния отдельных факторов при сравнении упитанности показал следующее.

Между самками и самцами. На всех станциях и во все сроки нереста упитанность у самок в среднем всегда достоверно ниже, чем у самцов (post hoc, все $p < 0,05$).

Между станциями. В начале и середине нереста между станциями нет достоверных отличий по упитанности ни у самцов, ни у самок. В конце нерестового периода самцы в проливе Сухая Салма имеют достоверно более низкий коэффициент упитанности, чем самцы в губе Сельдяная (post hoc, $p = 0,02$). Также в конце нереста самки из губы Сельдяная были достоверно более упитаны, чем самки из двух других акваторий (post hoc, $p < 0,001$ в обоих случаях).

На разных этапах нерестового периода. В течение нереста упитанность самцов снижается во всех акваториях. Есть достоверные отличия в коэффициенте упитанности между началом и концом нереста (post hoc, губа Сельдяная, $p = 0,015$; лагуна Колюшковая, $p = 0,005$; пролив Сухая Салма, $p = 0,004$). В середине нереста коэффициент упитанности имеет промежуточные значения, достоверно не отличаясь от начала и конца нереста. У самок коэффициент упитанности не меняется до середины нереста. К концу нереста на станциях в лагуне Колюшковая и проливе Сухая Салма этот показатель снижается, и его значения достоверно отличаются от начала и середины нереста (post hoc, $p < 0,001$ во всех случаях). На станции в губе Сельдяная в конце нереста упитанность самок остается на прежнем уровне.

Интенсивность питания. Индекс наполнения желудка характеризует интенсивность питания рыб в течение нерестового периода (рис. 5). Часть рыб (в среднем 20 %) были с пустым желудком. Эта цифра не различалась достоверно ни между самцами и самками, ни между станциями, ни по этапам нереста.

Для выявления факторов, влияющих на интенсивность питания производителей колюш-

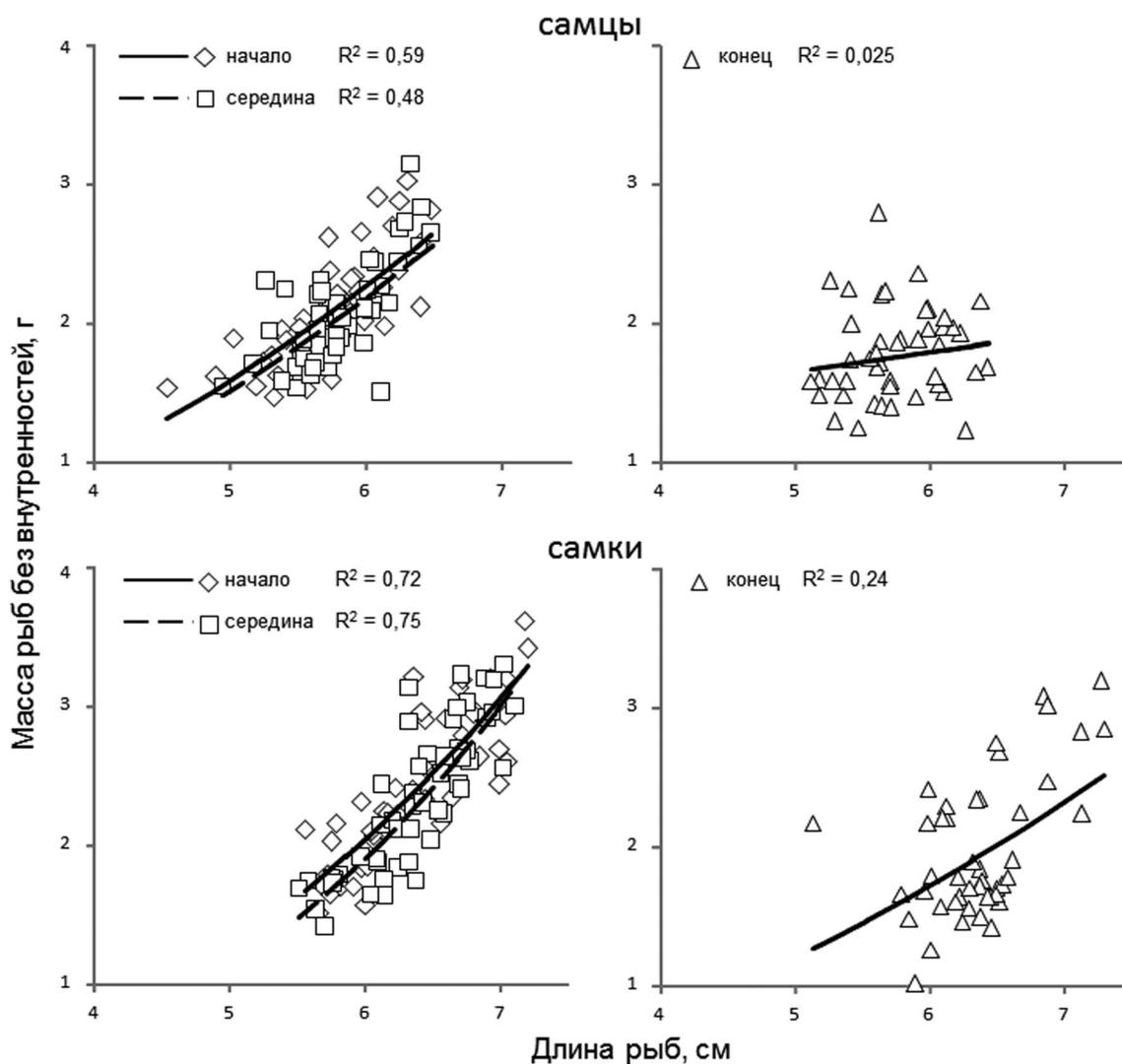


Рис. 3. Связь длины с массой у нерестящихся колюшек в начале, середине и конце нерестового периода. R^2 – коэффициент детерминации уравнения зависимости массы от длины

Fig. 3. The relationship of body length to mass in spawning stickleback at the beginning, in the middle, and at the end of the spawning period. R^2 is the coefficient of determination for the equation of the dependence of mass on length

ки на нерестилищах, провели анализ GLM. Из четырех исследованных факторов – стандартная длина тела, этап нерестового периода, станция и пол – достоверно влияет на индекс наполнения только этап нереста ($p = 0,025$).

Также достоверно совместное влияние этапа нереста и станции ($p = 0,003$), этапа нереста и пола ($p = 0,001$). Исходя из *post hoc* анализа, различия выражаются в следующем.

В начале нереста по интенсивности питания нет достоверных различий между самцами и самками на всех станциях.

В середине нереста выделяется станция в Сухой Салме, где рыба питается достоверно более интенсивно, чем в губе Сельдяная ($p = 0,005$) и в лагуне Колюшковая ($p = 0,024$).

При этом достоверных различий в питании самцов и самок не наблюдается.

В конце нереста наблюдается достоверно более высокая интенсивность питания самок по сравнению с самцами в Сельдяной и Колюшковой ($p = 0,007$ и $0,027$ соответственно). Самки из Сельдяной питаются наиболее интенсивно, достоверно превосходя в этом самок и самцов из Сухой Салмы и самцов из Колюшковой лагуны ($p = 0,025$; $p = 0,0002$; $p = 0,0004$ соответственно).

Спектр питания производителей колюшки во время нереста

Всего в желудках исследованных особей трехиглой колюшки были обнаружены организ-

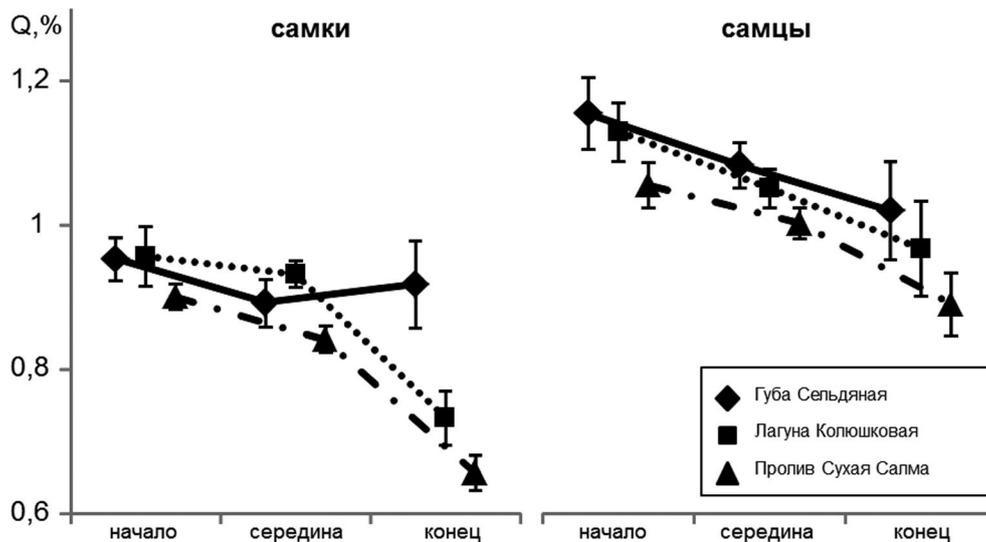


Рис. 4. Динамика коэффициента упитанности самцов и самок в течение нерестового периода на трех нерестилищах

Fig. 4. Dynamics of Fulton's condition factor of stickleback males and females during spawning period on three spawning grounds

мы, принадлежащие к 22 таксонам различного ранга. Из них 14 относились к зообентосу, 2 к микрофитобентосу, 3 к зоопланктону и 1 к фитопланктону, а также имаго Diptera, икра и личинки трехиглой колюшки.

Для формализованной оценки гетерогенности спектра питания самцов и самок колюшек на разных станциях в течение нереста мы использовали PCA по доле массы объектов питания в желудках рыб (рис. 6 и 7).

Первая и вторая компоненты (25 и 19 % общей дисперсии) обусловлены в основном различиями станций (рис. 6). Отдельно лежит облако точек, образуемое пробами из пролива Сухая Салма. Облака точек губы Сельдяной и лагуны Колюшковой практически полностью перекрываются, но при этом облако Колюшковой гораздо сильнее вытянуто, особенно по первой компоненте за счет самок в конце нерестового периода. Отличия колюшек Сухой Салмы в начале и середине нереста обусловлены питанием различными амфиподами и большим разнообразием относительно немногочисленных бентосных и планктонных организмов (на рис. 6 – «Прочие»), в конце нереста – питанием имаго Diptera и различными полихетами. Особенностью питания колюшек в лагуне Колюшковая является потребление большого количества личинок и куколок Chironomidae, а также в значимых количествах планктонных рачков *Acartia longiremis* (Lilljeborg, 1853).

Третья и четвертая компоненты (14 и 12 % общей дисперсии) в основном связаны с раз-

личиями питания самцов и самок (рис. 7). У самцов питание мало меняется в течение нереста и более сходно на разных станциях (три небольших перекрывающихся треугольника в центре). У самок выражена как динамика спектра питания от начала к концу нерестового периода (практически не перекрывающиеся облака), так и отличия на разных станциях.

Основными компонентами спектра питания (больше 80 % от массы в желудке) в течение всего нереста были: икра трехиглой колюшки, имаго Diptera, куколки и личинки Chironomidae, Polychaeta и Amphipoda (рис. 8). В целом у самок спектр питания более разнообразный (20 компонентов), чем у самцов (13 компонентов).

Использование двухфакторного анализа ANOSIM (факторы – этап нерестового периода и станция) по доле компонентов в спектре питания показало, что на питание и самцов, и самок колюшки достоверно влияют оба фактора (для самок: стадия нереста $R = 0,11$, $p = 0,0048$, станция $R = 0,13$, $p = 0,001$; для самцов: стадия нереста $R = 0,089$, $p = 0,0255$, станция $R = 0,169$, $p = 0,0004$). Рассмотрим эти различия более подробно.

В губе Сельдяная в начале нерестового периода у самок в спектре питания отсутствует собственная икра, тогда как у самцов она составляет более половины пищи. В остальном спектры похожи (имаго Diptera, куколки и личинки Chironomidae, Harpacticoida). В дальнейшем в течение нереста спектр питания самцов изменялся незначительно, тогда как самки к середине нереста перешли на питание поч-

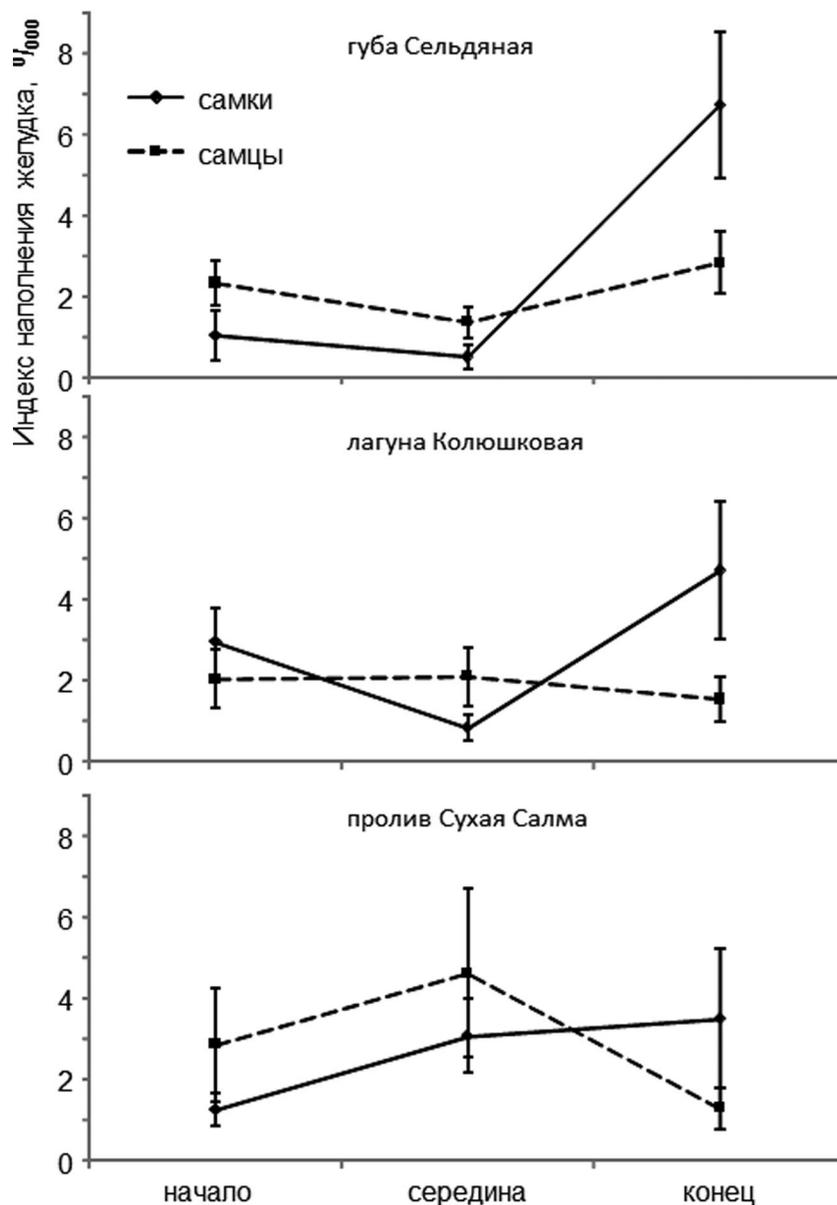


Рис. 5. Динамика индекса наполнения желудка самок и самцов колюшки

Fig. 5. Dynamics of the stomach fullness index of stickleback females and males

ти исключительно своей икрой (больше 85 %), а к концу нереста снизили долю икры до 30 % и включили в рацион ранее практически не отмеченных Amphipoda, Gastropoda и *Podon leuckarti* (Sars, 1862).

В лагуне Колюшковая в начале нерестового периода и у самок и у самцов в пищевом спектре примерно половину составляла собственная икра, а вторая половина спектра у самцов была значительно беднее – только имаго Diptera, тогда как у самок кроме вышеперечисленного значимо присутствовали куколки и личинки Chironomidae, Gastropoda, Polychaeta. К середине нереста значимость икры в питании всех рыб

снизилась до 10–20 %. Самцы более чем наполовину питались имаго Diptera, также были значимы Amphipoda – около 20 %. У самок имаго Diptera практически не было отмечено в питании, его основой были Amphipoda и Harpacticoida (приблизительно по 35 %). К концу нереста самцы примерно поровну (20–30 %) питались икрой и куколками Chironomidae, Amphipoda. Самки же перешли на питание практически одними Chironomidae (больше 85 %).

В проливе Сухая Салма практически весь нерестовый период в питании колюшек почти отсутствовала икра, исключение составили самцы в конце нереста с очень высокой долей

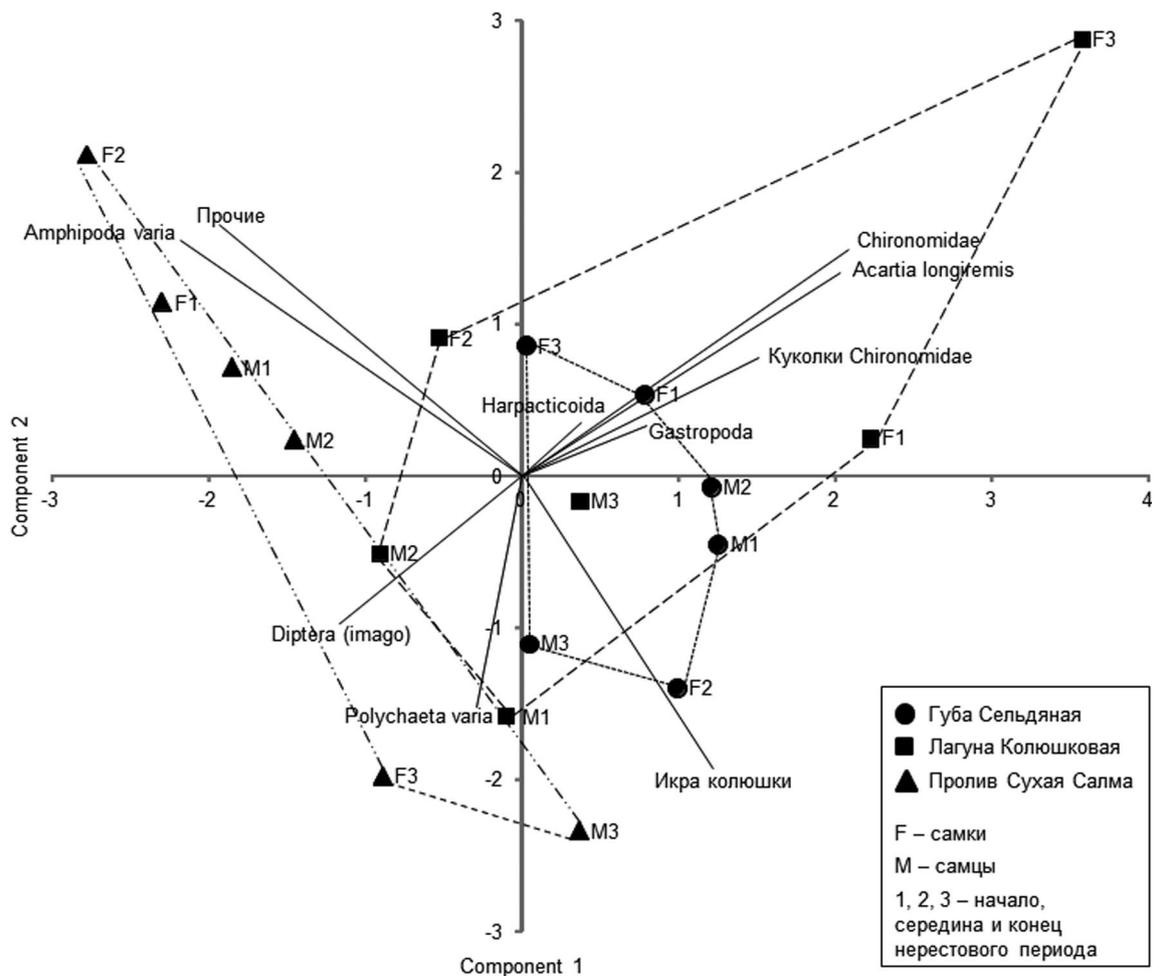


Рис. 6. PCA по долям биомассы объектов питания в желудках колюшек. Плоскость первой и второй компонент

Fig. 6. Share of various food components by weight in the stickleback stomachs along the PC1 and PC2 axes

икры в желудке (больше 60 %). В начале нереста основной питания и самцов и самок были имаго Diptera и Amphipoda. К середине нереста все рыбы питались в основном Amphipoda (более 75 %), второй значимой группой у самцов были Polychaeta. В конце нереста, как отмечено выше, самцы ели много икры, а самки примерно столько же имаго Diptera. Второй значимой группой (больше 30 %) у всех рыб были Polychaeta.

Обсуждение

В Белом море, исходя из численности производителей, легко выделяются биотопы, которые можно назвать хорошими нерестилищами для трехиглой колюшки [Лайус и др., 2013а, б; Ivanova et al., 2016]. Вероятно, основная часть рыб сначала занимает хорошие нерестилища, но так как их емкость ограничена, то в даль-

нейшем колюшки используют и условно плохие нерестилища, представляющие собой типичные прибрежные биотопы и расположенные на большей части побережья. Именно поэтому мы наблюдали максимальную численность колюшек на таких нерестилищах ближе к середине нерестового периода (более подробно об этом см. в работе [Доргам и др., 2018]).

В течение нереста начинают проявляться различия и в интенсивности питания колюшек. В начале нерестового периода таких различий нет, поскольку все рыбы, по-видимому, довольно быстро перемещаются в прибрежной зоне в поисках подходящего места для нереста и различия в нерестовом поведении самцов и самок еще не успели оказать влияние на характер их питания. В середине нерестового периода особенности нерестилищ влияют на интенсивность питания. На условно «плохом» нерестилище пролив Сухая Салма интенсивность

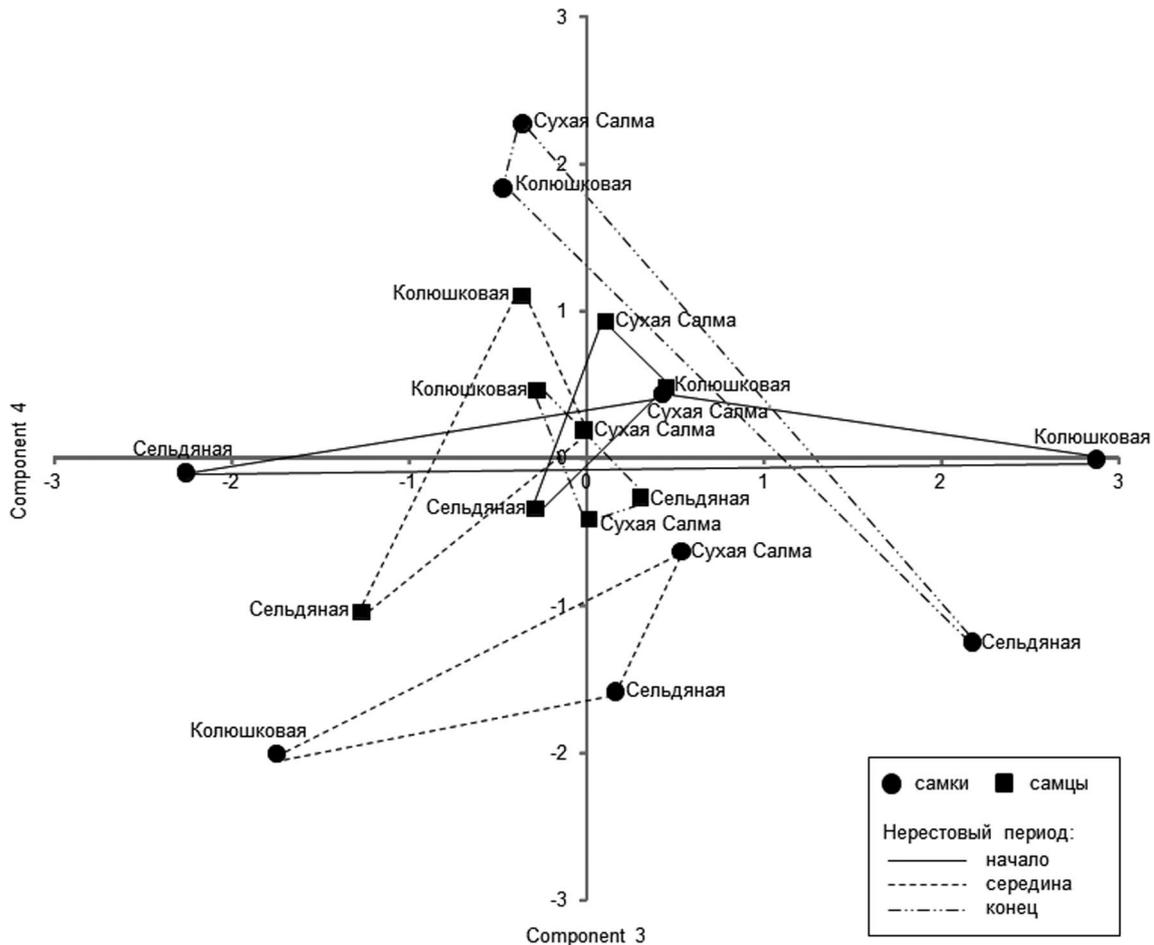


Рис. 7. PCA по долям биомассы объектов питания в желудках колюшек. Плоскость третьей и четвертой компонент

Fig. 7. Share of various food components by weight in the stickleback stomachs along the PC3 and PC4 axes

питания увеличивается. Это может быть связано с тем, что немногочисленные рыбы здесь успевают отнереститься раньше (в «первую волну») и начинают посленерестовый откорм или сюда могут приходить на откорм после нереста самки с более благоприятных нерестилищ, т. к. здесь меньше пищевая конкуренция. В конце нерестового периода на интенсивность питания наиболее сильно начинают влиять различия в нерестовом поведении самок и самцов. Практически все самки отнерестились и начали посленерестовый откорм, тогда как большая часть самцов еще охраняет гнезда или вылупившихся личинок и питается менее интенсивно. В литературе есть сведения, что интенсивность питания колюшек увеличивается с началом нереста [Hynes, 1950]. В нашем исследовании мы не сравнивали питание колюшек до нереста и во время нереста, но в его ходе достоверное увеличение интенсивности питания наблюдается только в конце нерестового пе-

риода, когда отнерестившиеся рыбы начинают откорм.

Анализ литературы показывает, что пищевые спектры колюшек, нерестящихся в прибрежной зоне, значительно отличаются от таковых у колюшек, находящихся в открытых участках моря. В пелагических районах моря, где трехиглая колюшка проводит большую часть своей жизни, она питается преимущественно планктонными организмами Copepoda и Cladocera [Peltonen et al., 2004; Lankov et al., 2010; Jakubavičiūtė et al., 2017b]. Однако в прибрежье основными компонентами питания становятся куколки и личинки Chironomidae и Amphipoda [Костричкина, 1970; Ojaveer et al., 1997; Candolin et al., 2016]. Общая тенденция – переход с планктонного питания на бентосное. Наше исследование питания беломорской колюшки на нерестилищах целиком подтверждает эти данные. Интересно, что в пресноводных водоемах колюшка одновременно питается

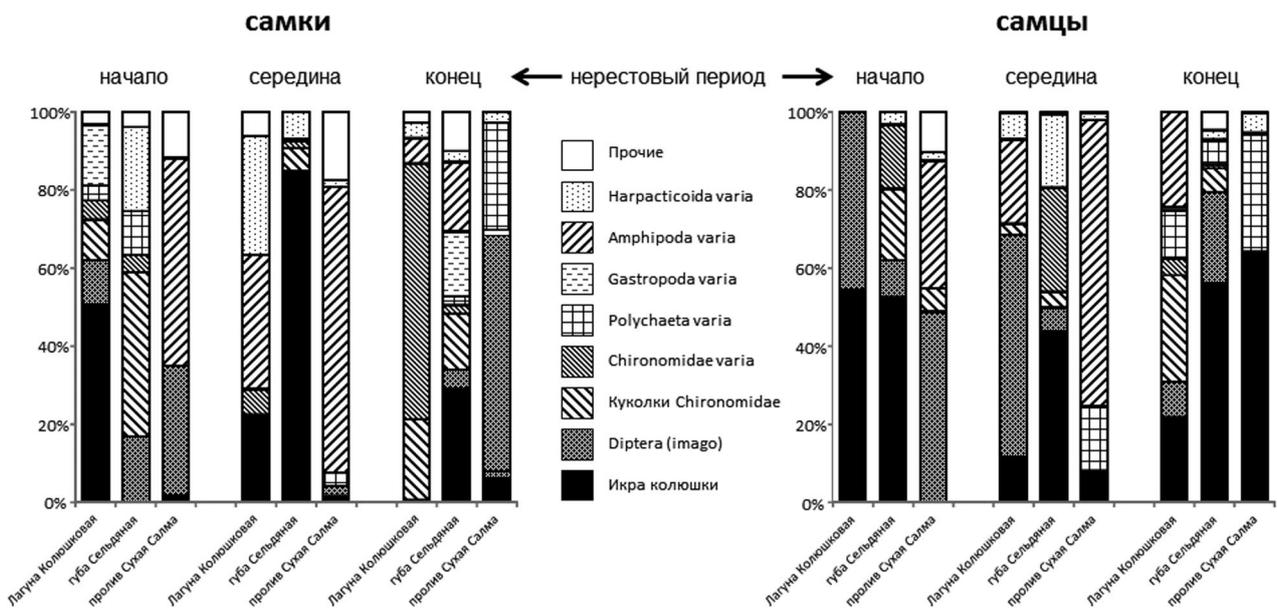


Рис. 8. Спектры питания (доля пищевых компонентов по массе) трехиглых колюшек в течение нерестового периода

Fig. 8. Feeding spectra (proportion of food components by weight) of threespine sticklebacks during the spawning period

как планктоном, так и бентосом [Hynes, 1950; Walkey, 1967; Frande, 1993]. Одновременное питание планктоном и бентосом наблюдается и у молоди колюшки в Белом море [Demchuk et al., 2015].

Спектр питания взрослой колюшки весьма широк: от фито- и зоопланктона до бентоса, в питании присутствуют также воздушные насекомые, икра, личинки и даже мальки рыб, поедает она и собственную икру и молодь [Зюганов, 1991; Решетников, 2002]. В нашем исследовании основными доминирующими видами в желудках взрослых рыб обоих полов были: собственная икра, имаго Diptera, куколки и личинки Chironomidae, Polychaeta и Amphipoda. Подобный набор бентосных кормовых объектов весьма характерен для взрослой колюшки, находящейся на нерестилищах Белого и Балтийского морей [Мухомедияров, 1966; Костричкина, 1970; Golubkov, 2018]. Для морских колюшек (trachurus) на побережье Дании, собранных среди зарослей zostеры, также было отмечено питание Gammaridae, Amphipoda, Isopoda, личинками насекомых, упавшими в воду взрослыми насекомыми [Blegward, 1971]. Однако есть данные, что в некоторых случаях доля планктонных ракообразных в питании колюшки на нерестилищах может быть достаточно высока [Sanchez-Gonzales et al., 2001]. Например, в спектре питания колюшки Финского залива доля планктонных рачков *Eurytemora* sp. составляла около 20 %, правда, остальное при-

ходило на бентосные организмы (Amphipoda и Chironomidae) [Golubkov, 2018].

Очень большую роль в питании и самцов, и самок трехиглой колюшки играет собственная икра (до половины спектра), причем питание икрой начинается с самых первых этапов нереста. Питание колюшки собственной икрой не раз было отмечено в литературе, в том числе и для Белого моря. Абдель-Малек [1963] писал, что в период нереста основным объектом питания колюшки является своя икра (48,23 %). Согласно данным Мухомедиярова [1966] основными компонентами пищи в береговой зоне Кандалакшского залива Белого моря в первую очередь являлись собственная икра, личинки насекомых, молодь рыб, в том числе и собственная, а планктонные рачки (Copepoda и Cladocera) не вносили значимого вклада в питание.

Скорее всего, побудительные мотивы поедания икры у самок и самцов разные. Самки образуют «рейдерские» группы до нескольких десятков и нападают на гнездо, охраняемое самцом, отвлекая его и поедая всю икру [Мухомедияров, 1966; FitzGerald, van Havre, 1987; наши наблюдения]. Самцы, охраняющие кладку, постоянно вентилируют, проверяют икру и выедают умершие, неоплодотворенные и плохо развивающиеся икринки [Мухомедияров, 1966]. Так как икра в кладке представляет собой довольно плотно слипшийся комок (наши наблюдения), то при этом самцы могут

захватывать и соседние здоровые икринки. В любом случае это более выгодно, чем, например, гибель всей кладки от бактериальной или грибковой инфекции, развивающейся в первую очередь на мертвой икре. Также возможен вариант, что самец, который не может далеко отойти от гнезда, в случае долгого недоедания съедает часть кладки, чтобы поддержать силы и вырастить оставшуюся икру [Mehlis et al., 2009]. В пользу последнего говорит и почти вдвое более узкий спектр питания самцов, и его относительное постоянство в течение всего нереста. Их спектр питания меньше зависит от кормовой базы конкретного нерестилища, к тому же у самцов раньше проявляется и дольше прослеживается питание икрой. Эти заключения, несомненно, требуют дальнейшего исследования и проверки. В сравнении с самцами, как уже говорилось, самки ведут гораздо более подвижный образ жизни [Мухомедияров, 1966; Van den Assem, 1967], им значительно легче переключаться на более доступный и энергетически выгодный в данный момент корм. У самок, особенно на хороших нерестилищах, более разнообразный и, главное, более изменчивый спектр питания на протяжении нерестового периода.

Некоторые авторы отмечали, что в Белом море важную роль в питании трехиглой колюшки может играть икра и других рыб, например сельди [Вильсон, 1957; Мухомедияров, 1966]. Надо заметить, что в нашем исследовании мы обнаружили в желудках колюшек только их собственную икру. Возможно, потому, что изучали питание колюшек только на нерестилищах.

В течение нерестового периода у обоих полов в целом отмечается снижение упитанности. Однако доля похудевших особей к концу нереста у самцов увеличивается сильнее, чем у самок. Также у самцов к концу нереста наблюдается более сильная гетерогенность веса рыб сходного размера. Это может означать, что часть самцов, которые не участвовали в нересте, сохранили высокую упитанность.

Что касается сходства в питании самцов и самок, можно отметить, что на условно «плохом» нерестилище – проливе Сухая Салма – питание самцов и самок наиболее сходно. Возможно, это связано с более обширным и однородным биотопом. Отсутствие икры в питании рыб обоих полов подтверждает гипотезу о меньшей привлекательности данного места как нерестилища. Внезапное появление в конце нереста самцов с большой долей икры в желудках может быть связано с усилением миг-

рационной активности колюшек в этот период времени, так как с середины июля в Белом море колюшка начинает постепенно отходить в море [Доброволов, 1962; Мухомедияров, 1966; Bakhvalova et al., 2016]. Таким образом, эти рыбы могли прийти в Сухую Салму с более привлекательных нерестилищ.

Заключение

Исходя из полученных данных, колюшку Белого моря можно считать типичным эврифагом. Она питается бентосом, икрой и молодью рыб, воздушными насекомыми, планктоном и растительными объектами. Летом во время нереста трехиглая колюшка демонстрирует ярко выраженное бентосное питание. Пищевой спектр колюшки сильно зависит от благоприятности прибрежного биотопа как нерестилища. На условно «хороших» нерестилищах первостепенное значение в питании приобретает собственная икра. В течение нерестового периода, по-видимому, в связи с изменением кормовой базы изменяется и пищевой спектр колюшки, а к концу нереста увеличивается интенсивность питания. Эти изменения в большей степени выражены у самок, чем у самцов. Несмотря на широкий спектр питания колюшки и его изменчивость в течение нерестового периода, одновременно в пище рыб доминируют обычно 2–3 компонента, составляющие основу ее текущего рациона.

*Данная работа поддержана грантом СПбГУ по модернизации материально-технической базы фундаментальных научных исследований № 1.40.529.2017 «Трехиглая колюшка как важнейший компонент экосистемы Белого моря»; грантом РФФИ № 18-04-01052 А «Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* как связующее звено между сообществами открытого моря и побережья Белого моря».*

Авторы благодарят администрацию УНБ СПбГУ «Беломорская» за возможность круглогодичной научной работы на Белом море.

Литература

- Абдель-Малек С. А. Питание взрослой трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) в Кандакшском заливе Белого моря // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1963. Т. 3. С. 31–36.
- Балушкина Е. В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука, 1987. 179 с.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: АН СССР, 1949. 1381 с.

Вильсон А. П. Биология и промысел сельди Канда-
лакшского залива. Материалы по комплексному
изучению Белого моря. М.: АН СССР, 1957. С. 90–104.

Гурвич Г. Колюшка (*Gasterosteus aculeatus* L.)
и ее значение в рыбном хозяйстве Белого моря
// Природа. 1938. № 7–8. С. 140–141.

Доброволов И. С. Подробные сведения о раз-
множении и развитии колюшки. Л.: Наука, 1962.

Доргам А. С., Головин П. В., Иванова Т. С., Ива-
нов М. В., Савельев П. Д., Лайус Д. Л. Гетероген-
ность морфологических признаков трехиглой ко-
люшки *Gasterosteus aculeatus* на разных этапах не-
реста // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 4. С. 59–73. doi:
10.17076/them819

Ершов П. Н. Изменения характера питания при-
брежной трески *Gadus morhua marisalbi* в Канда-
лакшском заливе Белого моря в условиях возросшей чис-
ленности трехиглой колюшки *Gasterosteus oculateus*
// Вопросы ихтиологии. 2010а. Т. 50, № 1. С. 88–92.

Ершов П. Н. О многолетних изменениях в соста-
ве пищи европейского керчака *Muchocephalus scor-
pius* (L., 1758) в Кандалакшском заливе Белого моря
// Вестник СПбГУ. 2010б. Т. 3, № 2. С. 55–62.

Зюганов В. В. Семейство колюшковых (*Gastero-
steidae*) мировой фауны // Фауна СССР. Нов. сер.
№ 137. Рыбы. 1991. Т. 5, № 1. 261 с.

Костричкина Е. М. Питание трехиглой колюш-
ки в Рижском заливе // Тр. БалтНИИРХ. 1970. Т. 4.
С. 339–348.

Лайус Д. Л., Шатских Е. В., Иванова Т. С., Ива-
нов М. В. «Волны жизни» трехиглой колюшки в Бе-
лом море // Материалы XIII научного семинара «Чте-
ния памяти К. М. Дерюгина» (СПб, 2 дек. 2011 г.).
СПбГУ, биолого-почвенный факультет, кафедра их-
тиологии и гидробиологии. 2011. С. 64–98.

Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Шатских Е. В., Ива-
нов М. В. «Волны жизни» беломорской колюшки
// Природа. 2013а. Т. 4. С. 43–52.

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

Методическое пособие по изучению питания
и пищевых отношений рыб в естественных условиях
/ Ред. Е. В. Боруцкого. М.: Наука, 1974. 253 с.

Мухомедияров Ф. Б. Трехиглая колюшка Канда-
лакшского залива Белого моря // Вопросы ихтиоло-
гии. 1966. Т. 6, № 3. С. 454–467.

Перцова Н. М. Средние веса и размеры массо-
вых видов зоопланктона Белого моря // Океаноло-
гия. 1967. Т. 7. С. 309–313.

Решетников Ю. С. Атлас пресноводных рыб Рос-
сии. Т. 1. М.: Наука, 2002. 379 с.

Численко Л. Л. Номограммы для определения
веса водных организмов по размерам и форме тела.
М.: Наука, 1968. 105 с.

Almqvist G., Strandmark A. K., Appelberg M. Has
the invasive round goby caused new links in Baltic food
webs? // Environmental Biol. Fishes. 2010. Vol. 89.
P. 79–93. doi: 10.1007/s10641-010-9692-z

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

Bergström U., Olsson J., Casini M., Eriksson B. K.,
Fredriksson R., Wennhage H., Appelberg M. Stickleback
increase in the Baltic Sea – a thorny issue for coastal
predatory fish // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2015. Vol. 163,
Part B. P. 134–142. doi: 10.1016/j.ecss.2015.06.017

Blegward P. On the food of the fish in the Danish
waters within the Skaw // Rer. Danish Biol. Sta. 1971.
Vol. 24. P. 19–72.

Byström P., Bergström U., Hjalten A., Ståhl S.,
Jonsson D. and Olsson J. Declining coastal piscivore
populations in the Baltic Sea: where and when do stick-
lebacks matter? // Ambio. Vol. 24. P. 19–72. 2015. doi:
10.1007/s13280-015-0665-5

Candolin U., Johanson A., Budria A. The Influence
of Stickleback on the Accumulation of Primary Produc-
tion: a Comparison of Field and Experimental Data // Es-
tuaries and Coasts. 2016. Vol. 39, iss. 1. P. 248–257. doi:
10.1007/s12237-015-9984-9

Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Po-
laykova N. V., Mas-Marti E., Lajus D. L. Feeding pat-
terns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gas-
terosteus aculeatus* juveniles at different growth stages
// J. Marine Biol. Association of the UK, 2015. Vol. 95,
no. 8. P. 1635–1643. doi: 10.1017/S0025315415000569

FitzGerald G. J., van Havre N. The adaptive signifi-
cance of cannibalism in sticklebacks (*Gasterosteidae*:
Pisces) // Behav. Ecol. Sociobiol. 1987. Vol. 20, iss. 2.
P. 125–128. doi: 10.1007/BF00572634

Golubkov S. M., Berezina N. A., Gubelit Y. I., Dem-
chuk A. S., Golubkov M. S., Tiunov A. V. A relative con-
tribution of carbon from green tide algae *Cladophora*
glomerata and *Ulva intestinalis* in the coastal food webs
in the Neva Estuary (Baltic Sea) // Mar. Pollution Bull. 2018.
Vol. 126. P. 43–50. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.10.032

Jakubavičiūtė E., Bergström U., Eklöf J. S., Hae-
nel Q., Bourlat S. J. DNA metabarcoding reveals diverse
diet of the three-spined stickleback in a coastal ecosys-
tem // PLoS ONE. 2017a. Vol. 12. P. 1–16. doi: 10.1371/
journal.pone.0186929

Jakubavičiūtė E., Casini M., Ložys L., Olsson J.
Seasonal dynamics in the diet of pelagic fish species
in the southwest Baltic Proper // ICES J. Mar. Sci. 2017b.
Vol. 74, no. 3. P. 750–758. doi: 10.1093/icesjms/fsw224

Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyako-
va N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickle-
back population: spawning habitats, mortality, abun-
dance // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17. P. 301–315.

Frände C., Kjellman J., Leskela A., Hudd R. The
food of three-spined stickleback (*Gasterosteus aculea-
tus*) on a whitefish (*Coregonus lavaretus*) nursery area
in the bay of Bothnia // Aqua Fennica. 1993. Vol. 23,
no. 1. P. 85–87.

Hansson S., Karlsson L., Ikonen E., Christensen O.,
Mitans A., Uzars D., Petersson B., Ragnarsson B. Stom-
ach analyses of Baltic salmon from 1959–1962 and 1994–
1997: possible relations between diet and yolk-sac-fry

mortality (M74) // J. Fish Biol. 2001. Vol. 58, iss. 6. P. 1730–1745. doi: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb02326.x

Hyslop E. J. Stomach contents analysis: a review of methods and their application // J. Fish Biol. 1980. Vol. 17, iss. 4. P. 411–429. doi: 10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x

Hynes H. B. N. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes // J. Animal Ecol. 1950. Vol. 19, no. 1. P. 36–58. doi: 10.2307/1570

Lankov A., Ojaveer H., Simm M., Pöllupüü M., Möllmann C. Feeding ecology of pelagic fish species in the Gulf of Riga (Baltic Sea): The importance of changes in the zooplankton community // J. Fish Biol. 2010. Vol. 77, iss. 10. P. 2268–2284. doi: 10.1111/j.1095-8649.2010.02805.x

Ljunggren L., Sandström A., Bergström U., Mattila J., Lappalainen A., Johansson G., Sundblad G., Casini M., Kaljuste B., Eriksson B. K. Recruitment failure of coastal predatory fish in the Baltic Sea coincident with an offshore ecosystem regime shift // ICES J. Mar. Sci. 2010. Vol. 67, iss. 8. P. 1587–1595. doi: 10.1093/icesjms/fsq109

Mehlis M., Bakker T. C. M., Frommen J. G. Nutritional benefits of filial cannibalism in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // Naturwissenschaften. 2009. Vol. 96, iss. 3. P. 399–403. doi: 10.1007/s00114-008-0485-6

Ojaveer H., Lankov A. Adaptation of eelpout, *Zoarces viviparus* (L.), to spatially changing environment on the coastal slope of the Gulf of Riga (Baltic Sea) // ICES CM. 1997. EE:03.

Ojaveer H., Lankov A., Teder M., Simm M., Klais R. Feeding patterns of dominating small pelagic fish in the Gulf of Riga, Baltic Sea // Hydrobiologia. 2017. Vol. 792, iss. 1. P. 331–344. doi: 10.1007/s10750-016-3071-5

References

Abdel'-Malek S. A. Pitanie vzrosloi trekhigloi kolyushki (*Gasterosteus aculeatus* L.) v Kandalakshskom zalive Belogo morya [Feeding of adult threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) in the Kandalaksha Gulf of the White Sea]. *Nauch. dokl. vysshei shkoly. Biol. nauki* [Sci. Reports of the Higher School. Biol. Sci.]. 1963. Vol. 3. P. 31–36.

Balushkina E. V. Funktsional'noe znachenie lichinok khironomid v kontinental'nykh vodoemakh [The functional significance of chironomids larvae in continental water bodies]. Leningrad: Nauka, 1987. 179 p.

Berg L. S. Ryby presnykh vod SSSR i sopedel'nykh stran [Fish freshwater of the USSR and neighboring countries]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1949. 1381 p.

Chislenko L. L. Nomogrammy dlya opredelenia vesa vodnykh organizmov po razmeram i forme tela [Nomograms for determining the weight of aquatic organisms according to body size and shape]. Moscow: Nauka, 1968. 108 p.

Dobrovolov I. S. Podrobnye svedeniya o razmnozhenii razvitiia kolyushki [Detailed information about stickleback development]. Leningrad: Nauka, 1962.

Peltonen H., Vinni M., Lappalainen A., Ponni J. Spatial feeding patterns of herring (L.), sprat (L.), and the three-spined stickleback (L.) in the Gulf of Finland, Baltic Sea // ICES J. Mar. Sci. 2004. Vol. 61, iss. 6. P. 966–971. doi: 10.1016/j.icesjms.2004.06.008

Rybkina E. V., Demchuk A. S., Lajus D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Galaktionov K. V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17. P. 335–354.

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

Sánchez-González S., Ruiz-Campos G., Contreras-Balderas S. Feeding ecology and habitat of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* microcephalus, in a remnant population of northwestern Baja California, Mexico // Ecology of Freshwater Fish. 2001. Vol. 10, iss. 4. P. 191–197. doi: 10.1034/j.1600-0633.2001.100401.x

Sieben K., Ljunggren L., Bergström U., Eriksson B. K. A meso-predator release of stickleback promotes recruitment of macroalgae in the Baltic Sea // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2011. Vol. 397, iss. 2. P. 79–84. doi: 10.1016/j.jembe.2010.11.020

Van den Assem J. Territory in the Three-Spined Stickleback *Gasterosteus aculeatus* L.: An Experimental Study in Intra-Specific Competition // Behaviour. Supplement. 1967. Vol. 16. P. 1–164.

Walkey M. The ecology of *Neoechinorhynchus rutili* (Müller) // J. Parasitol. 1967. P. 795–804.

Wootton R. J. A Functional Biology of the Sticklebacks. London: Croom Helm, 1984. 265 c.

Поступила в редакцию 21.03.2018

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

Ershov P. N. Izmeneniya kharaktera pitaniya pribrezhnoi treski *Gadus morhua marisalbi* v Kandalakshskom zalive Belogo morya v usloviyakh vozrosshei chislennosti trekhigloi kolyushki *Gasterosteus aculeatus* [Changes in the feeding patterns of the coastal cod *Gadus morhua marisalbi* in the Kandalaksha Gulf of the White Sea in conditions of an increased number of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*]. *Voprosy ikhtiologii* [J. Ichthyology]. 2010a. Vol. 50, no. 1. P. 88–92.

Ershov P. N. O mnogoletnikh izmeneniyakh v sostave pishchi evropeiskogo kerchaka *Myoxocephalus scorpius* (L., 1758) v Kandalakshskom zalive Belogo morya [Long-term changes in the food composition

of the shorthorn sculpin *Myoxocephalus scorpius* (Linnaeus, 1758) of the Kandalaksha Bay of the White Sea]. *Vestnik SPbGU* [Vestnik of St. Petersburg Univ. Biol.]. 2010b. Vol. 3, no. 2. P. 55–62.

Gurvich G. Kolyushka (*Gasterosteus aculeatus* L.) i ee znachenie v rybnom khozyaistve Belogo morya [Stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) and its importance in the fisheries of the White Sea]. *Priroda* [Nature]. 1938. No. 7–8. P. 140–141.

Kostrichkina E. M. Pitaniye trekhigloi kolyushki v Rizhskom zalive [Feeding of threespine stickleback in the Gulf of Riga]. *Tr. BaltNIIRKh* [Proceed. Baltic Res. Inst. of Fishery]. 1970. Vol. 4. P. 339–348.

Laius D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Shatskikh E. V. “Volny zhizni” trekhigloi kolyushki v Belom more [“Waves of life” of the stickleback in the White Sea]. *Mat. XIII nauch. seminara “Chtenya pamyati K. M. Deryugina” (Sankt-Peterburg, 2 dek. 2011 g.). Kaf. ikhtiolog. i gidrobiol. SPbGU* [Proceed. XIII Sci. Seminar “Readings in memory of K. M. Deryugin” (St. Petersburg, Dec. 2, 2011). Dep. of Ichthyology and Hydrobiol. of SPbSU]. St. Petersburg. 2011. P. 64–98.

Laius D. L., Ivanova T. S., Shatskikh E. V., Ivanov M. V. “Volny zhizni” belomorskoi kolyushki [“Waves of Life” of the White Sea stickleback]. *Priroda* [Nature]. 2013a. Vol. 4. P. 43–52.

Laius D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Shatskikh E. V. Skol'ko seichas kolyushki v Belom more? [How many sticklebacks are there in the White Sea now?]. *Probl. izuch., rats. ispolz. i okhrany priro. res. Belogo morya. XIII Mezhd. konf. s elem. shkoly dlya molodykh uch. i asp. Sb. mat. (Petrozavodsk, 2013)* [Iss. of Studying, Rational Use, and Protection of Nat. Res. of the White Sea: Abs. XIII Int. Conf.-School for Young Scientists and Graduate Students. Coll. Papers (Petrozavodsk, 2013)]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2013b. P. 185–188.

Metodicheskoe posobie po izucheniyu pitaniya i pishchevykh otnoshenii ryb v estestvennykh usloviyakh [Guidelines for studying nutrition and food relations of fish in vivo]. Moscow: Nauka, 1974. 253 p.

Mukhomediyaarov F. B. Trekhiglaya kolyushka Kandalakshskogo zaliva Belogo morya [The three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) of the Kandalaksha Gulf in the White Sea]. *Voprosy ikhtiologii* [J. Ichthyology]. 1966. Vol. 3. P. 454–467.

Pertzova N. M. Srednie vesa i razmery massovykh vidov zooplanktona Belogo morya [Average weight and size of mass zooplankton species of the White Sea]. *Okeanologiya* [Oceanology]. 1967. Vol. 7. P. 309–313.

Reshetnikov Yu. S. Atlas presnovodnykh ryb Rossii [Atlas of freshwater fish of Russia]. Vol. 1. Moscow: Nauka, 2002. 379 p.

Vil'son A. P. Biologiya i promysel sel'di Kandalakshskogo zaliva: Materialy po kompleksnomu izucheniyu Belogo morya [Biology and fishing of the herring in the Kandalaksha Gulf: materials on the comprehensive study of the White Sea]. Moscow: AN SSSR, 1957. P. 90–104.

Zyuganov V. V. Semeistvo kolyushkovykh (Gasterosteidae) mirovoi fauny [The Gasterosteidae family in the world fauna]. Leningrad: Nauka, 1991. 261 p.

Almqvist G., Strandmark A. K., Appelberg M. Has the invasive round goby caused new links in Baltic food

webs? *EBFI*. 2010. Vol. 89. P. 79–93. doi: 10.1007/s10641-010-9692-z

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

Bergström U., Olsson J., Casini M., Eriksson B. K., Fredriksson R., Wennhage H., Appelberg M. Stickleback increase in the Baltic Sea – a thorny issue for coastal predatory fish. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2015. Vol. 163, Part B. P. 134–142. doi: 10.1016/j.ecss.2015.06.017

Blegward P. On the food of the fish in the Danish waters within the Skaw. *Rer. Danish Biol. Sta.* 1971. Vol. 24. P. 19–72.

Byström P., Bergström U., Hjalten A., Ståhl S., Jonsson D., Olsson J. Declining coastal piscivore populations in the Baltic Sea: where and when do sticklebacks matter? *Ambio*. 2015. Vol. 24. P. 19–72. doi: 10.1007/s13280-015-0665-5

Candolin U., Johanson A., Budria A. The Influence of Stickleback on the Accumulation of Primary Production: a Comparison of Field and Experimental Data. *Estuaries and Coasts*. 2016. Vol. 39, iss. 1. P. 248–257. doi: 10.1007/s12237-015-9984-9

Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polaykova N. V., Mas-Marti E., Lajus D. L. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. 2015. Vol. 95, no. 8. P. 1635–1643. doi: 10.1017/S0025315415000569

FitzGerald G. J., van Havre N. The adaptive significance of cannibalism in sticklebacks (Gasterosteidae: Pisces). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1987. Vol. 20, iss. 2. P. 125–128. doi: 10.1007/BF00572634

Golubkov S. M., Berezina N. A., Gubelit Y. I., Demchuk A. S., Golubkov M. S., Tiunov A. V. A relative contribution of carbon from green tide algae *Cladophora glomerata* and *Ulva intestinalis* in the coastal food webs in the Neva Estuary (Baltic Sea). *Marine Pollution Bulletin*. 2018. Vol. 126. P. 43–50. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.10.032

Jakubavičiūtė E., Casini M., Ložys L., Olsson J. Seasonal dynamics in the diet of pelagic fish species in the southwest Baltic Proper. *ICES Journal of Marine Science*. 2017a. Vol. 12. P. 1–16. doi: 10.1093/icesjms/fsw224

Jakubavičiūtė E., Bergström U., Eklöf J. S., Hanel Q., Bourlat S. J. DNA metabarcoding reveals diverse diet of the three-spined stickleback in a coastal ecosystem. *PLoS ONE*. 2017b. Vol. 74, no. 3. P. 750–758. doi: 10.1371/journal.pone.0186929

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

Frande C., Kjellman J., Leskela A., Hudd R. The food of three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) on a whitefish (*Coregonus lavaretus*) nursery area in the bay of Bothnia. *Aqua Fennica*. 1993. Vol. 23, no. 1. P. 85–87.

Hansson S., Karlsson L., Ikonen E., Christensen O., Mitans A., Uzars D., Petersson B., Ragnarsson B. Stomach analyses of Baltic salmon from 1959–1962 and 1994–1997: possible relations between diet and yolk-sac-fry mortality (M74). *J. Fish Biol.* 2001. Vol. 58, iss. 6. P. 1730–1745. doi: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb02326.x

Hyslop E. J. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 1980. Vol. 17, iss. 4. P. 411–429. doi: 10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x

Hynes H. B. N. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J. Anim. Ecol.* 1950. Vol. 19, no. 1. P. 36–58. doi: 10.2307/1570

Lankov A., Ojaveer H., Simm M., Pöllupüü M., Möllmann C. Feeding ecology of pelagic fish species in the Gulf of Riga (Baltic Sea): The importance of changes in the zooplankton community. *J. Fish Biol.* 2010. Vol. 77, iss. 10. P. 2268–2284. doi: 10.1111/j.1095-8649.2010.02805.x

Ljunggren L., Sandström A., Bergström U., Mattila J., Lappalainen A., Johansson G., Sundblad G., Casini M., Kaljuste B., Eriksson B. K. Recruitment failure of coastal predatory fish in the Baltic Sea coincident with an offshore ecosystem regime shift. *ICES J. Mar. Sci.* 2010. Vol. 67, iss. 8. P. 1587–1595. doi: 10.1093/icesjms/fsq109

Mehlis M., Bakker T. C. M., Frommen J. G. Nutritional benefits of filial cannibalism in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Naturwissenschaften*. 2009. Vol. 96, iss. 3. P. 399–403. doi: 10.1007/s00114-008-0485-6

Ojaveer H., Lankov A. Adaptation of eelpout, *Zoarces viviparus* (L.), to spatially changing environment on the coastal slope of the Gulf of Riga (Baltic Sea). *ICES CM*. 1997. EE:03.

Ojaveer H., Lankov A., Teder M., Simm M., Klais R. Feeding patterns of dominating small pe-

lagic fish in the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Hydrobiologia*. 2017. Vol. 792, iss. 1. P. 331–344. doi: 10.1007/s10750-016-3071-5

Peltonen H., Vinni M., Lappalainen A., Ponni J. Spatial feeding patterns of herring (L.), sprat (L.), and the three-spined stickleback (L.) in the Gulf of Finland, Baltic Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 2004. Vol. 61, iss. 6. P. 966–971. doi: 10.1016/j.icesjms.2004.06.008

Rybkina E. V., Demchuk A. S., Lajus D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Galaktionov K. V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17. P. 335–354.

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

Sánchez-González S., Ruiz-Campos G., Contreras-Balderas S. Feeding ecology and habitat of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* microcephalus, in a remnant population of northwestern Baja California, Mexico. *Ecology of Freshwater Fish*. 2001. Vol. 10, iss. 4. P. 191–197. doi: 10.1034/j.1600-0633.2001.100401.x

Sieben K., Ljunggren L., Bergström U., Eriksson B. K. A meso-predator release of stickleback promotes recruitment of macroalgae in the Baltic Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2011. Vol. 397, iss. 2. P. 79–84. doi: 10.1016/j.jembe.2010.11.020

Van den Assem J. Territory in the Three-Spined Stickleback *Gasterosteus aculeatus* L.: An Experimental Study in Intra-Specific Competition. *Behaviour. Supplement*. 1967. Vol. 16. P. 1–164.

Walkey M. The ecology of *Neoechinorhynchus rutili* (Müller). *J. Parasitol.* 1967. P. 795–804.

Wootton R. J. A Functional Biology of the Sticklebacks. London: Croom Helm, 1984. 265 p.

Received March 21, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Демчук Анна Сергеевна

лаборант
Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра ихтиологии и гидробиологии
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: anndemch@gmail.com

Иванов Михаил Валерьевич

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

Иванова Татьяна Сослановна

ассистент
Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра ихтиологии и гидробиологии
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: tut2000@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Demchuk, Anna

Saint-Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology
29 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: anndemch@gmail.com

Ivanov, Mikhail

Saint-Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology
29 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: ivmisha@gmail.com

Ivanova, Tatiana

Saint-Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology
29 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: tut2000@gmail.com

Полякова Наталия Владимировна

старший лаборант
Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра ихтиологии и гидробиологии
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: nvpnataly@yandex.ru

Головин Павел Валерьевич

аспирант
Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра ихтиологии и гидробиологии
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: pasha-golovin@yandex.ru

Лайус Дмитрий Людвигович

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

Polyakova, Natalia

Saint-Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology
29 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: nvpnataly@yandex.ru

Golovin, Pavel

Saint-Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology
29 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: pasha-golovin@yandex.ru

Lajus, Dmitry

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

УДК 574.5+597.2/.5

ГЕТЕРОГЕННОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ *GASTEROSTEUS ACULEATUS* НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ НЕРЕСТА

А. С. Доргам^{1,2}, П. В. Головин¹, Т. С. Иванова¹, М. В. Иванов¹,
П. Д. Савельев³, Д. Л. Лайус¹

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра ихтиологии
и гидробиологии, Россия

² Центральная лаборатория по исследованию аквакультуры (CLAR),
Аббасса, Эш-Шаркия, Египет

³ Российский государственный педагогический университет, Санкт-Петербург, Россия

Проведен морфологический анализ с целью изучения распределения и состояния особей трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* на разных этапах нереста. Для этого в 2016 году на трех нерестилищах Керетского архипелага (Белое море) было отловлено 270 особей данного вида. Пробы собирались в начале (28–30 мая), середине (15–17 июня) и в конце (7–9 июля) нереста. С помощью штангенциркуля и по отсканированным изображениям на каждой особи было измерено 9 морфологических признаков, описывающих форму тела: 1) общая длина, 2) стандартная длина, 3) длина головы, 4) длина верхней челюсти, 5) расстояние от рыла до грудных плавников, 6) высота тела, 7) толщина тела, 8) толщина головы, 9) длина хвостового плавника. В анализе использованы отношения значений признаков 3–9 к стандартной длине. С использованием Анализа главных компонент выделены группы признаков, описывающие переднюю часть тела (признаки 3–5), объем тела (признаки 6–8) и длину хвостового плавника (признак 9). Разделение по группам оказалось сходным для обоих полов. Существенные изменения по ходу нереста отмечены для всех групп признаков. В начале нереста пространственная гетерогенность выборок была низкой, что указывает на отсутствие популяционной структурированности во время зимовки. В середине нерестового сезона отмечена максимальная гетерогенность. Самые крупные самцы и самки с крупной передней частью тела были наиболее многочисленными на «хороших» нерестилищах, характеризующихся высокой плотностью зарослей zostеры и колюшки. Видимо, наблюдаемая ситуация обусловлена конкурентным преимуществом крупных самцов в борьбе за ограниченные гнездовые территории. В конце нереста пространственная гетерогенность не была отмечена, так как большинство рыб к этому времени уже покинули нерестилища и конкуренция за места не наблюдалась. У самок выявлена более низкая пространственная гетерогенность, чем у самцов. Однако в отдельных случаях и у самок наблюдались достоверные различия по используемым признакам. Значения признаков, характеризующих объем тела, снизились к окончанию нереста в результате вымета икры самками, а также значительных энергозатрат (в большей степени выраженных у самцов из-за заботы о потомстве). Полученные результаты свидетельствуют о том, что конкуренция за гнездовые участки, икрометание, трата энергетических ресурсов и миграции приводят к сложной и динамичной картине морфологической изменчивости трехиглой колюшки в ходе нереста.

Ключевые слова: морфометрия; колюшка; популяция; изменчивость; нерестовый сезон; условия среды.

**A. S. Dorgham, P. V. Golovin, T. S. Ivanova, M. V. Ivanov, P. D. Save-
liev, D. L. Lajus. MORPHOLOGICAL VARIATION OF THREESPINE STICK-
LEBACK (*GASTEROSTEUS ACULEATUS*) ON DIFFERENT STAGES OF
SPAWNING PERIOD**

This study uses morphometric analysis for better understanding processes occurring during the spawning period in the population of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus*. Totally, 270 specimens were sampled in 2016 in the Keret Archipelago (White Sea) from three spawning grounds of different quality in the beginning (28–30 May), middle (15–17 June) and end (7–9 July) of spawning period. Nine characters describing fish body shape were measured on each specimen using scanned image and caliper: 1) Total Length, 2) Standard Length, 3) Head Length, 4) Maxilla Length, 5) Distance Between Head and Pectoral Fin, 6) Body Depth, 7) Body Thickness, 8) Head Thickness, 9) Caudal Length. For analyses, we used ratio of characters 3–9 to Standard Length. Principal Component Analysis has separated several groups of characters, describing the upper part of the body (Characters 3–5), body volume (Characters 6–8), and Caudal Length (9). Separation of the groups was similar in both sexes. All groups of characters showed notable changes during the spawning period. In the beginning, the spatial heterogeneity of samples was low, meaning that in wintering locations the population is not structured. In the middle of spawning season, the highest heterogeneity was observed. Males characterized by larger upper part of the body and larger size, were numerous in high quality spawning grounds (characterized by high density of sea grass and stickleback). This probably results from a competition between territorial males for higher quality spawning grounds. In the end of spawning period no spatial heterogeneity was observed, probably, because most of stickleback left the spawning grounds and no competition for higher quality spawning grounds took place. Spatial heterogeneity was somewhat lower in females, but also statistically significant in several cases. Group of characters describing body volume, in general, showed the decline during the spawning period, reflecting release of eggs in females and loss of energy associated with spawning (more pronounced in males guarding their progeny). Superimposition of several processes, such as competition for fish for better spawning grounds, release of eggs and loss of energy associated with spawning, and inshore and offshore migrations, results in a dynamic and complicated picture of morphological heterogeneity occurring during the spawning season of the threespine stickleback.

Key words: morphometry; stickleback; population; heterogeneity; spawning; environmental conditions.

Введение

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) является обычной рыбой морских, солоноватых и пресных вод северной части Атлантического и Тихого океанов [Berg, 1949; Wootton, 1976]. Беломорская трехиглая колюшка в больших количествах подходит к берегам из открытых частей моря для нереста, который начинается в конце мая – начале июня. Процессы, происходящие в период нереста колюшки, важны для понимания популяционной динамики этого вида, но информация о них весьма ограничена. В Белом море в настоящее время колюшка имеет очень высокую численность [Ivanova et al., 2016], которая увеличилась, вероятнее всего, в связи с потеплением в этом регионе [Лайус и др., 2013].

Климат может влиять на численность популяций колюшки как напрямую, путем изменения физиологических параметров особей,

так и опосредованно, расширяя экологические ниши обитания или изменяя численность и доступность пищевых организмов [Lefebure et al., 2011]. Поскольку колюшка сейчас является самым многочисленным видом рыб Белого моря [Ivanova et al., 2016], активно потребляет разнообразные пищевые организмы [Demchuk et al., 2015; Демчук и др., 2018], сама играет важную роль в питании массовых хищных рыб [Bakhvalova et al., 2016] и является важным звеном в паразитарных цепях [Rybkina et al., 2016], изучение популяционной биологии трехиглой колюшки в Белом море может не только помочь оценить последствия изменений окружающей среды для этого вида, но лучше понять механизмы влияния климата на всю экосистему.

Одним из подходов популяционного анализа является изучение признаков, описывающих форму тела. Изменчивость формы тела может отражать, с одной стороны, популяционную

структурированность вида, т. е. наличие внутривидовых и внутривидовых группировок, а с другой – изменение особей в течение нерестового сезона, в первую очередь в связи с выметыванием половых продуктов и значительными энергетическими тратами. Трехиглая колюшка проявляет очень высокий уровень фенотипической изменчивости, в том числе и в отношении морфологических признаков [Zanella et al., 2015]. Поэтому данный вид часто используется в качестве модельного при изучении локальных адаптаций [Bell et al., 1993; Hendry et al., 2002; Spence et al., 2013]. Показано также, что самцы и самки колюшки имеют значительные морфологические отличия [Kitano et al., 2007].

Морфометрические методы широко используются для характеристики популяционной структурированности рыб [Dorgham et al., 2012; Chaklader et al., 2015; Siddik et al., 2016]. Они также могут отражать репродуктивный успех, зависящий от эффективности питания, защиты территории, избегания хищников и привлечения противоположного пола.

Цель настоящего исследования – описать пространственные и временные изменения морфологических характеристик трехиглой колюшки в период нереста для лучшего понимания процессов, происходящих в этот период.

Материалы и методы

Выборки

Исследование проведено в 2016 г. в начале (28–30 мая), середине (15–17 июня) и в конце (7–9 июля) нерестового периода. Рыб отлавливали равнокрылым закидным неводом длиной 7,5 м и с ячеей от 5 до 1 мм (в крыльях и кутке соответственно). Площадь тони составляла 120 м², уловистость орудия лова принималась равной 0,6 [Иванова Т. С., Иванов М. В., Лайус Д. Л., неопубликованные данные]. Для сбора проб были выбраны три станции (табл. 1):

- губа Сельдяная, представляющая собой высокопродуктивное нерестилище колюшки с плотными зарослями морской травы zostеры, высокой численностью производителей и впоследствии молоди колюшки [Rybikina et al., 2016];
- лагуна Колюшковая, закрытая илистая лагуна с плотными зарослями нитчатки и пятном из зарослей zostеры в районе пролива, расположенная на расстоянии нескольких километров от губы Сельдяная. Численность производителей колюшки сопоставима с таковой в губе Сельдяная;

- пролив Сухая Салма, местообитание с бедными зарослями zostеры, расположенное около соединения лагуны с морем, где наблюдается более низкая, в сравнении с другими станциями, численность производителей колюшки. Соленость здесь сильно меняется в зависимости от стока реки Кереть и фазы прилива.

Температурный режим местообитаний отличается – это видно при анализе наших многолетних данных, но может слабо проявляться при одновременных измерениях. В летний период средняя температура выше всего в сильно изолированной лагуне, несколько ниже в мелководной губе и еще ниже – в проливе с высокой проточностью.

Всего было собрано 9 проб. Каждая проба состояла из 15 самцов и 15 самок, отобранных случайно. На основании наших наблюдений в районе нереста мы полагаем, что в 2016 г. колюшка подошла на нерестилища около 20 мая.

Морфометрические измерения

После поимки рыб пробы для морфологического анализа замораживались и хранились при температуре –18 °С. Одновременно размораживались и обрабатывались по пять самцов и самок из одной пробы, причем, для того чтобы избежать возможных артефактов, эти подвыборки брались из разных проб в случайном порядке. У рыб была отсканирована левая сторона тела с разрешением 1200 dpi на сканере Epson Perfection Photo 4490. Кроме того, у них определяли несколько признаков толщины тела с помощью электронного штангенциркуля Kendo с точностью 0,03 мм.

Всего на каждом экземпляре колюшки было сделано девять морфометрических промеров в соответствии с несколько модифицированным набором признаков, описанным ранее [Bell, Foster, 1994; Hermida et al., 2005]. Сканированные изображения анализировались с помощью программы ImageJ, и все измерения были переведены в сантиметры.

Измерялись следующие параметры (рис. 1):

- 1) Общая длина тела (TL)
- 2) Стандартная длина тела (SL)
- 3) Длина головы (HL)
- 4) Длина верхней челюсти (ML)
- 5) Расстояние от рыла до грудных плавников (MP)
- 6) Высота тела (BD)
- 7) Толщина тела (BT)
- 8) Толщина головы (HT)
- 9) Длина хвоста (CL).

Таблица 1. Характеристика мест сбора проб трехиглой колюшки в районе Керетского архипелага в 2016 г.

Table 1. Characteristics of sampling locations of threespine stickleback in the Keret Archipelago in 2016

Характеристика Characteristics	Губа Сельдяная Seldianaia Inlet	Лагуна Колюшковая Koliushkovaia Lagoon	Пролив Сухая Салма Sukhaia Salma Strait
Географические координаты Geographical coordinates	66°33'80.66" N, 33°62'25.16" E	66°31'32.62" N, 33°64'59.53" E	66°31'16.96" N, 33°64'73.70" E
Общая характеристика General description	Треугольная губа с широким входом и мелководной вершиной. Максимальная глубина около 3 м Triangular bay with the wide inlet and shallow top. Maximum depth is about 3 m	Площадь поверхности 0,064 км ² . Соединена с морем только в полную воду. Максимальная глубина до 4 м, средняя глубина 1,5 м Surface area is 0,064 km ² . It has the connection with the sea only during high water. Maximum depth is 4 m, the average one is 1,5 m	Типичный для района исследований прибрежный биотоп с уклоном дна 6–8 см/м Coastal biotope with 6–8 cm/m incline typical of the studied area
Амплитуда прилива, м Flow amplitude, m	До 2,5 Up to 2,5	До 0,3 Up to 0,3	До 2,5 Up to 2,5
Поверхностная температура воды в момент взятия пробы, °С Surface temperature of water during sampling, °C	Май – 15 Июнь – 12 Июль – 20 May – 15 June – 12 July – 20	Май – 16 Июнь – 14 Июль – 22 May – 16 June – 14 July – 22	Май – 12 Июнь – 12 Июль – 20 May – 12 June – 12 July – 20
Прогреваемость (относительная) Degree of warmth (relative)	Средняя Average	Высокая High	Слабая Low
Соленость в момент взятия проб, ‰ Salinity during sampling, ‰	Май – 23 Июнь – 24 Июль – 24 May – 23 June – 24 July – 24	Май – 15 Июнь – 20 Июль – 20 May – 15 June – 20 July – 20	Май – 21 Июнь – 19 Июль – 19 May – 21 June – 19 July – 19
Соленостный режим Salinity regime	Распреснение практически отсутствует Almost no freshening	Слабое распреснение (за счет изоляции и атмосферных осадков) Weak freshening due to isolation and atmospheric precipitation	Среднее распреснение (влияние стока р. Кереть) Average freshening (due to the impact of the Keret river flow)
Грунты Ground	Каменистая литораль, илистая сублитораль Stony littoral zone, uliginous sublittoral zone	Илистое дно, в некоторых местах очень топкое Uliginous bottom, very marshy in some places	Каменистая литораль, илисто-песчаная сублитораль Stony littoral zone, uliginous and sandy sublittoral zone
Водная растительность [М. В. Иванов, неопубликованные данные] Water vegetation [Ivanov M. V., unpublished data]	Фукоиды на литорали, очень густая zostера на большей части акватории. Биомасса zostеры до 1 кг сухого вещества на м ² и проективное покрытие до 100 % Fucoids in the littoral zone, very dense Zostera throughout most of the water area Zostera biomass is up to 1 kg of dry matter per m ² and projective cover – up to 100 %	Нитчатые водоросли и в районе пролива – zostера (биомасса до 100 г сухого вещества на м ² и проективное покрытие от 0 до 30 %) Filamentous algae and in the vicinity of the strait – Zostera (the biomass is up to 100 g of dry matter per m ² and projective cover – from 0 to 30 %)	Фукоиды на литорали, глубже – разреженная zostера (1–3 побега на м ² и биомасса до 3 г сухого вещества/м ²) Fucoids in the littoral zone, deeper – thinned out Zostera (1–3 sprouts per m ² and the biomass is up to 3 g of dry matter per m ²)
Зоопланктон [Полякова и др., 2017] Zooplankton [Polyakova et al., 2017]	Сообщество с характерными для поверхности Белого моря формами Community with the forms typical of the White Sea surface	Сильно обедненный видовой состав с преобладанием <i>Acartia longiremis</i> Poor species composition with prevalent <i>Acartia longiremis</i>	Сообщество с характерными для поверхности Белого моря формами Community with the forms typical of the White Sea surface
Численность колюшки (экз./м ²), самцы/самки Stickleback abundance (pcs/m ²), males/females	Май: 31,9/69,5 Июнь: 13,7/32,7 Июль: 4,2/1,6 May: 31,9/69,5 June: 13,7/32,7 July: 4,2/1,6	Май: 27,9/16,5 Июнь: 12,2/36,0 Июль: 0,9/0,4 May: 27,9/16,5 June: 12,2/36,0 July: 0,9/0,4	Май: 1,6/2,7 Июнь: 6,3/9,3 Июль: 3,1/2,4 May: 1,6/2,7 June: 6,3/9,3 July: 3,1/2,4

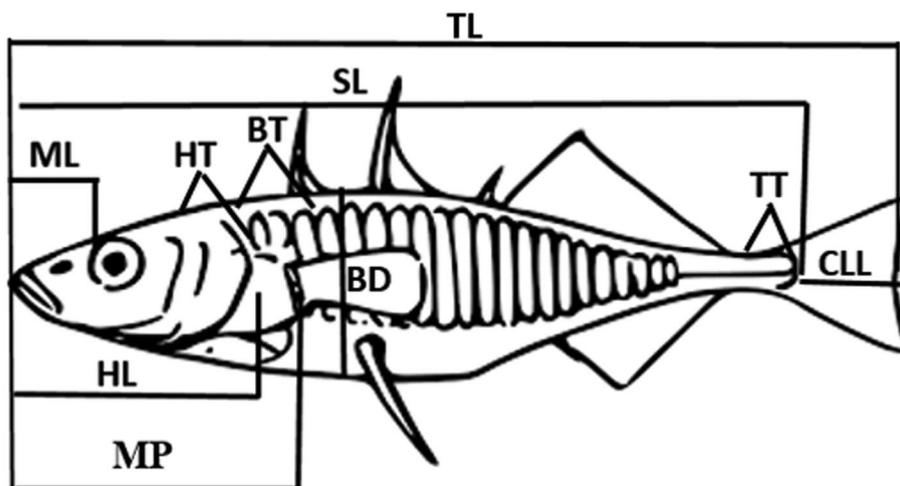


Рис. 1. Морфометрические признаки, использованные на трехиглой колюшке
 Fig. 1. Specific morphological traits used in the study of threespine stickleback

Статистический анализ

Статистический анализ был выполнен с помощью программ Statistica v. 7.0 и SPSS v. 19 [Gray, Kinnear, 2012]. Анализы в основном проводились отдельно для самцов и самок. Для того чтобы снизить индивидуальную изменчивость, мы использовали индексы отношения семи признаков, за исключением общей длины тела, к стандартной длине. Поскольку длина тела особей варьировала незначительно, аллометрический эффект, который мог бы вызвать зависимость значения индекса от размера особи, невелик, и мы им пренебрегали.

В начале анализа был применен Анализ главных компонент (Principal Component Analysis, PCA) для описания корреляционной структуры комплекса данных и для отбора основных главных компонент (PC), определяющих изменчивость морфологических признаков колюшки. В дальнейшем использовалось вращение факторов (varimax normalized rotation, с порогом собственного значения (eigenvalue), равным 0,7) для уточнения состава признаков, имеющих наибольшие нагрузки для той или иной компоненты. После выделения и интерпретации главных компонент их значения (factor scores) в качестве комплексных признаков были взяты для дальнейшего анализа вместо исходных признаков. Двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) выполнен для оценки достоверности (на уровне $p < 0,05$) влияния факторов «место» и «время» на выделенные комплексы признаков. После этого проводились тесты post hoc для выявления пар выборок, для которых различия были достоверны.

Результаты и обсуждение

Динамика численности колюшки на нерестилищах

Общая численность рыб на всем протяжении нерестового периода в разных выборках варьировала от 1,4 экз./м² (Колюшковая, конец нереста) до 101,4 экз./м² (Сельдяная, начало нереста) (табл. 1). В губе Сельдяная и лагуне Колюшковая численность производителей колюшки в начале и середине нерестового периода была существенно выше, чем в проливе Сухая Салма. Видимо, после зимовки рыбы в первую очередь подходят к более привлекательным нерестилищам, а потом перераспределяются в результате конкуренции. Это хорошо видно при сравнении динамики численности рыб в Сельдяной и Сухой Салме в начале и середине нереста. В Сельдяной за это время численность рыб сильно снизилась, а в Сухой Салме – напротив, повысилась. Такие изменения практически отсутствуют в Колюшковой лагуне, к которой, по-видимому, перераспределение рыб очень ограничено в силу ее изолированности. В конце нерестового периода численность сравнилась в связи с отходом большинства рыб с мест нереста в открытые части моря.

В начале и середине нереста на всех станциях преобладали самки, причем это преобладание было выражено сильнее на первых двух нерестилищах (исключением явилась лагуна Колюшковая, где в начале нереста преобладали самцы. По-видимому, из-за того, что лагуна довольно сильно изолирована от моря узким проливом, а самцы приходят на нерестилища

несколько раньше самок, в лагуне наблюдается некоторая задержка типичной для нерестилищ картины появления рыб).

Для колюшек губа Сельдяная и лагуна Колюшковая являются привлекательными с точки зрения нереста биотопами, и их можно считать «хорошими» нерестилищами. Производители занимают их в первую очередь, а численность молоди в этих местах высокая – 20–40 экз./м² [Rybkina et al., 2016]. Однако такие биотопы (мелководные, с густыми зарослями растительности и хорошо закрытые от волнового воздействия) относительно редки и занимают незначительные площади прибрежной зоны в изучаемом районе. Биотопы, в одном из которых были собраны пробы, в проливе Сухая Салма менее привлекательны для нереста (менее прогреваемы, более разреженная растительность, большая открытость). Численность производителей в таких местах меньше, заполняются они позже, а молодь либо немногочисленна (единичные особи на квадратный метр), либо может совсем отсутствовать. Такие нерестилища можно считать «плохими», однако подобные биотопы являются типичными для района исследований и занимают основную площадь прибрежной зоны.

Пространственное распределение колюшки в прибрежной зоне в летний нерестовый период в значительной степени связано с зарослями морской травы *Zostera marina* [Ivanova et al., 2016], предоставляющей благоприятные кормовые условия и укрытия для молоди [Demchuk et al., 2015; Rybkina et al., 2016, 2017] и взрослых рыб [Абдель-Малек, 1963; Демчук и др., 2018]. В то время как самцы относительно слабо питаются на нерестилищах из-за заботы о потомстве, самки колюшки не отличаются территориальным поведением и регулярно компенсируют нерестовые энергозатраты за счет питания [Van den Assem, 1967]. Такие показатели, как частота спариваний, абсолютная плодовитость и вес овоцитов, напрямую зависят от количества доступной для самок пищи [Fletcher, Wootton, 1995] и, соответственно, размеров тела [Wootton, 1973]. Возможно, что при хорошем питании и растянутости нереста самки способны дольше поддерживать свою визуальную привлекательность для самцов [Rowland, 1994]. Поэтому появление самок в первую очередь на «хороших» нерестилищах является вполне ожидаемой ситуацией с точки зрения репродуктивной стратегии пола. В конце нерестового периода на фоне общего снижения плотности рыб в несколько раз везде преобладали самцы. Это связано с тем, что они остаются на нерестилищах охранять икру

и личинок, в то время как основная масса самок покидает места нереста [Kynard, 1978]. Такая динамика численности соответствует нашим более ранним наблюдениям в данном районе [Ivanova et al., 2016].

Таким образом, на разных этапах нереста и на разных по качеству нерестилищах наблюдается разный контингент рыб, которые могут различаться по ряду показателей, в том числе и морфологических. На ранних этапах мы, скорее всего, видим наиболее зрелых рыб, которые подошли к берегам первыми и занимают наиболее привлекательные места для нереста, это в первую очередь относится к губе Сельдяная. В середине нерестового периода в прибрежной зоне находится максимальное число производителей, и, следовательно, повышается конкуренция за нерестилища. В этот период наиболее вероятна смена состава рыб в конкретных местах – часть особей могли подойти позже, часть из рано пришедших могли быть съедены хищниками, также возможны перемещения рыб вдоль берега с целью поиска более подходящих мест для нереста. В частности, при слишком высокой плотности колюшки на «хороших» нерестилищах, таких как губа Сельдяная, рыбам приходится их покидать в связи с ограниченностью нерестовых площадей. Именно с этим может быть связано снижение числа особей в губе Сельдяная в середине нереста по сравнению с его началом. В конце нерестового периода основная масса производителей уходит из прибрежья. В этот момент на нерестилищах мы наблюдаем тех рыб, которые задержались по разным причинам: позже пришли, дольше искали место и отнерестились позже, вообще не отнерестились и т. п. Вряд ли в этот период имеет место серьезная конкуренция за нерестовые площади.

Морфологическая гетерогенность рыб на протяжении нерестового периода

Анализ структуры изменчивости признаков с помощью Анализа главных компонент

Отдельно для самцов и самок был проведен анализ изменчивости признаков Методом главных компонент. Общая структура признаков у обоих полов оказалась очень сходной, но не идентичной. У самцов было выделено три компоненты, объясняющие в сумме 75 % общей изменчивости всего комплекса признаков, а у самок – четыре компоненты с 83 % от общей изменчивости (табл. 2).

Первая главная компонента у самцов и самок оказалась одинакова по составу призна-

Таблица 2. Результаты Анализа главных компонент для семи морфологических индексов колюшки (см. рис. 1 и текст) отдельно для самцов и самок

Table 2. Results of the Principle Component Analysis for seven morphological indices (see fig. 1 and the text), calculated separately for males and females

Признак Index	Самцы Males			Самки Females			
	PC 1	PC 2	PC 3	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4
ML	<u>0,88</u>	-0,07	0,15	<u>0,68</u>	0,23	-0,47	-0,27
HL	<u>0,91</u>	0,05	-0,02	<u>0,85</u>	0,21	0,06	0,12
PP	<u>0,83</u>	0,07	-0,11	<u>0,83</u>	-0,15	0,18	0,18
BT	0,23	<u>0,74</u>	0,23	0,14	<u>0,81</u>	0,36	0,04
BD	0,18	<u>0,58</u>	0,48	0,01	<u>0,89</u>	-0,04	0,15
HT	-0,31	<u>0,83</u>	-0,07	0,10	0,21	<u>0,90</u>	-0,06
TTL	-0,08	0,13	<u>0,93</u>	0,14	0,17	-0,03	<u>0,94</u>
Доля объясненной дисперсии, % Portion of explained dispersion, %	35,3	22,9	16,9	27,4	23,5	17,2	14,8

Примечание. Подчеркнуты нагрузки, превышающие значения 0,5.

Note. Loading values > 0,5 are underlined.

ков. PC1 и у самцов (35 %), и у самок (27 %) имеет максимальные нагрузки у признаков, относящихся к размерам передней части тела: размер рта (ML), высота головы (HL) и расстояние от рыла до грудного плавника (MP). Мы полагаем, что эти признаки не должны меняться в течение нереста.

PC2 у самцов объясняет 23 % изменчивости и имеет максимальные нагрузки у признаков «объема тела» рыбы: толщина и высота тела (BT, BD) и толщина головы (HT). У самок признаки, характеризующие «объем тела», распались на две компоненты: в PC2 входят толщина и высота тела (BT, BD), тогда как толщина головы (HT), в отличие от ситуации у самцов, выделилась в отдельную компоненту PC3. В сумме обе компоненты «объема тела» у самок объясняют больший процент общей изменчивости (41 %), чем у самцов. Признаки, входящие в эти компоненты, очевидно, могут меняться в течение нереста как у самцов, так и у самок в связи с выметыванием половых продуктов и энергетическими тратами, т. е. можно ожидать, что у рыб с течением нереста будет снижаться масса тела.

Последняя выделенная компонента PC3 у самцов и PC4 у самок практически совпадает с признаком «длина хвостового плавника» (CL) и составляет довольно значительную часть изменчивости – 17 и 15 % соответственно. Этот признак показывает довольно низкие корреляции с другими. Его изменчивость не должна меняться в ходе нереста, а скорее будет указывать на индивидуальные особенности рыб.

На рис. 2 показаны центроиды всех выборок в пространстве первой и второй главных

компонент. И у самцов, и у самок разброс точек, относящихся к концу нерестового периода, наименьший в начале и конце нереста. У самцов большие значения PC1 (размер передней части тела) наблюдаются на «хороших» нерестилищах в начале нереста, тогда как меньшие значения – в конце нереста. У самок закономерность проявляется в основном по PC2 – положительные значения «объема тела» имеют самки в начале нереста, а отрицательные – в конце, отражая выметывание икры.

Изменение морфологических признаков в течение нереста

Самцы

PC1 показывала достоверные изменения с течением нереста на всех трех станциях, хотя их характер был разным (здесь и далее отмечаются только различия, статистически достоверные на уровне 95 %, если нет специальных комментариев) (рис. 3). В начале нереста рыбы с более крупной передней частью тела были отмечены в Сельдяной и Колюшковой. В середине нереста у рыб из Сельдяной передняя часть тела оказалась меньше, чем в двух других выборках. В конце нереста гетерогенности выборок не отмечается. В целом по ходу нереста наблюдается некоторое снижение значения признака. Наиболее вероятной причиной наблюдаемой картины является перераспределение рыб на нерестилищах, хотя выявить точные причины такого перераспределения пока не удается.

Колюшка характеризуется значительной фенотипической пластичностью по признакам

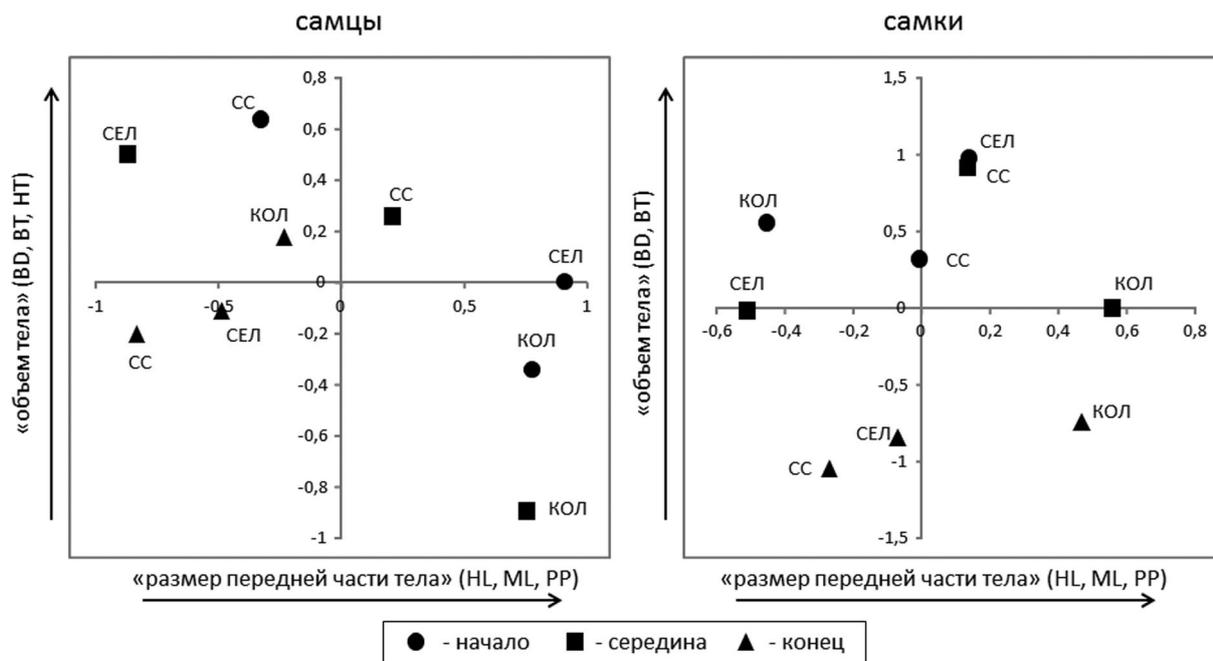


Рис. 2. Расположение центроидов изученных выборок в пространстве первой (ось абсцисс) и второй (ось ординат) главных компонент (кружки – начало, квадратики – середина, треугольники – конец нерестового периода). СЕЛ – губа Сельдяная, КОЛ – лагуна Колюшковая, СС – пролив Сухая Салма

Fig. 2. Location of centroids in 2-dimensional space of the first (PC1, x axis) and second (PC2, y axis) principle components (the round-shaped markers show the beginning, square-shaped markers – the peak, triangle-shaped markers – the end of spawning). СЕЛ – Seldianaia Inlet, КОЛ – Koliushkovaia Lagoon, СС – Sukhaia Salma Strait

передней части тела, таким как длина головы и рта. Считается, что эта пластичность была выработана в процессе эволюции в ходе конкуренции за меняющуюся кормовую базу [Day et al., 1994]. Можно предположить, что конкурентное преимущество имеют самцы с крупными головами и ртами, которые способны питаться более эффективно. Кроме того, такие особи могут быть более приспособленными к быстрому освоению гнездовой территории за счет высокой эффективности сбора материала для гнезд [Kitano et al., 2007]. Крупные челюсти и высокая способность к выдвиганию рта отмечена и для особей лимнической популяции озера Пакстон, Канада [Bolnick, Doebeli, 2003]. В то же время остается неясным адаптивное значение большого рта на стадии заботы о потомстве, во время которой значительно более важной характеристикой является сила укуса, возрастающая у рыб со слабо раскрывающимся, небольшим ртом [McGee, Wainwright, 2013].

PC2 показывает более низкую гетерогенность между выборками (рис. 3). При сравнении разных станций как в начале, так и в конце нереста достоверных попарных отличий не обнаружено, при этом различия имеются в середине нереста. Выраженной динамики PC2 не наблюдается, хотя можно было бы ожидать

снижения значения фактора со временем, поскольку такое снижение отмечено для упитанности [Демчук и др., 2018]. В исследованиях Дюфресне и соавт. [Dufresne et al., 1990] было показано, что молодые и взрослые самцы колюшки теряют к концу нереста примерно одинаковую долю от исходной массы тела. В нашем исследовании зависимости потери массы от размера самца не наблюдалось, по-видимому, из-за высокой межиндивидуальной гетерогенности.

PC3 не показывает различий между выборками в начале нереста, но в середине нереста хвостовая пластинка оказывается несколько короче в выборке из Сельдяной, чем в остальных двух выборках. Как и в случае с PC1, наиболее вероятной причиной этого является перераспределение рыб на нерестилищах.

Средняя стандартная длина тела самцов по всем выборкам составляла 5,71 см (рис. 3). Она была выше у рыб с «хороших» нерестилищ. В Сельдяной средняя длина составляла 5,75 см, в Колюшковой – 5,76 см, а в Сухой Салме – 5,63 см. При этом отличие объединенной выборки самцов с «хороших» нерестилищ от выборки из Сухой Салмы было достоверным (t-test, $p < 0,05$). В начале нереста самцы из Сухой Салмы со средней длиной 5,53 см

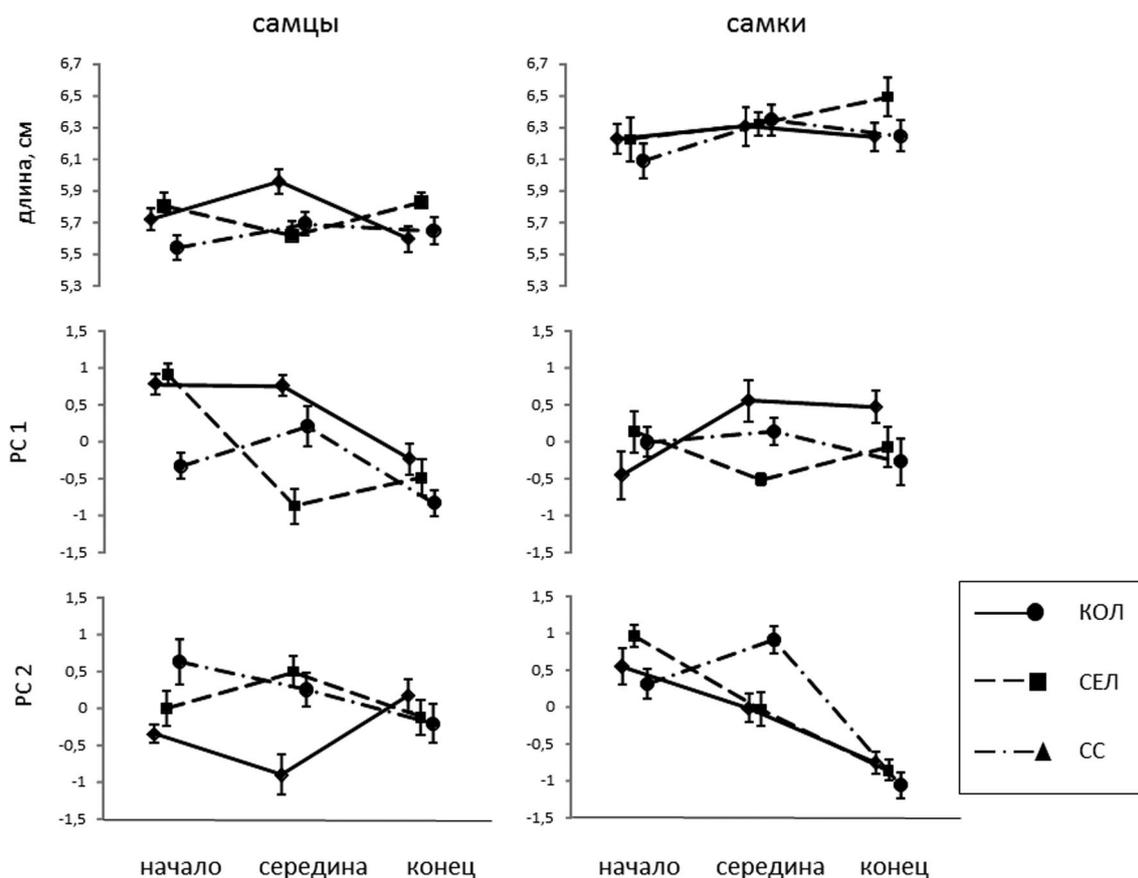


Рис. 3. Изменение стандартной длины, PC1 и PC2 трехиглой колюшки Керетского архипелага в течение нереста. Пунктирная линия – губа Сельдяная (СЕЛ), сплошная – лагуна Колюшковая (КОЛ), сложная пунктирная – пролив Сухая Салма (СС)

Fig. 3. Variation in the standard length (SL), PC1 and PC2 values of threespine stickleback in the Keret Archipelago during the spawning period. The dotted line shows Seldianaia Inlet, solid line – Koliushkovaia Lagoon, complex dotted line – Sukhaia Salma Strait

были достоверно мельче рыб из Сельдяной – 5,80 см. Выборка из Колюшковой в середине нереста, где рыбы имели стандартную длину тела 5,96 см, состояла из более крупных рыб, чем рыбы из того же места в начале и конце нереста, а также по сравнению с рыбами из Сухой Салмы во все периоды. Это может быть связано с тем, что более крупные самцы оказывались конкурентоспособнее и с большей вероятностью занимали самые качественные нерестилища, т. е. нерестилища с более густыми зарослями макрофитов.

Некоторые литературные экспериментальные и натурные исследования подтверждают положительную связь размеров тела самцов и качества гнездовых территорий, хотя какие именно свойства нерестилищ являются показателем их высокого качества, не вполне понятно. Как один из привлекающих самцов факторов авторами указывается большой размер гнездовой территории и высокая степень ее открытости, способствующие увеличению веро-

ятности встреч с самками. Однако эмпирические данные показали, что усложнение структуры местообитания, т. е. снижение степени ее открытости, не влияло на размер территории самцов и частоту встречаемости самок [Candolin, Voigt, 2001]. Более крупные самцы обычно имеют преимущество как при прямой конкуренции за территорию, так и при ухаживании за самками [Bakker, Milinski, 1991]. Причины выбора таких самцов в пользу гнездования на открытых участках, связанного с более высокой доступностью для хищников, в работе Кэндоллин и соавторов остаются неясными [Moodie, 1972]. В качестве объяснения выдвигалось предположение о том, что основным фактором, определяющим поведение самцов, является не размер тела, а возраст: чем меньше остается возможностей для успешного спаривания самцов старших возрастов, тем смелее они ведут себя. Как и в нашем исследовании, более крупные самцы показывали здесь более высокую конкурентоспособность, хотя, в отличие

от нашего исследования, конкурировали они за более открытые нерестилища.

С другой стороны, имеются и данные о том, что самцы с нерестилищ с более густыми зарослями макрофитов могут иметь репродуктивное преимущество перед конкурентами с более открытых местообитаний. Они вступают в фазу спаривания раньше [Sargent, Gebler, 1980], а в их гнездах больше икринок [Moodie, 1972; Kynard, 1978; Sargent, Gebler, 1980]. Для самок расположение гнезд среди густых зарослей является предпочтительным с точки зрения безопасности для потомства [Sargent, 1982], особенно в условиях меняющегося уровня воды [Poulin, FitzGerald, 1989]. Согласно нашим данным, численность молоди в густых зарослях зостеры выше, чем в других биотопах, что может говорить об их более низкой смертности [Rybkina et al., 2017], и, таким образом, эти данные подтверждают мнение о более высоком качестве таких биотопов как местообитаний для размножения колюшки. Поэтому мы полагаем, что объяснение наших результатов тем, что более крупные самцы вытесняют более мелких с нерестилищ с более густыми зарослями зостеры, выглядит достаточно правдоподобным.

Более высокая гетерогенность самцов по размеру в середине нереста может быть вызвана тем, что именно в этот период их конкурентоспособность, которая, скорее всего, связана с размером, является наиболее значимой в силу разгара нереста [Candolin, Voigt, 2001]. В начале нереста только что подошедшие на нерест рыбы еще не успели распределиться в зависимости от своей конкурентоспособности. В середине нереста крупные самцы могут оттеснять с качественных нерестилищ более мелких как за счет прямой конкуренции за свободные участки, так и путем разорения и захвата их гнезд [De Fraipont et al., 1993]. В конце нереста конкурентоспособность уже может терять свое значение из-за снижения числа рыб, оставшихся на нерестилищах.

Самки

PC1 не показывает межвыборочной гетерогенности ни в начале, ни в конце нереста, но в середине нереста значения данной PC для выборки из Сельдяной ниже, чем для выборки из Колюшковой (рис. 3). Для последней выборки отмечено достоверное изменение данной PC по ходу нереста.

PC2 в начале нереста наиболее высока в Сельдяной, достоверно превышая значения в Сухой Салме (рис. 3). Выборка из Колюшковой расположена посередине между этими

выборками. В середине нереста значение PC2 в Сухой Салме возрастает и даже несколько превышает значения, характерные для «хороших» нерестилищ. К концу нереста значения данной PC ожидаемо снижаются и не отличаются для разных станций. Поскольку данная PC, будучи отражением степени готовности самок к нересту, хорошо поддается интерпретации, можно попытаться объяснить ее изменения в пространстве в течение нереста. Мы полагаем, что на «хорошие» нерестилища сразу после зимовки подходят более подготовленные самки, в то время как на «плохое» – менее подготовленные особи. Снижение PC2 на «хороших» нерестилищах происходит вследствие выметывания икры, приводящего к снижению как толщины, так и высоты тела, а повышение значения PC на «плохом» нерестилище может происходить за счет созревания уже подошедших туда ранее самок или за счет подхода новых самок из открытого моря, учитывая, что численность самок возросла в этом месте за первую половину июня с 2,7 до 9,3 экз./м², т. е. более чем в три раза. Возможно и сочетание этих процессов. К концу нереста гетерогенность по этой PC снижается во всех случаях, т. к. все самки, или подавляющее их большинство, отнерестились.

PC3 (сводящаяся к толщине головы) в начале и конце нереста не различается между выборками. В середине нереста наблюдаются парные различия между всеми выборками.

PC4 (длина хвостовой лопасти) показывает другие паттерны изменчивости. Это единственный случай, когда различия между выборками обнаружены в конце нереста. Выборки отличались также в середине нереста, но не в начале.

У самок наблюдается отсутствие пространственной гетерогенности стандартной длины рыб, так же как и отсутствие динамики этого признака (рис. 3). Очевидно, это объясняется тем, что самки не связаны с охраной потомства и, соответственно, не конкурируют за гнездовые территории. Самки несколько крупнее самцов и имеют среднюю длину 6,28 см. Более крупные размеры самок по сравнению с самцами отмечаются и в других работах по колюшке из разных частей ареала [Reimchen et al., 1985; Kitano et al., 2007]. При этом имеется статистически недостоверная тенденция к увеличению средней длины тела с течением нереста (с 6,18 см в начале нереста до 6,33 см в конце).

Изменение уровня морфологической гетерогенности в течение нереста

Для того чтобы оценить уровень гетерогенности выборок в разные периоды нереста, мы

Таблица 3. Число статистически достоверных ($p < 0,05$) различий при попарных сравнениях по каждому PC для обоих полов (общее число попарных сравнений в каждом случае – 3)

Table 3. Number of significant ($p < 0,05$) differences in paired comparisons for each PC, calculated separately for males and females (the total number of paired comparisons in each case is 3)

Главная компонента и пол рыб Principle component and sex of fish	Начало Beginning	Середина Middle	Конец End
PC1 (самцы, males)	2	2	0
PC2 (самцы, males)	1	2	0
PC3 (самцы, males)	0	3	0
PC1 (самки, females)	0	1	0
PC2 (самки, females)	1	2	0
PC3 (самки, females)	0	3	0
PC4 (самки, females)	0	1	1
Всего Total	4	14	1

произвели подсчет числа статистически достоверных попарных различий между выборками, результаты которого оказались довольно показательными. В начале нереста различия отмечены в 4 случаях из 21 возможного (19 %), в середине число достоверных различий было максимально – 14 случаев (67 %), а в конце – всего в одном (5 %) (табл. 3). У самцов достоверные отличия отмечены несколько чаще, чем у самок – в 37 % случаев против 25 % случаев у самок.

Такая картина может объясняться примерно так же, как и паттерны изменчивости длины тела у самцов (см. выше). В начале нереста колюшки подходят на нерестилища достаточно однородной массой, и 28–30 мая мы наблюдаем лишь первые признаки внутривидовой структурированности, связанной с распределением рыб по нерестилищам в зависимости от времени их подхода (и для самцов, и для самок) и от конкурентоспособности рыб при выборе территории для гнездостроения (значимо для самцов). Нам удалось наблюдать эту гетерогенность, скорее всего, в связи с тем, что в 2016 г. первые пробы были собраны не в самом начале нерестового подхода, а примерно через неделю или даже больше после появления колюшки у берегов. Суть преднерестового подготовительного периода заключается в том, чтобы привести в оптимальное соответствие имеющуюся популяционную гетерогенность рыбы, подошедшей на нерест, с имеющейся гетерогенностью нерестилищ. Более конкурентоспособные особи занимают более качественные нерестилища, что в конечном итоге позволяет им произвести более многочисленное потомство.

В разгар нереста, в середине июня, мы закономерно наблюдаем максимальную пространственную гетерогенность колюшки, отражаю-

щую гетерогенность конкурентоспособности рыб, проявляющуюся в этот период наиболее рельефно. В конце нереста пространственная гетерогенность практически исчезает в связи с тем, что большинство особей уже отнерестились, нерестилища освободились и конкуренции за них не происходит. Немногие еще нерестящиеся особи могут выбирать нерестилища независимо от своих морфологических особенностей. Интересно, что, хотя эти объяснения в основном относятся к самцам, конкурирующим за территории, пространственная гетерогенность морфологических характеристик выражена и у самок, хотя и в несколько меньшей степени, чем у самцов. Очевидно, что у самок также имеются механизмы, вызывающие их внутривидовую гетерогенность и связанную с ней конкуренцию, о которых мы знаем гораздо меньше, чем о таковых у самцов.

Одновременно с этим процессом протекает и другой, связанный с закономерными изменениями во время нереста, – снижение объема тела из-за выметывания половых продуктов (в первую очередь у самок) и снижение упитанности, что характерно в большей степени для самцов [Демчук и др., 2018]. Кроме того, имеет место и отход отнерестившихся рыб в открытые части моря, а также, возможно, и подход особей, созревающих позднее, чем основная масса. Сочетание всех этих процессов создает достаточно сложную картину, фрагменты которой мы наблюдаем в настоящей работе.

Заключение

Изучение изменчивости морфологических признаков колюшки позволяет получить важную информацию об особенностях ее биологии, давая возможность лучше понять вопросы, связанные с приспособленностью особей, ес-

тественным отбором, а также влиянием внешних условий. Наблюдаемая в данной работе пространственная гетерогенность колюшки в ходе нереста свидетельствует об исключительной важности процессов, происходящих на репродуктивном этапе жизни, а также о некоторых закономерностях, обусловленных физиологическими особенностями и эволюционными стратегиями разных полов. Дальнейшее изучение внутривидовой гетерогенности позволит лучше понять роль трехиглой колюшки в экосистеме Белого моря, где она играет важную роль благодаря высокой численности и обширным трофическим связям, и прогнозировать долговременную динамику ее численности.

Работа поддержана грантом РФФИ № 18-34-00914 мол-а «Соотношение полов у трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) Белого моря при адаптации к изменениям окружающей среды».

Авторы благодарят администрацию УНБ СПбГУ «Беломорская» за возможность круглогодичной научной работы на Белом море.

Литература

Абдель-Малек С. А. Питание взрослой трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) в Кандакшском заливе Белого моря // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1963. Т. 3. С. 31–36.

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

Лайус Д. Л., Иванов М. В., Иванова Т. С., Шатских Е. В. «Волны жизни» беломорской колюшки // Природа. 2013. Т. 4. С. 43–52.

Andersson M. B. Sexual Selection // Princeton University Press, Princeton, NJ. 1994.

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

Bakker T. C. M., Milinski M. Sequential female choice and the previous male effect in sticklebacks // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1991. Vol. 29(3). P. 205–210.

Bell M. A., Orti G., Walker J. A., Koenings J. P. Evolution of pelvic reduction in threespine stickleback fish: a test of competing hypotheses // Evolution. 1993. Vol. 47. P. 906–914. doi:10.1111/j.1558-5646.1993.tb01243.x

Bell M. A., Foster S. A. The evolutionary biology of the three-spined stickleback. Oxford: Oxford Sci. Publ., 1994.

Berg L. S. The Freshwater Fishes of the U. S. S. R. and Adjacent Countries. M.: Academy of Sciences, 1949. Vol. 2.

Bolnick D. I., Doebeli M. Sexual dimorphism and adaptive speciation: two sides of the same ecological coin // Evolution. 2003. Vol. 57(11). P. 2433–2449. doi: 10.1554/02-595

Candolin U., Voigt H.-R. Correlation between male size and territory quality: consequence of male competition or predation risk? // Oikos. 2001. Vol. 95. P. 225–230.

Chaklader M. R., Siddik M. A. B., Nahar A. Taxonomic diversity of paradise threadfin *Polynemus paradiseus* (Linnaeus, 1758) inhabiting southern coastal rivers in Bangladesh // Sains Malays. 2015. Vol. 44(9). P. 1241–1248.

Day T., Pritchard J., Schluter D. A comparison of two sticklebacks // Evolution. 1994. Vol. 48(5). P. 1723–1734. doi: 10.1111/j.1558-5646.1994.tb02208.x

De Fraipont M., FitzGerald G. J., Guderley H. Age-related differences in reproductive tactics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Animal Behaviour. 1993. Vol. 46. P. 961–968.

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

Dorgham A. S. A., Hassanien H. A., Kamel E. A., Salem M. A. Genetic and phenotypic differentiation of Nile tilapia revealed by molecular markers // Agriculture faculty, Cairo University. 2012. 153 p.

Dufresne F., FitzGerald G. J., Lachance S. Age and size-related differences in reproductive success and reproductive costs in threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // Behavioral Ecology. 1990. Vol. 1(2). P. 140–147.

Fletcher D. A., Wootton R. J. A hierarchical response to differences in ration size in the reproductive performance of female three-spined sticklebacks // Journal of Fish Biology. 1995. Vol. 46(4). P. 657–668. doi: 10.1111/j.1095-8649.1995.tb01102.x

Gray C. D., Kinnear P. R. BM SPSS 19 statistics made simple. NY, 2012.

Hendry A. P., Taylor E. B., McPhail J. D. Adaptive divergence and the balance between selection and gene flow: lake and stream stickleback in the Misty system // Evolution. 2002. Vol. 56. P. 1199–1216. doi: 10.1554/0014-3820(2002)056[1199:ADATBB]2.0.CO;2

Hermida M., Fernández J. C., Amaro R., San Miguel E. Morphometric and meristic variation in the Galician threespine stickleback populations, northwest Spain // Environmental Biology of Fishes. 2005. Vol. 73. P. 189–200.

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

Kitano J., Mori S., Peichel C. L. Sexual dimorphism in the external morphology of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // Copeia. 2007. P. 336–349.

Kynard B. E. Breeding behavior of a lacustrine population of threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) // Behaviour. 1978. Vol. 67. P. 178–200.

Lefebure R., Larsson S., Byström P. A temperature-dependent growth model for the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* // J. Fish Biol. 2011. Vol. 79(7). P. 1815–1827. doi: 10.1111/j.1095-8649.2011.03121.x

McGee M. D., Wainwright P. C. Sexual dimorphism in the feeding mechanism of threespine stickleback // J. Exp. Biol. 2013. Vol. 216. P. 835–840. doi: 10.1242/jeb.074948

Moodie G. E. E. Morphology, life-history, and ecology of an unusual stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in Queen-Islands, Canada // Can. J. Zool. 1972. Vol. 50. P. 721–732. doi: 10.1139/z72-099

Poulin R., FitzGerald G. J. Early life histories of three sympatric sticklebacks in a salt-marsh // J. Fish Biol. 1989. Vol. 34(2). P. 207–221. doi: 10.1111/j.1095-8649.1989.tb03303.x

Reimchen T. E., Stinson E. M., Nelson J. S. Multivariate differentiation of parapatric and allopatric populations of threespine stickleback in the Sangan River watershed, Queen Charlotte Islands // Can. J. Zool. 1985. Vol. 63(12). P. 2944–2951.

Rowland W. J. Proximate determinants of stickleback behaviour: an evolutionary perspective // The Evolutionary Biology of the Threespine Stickleback (Bell M. A. & Foster S. A., eds.). Oxford, UK: Oxford University Press, 1994. P. 297–343.

Rybkina E. V., Demchuk A. S., Lajus D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Galaktionov K. V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17. P. 335–354.

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

Sargent R. C., Gebler J. B. Effects of nest site concealment on hatching success, reproductive success, and parental behavior of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Behavior. Ecol. Sociobiol. 1980. Vol. 7(2). P. 137–142.

Sargent R. C. Territory quality, male quality, courtship intrusions, and female nest-choice in the three-spine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Animal Behavior. 1982. Vol. 30(2). P. 364–374. doi: 10.1016/S0003-3472(82)80047-X

Siddik M. A. B., Chaklader M. R., Hanif M. A., Islam M. A., Sharker M. R., Rahman M. Stock identification of critically endangered olive barb, *Puntius sarana* (Hamilton, 1822) with emphasis on management implications // J. Aquac. Res. Dev. 2016. Vol. 7. P. 411. doi: 10.4172/2155-9546.1000411

Spence R., Wootton R. J., Barber I., Przybylski M., Smith C. Ecological causes of morphological evolution in the three-spined stickleback // Ecology and Evolution. 2013. Vol. 3. P. 1717–1726. doi: 10.1002/ece3.581

Van den Assem J. Territory in the Three-Spined Stickleback *Gasterosteus aculeatus* L.: An Experimental Study in Intra-Specific Competition // Behaviour. Supplement. 1967. Vol. 16. P. 1–164.

Wootton R. J. Fecundity of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (L.). // J. Fish Biol. 1973. Vol. 5. P. 683–688. doi: 10.1111/j.1095-8649.1973.tb04504.x

Wootton R. J. Biology of the sticklebacks // Academic Press. 1976.

Zanella L. N., DeFaveri J., Zanella D., Merilä J., Šanda R., Mrakovčić M. Does predation drive morphological differentiation among Adriatic populations of the three-spined stickleback? // Biol. J. Linn. Soc. 2015. Vol. 115(1). P. 219–240. doi: 10.1111/bij.12491

Поступила в редакцию 21.03.2018

References

Abdel'-Malek S. A. Pitanie vzrosloi trekhigloi kolyushki (*Gasterosteus aculeatus* L.) v Kandalakshskom zalive Belogo morya [Feeding of adult threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) in the Kandalaksha Gulf of the White Sea]. *Nauch. dokl. vysshei shkoly. Biol. nauki* [Sci. Reports of the Higher School. Biol. Sci.]. 1963. Vol. 3. P. 31–36.

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

Laius D. L., Ivanova T. S., Shatskikh E. V., Ivanov M. V. "Volny zhizni" belomorskoi kolyushki ["Waves of Life" of the White Sea stickleback]. *Priroda* [Nature]. 2013. Vol. 4. P. 43–52.

Andersson M. B. Sexual Selection. *Princeton University Press*, Princeton, NJ. 1994.

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

Bakker T. C. M., Milinski M. Sequential female choice and the previous male effect in sticklebacks. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1991. Vol. 29(3). P. 205–210.

Bell M. A., Foster S. A. The evolutionary biology of the three-spined stickleback. Oxford: Oxford Sci. Publ., 1994.

Bell M. A., Ortí G., Walker J. A., Koenings J. P. Evolution of pelvic reduction in threespine stickleback fish: a test of competing hypotheses. *Evolution.* 1993. Vol. 47. P. 906–914. doi: 10.1111/j.1558-5646.1993.tb01243.x

Berg L. S. The Freshwater Fishes of the U. S. S. R. and Adjacent Countries. Vol. 2. Moscow: Academy of Sciences, 1949.

Bolnick D. I., Doebeli M. Sexual dimorphism and adaptive speciation: two sides of the same ecological

- coin. *Evolution*. 2003. Vol. 57(11). P. 2433–2449. doi: 10.1554/02-595
- Candolin U., Voigt H.-R. Correlation between male size and territory quality: consequence of male competition or predation risk? *Oikos*. 2001. Vol. 95. P. 225–230.
- Chaklader M. R., Siddik M. A. B., Nahar A. Taxonomic diversity of paradise threadfin *Polynemus paradiseus* (Linnaeus, 1758) inhabiting southern coastal rivers in Bangladesh. *Sains Malays*. 2015. Vol. 44(9). P. 1241–1248.
- Day T., Pritchard J., Schluter D. A comparison of two sticklebacks. *Evolution*. 1994. Vol. 48(5). P. 1723–1734. doi: 10.1111/j.1558-5646.1994.tb02208.x
- De Fraipont M., FitzGerald G. J., Guderley H. Age-related differences in reproductive tactics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour*. 1993. Vol. 46. P. 961–968.
- Demchuk A., Ivanov M., Ivanova T., Polyakova N., Mas-Marti E., Lajus D. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 2015. Vol. 95(8). P. 1635–1643.
- Dorgham A. S. A., Hassanien H. A., Kamel E. A., Salem M. A. Genetic and phenotypic differentiation of Nile tilapia revealed by molecular markers: Master dissertation, Agriculture faculty, Cairo University. 2012. 153 p.
- Dufresne F., FitzGerald G. J., Lachance S. Age and size-related differences in reproductive success and reproductive costs in threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behavioral Ecology*. 1990. Vol. 1(2). P. 140–147.
- Fletcher D. A., Wootton R. J. A hierarchical response to differences in ration size in the reproductive performance of female three-spined sticklebacks. *J. Fish Biol.* 1995. Vol. 46(4). P. 657–668. doi: 10.1111/j.1095-8649.1995.tb01102.x
- Gray C. D., Kinnear P. R. IBM SPSS 19 statistics made simple. NY, 2012.
- Hendry A. P., Taylor E. B., McPhail J. D. Adaptive divergence and the balance between selection and gene flow: lake and stream stickleback in the Misty system. *Evolution*. 2002. Vol. 56. P. 1199–1216. doi: 10.1554/0014-3820(2002)056[1199:ADATBB]2.0.CO;2
- Hermida M., Fernández J. C., Amaro R., San Miguel E. Morphometric and meristic variation in the Galician threespine stickleback populations, northwest Spain. *Env. Biol. Fishes*. 2005. Vol. 73. P. 189–200.
- Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, and abundance. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17(3). P. 301–315.
- Kitano J., Mori S., Peichel C. L. Sexual dimorphism in the external morphology of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Copeia*. 2007. P. 336–349.
- Kynard B. E. Breeding behavior of a lacustrine population of threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Behaviour*. 1978. Vol. 67. P. 178–200.
- Lefébure R., Larsson S., Byström P. A temperature-dependent growth model for the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *J. Fish Biol.* 2011. Vol. 79(7). P. 1815–1827. doi: 10.1111/j.1095-8649.2011.03121.x
- McGee M. D., Wainwright P. C. Sexual dimorphism in the feeding mechanism of threespine stickleback. *J. Exp. Biol.* 2013. Vol. 216. P. 835–840. doi: 10.1242/jeb.074948
- Moodie G. E. E. Morphology, life-history, and ecology of an unusual stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in Queen-Islands, Canada. *Can. J. Zool.* 1972. Vol. 50. P. 721–732. doi: 10.1139/z72-099
- Poulin R., FitzGerald G. J. Early life histories of three sympatric sticklebacks in a salt-marsh. *J. Fish Biol.* 1989. Vol. 34(2). P. 207–221. doi: 10.1111/j.1095-8649.1989.tb03303.x
- Reimchen T. E., Stinson E. M., Nelson J. S. Multivariate differentiation of parapatric and allopatric populations of threespine stickleback in the Sangan River watershed, Queen Charlotte Islands. *Can. J. Zool.* 1985. Vol. 63(12). P. 2944–2951.
- Rowland W. J. Proximate determinants of stickleback behaviour: an evolutionary perspective. In *The Evolutionary Biology of the Threespine Stickleback*. Oxford, UK: Oxford University Press, 1994. P. 297–343.
- Rybkina E. V., Demchuk A. S., Lajus D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Galaktionov K. V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17. P. 335–354.
- Rybkina E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Kucheryavyy A. V., Lajus D. L. Habitat preference of three-spined stickleback juveniles in experimental conditions and in the wild eelgrass. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 2017. Vol. 97(7). P. 1437–1445. doi: 10.1017/S0025315416000825
- Sargent R. C. Territory quality, male quality, courtship intrusions, and female nest-choice in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behavior*. 1982. Vol. 30(2). P. 364–374. doi: 10.1016/S0003-3472(82)80047-X
- Sargent R. C., Gebler J. B. Effects of nest site concealment on hatching success, reproductive success, and parental behavior of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1980. Vol. 7(2). P. 137–142.
- Siddik M. A. B., Chaklader M. R., Hanif M. A., Islam M. A., Sharkar M. R., Rahman M. Stock identification of critically endangered olive barb, *Puntius sarana* (Hamilton, 1822) with emphasis on management implications. *J. Aquac. Res. Dev.* 2016. Vol. 7. P. 411. doi: 10.4172/2155-9546.1000411
- Spence R., Wootton R. J., Barber I., Przybylski M., Smith C. Ecological causes of morphological evolution in the three-spined stickleback. *Ecology and Evolution*. 2013. Vol. 3. P. 1717–1726. doi: 10.1002/ece3.581
- Van den Assem J. Territory in the Three-Spined Stickleback *Gasterosteus aculeatus* L.: An Experimental Study in Intra-Specific Competition. *Behaviour*. Supplement. 1967. Vol. 16. P. 1–164.
- Wootton R. J. Fecundity of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (L.). *J. Fish Biol.* 1973. Vol. 5. P. 683–688. doi: 10.1111/j.1095-8649.1973.tb04504.x
- Wootton R. J. Biology of the sticklebacks. *Academic Press*. 1976.

Zanella L. N., DeFaveri J., Zanella D., Merilä J., Šanda R., Mrakovčić M. Does predation drive morphological differentiation among Adriatic populations of the three-spined stickleback? *Biological journal*

of the Linnean Society. 2015. Vol. 115(1). P. 219–240. doi: 10.1111/bij.12491

Received March 21, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Доргам Ахмед Салем Абдель Азиз

аспирант
Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра ихтиологии и гидробиологии
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178

младший научный сотрудник
Центральная лаборатория по исследованию аквакультуры (CLAR), отдел культивирования и генетики рыб Аббасса, Абу-Хаммад, Шаркия, Египет, 44662
эл. почта: dorgham22@hotmail.com

Головин Павел Валерьевич

аспирант
Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра ихтиологии и гидробиологии
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: pasha-golovin@yandex.ru

Иванова Татьяна Сослановна

ассистент
Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра ихтиологии и гидробиологии
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: tut2000@gmail.com

Иванов Михаил Валерьевич

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

Савельев Павел Дмитриевич

студент
Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, кафедра зоологии
Набережная реки Мойки, 48, Санкт-Петербург, Россия, 191186
эл. почта: ananasovnet11@gmail.com

Лайус Дмитрий Людвигович

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

CONTRIBUTORS:

Dorgham, Ahmed S. A.

Saint-Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology
29, 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia

Central Laboratory for Aquaculture Research (CLAR),
Fish Breeding and Genetics Department
Abbassa, 44662 Abu-Hammad, Sharkia Governorate, Egypt
e-mail: dorgham22@hotmail.com

Golovin, Pavel

Saint-Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology
29, 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: pasha-golovin@yandex.ru

Ivanova, Tatiana

Saint-Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology
29, 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: tut2000@gmail.com

Ivanov, Mikhail

Saint-Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology
29, 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: ivmisha@gmail.com

Saveliev, Pavel

Herzen University, Department of Zoology
48, Moika River Emb., 191186 St., Petersburg, Russia
e-mail: ananasovnet11@gmail.com

Lajus, Dmitry

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

УДК 581. 1

УЧАСТИЕ КАТАЛАЗЫ И ПЕРОКСИДАЗЫ В ПОВЫШЕНИИ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ К НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ

А. А. Игнатенко, Н. С. Репкина, В. В. Таланова

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

Исследовали динамику активности каталазы (КАТ) и гваякол-зависимой пероксидазы (ГПО) в листьях озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при действии низкой закаливающей температуры 4 °С в течение 7 сут. Установлено, что уже через 1 ч от начала действия этой температуры повышается устойчивость проростков к промораживанию, затем она продолжает увеличиваться и достигает максимума на 7-е сут. В течение первых 2 сут холодового воздействия происходило небольшое повышение содержания малонового диальдегида, которое в дальнейшем снижалось, что может указывать на уменьшение окислительного стресса в клетках растений. Также обнаружено, что через 1 ч действия холода начинает повышаться активность одного из ключевых антиоксидантных ферментов, задействованных в утилизации перекиси водорода (H₂O₂) – КАТ. В дальнейшем ее активность продолжала расти, достигая максимума на 2-е сут, и затем снижалась. Наряду с этим на протяжении всего низкотемпературного закаливания происходило увеличение активности ГПО. Кроме того, выявлено слабое повышение содержания H₂O₂ в листьях в течение первых 24 ч холодового воздействия, однако к его концу уровень перекиси водорода в клетках снижался. На основании полученных данных можно заключить, что в повышении устойчивости растений пшеницы к гипотермии важную роль играет увеличение активности антиоксидантных ферментов. При этом на начальном этапе низкотемпературной адаптации растений в утилизации H₂O₂ принимают участие КАТ и ГПО, а в дальнейшем она происходит в основном за счет ГПО. Таким образом, активизация антиоксидантных ферментов в листьях препятствует развитию окислительного стресса и способствует повышению устойчивости пшеницы к низкой температуре.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L.; низкая температура; устойчивость; каталаза; пероксидаза; малоновый диальдегид.

A. A. Ignatenko, N. S. Repkina, V. V. Talanova. CATALASE AND PEROXIDASE CONTRIBUTION TO PROMOTING COLD TOLERANCE IN WHEAT

The dynamics of catalase (CAT) and guaiacol peroxidase (POD) activity in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves under exposure to a low hardening temperature of 4°C for 7 days was studied. It was established that the freezing tolerance of the seedlings increased already after 1 hour of exposure, and then continued to grow, reaching a maximum on the 7th day. The content of malondialdehyde increased slightly during the first 2 days of cold exposure and then declined, possibly pointing to attenuation of the oxidative stress in plant cells. It was also found that the activity of one of the key antioxi-

dant enzymes involved in hydrogen peroxide (H_2O_2) recycling – CAT, increased after 1 hour of cold exposure. CAT activity then continued to increase, reaching a maximum on the 2nd day, with a decline following afterwards. Along with this, POD activity increased throughout the cold hardening period. In addition, a slight increase in H_2O_2 content in leaves was detected during the first 24 hours of cold exposure, but then H_2O_2 level in the cells decreased towards the end of chilling. Based on these data we can conclude that the increase in the activity of antioxidant enzymes plays an important role in promoting the tolerance to hypothermia in wheat. CAT and POD are involved in H_2O_2 recycling at the initial stage of low-temperature adaptation in the plants, whereas later on POD plays the main role in this process. Thus, the activation of antioxidant enzymes in leaves prevents the development of oxidative stress and promotes the tolerance of low temperature in wheat.

Key words: *Triticum aestivum* L.; low temperature; cold tolerance; catalase; peroxidase; malondialdehyde.

Введение

Одним из основных неблагоприятных факторов среды абиотической природы, оказывающим негативное влияние на растительные организмы, является низкая температура. Воздействие низких температур вызывает усиление генерации активных форм кислорода (АФК) в клетках растений [Huang et al., 2016], которые в оптимальных условиях образуются лишь в небольших количествах [Kreslavski et al., 2012]. При этом умеренное повышение уровня АФК может выступать в качестве сигнала, активирующего защитные механизмы [Blokhiina et al., 2003], в то время как их чрезмерная генерация приводит к нарушению структуры липидов, белков и ДНК, перекисному окислению липидов (ПОЛ) и гибели клеток [Sevillano et al., 2008; Gill, Tuteja, 2010].

Ключевую роль в регуляции уровня АФК и продуктов ПОЛ в клетке играет антиоксидантная система (АОС), включающая в себя комплекс ферментов (супероксиддисмутазу (СОД), каталазу (КАТ), различные пероксидазы (ПО), ферменты аскорбат-глутатионового цикла), а также ряд неферментных низкомолекулярных соединений (глутатион, аскорбиновая кислота, фенольные соединения, пролин и др.) [Blokhiina et al., 2003; Sevillano et al., 2008; Kreslavski et al., 2012]. СОД выполняет роль первичного рубежа защиты против АФК, поскольку катализирует превращение предшественника других форм АФК – супероксидного радикала – до пероксида водорода (H_2O_2). В детоксикации H_2O_2 в клетках растений участвуют КАТ и ПО, которые катализируют ее двухэлектронное восстановление до H_2O , используя в качестве доноров водорода H_2O_2 (в случае КАТ) или различные органические соединения (в случае ПО) [Gill, Tuteja, 2010].

Повышение активности антиоксидантных ферментов может способствовать формиро-

ванию холодоустойчивости растений [Janda et al., 2003; Джавадиан и др., 2010; Синькевич и др., 2016; Репкина и др., 2017]. Так, у холодостойких многолетних злаков в конце осени с понижением температуры наблюдается повышение активности СОД, КАТ и ПО [Zhou, Zhao, 2004; Колупаев, Карпец, 2009]. С другой стороны, воздействие низких температур может вызывать снижение активности АФК-элиминирующих ферментов (прежде всего КАТ) у арабидопсиса [Kubo et al., 1999], что приводит к накоплению H_2O_2 , выполняющей функции сигнальной молекулы и индуцирующей ряд молекулярных, биохимических и физиологических реакций, которые способствуют повышению устойчивости растений [Kreslavski et al., 2012].

Учитывая вышеизложенное, цель данного исследования заключалась в изучении участия КАТ и ГПО в повышении устойчивости растений пшеницы к низкой температуре.

Материалы и методы

Исследования проводили с проростками озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 39, выращенными в течение 7 сут на питательном растворе (рН 6,2–6,4) с добавлением микроэлементов в камере искусственного климата при температуре воздуха 22 °С, его относительной влажности 60–70 %, освещенности ФАР 180 мкмоль/м²·с, фотопериоде 14 ч. Затем проростки подвергали действию низкой закалывающей температуры 4 °С в течение 7 сут, сохраняя прочие условия неизменными. Выбор температуры закалывания и его продолжительности основан на результатах предыдущих исследований [Титов и др., 2006; Титов, Таланова, 2009]. Все измерения проводили на первом листе проростков пшеницы.

Устойчивость растений к действию низкой температуры оценивали по реакции

Влияние низкой закаливающей температуры 4 °С на холодоустойчивость и содержание МДА в листьях пшеницы

Effect of low hardening temperature 4 °С on the cold tolerance and MDA content in wheat leaves

Показатель Index	Экспозиция, ч Exposure, h					
	0	1	24	48	72	168
Устойчивость, °С Cold tolerance, °С	-5,6 ± 0,03	-6,0 ± 0,09*	-6,8 ± 0,08*	-7,4 ± 0,07*	-7,9 ± 0,08*	-8,6 ± 0,05*
Содержание МДА, мкмоль/г сырого веса MDA content, μmol /g fresh weight	11,5 ± 0,2	13,7 ± 0,6*	15,7 ± 0,8*	18,4 ± 0,7*	15,2 ± 0,8*	15,1 ± 0,5*

Примечание. *Отличия от исходного уровня достоверны при $p \leq 0,05$.

Note. *Statistically significant differences were set at $p \leq 0,05$.

палисадных клеток высечек из листьев на 5-минутное тестирующее промораживание в термоэлектрическом микрохолодильнике ТЖР-02/-20 («Интерм», Россия) при последовательном изменении температуры с интервалом 0,4 °С [Балагурова и др., 1982]. В качестве критерия устойчивости использовали температуру гибели 50 % паренхимных клеток (ЛТ₅₀), определяемую по деструкции хлоропластов и коагуляции цитоплазмы.

Интенсивность ПОЛ оценивали по накоплению малонового диальдегида (МДА), определяемого по цветной реакции с тиобарбитуровой кислотой [Stewart, Bewley, 1980].

Активность КАТ (КФ 1.11.1.6) определяли спектрофотометрически по ферментативному разложению H₂O₂ при 240 нм [Aebi, 1984; Никерова и др., 2016].

Об активности ГПО (КФ 1.11.1.7) судили по увеличению оптической плотности при 470 нм в результате окисления гваякола ($\epsilon = 0,0266 \text{ мкм}^{-1} \text{ см}^{-1}$) в присутствии H₂O₂ [Maehly, Chance, 1954].

Содержание белка анализировали методом Бредфорда [Bradford, 1976].

Содержание H₂O₂ оценивали согласно методу, основанному на окислении перекисью водорода ионов железа Fe⁺² до Fe⁺³, которые образуют окрашенные соединения с ксиленоловым оранжевым [Bellincampi et al., 2000].

Повторность в пределах одного варианта опыта при определении устойчивости – 6-кратная, при измерении содержания МДА – 5-кратная, при анализе активности ферментов и перекиси водорода – 3-кратная. Каждый опыт повторяли не менее 3–4 раз. О достоверности различий между вариантами судили по критерию Стьюдента при $p \leq 0,05$. На рисунках представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования

Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр РАН».

Результаты

В ходе проведенного исследования было обнаружено, что уже через 1 ч от начала действия низкой закаливающей температуры 4 °С у проростков пшеницы повышается устойчивость к промораживанию. С увеличением продолжительности холодого воздействия она продолжала монотонно возрастать и достигала максимального значения через 168 ч (табл.).

Установлено, что низкотемпературное воздействие вызывало накопление МДА в клетках проростков пшеницы. Так, повышение его уровня в листьях происходило через 1 ч от начала действия холода (табл.). Затем (в течение 48 ч) содержание МДА продолжало увеличиваться, однако впоследствии (72–168 ч) снижалось (табл.).

Действие температуры 4 °С вызывало активизацию антиоксидантного фермента КАТ в листьях проростков пшеницы (рис. 1, А). В частности, уже через 1 ч от начала охлаждения растений отмечено небольшое повышение ее активности. С увеличением продолжительности действия температуры 4 °С (в течение 48 ч) активность КАТ продолжала расти, а в дальнейшем (72–168 ч) нами было обнаружено ее снижение (рис. 1, А).

В начальный период низкотемпературного закаливания также происходила активизация ГПО в листьях пшеницы. В частности, активность фермента повышалась примерно на 20 % через 1 ч действия низкой температуры (рис. 1, Б). С увеличением экспозиции она продолжала возрастать и через 168 ч повысилась на 90 % относительно исходного уровня (рис. 1, Б).

Отметим также, что в листьях проростков пшеницы через 24 ч действия температуры

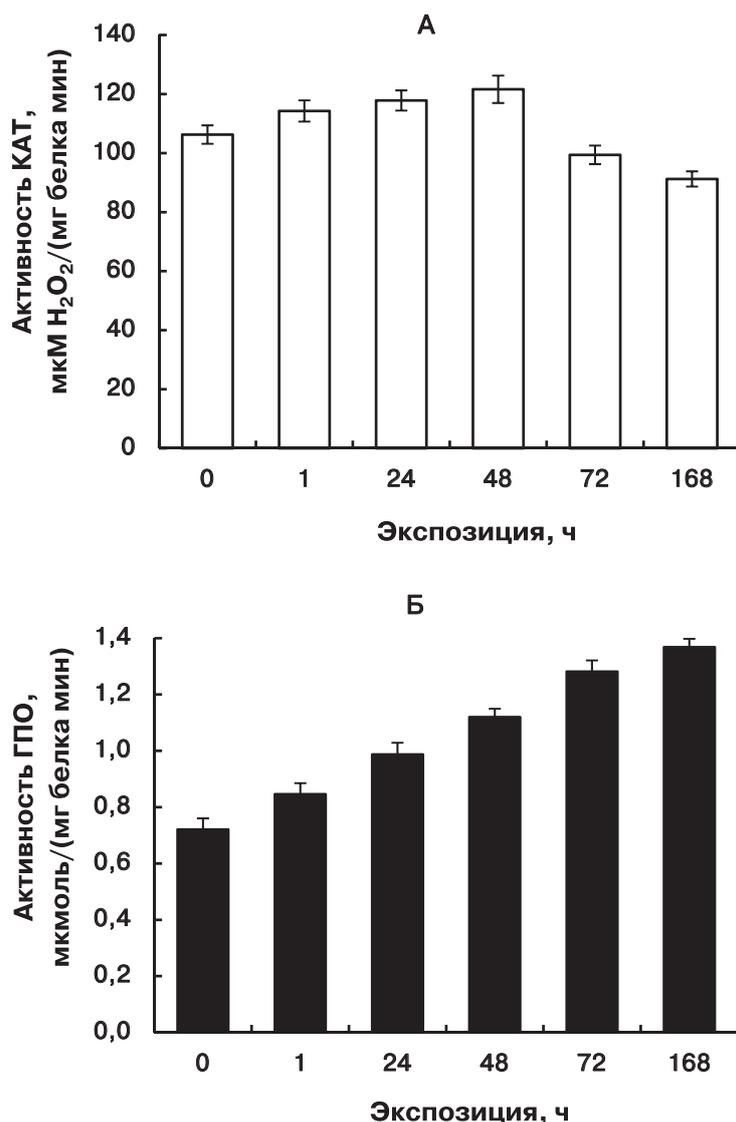


Рис. 1. Влияние низкой закалывающей температуры 4 °С на активность КАТ (А) и ГПО (Б) в листьях пшеницы

Fig. 1. Effect of low hardening temperature 4 °C on the activity of CAT (A) and POD (Б) in wheat leaves

4 °С происходило слабое повышение содержания Н₂О₂. Однако с увеличением продолжительности действия низкой температуры ее уровень начинал снижаться (рис. 2).

Обсуждение результатов

При действии низких температур, как известно, в клетках растений происходит усиление генерации АФК, возникающее в результате нарушения работы электрон-транспортной цепи. Это, в свою очередь, приводит к накоплению первичных продуктов ПОЛ (диеновые конъюгаты и гидропероксиды липидов), которые в результате дальнейших превращений образуют вторичные продукты ПОЛ, к числу

которых относится МДА [Попов и др., 2010]. При этом первоначальное накопление продуктов ПОЛ может служить сигналом для запуска защитных механизмов, что способствует повышению устойчивости растений, а значительное увеличение их уровня в клетке может привести к необратимым изменениям клеточного метаболизма и гибели растения. Нашими исследованиями выявлено, что низкая температура 4 °С вызывает повышение содержания МДА в листьях пшеницы, указывающее на развитие окислительного стресса в клетках. Однако к концу закалывания (на 7-е сут) уровень МДА снижался, что может свидетельствовать об уменьшении интенсивности ПОЛ в результате адаптации проростков к низкой температуре,

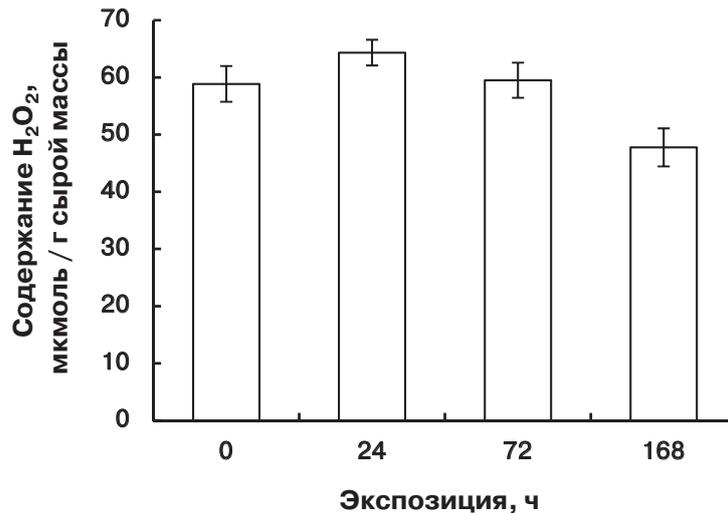


Рис. 2. Влияние низкой закаливающей температуры 4 °С на содержание перекиси водорода в листьях пшеницы

Fig. 2. Effect of low hardening temperature 4 °C on the of hydrogen peroxide content in wheat leaves

поскольку именно в этот период отмечено максимальное повышение холодоустойчивости растений. Полученные нами данные об изменении содержания МДА в целом согласуются с результатами других авторов. Так, в листьях табака к концу охлаждения (при 8 °С) выявлено снижение уровня МДА, что сопровождалось повышением холодоустойчивости растений [Попов и др., 2010]. Отсутствие существенного повышения содержания МДА и интенсивности ПОЛ в процессе закаливания также наблюдалось у холодостойких растений картофеля и арабидопсиса [Дерябин и др., 2003; Синькевич и др., 2016].

Известно, что интенсивность ПОЛ, с одной стороны, определяется скоростью генерации АФК, а с другой – эффективностью АОС, зависящей от активности антиоксидантных ферментов и накопления низкомолекулярных антиоксидантов [Синькевич и др., 2011]. Низкие температуры могут как повышать, так и снижать активность АОС, что зависит от вида растения (теплолюбивые виды, как правило, имеют более низкую антиоксидантную активность по сравнению с холодоустойчивыми), стадии его развития, продолжительности и интенсивности низкотемпературного воздействия, а также сопутствующих условий [Лукаткин, 2002]. Так, например, при гипотермии выявлено повышение активности СОД в листьях картофеля, ячменя, овса и пшеницы [Demín et al., 2008; Радюк и др., 2009; Liu et al., 2013; Репкина и др., 2017], ПО – в листьях риса, ячменя, овса и арабидопсиса [Радюк и др., 2009; Cui et al., 2013; Liu et al., 2013; Mutlu et al., 2013; Синькевич и др.,

2016], КАТ – в листьях пшеницы, овса и ячменя [Yordanova, Popova, 2007; Радюк и др., 2009; Liu et al., 2013; Mutlu et al., 2013]. В то же время другими исследователями обнаружено снижение активности СОД и ПО в листьях пшеницы и ячменя при действии низких температур [Загоскина и др., 2011; Mutlu et al., 2013].

Нами установлено влияние низкотемпературного воздействия на активность КАТ и ГПО в листьях пшеницы. При этом выявлено как сходство, так и различие в ответной реакции этих ферментов на действие температуры 4 °С. Так, активность КАТ в листьях пшеницы повышалась в первые двое суток закаливания, а в дальнейшем она снижалась, что, вероятно, связано с уменьшением количества ее субстрата (H₂O₂) к концу холодого закаливания, поскольку КАТ, имея низкое сродство к H₂O₂, активно работает лишь при достаточно высоком ее содержании [Гарифзянов и др., 2011]. Отмеченное нами снижение активности КАТ также могло быть связано с истощением пула фермента при усиленном его расходовании на утилизацию H₂O₂ на начальных этапах холодной адаптации. Кроме того, уменьшение активности фермента к концу закаливания могло быть направлено на повышение уровня H₂O₂, выполняющей функции сигнальной молекулы [Blokhiina et al., 2003] и участвующей в запуске адаптивных реакций. В пользу этого свидетельствуют данные о том, что экзогенная обработка растений пшеницы H₂O₂ (или ингибирование КАТ) приводит к активизации синтеза белков холодого шока [Колупаев, Карпец, 2009], участвующих в повышении устойчивости к гипотермии.

Кроме КАТ, которая задействована в утилизации H_2O_2 в пероксисомах и глиоксисомах, в клетке функционируют другие ферменты, участвующие в этом процессе. К таким ферментам относятся различные ПО, которые присутствуют практически во всех клеточных компартментах и обезвреживают H_2O_2 за счет окисления ею различных восстановителей [Колупаев и др., 2017]. Кроме того, ПО принадлежит важная роль в детоксикации ксенобиотиков, катаболизме фитогормонов и полимеризации фенольных соединений с образованием лигнина [Сорокань и др., 2014]. Выявлено также, что в отличие от КАТ ПО (в частности, аскорбатпероксидаза (АПО)) имеет высокое сродство к H_2O_2 и способна нейтрализовать ее в очень низких концентрациях [Гарифзянов и др., 2011].

В наших экспериментах воздействие низкой закалывающей температуры приводило к активизации ГПО в листьях пшеницы, однако в отличие от КАТ активность ГПО повышалась как в первые, так и в последующие часы гипотермии. Следовательно, можно предположить, что в начальный период действия низкой температуры в утилизации образующейся H_2O_2 участвуют КАТ и ГПО, а в дальнейшем она нейтрализуется за счет активизации ГПО. Функционирование компенсаторного механизма активизации ПО при уменьшении каталазной активности ранее показано на других видах растений. Так, например, выявлено, что АПО в большей степени участвует в повышении устойчивости растений оливы к низким температурам по сравнению с КАТ [Cansev et al., 2011]. В исследовании Синькевич с соавт. также установлено, что ключевую роль в защите растений арабидопсиса от индуцированного холодом накопления H_2O_2 играет ГПО, активность которой при действии низкой температуры повышалась, в то время как активность КАТ практически не изменялась [Синькевич и др., 2016].

В целом анализ динамики холодоустойчивости, содержания МДА и H_2O_2 , активности КАТ и ГПО при воздействии температуры 4 °С на растения озимой пшеницы показал, что в этом случае не происходит существенного развития окислительного стресса, поскольку активизация антиоксидантных ферментов препятствует накоплению H_2O_2 , что способствует повышению холодоустойчивости растений.

Заключение

В ходе проведенных исследований установлено, что воздействие низкой закалывающей температуры на проростки пшеницы вызывает

усиление окислительного стресса в клетках растений. Это, в свою очередь, приводит к активизации ферментативной АОС, участвующей в детоксикации АФК. При этом на начальном этапе низкотемпературной адаптации активное участие в утилизации H_2O_2 принимают КАТ и ГПО, а на заключительном ведущая роль в ее нейтрализации принадлежит ГПО. Повышение активности антиоксидантных ферментов приводит к снижению уровня H_2O_2 и МДА, что способствует повышению устойчивости растений пшеницы к низкой температуре.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (тема № 0221-2017-0051).

Литература

- Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Хилков Н. И. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию. Петрозаводск: Карел. ф-л АН СССР, 1982. 6 с.
- Гарифзянов А. Р., Жуков Н. Н., Иванищев В. В. Образование и физиологические реакции активных форм кислорода в клетках растений // Современные проблемы науки и образования. 2011. № 2. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=4600> (дата обращения: 18.12.2017).
- Дерябин А. Н., Трунова Т. И., Дубинина И. М., Бураханова Е. А., Сабельникова Е. П., Крылова Е. М., Романов Г. А. Устойчивость к гипотермии растений картофеля, трансформированных геном дрожжевой инвертазы, находящимся под контролем промотора пататина В33 // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 4. С. 505–510.
- Джавадян Н., Каримзаде Г., Мафузи С., Ганати Ф. Вызванные холодом изменения активности ферментов и содержания пролина, углеводов и хлорофиллов у пшеницы // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 4. С. 580–588.
- Загоскина Н. В., Олениченко Н. А., Назаренко Л. В. Влияние кратковременного действия гипотермии на активность антиоксидантных ферментов и содержание фенольных соединений в листьях проростков яровой и озимой пшеницы // Вестник Харьковского нац. аграр. ун-та. Сер. Биология. 2011. Вып. 3(24). С. 25–34.
- Колупаев Ю. Е., Карпец Ю. В. Активные формы кислорода при адаптации растений к стрессовым температурам // Физиология и биохимия культ. растений. 2009. Т. 49, № 2. С. 95–108.
- Колупаев Ю. Е., Карпец Ю. В., Ястреб Т. О. Функционирование антиоксидантной системы растений при солевом стрессе // Вестник Харьковского нац. аграр. ун-та. Сер. Биология. 2017. Вып. 3(42). С. 23–45.
- Лукаткин А. С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. Саранск: Мордовск. ун-т, 2002. 208 с.

- Никерова К. М., Галибина Н. А., Мощенская Ю. Л., Новицкая Л. Л., Подгорная М. Н., Софронова И. Н. Каталазная активность в листовом аппарате у сеянцев березы повислой разных форм (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* и var. *carelica* (Mercklin) // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 11. С. 68–77. doi: 10.17076/eb460
- Попов В. Н., Антипина О. В., Трунова Т. И. Перекисное окисление липидов при низкотемпературной адаптации листьев и корней теплолюбивых растений табака // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 1. С. 153–156.
- Радюк М. С., Доманская И. Н., Щербаков Р. А., Шалыго Н. В. Влияние низкой положительной температуры на содержание низкомолекулярных антиоксидантов и активность антиоксидантных ферментов в зеленых листьях ячменя // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 2. С. 193–199.
- Репкина Н. С., Игнатенко А. А., Панфилова К. М., Титов А. Ф., Таланова В. В. Динамика активности супероксиддисмутазы и экспрессии кодирующих ее генов в листьях пшеницы при холодовой адаптации // Труды КарНЦ РАН. 2017. № 5. С. 89–98. doi: 10.17076/eb573
- Синькевич М. С., Нарайкина Н. В., Трунова Т. И. Процессы, препятствующие повышению интенсивности перекисного окисления липидов у холодостойких растений при гипотермии // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 6. С. 875–882.
- Синькевич М. С., Селиванов А. А., Антипина О. В., Кропачева Е. В., Алиева Г. П., Суворова Т. А., Астахова Н. В., Мошков И. Е. Активность антиоксидантных ферментов у растений *Arabidopsis thaliana* при закаливании к гипотермии // Физиология растений. 2016. Т. 63, № 6. С. 875–882.
- Сорокань А. В., Кулуев Б. Р., Бурханова Г. Ф., Максимов И. В. РНК-сайленсинг гена анионной пероксидазы приводит к снижению устойчивости растений картофеля к *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary // Молекулярная биология. 2014. Т. 48, № 5. С. 814–823.
- Титов А. Ф., Акимова Т. В., Таланова В. В., Топчиева Л. В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. М.: Наука, 2006. 143 с.
- Титов А. Ф., Таланова В. В. Устойчивость растений и фитогормоны. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 206 с.
- Aebi H. Catalase in vitro // Methods in Enzymology. 1984. Vol. 105. P. 121–126. doi: 10.1016/S0076-6879(84)05016-3
- Bellincampi D., Dipperro N., Salvi G., Cervcone F., De Lorenzo G. Extracellular H₂O₂ induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the auxin-regulated *roB* gene expression in tobacco leaf explants // Plant Physiology. 2000. Vol. 122. P. 1379–1385.
- Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review // Ann. Bot. 2003. Vol. 91. P. 179–194. doi: 10.1093/aob/mcf118
- 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.
- Cansev A., Gulen H., Eris A. The activities of catalase and ascorbate peroxidase in olive (*Olea europaea* L. cv. Gemlik) under low temperature stress // Horticulture, Environment, and Biotechnology. 2011. Vol. 52, no. 2. P. 113–120. doi: 10.1007/s13580-011-0126-4
- Cui C., Zhou Q. Y., Zhang C. B., Wang L. J., Tan Z. F. Effects of chilling stress on membrane lipid peroxidation and antioxidant system // African Journal of Agricultural Research. 2013. Vol. 8, no. 47. P. 6079–6085. doi: 10.5897/AJAR2013.7117
- Demin I. N., Deryabin A. N., Sinkevich M. S., Trunova T. I. Insertion of cyanobacterial *desa* gene coding for d12-acyl-lipid desaturase increases potato plant resistance to oxidative stress induced by hypothermia // Rus. J. Plant Physiol. 2008. Vol. 55, no. 5. P. 639–648. doi: 10.1134/S1021443708050075
- Gill S. S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // Plant Physiology and Biochemistry. 2010. Vol. 48, no. 12. P. 909–930. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016
- Huang C., Wang D., Sun L., Wei L. Effect of exogenous salicylic acid on the physiological characteristics of *Dendrobium officinale* under chilling stress // Plant Growth Regulation. 2016. Vol. 79, no. 2. P. 199–208.
- Janda T., Szalai G., Rios-Gonzalez K., Veisz O., Paldi E. Comparative study of frost tolerance and antioxidant activity in cereals // Plant Sci. 2003. Vol. 164. P. 301–306.
- Kreslavski V. D., Allakhverdiev S. I., Los D. A., Kuznetsov V. V. Signaling role of reactive oxygen species in plants under stress // Rus. J. Plant Physiol. 2012. Vol. 59, no. 2. P. 141–154. doi: 10.1134/S1021443712020057
- Kubo A., Aono M., Nakajima N., Saji H., Tanaka K., Kondo N. Differential responses in activity of antioxidant enzymes to different environmental stresses in *Arabidopsis thaliana* // J. Plant Res. 1999. Vol. 112, no. 3. P. 279–290.
- Liu W., Yu K., He T., Li F., Zhang D., Liu J. The low temperature induced physiological responses of *Avena nuda* L., a cold-tolerant plant species // The Scientific World Journal. 2013. ID 658793.
- Maehly A. C., Chance B. The assay of catalase and peroxidase // Meth. Biochem. Anal. 1954. Vol. 1. P. 357–424.
- Mutlu S., Karadagoglu O., Atici O., Nalbantoglu B. Protective role of salicylic acid applied before cold stress on antioxidative system and protein patterns in barley apoplast // Biologia Plantarum. 2013. Vol. 57, no. 3. P. 507–513. doi: 10.1007/s10535-013-0322-4
- Sevillano L., Sanchez-Ballesta M. T., Romojaro F., Flores F. B. Physiological, hormonal and molecular mechanisms regulating chilling injury in horticultural species. Postharvest technologies applied to reduce its impact // J. Sci. Food Agric. 2008. Vol. 89. P. 555–573. doi: 10.1002/jsfa.3468
- Stewart R. R. C., Bewley J. D. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes // Plant Physiol. 1980. Vol. 65. P. 245–248.
- Yordanova R., Popova L. Effect of exogenous treatment with salicylic acid on photosynthetic activity

and antioxidant capacity of chilled wheat plants // Gen. Appl. Plant Physiology. 2007. Vol. 33. P. 155–170.

Zhou R., Zhao H. Seasonal pattern of antioxidant enzyme system in the roots of perennial forage grasses

grown in alpine habitat, related to freezing tolerance // Physiol. Plant. 2004. Vol. 121, no. 3. P. 399–408.

Поступила в редакцию 05.03.2018

References

Balagurova N. I., Drozdov S. N., Khilkov N. I. Metod opredeleniya ustoichivosti rastitel'nykh tkanei k promorazhivaniyu [A method for determining plant tissues tolerance to freezing]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1982. 6 p.

Garifzyanov A. R., Zhukov N. N., Ivanishchev V. V. Obrazovanie i fiziologicheskie reaktsii aktivnykh form kisloroda v kletkakh rastenii [Formation and physiological reactions of reactive oxygen species in plant cells]. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya* [Modern Probl. Sci. Ed.]. 2011. No. 2. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=4600> (accessed: 18.12.2017).

Deryabin A. N., Trunova T. I., Dubinina I. M., Bura-khanova E. A., Sabel'nikova E. P., Krylova E. M., Romanov G. A. Ustoichivost' k gipotermii rastenii kartofelya, transformirovannykh genom drozhzhevoi invertazy, nakhodyashchimsya pod kontrolom promotora patatina V33 [The tolerance of potato plants transformed with the yeast invertase gene under control of the promoter of the patatin B33 to hypothermia]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2003. Vol. 50, no. 4. P. 505–510.

Dzhavadian N., Karimzade G., Mafuzi S., Ganati F. Vyzvannye kholodom izmeneniya aktivnosti fermentov i sodержaniya prolina, uglevodov i khlorofillov u pshenitsy [The cold-induced changes in the enzymes activity and content of proline, carbohydrates and chlorophylls in wheat]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2010. Vol. 57, no. 4. P. 580–588.

Zagoskina N. V., Olenichenko N. A., Nazarenko L. V. Vliyaniye kratkovremennogo deistviya gipotermii na aktivnost' antioksidantnykh fermentov i sodержanie fenol'nykh soedinenii v list'yakh prorstokov yarovoi i ozimoi pshenitsy [Influence of the short-term effect of hypothermia on the antioxidant enzymes activity and phenolic compounds content in the leaves of spring and winter wheat seedlings]. *Vestnik Khar'kovskogo nats. agrar. un-ta. Ser. Biologiya* [Bull. Kharkiv National Agr. Univ. Biol. Series]. 2011. Iss. 3(24). P. 25–34.

Kolupaev Yu. E., Karpets Yu. V. Aktivnye formy kisloroda pri adaptatsii rastenii k stressovym temperaturam [Reactive oxygen species during plants adaptation to stress temperatures]. *Fiziologiya i biokhimiya kul't. rastenii* [Physiol. Biochem. Cultivated Plants]. 2009. Vol. 49, no. 2. P. 95–108.

Kolupaev Yu. E., Karpets Yu. V., Yastreb T. O. Funktsionirovaniye antioksidantnoi sistemy rastenii pri solevom stresse [Antioxidant system functioning in plants under salt stress]. *Vestnik Khar'kovskogo nats. agrar. un-ta. Ser. Biologiya* [Bull. Kharkiv National Agr. Univ. Biol. Series]. 2017. Iss. 3(42). P. 23–45.

Lukatkin A. S. Kholodovoe povrezhdeniye teplolyubivnykh rastenii i okislitel'nyi stress [Cold damage of cold-sensitive plants and oxidative stress.]. Saransk: Mordovsk. un-t, 2002. 208 p.

Nikerova K. M., Galibina N. A., Moshchenskaya Yu. L., Novitskaya L. L., Podgornaya M. N., Sofronova I. N. Katalaznaya aktivnost' v listovom apparate u seyantssev berezy povisloi raznykh form (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* i var. *carelica* (Mercklin) [Catalase activity in leaves of silver birch seedlings of different forms (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* and var. *carelica* (Mercklin)]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2016. No. 11. P. 68–77. doi: 10.17076/eb460

Popov V. N., Antipina O. V., Trunova T. I. Perekisnoe okislenie lipidov pri nizkotemperaturnoi adaptatsii list'ev i kornei teplolyubivnykh rastenii tabaka [The lipid peroxidation at low temperature adaptation of cold sensitive tobacco plants leaves and roots]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2010. Vol. 57, no. 1. P. 153–156.

Radyuk M. S., Domanskaya I. N., Shcherbakov R. A., Shalygo N. V. Vliyaniye nizkoi polozhitel'noi temperatury na sodержanie nizkomolekulyarnykh antioksidantov i aktivnost' antioksidantnykh fermentov v zelenykh list'yakh yachmenya [The low positive temperature effect on the low-molecular antioxidants content and antioxidant enzymes activity in green leaves of barley]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2009. Vol. 56, no. 2. P. 193–199.

Repkina N. S., Ignatenko A. A., Panfilova K. M., Titov A. F., Talanova V. V. Dinamika aktivnosti superoksididmutazy i ekspressiya kodiruyushchikh ee genov v list'yakh pshenitsy pri kholodovoi adaptatsii [The dynamics of superoxid dismutase activity and its gene expression in wheat leaves during cold adaptation]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2017. No. 5. P. 89–98. doi: 10.17076/eb573

Sin'kevich M. S., Naraikina N. V., Trunova T. I. Protsessy, prep'yatstvuyushchie povysheniyu intensivnosti perekisnogo okisleniya lipidov u kholodostoikikh rastenii pri gipotermii [Processes that prevent the increase of the lipid peroxidation intensity in cold-resistant plants during hypothermia]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2011. Vol. 58, no. 6. P. 875–882.

Sin'kevich M. S., Selivanov A. A., Antipina O. V., Kropocheva E. V., Alieva G. P., Suvorova T. A., Astakhova N. V., Moshkov I. E. Aktivnost' antioksidantnykh fermentov u rastenii *Arabidopsis thaliana* pri zakalivani k gipotermii [The antioxidant enzymes activity in *Arabidopsis thaliana* plants at hardening to hypothermia]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2016. Vol. 63, no. 6. P. 875–882. doi: 10.7868/S0015330316060105

Sorokan' A. V., Kuluev B. R., Burkhanova G. F., Maksimov I. V. RNK-sailensing gena anionnoi peroksidazy privodit k snizheniyu ustoichivosti rastenii kartofelya k *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary [RNA-silencing of anionic peroxidase gene decreases the potato plant resistance to *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary]. *Molekulyarnaya biologiya* [Molecular Biol.]. 2014. Vol. 48, no. 5. P. 814–823.

Titov A. F., Akimova T. V., Talanova V. V., Topchieva L. V. Ustoichivost' rastenii v nachal'nyi period deistviya neblagopriyatnykh temperatur [Plant resistance in the initial period of adverse temperatures]. Moscow: Nauka, 2006. 143 p.

Titov A. F., Talanova V. V. Ustoichivost' rastenii i fitogormony [Plant resistance and plant hormones]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2009. 206 p.

Aebi H. Catalase in vitro. *Methods in Enzymology*. 1984. Vol. 105. P. 121–126. doi: 10.1016/S0076-6879(84)05016-3

Bellincampi D., Dipperro N., Salvi G., Cervcone F., De Lorenzo G. Extracellular H₂O₂ induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the auxin-regulated *roB* gene expression in tobacco leaf explants. *Plant Physiology*. 2000. Vol. 122. P. 1379–1385.

Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Ann. Bot.* 2003. Vol. 91. P. 179–194. doi: 10.1093/aob/mcf118.

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.

Cansev A., Gulen H., Eris A. The activities of catalase and ascorbate peroxidase in olive (*Olea europaea* L. cv. Gemlik) under low temperature stress. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*. 2011. Vol. 52, no. 2. P. 113–120. doi: 10.1007/s13580-011-0126-4

Cui C., Zhou Q. Y., Zhang C. B., Wang L. J., Tan Z. F. Effects of chilling stress on membrane lipid peroxidation and antioxidant system. *African Journal of Agricultural Research*. 2013. Vol. 8, no. 47. P. 6079–6085. doi: 10.5897/AJAR2013.7117

Demin I. N., Deryabin A. N., Sinkevich M. S., Trunova T. I. Insertion of cyanobacterial *desa* gene coding for d12-acyl-lipid desaturase increases potato plant resistance to oxidative stress induced by hypothermia. *Rus. J. Plant Physiol.* 2008. Vol. 55, no. 5. P. 639–648. doi: 10.1134/S1021443708050075

Gill S. S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. and Biochem.* 2010. Vol. 48, no. 12. P. 909–930. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016

Huang C., Wang D., Sun L., Wei L. Effect of exogenous salicylic acid on the the physiological characteris-

tics of *Dendrobium officinale* under chilling stress. *Plant Growth Regulation*. 2016. Vol. 79, no. 2. P. 199–208.

Janda T., Szalai G., Rios-Gonzalez K., Veisz O., Paldi E. Comparative study of frost tolerance and antioxidant activity in cereals. *Plant Sci.* 2003. Vol. 164. P. 301–306.

Kreslavski V. D., Allakhverdiev S. I., Los D. A., Kuznetsov V. V. Signaling role of reactive oxygen species in plants under stress. *Rus. J. Plant Physiol.* 2012. Vol. 59, no. 2. P. 141–154. doi: 10.1134/S1021443712020057

Kubo A., Aono M., Nakajima N., Saji H., Tanaka K., Kondo N. Differential responses in activity of antioxidant enzymes to different environmental stresses in *Arabidopsis thaliana*. *J. Plant Res.* 1999. Vol. 112, no. 3. P. 279–290.

Liu W., Yu K., He T., Li F., Zhang D., Liu J. The low temperature induced physiological responses of *Avena nuda* L., a cold-tolerant plant species. *The Scientific World Journal*. 2013. ID 658793.

Maehly A. C., Chance B. The assay of catalase and peroxidase. *Meth. Biochem. Anal.* 1954. Vol. 1. P. 357–424.

Mutlu S., Karadagoglu O., Atici O., Nalbantoglu B. Protective role of salicylic acid applied before cold stress on antioxidative system and protein patterns in barley apoplast. *Biologia Plantarum*. 2013. Vol. 57, no. 3. P. 507–513. doi: 10.1007/s10535-013-0322-4

Sevillano L., Sanchez-Ballesta M. T., Romojaro F., Flores F. B. Physiological, hormonal and molecular mechanisms regulating chilling injury in horticultural species. Postharvest technologies applied to reduce its impact. *J. Sci. Food Agric.* 2008. Vol. 89, no. 555–573. doi: 10.1002/jsfa.3468

Stewart R. R. C., Bewley J. D. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes. *Plant Physiol.* 1980. Vol. 65. P. 245–248.

Yordanova R., Popova L. Effect of exogenous treatment with salicylic acid on photosynthetic activity and antioxidant capacity of chilled wheat plants. *Gen. Appl. Plant Physiology*. 2007. Vol. 33. P. 155–170.

Zhou R., Zhao H. Seasonal pattern of antioxidant enzyme system in the roots of perennial forage grasses grown in alpine habitat, related to freezing tolerance. *Physiol. Plant.* 2004. Vol. 121, no. 3. P. 399–408.

Received March 05, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Игнатенко Анна Анатольевна

аспирант
Институт биологии Карельского научного центра РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: angelina911@ya.ru
тел.: (8142) 762712

CONTRIBUTORS:

Ignatenko, Anna

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: angelina911@ya.ru
tel.: (8142) 762712

Репкина Наталья Сергеевна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: nrt9@ya.ru
тел.: (8142) 762712

Таланова Вера Викторовна

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: talanova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762712

Repkina, Natalia

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: nrt9@ya.ru
tel.: (8142) 762712

Talanova, Vera

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: talanova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762712

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 Смиту (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

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. 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:

Канцерова 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

УДК 612.111.11

ВЛИЯНИЕ МЕТАБОЛИТОВ ОКСИДА АЗОТА НА ОБРАЗОВАНИЕ МЕМБРАНОСВЯЗАННОГО ГЕМОГЛОБИНА В УСЛОВИЯХ КАРБОНИЛЬНОГО СТРЕССА

Э. И. Насыбуллина, О. В. Космачевская, А. Ф. Топунов

*Институт биохимии им. А. Н. Баха, Федеральный исследовательский центр
«Фундаментальные основы биотехнологии» РАН, Москва, Россия*

В интактных эритроцитах гемоглобин (Hb) может существовать в растворимой и мембраносвязанной формах. Переход гемоглобина в мембраносвязанное состояние (MBHb) может иметь физиологическое значение и являться адаптивной реакцией, направленной на изменение состояния мембраны и метаболизма эритроцита. Известно, что оксид азота (NO) и активные карбонильные соединения могут влиять на связывание Hb с мембранами. В работе показано, что добавление NaNO_2 , CysNO и GSNO в различных концентрациях к суспензии эритроцитов вызывает изменения содержания MBHb. Наибольшие изменения уровня MBHb наблюдались при действии на эритроциты NaNO_2 , что может быть связано с образованием свободнорадикальных метаболитов в системе (оxуHb– NaNO_2). Метилглиоксаль (MG) вызывал дозозависимое увеличение уровня MBHb, не оказывая влияния на окислительно-восстановительное состояние Hb. Наблюдалась отрицательная корреляция между долей MBHb и количеством восстановленных SH-групп мембранных белков. Добавление метаболитов NO к суспензии эритроцитов на фоне действия MG приводило к разным последствиям: NaNO_2 снижал концентрацию MBHb на 50 %, CysNO на 20 %, а GSNO, напротив, приводил к незначительному увеличению уровня MBHb. Действие нитрозотиолов можно объяснить образованием свободнорадикальных продуктов в системе (MG– NH_3 –Hb–RSNO), которые, индуцируя окислительные процессы у липидов и белков, способствуют связыванию Hb с компонентами мембраны. Показано, что даже незначительные флуктуации уровня MBHb влияли на степень гемолиза эритроцитов.

Ключевые слова: эритроциты; гемоглобин; метилглиоксаль; нитрозотиолы; нитрит натрия.

E. I. Nasybullina, O. V. Kosmachevskaya, A. F. Topunov. EFFECT OF NITRIC OXIDE METABOLITES ON THE FORMATION OF MEMBRANE-BOUND HEMOGLOBIN UNDER CARBONYL STRESS

Hemoglobin (Hb) in intact erythrocytes exists both in soluble and membrane-bound states. Hemoglobin transition to the membrane-bound state (MBHb) can be physiologically significant. We can presume that it provokes an adaptive reaction aimed to change different parameters connected with erythrocyte biochemistry and membrane properties. Nitric oxide (NO) is known to affect Hb-membrane binding. We have shown that the addition of NaNO_2 , CysNO and GSNO to the suspension of erythrocytes results in changes in MBHb concentration. Hemolytic stability depends on MBHb level: even small MBHb fluctuations change the level of erythrocytes hemolysis. NaNO_2 triggered the highest

amplitude of MBHb changes due to the formation of free-radical products in the system (oxyHb – NaNO₂). Methylglyoxal (MG) provoked a dose-dependent increase of MBHb, whereas the Hb oxidative-reductive state was not affected. The level of MBHb was negatively correlated with the amount of reduced SH-groups of membrane proteins. The addition of NO metabolites to erythrocytes suspension in the presence of MG induced various effects: NaNO₂ reduced MBHb by 50 %, CysNO by 20 %, while GS-NO, on the contrary, slightly promoted the MBHb level. The effect of nitrosothiols can be explained by free-radical products being formed in the system (MG–NH₃–Pr–RSNO), which promote Hb binding with membrane components by inducing lipid and protein oxidation processes. It was shown that even insignificant MBHb fluctuations resulted in changes of erythrocyte hemolysis rates.

Key words: erythrocytes; hemoglobin; methylglyoxal; nitrosothiols; sodium nitrite.

Введение

В последнее время повсеместно наблюдается высокая распространенность заболеваний, ассоциированных с метаболическими нарушениями. Одним из таких заболеваний является сахарный диабет 2-го типа, при котором развиваются нарушения сердечно-сосудистой системы. В патогенезе сердечно-сосудистых осложнений важную роль играют изменения структуры и функций эритроцитов. Известно, что при сахарном диабете развивается гипергликемия, которая является причиной образования активных карбонильных соединений (АКС). Группу АКС составляют вещества, в составе которых имеется карбонильная, альдегидная или кето-группа, при участии которой они вступают в неферментативные реакции гликирования с различными биомолекулами [Thornalley, 2008]. Эритроциты являются первыми клеточными мишенями действия глюкозы и продуктов ее окислительной деградации (3-дезоксиглюкозона и метилглиоксаля).

Известно, что хроническая гипергликемия и связанные с ней метаболические нарушения воздействуют на мембрану эритроцита, которая имеет ключевое значение в его функциональной активности. Так, у крыс с аллоксановым сахарным диабетом с увеличением срока гипергликемии нарастало количество необратимо измененных эритроцитов. На третьей-четвертой неделе количество сфероцитов составляло 55 % против 20 % у интактных животных [Емельянов и др., 2016].

Имеется большое количество публикаций, указывающих на повышенную вязкость и жесткость мембраны эритроцитов больных сахарным диабетом [Shin et al., 2007; Singh, Shin, 2009]. В экспериментах *in vitro* было показано, что наблюдаемые нарушения свойств эритроцитов вызваны действием АКС на компоненты мембраны [Iwata et al., 2004]. Повреждение мембран негативно сказывается на их механи-

ческих свойствах и целостности, в результате чего повышается вероятность гемолиза и выхода гемоглобина в кровеносное русло. Оказывать влияние на эритроцитарную мембрану могут как факторы плазмы (АКС, активные формы кислорода и азота), так и сам гемоглобин (Hb). Известно, что в эритроцитах Hb находится в растворимой и мембраносвязанной формах, соотношение между которыми меняется в зависимости от состояния молекул гемоглобина и мембран. Обратимое связывание Hb с мембраной носит регуляторный характер и является инструментом настройки свойств мембраны и углеводного метаболизма при изменении условий функционирования, например, при изменении pO₂ [Rifkind, Nagababu, 2013; Mohanty et al., 2014; van Zwieten et al., 2014; Космачевская и др., 2017]. При действии различных окислителей может происходить необратимая ковалентная пришивка Hb к компонентам мембраны, что дестабилизирует мембрану и приводит к выходу Hb в плазму. Поэтому представляется актуальным изучение механизмов стабилизации эритроцитов и поиск веществ, снижающих степень гемолиза при функционировании клеток в условиях карбонильного стресса. Одними из биологически активных веществ, оказывающих стабилизирующее действие на эритроциты, являются метаболиты NO в низких физиологических концентрациях (нитрозоглутатион, динитрозильные комплексы железа с глутатионовыми лигандами) [Шумаев и др., 2017].

Целью настоящей работы было сравнительное изучение действия различных метаболитов NO на изолированные эритроциты в присутствии метилглиоксаля, моделирующего карбонильный стресс. В качестве критериев оценки модификации эритроцитов мы использовали концентрации мембраносвязанного гемоглобина (MBHb – membrane-bound hemoglobin) и Hb во внеклеточной среде, поскольку эти параметры очень чувствительны к присутствию АКС, а также активных форм кислорода и NO.

Материалы и методы

Приготовление суспензии эритроцитов

В работе использовали эритроциты, полученные из крови крыс Wistar, стабилизированной цитратом натрия. Эритроциты непосредственно перед опытом отмывали от компонентов плазмы двукратным центрифугированием (1200 г, 10 мин, 4 °С) пятикратным объемом изотонического раствора в фосфатно-солевом буфере, содержащем 10 мМ Na₂HPO₄/KH₂PO₄, 137 мМ NaCl, 2,7 мМ KCl (рН 7,4) 1 мМ CaCl₂, 0,5 мМ MgCl₂. Отмытые эритроциты использовали для приготовления суспензии с гематокритом 0,2 (содержание гемоглобина 50 ± 3 мг/мл). В качестве среды инкубирования использовали такой же раствор, дополнительно содержащий 5 мМ глюкозы.

К 100 мкл суспензии эритроцитов добавляли 10 мМ раствора NaNO₂, *N*-ацетил-*L*-цистеина (CysNO) или *S*-нитрозоглутатиона (GSNO) до конечных концентраций 0,4; 0,8; 2; 3 и 4 мМ. При моделировании карбонильного стресса проводили предынкубирование эритроцитов с метилглиоксалем (3 мМ) в течение 20 минут. В качестве контроля использовали суспензию эритроцитов без добавок. Конечный объем эритроцитарной смеси составлял 125 мкл. Эритроциты инкубировали при 37 °С в течение 90 мин при постоянном медленном перемешивании, затем центрифугировали при 1200 г в течение 10 мин. Определяли концентрацию Hb в супернатанте, отражающую степень гемолиза, и содержание метгемоглобина, осадок использовали для оценки количества Hb, связанного с мембранами.

Определение концентрации гемоглобина

Концентрацию Hb определяли пиридингемохромным методом Риггса в нашей модификации [Космачевская, Топунов, 2007]. Этот же метод использовали и для определения концентрации мембраносвязанного гемоглобина. Для анализа брали 100 мкл крови, производили отмывку эритроцитов от компонентов плазмы в 1 мл фосфатно-солевого буфера и затем полностью гемолизировали. Тени эритроцитов, содержавшие Hb, отделяли центрифугированием при 5000 г в течение 5 мин. К двукратно отмытым тням добавляли 100 мкл воды и 450 мкл 30% щелочного раствора пиридина. После полного растворения осадка определяли концентрацию гемоглобина пиридингемохромным методом. Для этого непосредственно перед измерением раствор Hb в пиридине восстанавливали

дистионитом натрия. Измеряли оптическое поглощение восстановленного пиридингемохромогена при 556 и 539 нм и рассчитывали концентрацию гемопротейдов по формуле $C \text{ (мг/мл)} = (A_{556} - A_{539}) \times 3,86$.

Спектрофотометрические измерения проводили на спектрофотометре Cary 300 (Varian-Bio, США) в кювете с длиной оптического пути 1 см при скорости сканирования 600 нм/мин.

Определение SH-групп в низкомолекулярных и белковых тиолах

Количественную оценку свободных сульфгидрильных групп проводили с помощью тиол-специфичной флуоресцентной метки ThioGlo1. Методика заключается в том, что при добавлении ThioGlo1 к раствору белка образуется флуоресцирующий аддукт с максимумом испускания флуоресценции при 506 нм при длине волны возбуждения 379 нм [Hoff et al., 2013]. Для изучения взаимодействия цистеина и глутатиона с метилглиоксалем к 50 мкл 7 мМ раствора тиолового соединения в 0,1 М К-фосфатном буфере (рН 7,4) добавляли 50 мкл 7 мМ раствора MG (RSH : MG = 1:1), затем смесь инкубировали при 25 °С в течение 24 мин.

Образцы для анализа восстановленных SH-групп мембранных белков готовили следующим образом: к 50 мкл отмытой суспензии эритроцитов ([Hb] = 47 ± 2 мг/мл) добавляли 450 мкл 0,45% раствора NaCl, инкубировали при 37 °С в течение 60 мин, затем отделяли тени эритроцитов центрифугированием при 3000 г в течение 5 мин. Осадок ресуспендировали в 100 мкл DMSO, на анализ брали 5 мкл, к которым добавляли 5 мкл 0,2 мМ ThioGlo1 в DMSO. В спектрофлуориметрическую кювету к 490 мкл 10 мМ К,Na-фосфатного буфера (рН 7,4) вносили 10 мкл исследуемой смеси и регистрировали флуоресценцию на спектрофлуориметре Shimadzu RF-5301 PC (Япония). Ширина щели возбуждающего и испускающего света составляла 1,5 нм для образцов цистеина и глутатиона и 3 нм для белков мембран эритроцитов.

Синтез нитрозоглутатиона и нитрозоцистеина

Нитрозоглутатион и нитрозоцистеин синтезировали непосредственно перед внесением в среду инкубации, смешивая эквивалентные количества глутатиона или *N*-ацетил-*L*-цистеина и NaNO₂. Концентрацию образовавшихся нитрозотиолов определяли по поглощению при $\lambda = 335 \text{ нм}$, используя

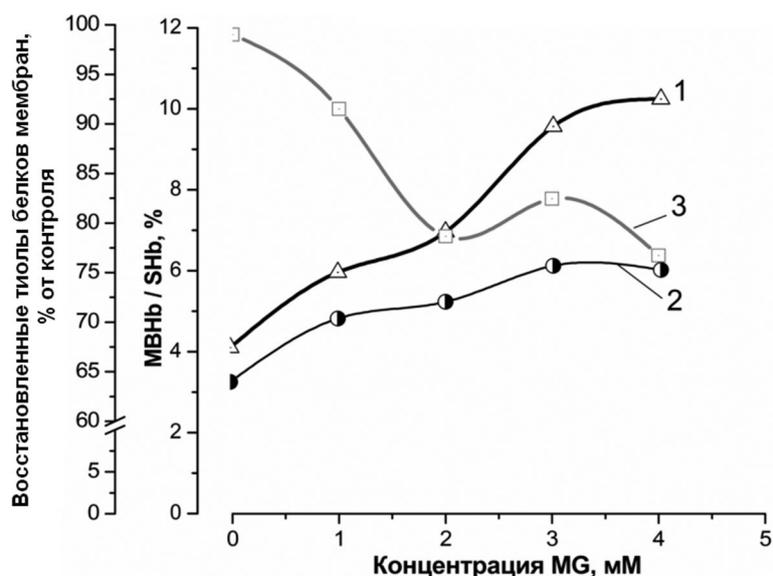


Рис. 1. Содержание Hb в мембранах (1), гемолизате (2) и восстановленные тиолы (R-SH) белков мембран (3) при инкубации суспензии эритроцитов с разными концентрациями MG. 100 % – показатели без добавления MG

Fig. 1. Hb content in membranes (1) and hemolysate (2), and reduced SH-groups of membrane proteins (3) at the erythrocyte incubation with different concentrations of MG. 100 % – indicators without addition of MG

молярный коэффициент экстинкции, равный $774 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$.

При проведении исследований использовалось оборудование Центра коллективного пользования «Промышленные биотехнологии» Федерального государственного учреждения «Федеральный исследовательский центр «Фундаментальные основы биотехнологии» Российской академии наук».

Результаты и обсуждение

Как было показано в наших предыдущих работах, GSNO стимулирует образование радикальных интермедиатов реакции лизина с метилглиоксалем, по сравнению с другими донорами NO [Шумаев и др., 2009; Kosmachevskaya et al., 2013]. GSNO и NaNO_2 в присутствии метилглиоксаля могут вызывать нитрование порфирина Hb (нитриHb) [Kosmachevskaya et al., 2014]. Эти результаты послужили основанием для проведения сравнительного изучения влияния нитрит-ионов и нитрозотиолов на переход Hb в мембраносвязанное состояние в условиях карбонильного стресса.

Для изучения действия метилглиоксаля на эритроциты отмытую суспензию интактных эритроцитов инкубировали в течение 20 минут с различными концентрациями MG. На рисунке 1 представлены кривые, изображающие

изменение трех параметров в зависимости от концентрации метилглиоксаля в инкубационной среде. Анализ этих зависимостей показывает, что доля MBHb практически линейно возрастает с увеличением концентрации MG в среде инкубирования и коррелирует с увеличением доли Hb, вышедшего в раствор. Поскольку количество Hb в растворе отражает степень гемолиза эритроцитов, можно утверждать, что индуцированное метилглиоксалем связывание Hb с мембраной в данных условиях носит патологический характер. В ряде исследований было показано, что гемолиз эритроцитов происходит вследствие развития процесса перекисного окисления липидов, индуцированного как самим гемоглобином, так и продуктами его распада (железом и гемовой группой) [Nagababu et al., 2010; Rifkind, Nagababu, 2013].

Известно, что гемоглобин в мет- и феррил-формах выступает в качестве активного окислителя. Также гемоглобин в состоянии полунасыщения ($2\text{Hb}-[\text{Fe}^{\text{II}}]-2\text{Hb}-[\text{FeO}_2]$) является источником супероксид-анион-радикала [Abugo, Rifkind, 1994; van Zwieten et al., 2014]. Однако в исследуемой системе окисления гемоглобина не происходило, поэтому можно предположить иные механизмы связывания Hb с мембраной. Наблюдаемое в наших экспериментах увеличение доли MBHb при добавлении к эрит-

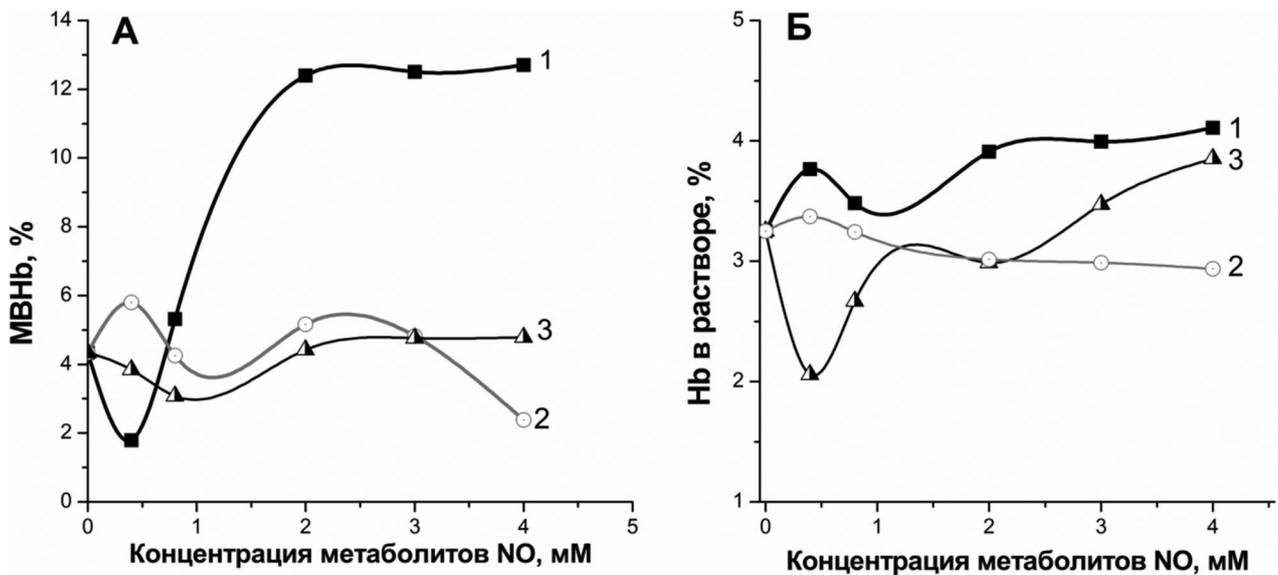


Рис. 2. Содержание Hb в мембранах (А) и в гемолизате (Б) при инкубации эритроцитов с разными концентрациями NaNO_2 (1), CysNO (2), GSNO (3). 100 % – показатели без добавления метаболитов NO

Fig. 2. Hb content in membranes (A) and hemolysate (Б) at the erythrocyte incubation with different concentrations of NaNO_2 (1), CysNO (2), GSNO (3). 100 % – indicators without addition of NO metabolites

роцитам метилглиоксала согласуется с отмеченной в статье [Маюрова, 2012] положительной корреляцией между содержанием MBHb и гептанрастворимыми шиффовыми основаниями в условиях алкогольного делирия.

Известно, что одним из показателей функциональной активности мембран является степень восстановленности сульфгидрильных групп мембранных белков. Количественная оценка свободных сульфгидрильных групп белков эритроцитарной мембраны с помощью флуоресцентной метки ThioGlo1 показала, что с увеличением концентрации MG уменьшается доля восстановленных SH-групп по сравнению с контрольными эритроцитами (рис. 1, кривая 3). Параллельно снижению SH-групп мембранных белков происходило увеличение содержания Hb в мембранах. Этот факт указывает на то, что снижение количества восстановленных тиолов может быть связано с уменьшением их доступности в результате экранирования молекулами Hb примембранного слоя. В ряде работ было показано, что при низких концентрациях H_2O_2 количество доступных тиоловых групп коррелирует с содержанием белка в мембране эритроцитов [Sharma, Premachandra, 1991; Rocha et al., 2009; Mendanha et al., 2012]. Нельзя исключить и возможность образования ковалентных аддуктов мембранных сульфгидрилов с метилглиоксалем [Zeng, Davies, 2005].

Имеются данные, что при окислительном стрессе гемоглобин связывается с белками цитоскелета через формирование межмолекулярных дисульфидных связей [Sayare, Fikiet,

1981; Bowman et al., 2005]. На возможное изменение свойств мембраны в условиях карбонильного стресса указывает и тот факт, что Hb лучше связывается с мембранами эритроцитов больных сахарным диабетом, чем с мембранами контрольных эритроцитов [Bryszewska, Szosland, 1988]. Примечательно, что сродство гликированного Hb к мембранам было ниже, чем у немодифицированного. В условиях наших экспериментов образование гликированного Hb невозможно из-за слишком малого времени инкубации клеток с метилглиоксалем.

Следующая часть нашей работы была посвящена оценке количественного содержания MBHb в эритроцитах при их обработке метилглиоксалем и влияния на этот процесс метаболитов оксида азота. Эритроциты инкубировали с различными концентрациями доноров NO: NaNO_2 , CysNO и GSNO. Только в случае инкубации с NaNO_2 наблюдалось значительное увеличение доли MBHb – с 4 до 12 % (рис. 2, А, кривая 1). При действии нитрозотиолов колебания концентрации MBHb были наименее выражены. На графике, отражающем зависимость уровня MBHb от концентрации NaNO_2 /CysNO, присутствует экстремум при концентрации 0,4 мМ (рис. 2, А). В случае использования NaNO_2 происходит уменьшение MBHb на 2 %, а в случае CysNO – увеличение на 2 %. Примечательно, что на графике зависимости концентрации гемоглобина в инкубационной среде (степень гемолиза) от концентрации внесенных в среду NO-доноров имеются аналогичные экстремумы, но противоположной направленности

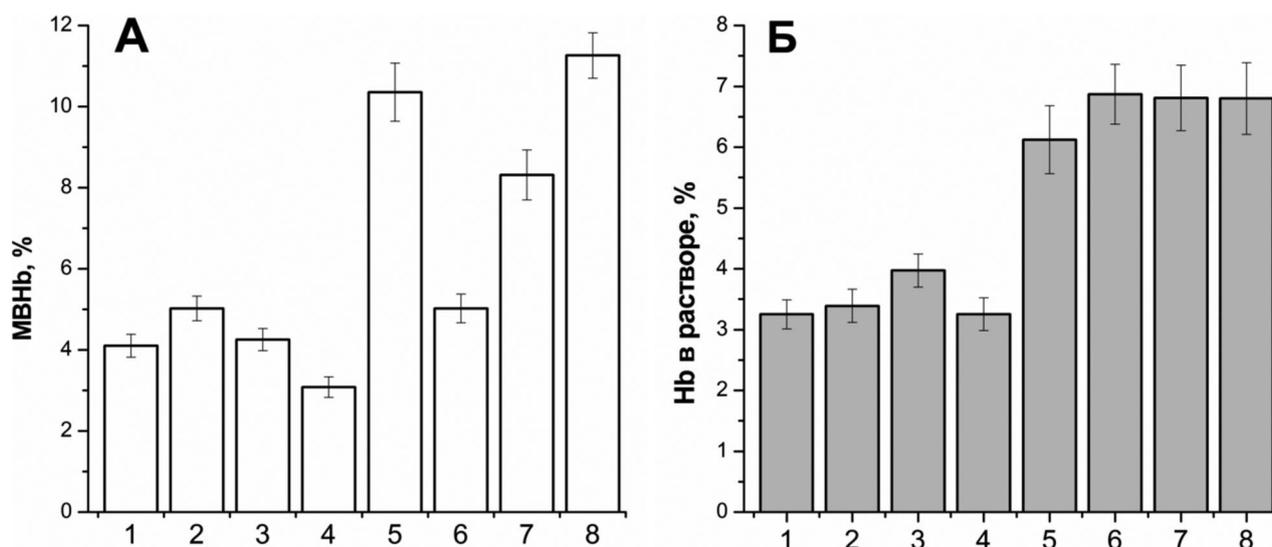


Рис. 3. Содержание Hb в мембранах (А) и в гемолизате (Б) при инкубации эритроцитов с MG (3 мМ) и NaNO₂/Cys-NO/GS-NO (0,8 мМ). 1 – без добавок; 2 – NaNO₂; 3 – CysNO; 4 – GSNO; 5 – MG; 6 – MG + NaNO₂; 7 – MG + CysNO; 8 – MG + GSNO. 100 % – показатели без добавления редокс-активных веществ. Данные представлены в виде M±m

Fig. 3. Hb content in membranes (A) and hemolysate (Б) at the incubation of erythrocytes with MG (3 mM) and NaNO₂/Cys-NO/GS-NO (0.8 mM). 1 – no additives; 2 – NaNO₂; 3 – CysNO; 4 – GSNO; 5 – MG; 6 – MG + NaNO₂; 7 – MG + CysNO; 8 – MG + GSNO. 100 % – indicators without addition of red-ox reactive compounds. The data are represented as M±SEM

(рис. 2, Б), что может быть косвенным указанием на существующую взаимосвязь между этими параметрами.

Сопоставляя графики на рисунке 2, можно предположить, что в определенных концентрационных пределах (до 1 мМ) метаболиты NO определяют уровень MBHb и гемолитическую устойчивость эритроцитов. Повышение MBHb на 2 % от уровня контроля оказывает стабилизирующий эффект на мембрану эритроцита (рис. 2, сопоставление кривых 2), снижение на 2 % – дестабилизирующий (рис. 2, сопоставление кривых 1). Наблюдаемое снижение степени гемолиза в экспериментах с CysNO (рис. 2, кривые 2), при увеличении доли MBHb, можно объяснить стабилизирующим действием гемоглобина на мембраны. Это предположение подтверждается данными работ [Knutton et al., 1970; Комиссарчик и др., 1977], в которых показано, что разрушение липопротеиновой структуры эритроцитарных мембран с высоким содержанием Hb происходило в гораздо меньшей степени по сравнению с мембранами с малым содержанием Hb. Однако результаты, полученные на телях эритроцитов, следует переносить на целую клетку с большой осторожностью.

Поскольку ранее нами было показано, что различные метаболиты NO ингибируют протекание реакции Майяра [Kosmachevskaya et al., 2013, 2014], мы решили проверить действие

этих соединений на эритроциты. Была проведена совместная инкубация эритроцитов с метилглиоксалем и NO-донорными соединениями. На рисунке 3 представлены результаты по содержанию MBHb в эритроцитах (А) и Hb в инкубационной среде (Б). При концентрации MG в инкубационной среде 3 мМ доля MBHb составляла ~ 10 %.

Внесение в среду инкубации NaNO₂ и CysNO приводило к снижению доли связанного с мембранами Hb на 50 и 20 % соответственно, по сравнению с эритроцитами, обработанными только метилглиоксалем. В противоположность этому GSNO вызывал незначительное (в пределах ошибки эксперимента) увеличение доли MBHb. Наблюдаемое отличие в действии нитрит-ионов и нитрозотиолов можно объяснить исходя из химических свойств этих соединений. Нитрозотиолы непосредственно высвобождают NO, который способен вступать в свободнорадикальные реакции. Нитрозотиолы содержат также редокс-активную SH-группу, которая может окисляться с образованием тильного радикала (RS[•]). В условиях карбонильного стресса GSNO стимулирует образование свободнорадикальных интермедиатов [Шумаев и др., 2009; Kosmachevskaya et al., 2013], которые, в свою очередь, могут стимулировать реакции перекисного окисления липидов и тем самым образование новых порций АКС, усиливая карбонильный стресс. Перечисленные про-

цессы могут индуцировать повреждение фосфолипидного бислоя и приводить к ковалентному связыванию гемоглобина с компонентами мембраны.

Вероятно, нитрит-ионы в восстановительных условиях реакции Майяра являются наиболее предпочтительным агентом для образования аддуктов оснований Шиффа с оксидом азота и динитрозильных комплексов железа с минимальным выходом свободнорадикальных интермедиатов. Восстановление нитрит-ионов до NO, который затем включается в комплексы с интермедиатами реакции Майяра, выводя их из дальнейших превращений, может быть еще одним объяснением наблюдаемого под действием NO_2^- ингибирования образования MBHb. Если сами по себе нитрит-ионы оказывают токсическое действие на эритроциты, то в условиях карбонильного стресса они могут оказывать протекторное действие.

Нитрозотиолы (CysNO и GSNO) в разной степени ингибировали связывание гемоглобина с мембраной, индуцированное метилглиоксалем (рис. 3, А, столбцы 7 и 8). Этот эффект можно объяснить различной способностью цистеина и глутатиона образовывать аддукты с MG. Цистеин образует с MG стабильные аддукты, что выражается в снижении количества восстановленных SH-групп (рис. 4, кривая 2). Реакция MG с глутатионом носит равновесный характер, образование тиогемиацетала происходит только при значительном избытке GSH. В условиях эксперимента клетки скорее испытывают недостаток GSH, который активно расходуется в глиоксалазной реакции [Valentine et al., 1970; Larsen et al., 1985; Thornalley et al., 1989].

Во всех вариантах опытов с суспензией эритроцитов, инкубированных с метилглиоксалем, количество внеклеточного Hb возрастало примерно в 2 раза по сравнению с эритроцитами, обработанными только метаболитами NO (рис. 3, Б). Этот эффект может быть связан с повреждением мембран эритроцитов свободнорадикальными интермедиатами, образующимися в реакции MG с аминокислотными остатками и NO-донорными соединениями.

Что касается эффектов, вызванных нитрит-ионами, то они могут быть разнонаправленными. С одной стороны, NO_2^- в реакции с охуHb приводит к образованию метаболитов с высокой окислительной способностью (NO_2^+ и H_2O_2), стимулирующих ПОЛ (перекисное окисление липидов) и окисление гемоглобина до Hb- $[\text{Fe}^{\text{V}}=\text{O}]$ [Zavodnik et al., 1999; Gow et al., 1999; Keszler et al., 2008]. Это способствует встраиванию гемоглобина, а также продуктов его

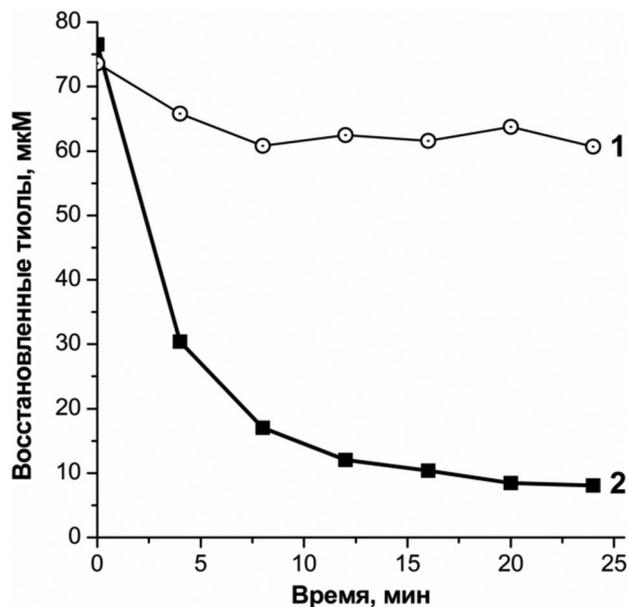


Рис. 4. Изменение содержания восстановленных тиолов в модельной системе: цистеина (1) и глутатиона (2) при инкубации их с метилглиоксалем (RSH: MG = 1: 1). Состав реакционной смеси описан в разделе «Материалы и методы»

Fig. 4. Changes in the content of reduced thiols in the model system: cysteine (1 – the bold line) and glutathione (2 – the thin line) during their incubation with methylglyoxale (RSH: MG = 1: 1). The reaction mixture is described in the Materials and Methods section

окисления и деструкции (железа, гема и денатурированного Hb) в эритроцитарную мембрану [Sharma, Premachandra, 1991; Rocha et al., 2009; Mendanha et al., 2012]. С другой стороны, нитритные ионы восстанавливаются интермедиатами реакции Майяра до NO, который в реакции с основаниями Шиффа приводит к образованию менее реакционноспособных нитропропроизводных, купируя дальнейшее участие оснований Шиффа в свободнорадикальных превращениях с участием MG и O_2 . Поэтому при действии MG на эритроциты нитрит-ионы нивелируют вызванный им эффект и препятствуют переходу Hb в мембраносвязанное состояние.

Метилглиоксаль также активно связывается с SH-группами Cys-93 β -цепей гемоглобина, причем степень модификации сульфгидрильных групп выше для охуHb, поскольку в R-конформации их доступность возрастает (SH-эффект) [Aboluwoye et al., 1998]. Модификация Hb метилглиоксалем меняет зарядные характеристики молекулы белка, что повышает его гидрофобность и предрасположенность к связыванию с мембраной. Имеются данные [Заводник, Лапшина, 1996], показывающие, что обработка Hb в течение одного часа мало-

новым и глутаровым диальдегидами облегчала процесс автоокисления охуHb. Эти альдегиды, так же как и метилглиоксаль, относятся к активным карбонильным соединениям, образуемым в результате реакций ПОЛ. Можно предположить, что в условиях карбонильного стресса существует сеть взаимоусиливающихся процессов, в результате которых образуются как активные формы кислорода, так и новые АКС, причем гемоглобин является основным компонентом этой сети свободнорадикальных реакций. Таким образом, переход Hb из растворимого в мембраносвязанное состояние при обработке эритроцитов высокими концентрациями MG и сопутствующий этому гемолиз указывают на тесную связь между карбонильным и окислительным стрессами [Kalapos, 2008a, b; Шумаев и др., 2009].

Особо отметим, что окисления гемоглобина в присутствии метилглиоксаля не происходило во всех вариантах эксперимента. Причиной может быть восстановление окисленного гемоглобина (metHb), образующегося в реакции охуHb с NO, редокс-активными интермедиями реакции Майяра [Kosmachevskaya et al., 2013, 2014].

Заключение

Полученные результаты позволили сделать вывод, что нитрит-ионы активнее, чем нитрозотиолы, индуцируют переход Hb из растворимого в мембраносвязанное состояние. Вероятнее всего, это происходит за счет индукции окислительных процессов, в частности, окисления SH-групп как самого Hb, так и белков мембраны. При обработке эритроцитов метилглиоксалем эффект был противоположным. Это, как нам кажется, связано с тем, что ионы NO_2^- в этих условиях блокировали образование свободнорадикальных продуктов реакции Майяра. Нельзя исключить и того, что низкие концентрации NO могут оказывать стабилизирующее действие на эритроцитарные мембраны посредством модуляции уровня MBHb, участвующего в регуляции метаболического поведения клетки. Как известно, повышение уровня MBHb приводит к активации гликолитических ферментов и синтеза АТФ, а снижение – пентозофосфатного пути, поставляющего NADPH [Weber et al., 2004; Chu, Low, 2006; Chu et al., 2008]. Понижение содержания MBHb при обработке эритроцитов 0,4 мМ NaNO_2 (рис. 2, А, кривая 1) можно объяснить развитием адаптивной реакции, направленной на активацию пентозофосфатного пути. В работе [Атауллаханов и др., 1984] было показано, что добавление нитрита к суспензии

отмытых эритроцитов приводит к резкому увеличению потока через пентозофосфатный путь. Активация пентозофосфатного пути связана с потреблением NADPH и GSH в окислительных процессах. С этими данными согласуется и тот факт, что предобработка эритроцитов CysNO увеличивает поток глюкозы через пентозофосфатный путь [Misiti et al., 2002].

Хотелось бы отметить, что колебания уровня MBHb в определенных концентрационных пределах носят компенсаторно-приспособительный характер, в то время как более значительное связывание Hb с компонентами мембраны, происходящее вследствие окислительных процессов, наоборот, дестабилизирует мембрану, вызывает гемолиз и выход гемоглобина в сосудистое русло.

Добавим также, что данные о мембраносвязанном гемоглобине могут быть дополнительным параметром для общей оценки состояния системы крови и для диагностики гемоглобинопатий и анемий, в том числе связанных с различными заболеваниями и определяемых с помощью компьютерной экспертной системы, разрабатываемой нами совместно с кафедрой «Компьютерные медицинские системы» НИЯУ МИФИ и клиничко-диагностической лабораторией Российского онкологического научного центра им. Н. Н. Блохина [Насыбуллина и др., 2015].

Литература

- Атауллаханов Ф. И., Витвицкий В. М., Жаботинский А. М., Кияткин А. Б., Пичугин А. В. Стационарная зависимость скорости восстановления метгемоглобина от его концентрации в интактных эритроцитах человека // Биохимия. 1984. Т. 49, № 2. С. 193–197.
- Емельянов В. В., Леонтьев Д. В., Ищенко А. В., Булавицева Т. С., Саватеева Е. А., Данилова И. Г. Атомно-силовая микроскопия эритроцитов и метаболические нарушения при экспериментальном сахарном диабете и его коррекции липоевой кислотой // Биофизика. 2016. Т. 61, № 6. С. 922–926.
- Заводник И. Б., Лапшина Е. А. Процессы окисления гемоглобина человека // Биохимия. 1996. Т. 61, № 1. С. 42–48.
- Комиссарчик Я. Ю., Левин С. В., Свиридов Б. Е., Сабалаяускас И. Ю., Айдитите Г. С. Стабилизирующая роль примембранных белков в поддержании структурной целостности клеточных мембран // Общие механизмы клеточных реакций на повреждающие воздействия: Сб. науч. тр. Л.: Ин-т цитол., 1977. С. 29–31.
- Космачевская О. В., Насыбуллина Э. И., Блиндарь В. Н., Топунов А. Ф. Роль эритроцитарного гемоглобина в адсорбционном механизме адаптации клетки // Актуальные вопросы экспериментальной биологии и медицины: Матер. Сухумской меж-

дунар. науч.-практ. конф. 2017. С. 421–429. URL: http://niiepit2017.com/img/Materialy_konferentzii_niiepit2017.pdf (дата обращения: 05.03.2018).

Космачевская О. В., Топунов А. Ф. Метод определения содержания гемоглобинподобных белков в гетерогенных смесях // Прикладная биохимия и микробиология. 2007. Т. 43, № 3. С. 347–353. doi: 10.1134/S0003683807030131

Маюрова Т. В. Особенности оксидативных процессов у спортсменов-конькобежцев // Вестник ЮУрГУ. 2012. № 28. С. 126–128.

Насыбуллина Э. И., Никитаев В. Г., Проничев А. И., Блиндарь В. Н., Космачевская О. В., Топунов А. Ф. Экспертная система диагностики гемоглинопатий с использованием данных о состоянии крови, эритроцитов и гемоглобина // Краткие сообщения по физике. 2015. Т. 42, № 7. С. 22–27. doi: 10.3103/S1068335615070039

Шумаев К. Б., Горудко И. В., Космачевская О. В., Панасенко О. М., Пугаченко И. С., Топунов А. Ф., Рууге Э. К. Ингибирование динитрозильными комплексами железа гемолиза эритроцитов, индуцированного гипогалоидными кислотами // Актуальные вопросы экспериментальной биологии и медицины: Матер. Сухумской междунар. науч.-практ. конф. 2017. С. 445–452. URL: http://niiepit2017.com/img/Materialy_konferentzii_niiepit2017.pdf (дата обращения: 05.03.2018).

Шумаев К. Б., Губкина С. А., Кумскова Е. М., Шепелькова Г. С., Рууге Э. К., Ланкин В. З. Механизм образования супероксидного радикала при взаимодействии L-лизина с дикарбонильными соединениями // Биохимия. 2009. Т. 74, № 4. С. 568–574.

Aboluwoye C. O., Adebayo E. A., Egunlusi D., Tijani K., Bolaji S., Olayinka S. Effect of conformation and spin state on sulphhydryl reactivities of hemoglobins // Bull. Chem. Soc. Ethiop. 1998. Vol. 12. P. 17–25.

Abugo O. O., Rifkind J. M. Oxidation of hemoglobin and the enhancement produced by nitroblue tetrazolium // J. Biol. Chem. 1994. Vol. 269. P. 24845–24853.

Bowman Z. S., Morrow J. D., Jollow D. J., McMillan D. C. Primaquine-induced hemolytic anemia: role of membrane lipid peroxidation and cytoskeletal protein alterations in the hemotoxicity of 5-hydroxyprimaquine // J. Pharmacol. Exp. Ther. 2005. Vol. 314. P. 838–845.

Bryszewska M., Szosland K. Association between the glycation of erythrocyte membrane proteins and membrane fluidity // Clin. Biochem. 1988. Vol. 21. P. 49–51.

Chu H., Breite A., Ciralo P., Franco R. S., Low P. S. Characterization of the deoxyhemoglobin binding site on human erythrocyte band 3: implications for O₂ regulation of erythrocyte properties // Blood. 2008. Vol. 111. P. 932–938.

Chu H., Low P. S. Mapping of glycolytic enzyme-binding sites on human erythrocyte band 3 // Biochem. J. 2006. Vol. 400. P. 143–151.

Gow A. J., Luchsinger B. P., Pawloski J. R., Singel D. J., Stamler J. S. The oxyhemoglobin reaction of nitric oxide // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1999. Vol. 96. P. 9027–9032.

Hoff S., Larsen F. H., Andersen M. L., Lund M. N. Quantification of protein thiols using ThioGlo1 fluorescent derivatives and HPLC separation // Analyst. 2013. Vol. 138. P. 2096–2103.

Iwata H., Ukeda H., Maruyama T., Fujino T., Sawamura M. Effect of carbonyl compounds on red blood cells deformability // Biochem. Biophys. Res. Commun. 2004. Vol. 321. P. 700–706.

Kalapos M. P. Methylglyoxal and glucose metabolism: a historical perspective and future avenues for research // Drug Metabol. Drug Interact. 2008a. Vol. 23. P. 69–91.

Kalapos M. P. The tandem of free radicals and methylglyoxal // Chem. Biol. Interact. 2008b. Vol. 171. P. 251–271.

Keszler A., Pikkova B., Schechter A. N., Hogg N. The reaction between nitrite and oxyhemoglobin: a mechanistic study // J. Biol. Chem. 2008. Vol. 283. P. 9615–9622.

Knutton S., Finean J. B., Coleman R., Limbrick A. R. Low-angle X-Ray diffraction and electron-microscope studies of isolated erythrocyte membranes // J. Cell Sci. 1970. Vol. 7. P. 357–371.

Kosmachevskaya O. V., Shumaev K. B., Nasybulina E. I., Gubkina S. A., Topunov A. F. Interaction of S-nitrosoglutathione with methemoglobin under conditions of modeling carbonyl stress // Hemoglobin. 2013. Vol. 37, no. 3. P. 205–218. doi: 10.3109/03630269.2013.773911

Kosmachevskaya O. V., Shumaev K. B., Nasybulina E. I., Topunov A. F. Formation of nitri- and nitrosyl-hemoglobin in systems modeling the Maillard reaction // Clin. Chem. Lab. Med. 2014. Vol. 52, no. 1. P. 161–168. doi: 10.1515/cclm-2012-0792

Larsen K., Aronsson A. C., Marmstal E., Mannervik B. Immunological comparison of glyoxalase-I from yeast and mammals and quantitative-determination of the enzyme in human-tissues by radioimmunoassay // Comp. Biochem. Physiol. B. 1985. Vol. 82. P. 625–638.

Mendanha S. A., Anjos J. L. V., Silva A. H. M., Alonso A. Electron paramagnetic resonance study of lipid and protein membrane components of erythrocytes oxidized with hydrogen peroxide // Braz. J. Med. Biol. Res. 2012. Vol. 45, no. 6. P. 473–481.

Misiti F., Meucci E., Zuppi C., Vincenzoni F., Giardina B., Castagnola M., Messina I. O₂-dependent stimulation of the pentose phosphate pathway by S-nitrosocysteine in human erythrocytes // Biochem. Biophys. Res. Commun. 2002. Vol. 294. P. 829–834.

Mohanty J. G., Nagababu E., Rifkind J. M. Red blood cell oxidative stress impairs delivery and induces red blood cell aging // Frontiers in Physiology. 2014. Vol. 5. e84. doi: 10.3389/fphys.2014.00084

Nagababu E., Mohanty J. G., Bhamidipaty S., Ostera G. R., Rifkind J. M. Role of membrane in the formation of heme degradation products in red blood cells // Life Sci. 2010. Vol. 86. P. 133–138.

Rifkind J. M., Nagababu E. Hemoglobin redox reactions and red blood cell aging // Antioxid. Redox Signal. 2013. Vol. 18. P. 2274–2283.

Rocha S., Costa E., Coimbra S., Nascimento H., Catarino C., Rocha-Pereira P., Quintanilha A., Belo L., Santos-Silva A. Linkage of cytosolic peroxiredoxin 2 to erythrocyte membrane imposed by hydrogen peroxide-induced oxidative stress // Blood Cells Mol. Dis. 2009. Vol. 43. P. 68–73.

Sayare M., Fikiet M. Cross-linking of hemoglobin to the cytoplasmic surface of human erythrocyte membranes // J. Biol. Chem. 1981. Vol. 256. P. 13152–13158.

Sharma R., Premachandra B. R. Membrane-bound hemoglobin as a marker of oxidative injury in adult and neonatal red blood cells // *Biochem. Med. Metab. Biol.* 1991. Vol. 46. P. 33–44.

Shin S., Ku Y., Babu N., Singh M. Erythrocyte deformability and its variation in diabetes mellitus // *Indian J. Exp. Biol.* 2007. Vol. 45. P. 121–128.

Singh M., Shin S. Changes in erythrocyte aggregation and deformability in diabetes mellitus: a brief review // *Indian J. Exp. Biol.* 2009. Vol. 47. P. 7–15.

Thornalley P. J. Protein and nucleotide damage by glyoxal and methylglyoxal in physiological systems – role in ageing and disease // *Drug. Metabol. Drug. Interact.* 2008. Vol. 23. P. 125–150.

Thornalley P. J., Hooper N. I., Jennings P. E., Florkowski C. M., Jones A. F., Lunec J., Barnett A. H. The human red blood cell glyoxalase system in diabetes mellitus // *Diabetes Res. Clin. Pract.* 1989. Vol. 7. P. 115–120.

Valentine W. N., Paglia D. E., Neerhout R. C., Konrad P. N. Erythrocyte glyoxalase II deficiency with coincidental hereditary elliptocytosis // *Blood.* 1970. Vol. 36. P. 797–808.

References

Ataullakhanov F. I., Vitvitskii V. M., Zhabotin-skii A. M., Kiyatkin A. B., Pichugin A. V. Steady-state dependence of methemoglobin reduction rate on its concentration in intact human erythrocytes. *Biochemistry (Moscow)*. 1984. Vol. 49, no. 2. P. 150–154.

Emel'yanov V. V., Leont'ev D. V., Ishchenko A. V., Bulavintseva T. S., Savateeva E. A., Danilova I. G. Atomic-force microscopy of erythrocytes and metabolic disorders in experimental diabetes mellitus and during the correction of diabetes with lipoic acid. *Biophysics*. 2016. Vol. 61, no. 6. P. 906–910.

Komissarchik Ya. Yu., Levin S. V., Sviridov B. E., Sabalyauskas I. Yu., Aiditite G. S. Stabiliziruyushchaya rol' primembrannykh belkov v podderzhanii strukturnoi teslostonosti kletochnykh membran [The stabilization role of perimembrane proteins in the maintenance of structural integrity of cell membranes]. *Obsh. mekhanizmy kletochnykh reaksii na povrezhdayushchie vozd.: Sbornik nauch. tr. [General Mechanisms of Cell Reactions to Damaging Actions: Coll. Sci. Papers]*. Leningrad: Ins-t tsitol., 1977. P. 29–31.

Kosmachevskaya O. V., Nasybullina E. I., Blindar V. N., Topunov A. F. Rol' eritrotsitarnogo gemoglobina v adsorbtsionnom mekhanizme adaptatsii kletki [The role of erythrocytic hemoglobin in adsorption mechanism of cell adaptation]. *Aktual'nye vopr. eksp. biol. i meditsiny. Mater. Sukhumskoj mezhdunar. nauch.-prakt. konf. [Current Iss. of Experimental Biol. and Medicine: Proceed. Sukhum Int. Sci.-Pract. Conf.]*. Sukhum. 2017. P. 421–429. URL: http://niiepit2017.com/img/Materialy_konferentzii_niiepit2017.pdf (accessed: 05.03.2018).

Kosmachevskaya O. V., Topunov A. F. Method of determination of the content of hemoglobin-like proteins in heterogenic mixtures. *Prikl. biokhim. i mikrobiol. [Appl. Biochem. Microbiol.]*. 2007. Vol. 43, no. 3. P. 313–319. doi: 10.1134/S0003683807030131

Mayurova T. V. The specificity of oxidative processes of sportsman-skaters. *Vestnik Yuzhnoural'skogo*

van Zwieten R., Verhoeven A. J., Roos D. Inborn defects in the antioxidant systems of human red blood cells // *Free. Radic. Biol. Med.* 2014. Vol. 67. P. 377–386.

Weber R. E., Voelter W., Fago A., Echner H., Campanella E., Low P. S. Modulation of red cell glycolysis: interactions between vertebrate hemoglobins and cytoplasmic domains of band 3 red cell membrane proteins // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2004. Vol. 287. P. 454–464.

Zavodnik I. B., Lapshina E. A., Rekawiecka K., Zavodnik L. B., Bartosz G., Bryszewska M. Membrane effects of nitrite-induced oxidation of human red blood cells // *Biochim. Biophys. Acta.* 1999. Vol. 1421. P. 306–316.

Zeng J., Davies M. J. Evidence for the formation of adducts and S- (carboxymethyl) cysteine on reaction of alpha-dicarbonyl compounds with thiol groups on amino acids, peptides, and proteins // *Chem. Res. Toxicol.* 2005. Vol. 18. P. 1232–1241.

Поступила в редакцию 12.03.2018

gos. univ. [Bull. South Ural St. Univ.]. 2012. No. 28. P. 126–128.

Nasybullina E. I., Nikitaev V. G., Pronichev A. N., Blindar V. N., Kosmachevskaya O. V., Topunov A. F. Expert diagnostic system for hemoglobinopathies using the data on blood, erythrocyte, and hemoglobin state. *Bull. Lebedev Physics Inst.* 2015. Vol. 42, no. 7. P. 206–208. doi: 10.3103/S1068335615070039

Shumaev K. B., Gorudko I. V., Kosmachevskaya O. V., Panasenko O. M., Pugachenko I. S., Topunov A. F., Ruuge E. K. Ingibirovanie dinitrozil'nymi kompleksami zheleza gemoliza eritrotsitov, indutsirovannogo gipogaloidnymi kislotami [Dinitrosyl iron complexes inhibition hemolysis of erythrocytes induced by hypohaloid acids]. *Aktual'nye vopr. eksp. biol. i meditsiny. Mater. Sukhumskoj mezhdunar. nauch.-prakt. konf. [Current Iss. of Experimental Biol. and Medicine: Proceed. Sukhum Int. Sci.-Pract. Conf.]*. Sukhum. 2017. P. 445–452. URL: http://niiepit2017.com/img/Materialy_konferentzii_niiepit2017.pdf (accessed: 05.03.2018).

Shumaev K. B., Gubkina S. A., Kumsikova E. M., Shepel'kova G. S., Ruuge E. K., Lankin V. Z. Mechanism for the superoxide radical formation upon L-lysine interaction with dicarbonyl compounds. *Biochemistry (Moscow)*. 2009. Vol. 74, no. 4. P. 461–466.

Zavodnik I. B., Lapshina E. A. Oxidation of human hemoglobin. *Biochemistry (Moscow)*. 1996. Vol. 61, no. 1. P. 29–34.

Aboluwoye C. O., Adebayo E. A., Egunlusi D., Tijani K., Bolaji S., Olayinka S. Effect of conformation and spin state on sulphhydryl reactivities of hemoglobins. *Bull. Chem. Soc. Ethiop.* 1998. Vol. 12. P. 17–25.

Abugo O. O., Rifkind J. M. Oxidation of hemoglobin and the enhancement produced by nitroblue tetrazolium. *J. Biol. Chem.* 1994. Vol. 269. P. 24845–24853.

Bowman Z. S., Morrow J. D., Jollow D. J., McMillan D. C. Primaquine-induced hemolytic anemia: role of membrane lipid peroxidation and cytoskeletal protein

- alterations in the hemotoxicity of 5-hydroxyprimaquine. *J. Pharmacol. Exp. Ther.* 2005. Vol. 314. P. 838–845.
- Bryszewska M., Szosland K. Association between the glycation of erythrocyte membrane proteins and membrane fluidity. *Clin. Biochem.* 1988. Vol. 21. P. 49–51.
- Chu H., Breite A., Ciraolo P., Franco R. S., Low P. S. Characterization of the deoxyhemoglobin binding site on human erythrocyte band 3: implications for O₂ regulation of erythrocyte properties. *Blood.* 2008. Vol. 111. P. 932–938.
- Chu H., Low P. S. Mapping of glycolytic enzyme-binding sites on human erythrocyte band 3. *Biochem J.* 2006. Vol. 400. P. 143–151.
- Gow A. J., Luchsinger B. P., Pawloski J. R., Singel D. J., Stamler J. S. The oxyhemoglobin reaction of nitric oxide. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1999. Vol. 96. P. 9027–9032.
- Hoff S., Larsen F. H., Andersen M. L., Lund M. N. Quantification of protein thiols using ThioGlo1 fluorescent derivatives and HPLC separation. *Analyst.* 2013. Vol. 138. P. 2096–2103.
- Iwata H., Ukeda H., Maruyama T., Fujino T., Sawamura M. Effect of carbonyl compounds on red blood cells deformability. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2004. Vol. 321. P. 700–706.
- Kalapos M. P. Methylglyoxal and glucose metabolism: a historical perspective and future avenues for research. *Drug. Metabol. Drug. Interact.* 2008a. Vol. 23. P. 69–91.
- Kalapos M. P. The tandem of free radicals and methylglyoxal. *Chem. Biol. Interact.* 2008b. Vol. 171. P. 251–271.
- Keszler A., Piknova B., Schechter A. N., Hogg N. The reaction between nitrite and oxyhemoglobin: a mechanistic study. *J. Biol. Chem.* 2008. Vol. 283. P. 9615–9622.
- Knutton S., Finean J. B., Coleman R., Limbrick A. R. Low-angle X-Ray diffraction and electron-microscope studies of isolated erythrocyte membranes. *J. Cell Sci.* 1970. Vol. 7. P. 357–371.
- Kosmachevskaya O. V., Shumaev K. B., Nasybulina E. I., Gubkina S. A., Topunov A. F. Interaction of S-nitrosoglutathione with methemoglobin under conditions of modeling carbonyl stress. *Hemoglobin.* 2013. Vol. 37, no. 3. P. 205–218. doi: 10.3109/03630269.2013.773911
- Kosmachevskaya O. V., Shumaev K. B., Nasybulina E. I., Topunov A. F. Formation of nitri- and nitrosyl-hemoglobin in systems modeling the Maillard reaction. *Clin. Chem. Lab. Med.* 2014. Vol. 52, no. 1. P. 161–168. doi: 10.1515/ccim-2012-0792
- Larsen K., Aronsson A. C., Marmstal E., Mannervik B. Immunological comparison of glyoxalase-I from yeast and mammals and quantitative-determination of the enzyme in human-tissues by radioimmunoassay. *Comp. Biochem. Physiol. B.* 1985. Vol. 82. P. 625–638.
- Mendanha S. A., Anjos J. L. V., Silva A. H. M., Alonso A. Electron paramagnetic resonance study of lipid and protein membrane components of erythrocytes oxidized with hydrogen peroxide. *Braz. J. Med. Biol. Res.* 2012. Vol. 45, no. 6. P. 473–481.
- Misiti F., Meucci E., Zuppi C., Vincenzoni F., Giardina B., Castagnola M., Messina I. O₂-dependent stimulation of the pentose phosphate pathway by S-nitrosocysteine in human erythrocytes. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2002. Vol. 294. P. 829–834.
- Mohanty J. G., Nagababu E., Rifkind J. M. Red blood cell oxidative stress impairs delivery and induces red blood cell aging. *Frontiers in Physiology.* 2014. Vol. 5. e84. doi: 10.3389/fphys.2014.00084
- Nagababu E., Mohanty J. G., Bhamidipaty S., Oshera G. R., Rifkind J. M. Role of membrane in the formation of heme degradation products in red blood cells. *Life Sci.* 2010. Vol. 86. P. 133–138.
- Rifkind J. M., Nagababu E. Hemoglobin redox reactions and red blood cell aging. *Antioxid. Redox Signal.* 2013. Vol. 18. P. 2274–2283.
- Rocha S., Costa E., Coimbra S., Nascimento H., Catarina C., Rocha-Pereira P., Quintanilha A., Belo L., Santos-Silva A. Linkage of cytosolic peroxiredoxin 2 to erythrocyte membrane imposed by hydrogen peroxide-induced oxidative stress. *Blood Cells Mol. Dis.* 2009. Vol. 43. P. 68–73.
- Sayare M., Fikiet M. Cross-linking of hemoglobin to the cytoplasmic surface of human erythrocyte membranes. *J. Biol. Chem.* 1981. Vol. 256. P. 13152–13158.
- Sharma R., Premachandra B. R. Membrane-bound hemoglobin as a marker of oxidative injury in adult and neonatal red blood cells. *Biochem. Med. Metab. Biol.* 1991. Vol. 46. P. 33–44.
- Shin S., Ku Y., Babu N., Singh M. Erythrocyte deformability and its variation in diabetes mellitus. *Indian J. Exp. Biol.* 2007. Vol. 45. P. 121–128.
- Singh M., Shin S. Changes in erythrocyte aggregation and deformability in diabetes mellitus: a brief review. *Indian J. Exp. Biol.* 2009. Vol. 47. P. 7–15.
- Thornalley P. J. Protein and nucleotide damage by glyoxal and methylglyoxal in physiological systems – role in ageing and disease. *Drug. Metabol. Drug. Interact.* 2008. Vol. 23. P. 125–150.
- Thornalley P. J., Hooper N. I., Jennings P. E., Florkowski C. M., Jones A. F., Lunec J., Barnett A. H. The human red blood cell glyoxalase system in diabetes mellitus. *Diabetes Res. Clin. Pract.* 1989. Vol. 7. P. 115–120.
- Valentine W. N., Paglia D. E., Neerhout R. C., Konrad P. N. Erythrocyte glyoxalase II deficiency with coincidental hereditary elliptocytosis. *Blood.* 1970. Vol. 36. P. 797–808.
- van Zwieten R., Verhoeven A. J., Roos D. Inborn defects in the antioxidant systems of human red blood cells. *Free. Radic. Biol. Med.* 2014. Vol. 67. P. 377–386.
- Weber R. E., Voelter W., Fago A., Echner H., Campanella E., Low P. S. Modulation of red cell glycolysis: interactions between vertebrate hemoglobins and cytoplasmic domains of band 3 red cell membrane proteins. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2004. Vol. 287. P. 454–464.
- Zavodnik I. B., Lapshina E. A., Rekawiecka K., Zavodnik L. B., Bartosz G., Bryszewska M. Membrane effects of nitrite-induced oxidation of human red blood cells. *Biochim. Biophys. Acta.* 1999. Vol. 1421. P. 306–316.
- Zeng J., Davies M. J. Evidence for the formation of adducts and S- (carboxymethyl) cysteine on reaction of alpha-dicarbonyl compounds with thiol groups on amino acids, peptides, and proteins. *Chem. Res. Toxicol.* 2005. Vol. 18. P. 1232–1241.

Received March 12, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Насыбуллина Эльвира Ильгизовна

младший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биохимии им. А. Н. Баха,
Федеральный исследовательский центр
«Фундаментальные основы биотехнологии» РАН
Ленинский проспект, 33, стр. 2, Москва, Россия, 119071
эл. почта: lvirus198709@rambler.ru

Космачевская Ольга Владимировна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биохимии им. А. Н. Баха,
Федеральный исследовательский центр
«Фундаментальные основы биотехнологии» РАН
Ленинский проспект, 33, стр. 2, Москва, Россия, 119071
эл. почта: rizobium@yandex.ru

Топунов Алексей Федорович

заведующий лаб., д. б. н., проф.
Институт биохимии им. А. Н. Баха,
Федеральный исследовательский центр
«Фундаментальные основы биотехнологии» РАН
Ленинский проспект, 33, стр. 2, Москва, Россия, 119071
эл. почта: aftopunov@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Nasybullina, Elvira

Bach Institute of Biochemistry, Federal Research Centre
“Fundamentals of Biotechnology”,
Russian Academy of Sciences
bldg. 2, 33 Leninsky pr., 119071 Moscow, Russia
e-mail: lvirus198709@rambler.ru

Kosmachevskaya, Olga

Bach Institute of Biochemistry, Federal Research Centre
“Fundamentals of Biotechnology”,
Russian Academy of Sciences
bldg. 2, 33 Leninsky pr., 119071 Moscow, Russia
e-mail: rizobium@yandex.ru

Topunov, Alexey

Bach Institute of Biochemistry, Federal Research Centre
“Fundamentals of Biotechnology”,
Russian Academy of Sciences
bldg. 2, 33 Leninsky pr., 119071 Moscow, Russia
e-mail: aftopunov@yandex.ru

УДК 599.735.31 (470.22)

СОСТОЯНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ОЛЕНЬИ (CERVIDAE) В РЕСПУБЛИКЕ КАРЕЛИЯ

Д. В. Панченко, П. И. Данилов, К. Ф. Тирронен

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

Семейство Оленьи (Cervidae) в Республике Карелия представлено тремя видами: лось (*Alces alces* L.), лесной северный олень (*Rangifer tarandus fennicus* Lonnb.) и европейская косуля (*Capreolus capreolus* L.). Первые два вида – представители аборигенной фауны, последний – новый для республики вид, постоянно на ее территории не обитает, регистрируются многочисленные заходы зверей. Мониторинг популяций этих видов показал, что рост поголовья главного ресурсного вида – лоса, – наблюдавшийся на протяжении более десяти лет, в последние годы приостановился. В 2016 г. численность вида оценивалась в 21 тыс. особей. Использование популяции лоса в Карелии невелико и в последние пять лет не превышало 4 % от общей численности. Кроме легальной добычи значительное влияние на популяцию оказывают браконьерство и крупные хищники. Существование лесного северного оленя в Карелии под угрозой, и численность его находится на низком уровне. По результатам авиаучета 2014 г. поголовье этих зверей в республике составило 2300–2400 особей. Основные факторы, оказывающие негативное влияние на популяцию, – нелегальная добыча зверей и туризм. Заходы косули отмечаются в разные годы во всех частях республики. Предполагается, что относительно мягкие зимы последних лет позволили сформироваться небольшой группировке зверей в Лахденпохском районе. Участвовавшие встречи животных на территории Карелии объясняются ростом численности косули на сопредельных территориях Финляндии и Ленинградской области.

К л ю ч е в ы е с л о в а: ареал; копытные млекопитающие; территориальное распределение; численность; управление популяциями.

D. V. Panchenko, P. I. Danilov, K. F. Tirronen. STATE AND MANAGEMENT OF CERVID (CERVIDAE FAMILY) POPULATIONS IN THE REPUBLIC OF KARELIA

The Cervidae family in the Republic of Karelia is represented by three species: moose (*Alces alces* L.), wild forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus* Lonnb.) and European roe deer (*Capreolus capreolus* L.). The first two species are representatives of the native fauna, the latter is a species new for the republic and does not reside in the territory but numerous encounters of the animals are registered every year. After more than a decade of the positive trend, the process of population growth in the republic's main harvestable species, the moose, has halted in the past few years. In 2016 the species abundance was estimated at 21,000 individuals. The harvesting of the moose population in Karelia is minor, not exceeding 4 % of the total in the last five years. In addition to legal hunting, poaching, which has intensified in recent years, and predation by large carnivores have had

a significant effect on the population size. The existence of the forest reindeer in Karelia is under threat and the species abundance is low. According to the results of the aerial survey of 2014, the population of these animals in the republic was 2300–2400 individuals. The status of the species in the regional Red Data Book (2007) was changed from category 4 to 3, and in the next edition of this book the change to category 2 is planned. The main factors that produce a negative impact on the population are illegal hunting and tourism. Roe deer encounters have been registered in different seasons of the year in all parts of the republic. We assume that the relatively mild winters in recent years have allowed a small group of animals to gain a foothold in the Lahdenpohsky District, which explains the increasingly frequent encounters of these animals in the area. The frequent observations of the animals in the territory of Karelia are probably due to the growth of the roe deer population in the adjacent parts of Finland and the Leningrad Region.

Key words: range; ungulates; spatial distribution; abundance; population management.

Введение

В настоящее время территории Европейского Севера России представляют собой экономически привлекательный полигон для разностороннего освоения его ресурсов, и экосистемы этих территорий подвергаются значительным трансформациям вследствие антропогенного воздействия. Представители семейства Олени – важный и неотъемлемый компонент биоценозов Севера, занимающий одно из ключевых мест в цепях взаимодействий природных объектов. Как первичные консументы они способны оказывать значительное влияние на формирование и продуктивность фитоценозов. Копытные – основные жертвы крупных хищников в изучаемом регионе, участвующие, кроме того, в поддержании и распространении опасных для человека и сельскохозяйственных животных природно-очаговых заболеваний. Лось – важный охотничий ресурс республики, состояние популяций других представителей семейства – дикого северного оленя и косули – не позволяет осуществлять использование их ресурсов и требует повышенного внимания.

Изучение особенностей биологии оленей, разработка основ регионального управления их популяциями необходима в связи с их высокой экологической и практической значимостью, и подобные исследования выполнены на Северо-Западе России [Кулагин, 1932; Семенов-Тян-Шанский, 1948, 1982; Марвин, 1959; Гептнер и др., 1961; Тимофеева, 1974, 1985; Русаков, 1979; Данилов, 1986, 2005]. Тем не менее, несмотря на изученность многих вопросов, ряд из них, таких как распространение и численность, освоение пространства, структура популяции, требуют продолжения мониторинговых исследований. В настоящей работе приводятся результаты изучения статуса попу-

ляций оленей в Республике Карелия с начала нового тысячелетия.

Материалы и методы

Исследования выполнены на территории Республики Карелия. В ходе работ применялись следующие методы и подходы:

1. Распространение, численность и распределение лося, лесного северного оленя, косули определялись на основе данных зимнего маршрутного учета (ЗМУ) [Формозов, 1932; Приклонский, 1972; Данилов и др., 1996]. Анализ данных ЗМУ выполнен в трех вариантах: по административным районам Карелии, в прямоугольной системе координат с квадратами 50×50 и 25×25 км. Это позволило картировать информацию по распределению животных на конкретных участках с разной степенью детализации. При анализе материала использовался показатель относительной численности – число следов на 10 км маршрута, а для расчета абсолютной численности лося – средний многолетний пересчетный коэффициент 1,73.

2. Для оценки численности дикого северного оленя в республике в марте 2014 г. был выполнен авиаучет в северной и центральной частях республики. В процессе работ применялся метод ленточного авиаучета [Зыков, 1970; Кузьякин и др., 2009].

3. Материалы исследований дополнены литературными, архивными и ведомственными данными (анализ сведений о встречах и гибели животных, лицензий на добычу животных и др.), а также информацией, полученной в ходе анкетного опроса сотрудников ведомственных учреждений, охотников, местных жителей. При обработке материалов использованы общепринятые методы статистики [Коросов, Горбач, 2007; Ивантер, Коросов, 2010] и программы Statgraphics 2.0 и Microsoft Office Excel.

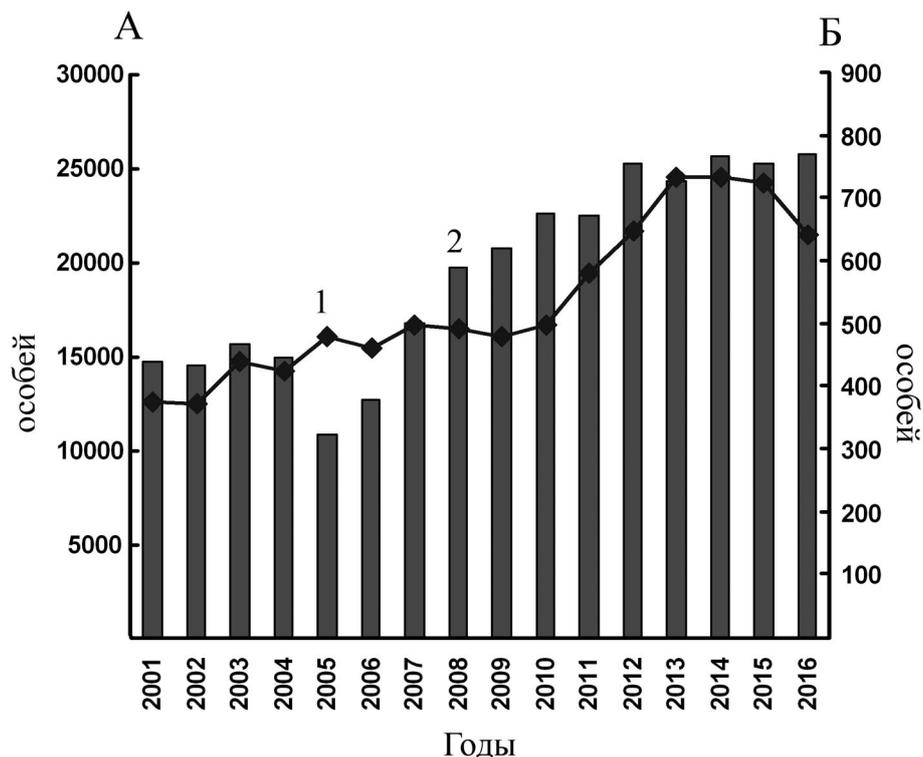


Рис. 1. Динамика численности (А, 1) и использование (Б, 2) популяции лося в Карелии

Fig. 1. Dynamics of abundance (A, 1) and harvesting (Б, 2) of the moose population in Karelia

Результаты и обсуждение

Лось (*Alces alces* L.). Численность этого главного ресурсного вида республики с начала 2000-х годов заметно выросла, и если в 2001 г. в Карелии она составляла 12,5 тыс. экз., то в 2016 г. превысила 21,0 тыс. экз. (рис. 1).

В среднем показатель учета (следов на 10 км) в период с 2001 по 2016 г. для северных районов (Лоухский, Кемский, тер. г. Костомукша, Калевальский, Беломорский) вырос с 1,4 до 2,5, для центральной части республики (Муезерский, Сегежский, Медвежьегорский, Кондопожский, Суоярвский районы) – с 1,6 до 2,4, а в южных (Лахденпохский, Сортавальский, Питкярантский, Олонецкий, Пряжинский, Прионежский, Пудожский) он увеличился с 2,0 до 4,0 следа на 10 км. Анализ динамики численности в республике за указанный период показал достоверный рост населения вида ($p < 0,05$). Темпы этого процесса для северной и центральной частей Карелии были одинаковы – $0,09 \pm 0,01$ ($p < 0,05$) следа на 10 км в год, для юга – $0,08 \pm 0,02$ ($p < 0,05$), однако главный вклад в рост поголовья вида в республике внесли именно южные районы, которые лось всегда населял с наибольшей плотностью [Мар-

ковский, 1995; Данилов, 2005; Данилов и др., 2010].

Изучение территориального распределения вида с использованием координатной сети с квадратами 25×25 км показало, что увеличение его численности в северной и центральных частях Карелии привело к более равномерному распределению животных по территории республики. Вместе с тем наибольшие показатели учета, как и ранее, регистрируются в южной части республики, особенно в Приладожье, несколько меньше относительная численность вида в центральной части и на севере республики (рис. 2). Такое распределение связано с преобладанием мозаики биотопов на юге (разновозрастные вторичные леса, мелкоконтурные вырубki, заброшенные сельхозугодья), а соответственно, и лучшей обеспеченностью кормами по сравнению с центральной частью и севером Карелии [Данилов, 2005; Данилов и др., 2008]. Высокие темпы роста численности за обозреваемый период в северных районах, очевидно, связаны с интенсивным освоением леса на этих территориях в 2000-е годы и, как следствие, увеличением площадей пригодных местообитаний. Подобное наблюдалось во время роста поголовья лося в республике

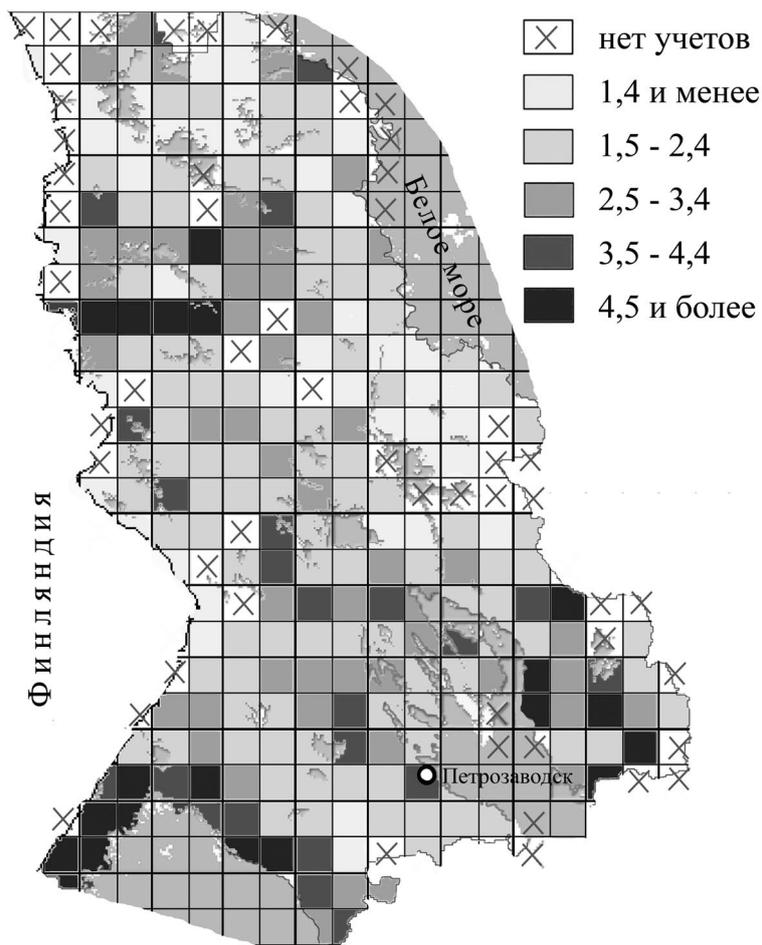


Рис. 2. Распределение и численность лося в Карелии в квадратах 25×25 км в 2012–2016 гг., следов на 10 км

Fig. 2. Distribution and abundance of the moose in Karelia in 2012–2016 (net 25×25 km), tracks per 10 km

в 1970-е годы, когда происходило возобновление лиственных и смешанных молодняков на обширных территориях, пройденных рубкой в 1960-е годы, а доля молодняков с 1961 к 1978 г. возросла в 2,5 раза [Данилов, 2005].

Процесс увеличения поголовья, наблюдавшийся на протяжении более чем десяти лет, в последние годы приостановился (рис. 1). Причиной этому может быть влияние как естественных, так и антропогенных факторов. Сила их воздействия, особенно последних, значительно изменялась на протяжении периода наблюдений в зависимости от хозяйственного освоения территории, а также интенсивного развития такого популярного и важного для экономики республики вида деятельности, как туризм.

Использование популяции лося в Карелии невелико, и в последнее пять лет не превышает 4 % от общей численности вида в республике (730–767 особей в год). Выделяемые квоты

на добычу официально осваиваются на 70–80 %. Селективный отстрел по половому признаку в республике не ведется. В целом добыча в последние два года изменялась по административным единицам с 2 % (Пудожский район) до 6 % (Беломорский район). Кроме легальной добычи в настоящее время значительное влияние на популяцию оказывает браконьерство. Случаи нелегального отстрела лосей регистрируются каждый год, однако существующая законодательная база зачастую позволяет браконьерам уйти от наказания. Доля зверей, погибших по этой причине в 2014–2016 гг. (n=221), составила 21 % от общего числа животных, найденных погибшими, и сопоставима с уроном от хищников – 20 %. Распространена форма браконьерства, когда на полученное разрешение стреляют более одного животного, если добыча зверя не была зарегистрирована службой охотнадзора. Использование снегоходов при охоте запрещено, однако повсюду, где

только позволяют ландшафтные особенности территории, «охотники» применяют эту технику для добычи зверей «с подъезда».

На популяцию оказывают влияние и другие факторы, такие как хищничество, гибель на водоемах, ДТП и др. Хищничество волка и бурого медведя является одной из основных причин гибели лося в изучаемом регионе [Данилов, 1981, 1994, 2005]. Прямая количественная оценка роли медведя в регулировании численности лося весьма затруднительна, тем не менее представление о ней можно получить, сравнив ее с гибелью лосей от волков. В Карелии в 2014–2016 гг. среди лосей, найденных погибшими ($n = 221$), 10 % зарезаны волками, а 8 % задраны медведями. В отдельные годы размер гибели от этих хищников бывает одинаков [Данилов, 2005]. Взаимосвязь волка и лося подтверждается согласованностью динамики их численности за все годы наблюдений (1964–2016 гг., $r = 0,65$; $p < 0,05$). В данный период соотношение хищников и жертв менялось весьма существенно и варьировало от 1:23 (1982 г.) до 1:107 (1972 г.), тогда как для баланса в этой системе в республике оно должно поддерживаться на уровне 1:60 [Данилов, 1994]. В 2016 г. оно составило 1:55. При этом общая гибель лосей от волков в республике составляет 1200–1300 зверей.

В последние годы участились случаи гибели лосей на крупных автодорожных магистралях, что связано с увеличением интенсивности транспортного потока. Так, в 1975 и 1976 гг., на фазе максимальной численности лося в республике (около 30 000 особей), гибель лосей по указанной причине составляла всего 4 %. Происходили эти случаи главным образом на железнодорожных путях, в том числе развитой в то время сети узкоколейных дорог. В 2014–2016 гг., когда поголовье лося было в 1,5 раза меньше, чем в 1970-е годы, доля животных, погибших только на автодорогах, составила 45 % от общего числа зверей, найденных погибшими.

Лесной северный олень (*Rangifer tarandus fennicus* L.). В настоящее время существование этого зверя в Карелии под угрозой и численность его находится на низком уровне. В 2007 г. статус подвида был изменен с 4-й категории на 3-ю [Красная книга..., 2007], а в следующем издании этой книги запланирован его перевод во 2-ю категорию. По сравнению с годами максимальной численности (1980-е) население лесного северного оленя в Карелии сократилось почти втрое и по результатам авиаучета 2014 г. составило 2300–2400 особей.

Анализ материалов ЗМУ показал, что наибольшие показатели относительной численно-

сти лесного северного оленя регистрируются в северной части республики (рис. 3). Зимой следы зверей чаще встречаются в окрестностях крупных озер: Топозеро и Пяозеро (Лоухский р-н), Среднее Куйтто (Калевальский р-н). По-прежнему отмечается концентрация зверей в нижнем течении рек Кузема, Поньгома и Воньга (Кемский р-н). В центральной части республики показатель учета значительно ниже, и среднее его значение за 2012–2016 гг. в Беломорском районе было 0,2 следа на 10 км. В восточной части района, граничащей с Архангельской областью, следы оленей не регистрируются в учетах уже более 10 лет. В процессе проведения авиаучета здесь также не встречено следов животных. По данным полевых исследований, опросных сведений, олени в этих местах не встречаются и летом, что позволяет заключить: в настоящее время звери не населяют эти территории. В Муезерском и Сегежском районах среднее значение показателя учета за указанный период составило 0,2 и 0,3 следа на 10 км соответственно. В Суоярвском районе следы оленей не регистрируют в процессе зимних учетов уже более 15 лет.

Южная граница распространения подвида заметно сместилась к северу и проходит по центральным районам Карелии, а распространение оленей на пределе ареала в настоящее время носит очаговый характер. В Сегежском районе это окрестности оз. Ондозеро и Волдозеро, в Муезерском – оз. Нюк, Лексозеро, Ровкульское, Сула. На востоке республики олени обитают в районе оз. Водлозеро (Пудожский р-н). Эти звери принадлежат к группировке, обитающей на территории Водлозерского национального парка [Данилов и др., 1986; Холодов, 2013; Мамонтов, Хохлов, 2016]. Вероятно, часть животных перемещаются на северо-запад, и в процессе ЗМУ их следы время от времени регистрируются в Медвежьегорском районе вблизи границы с Архангельской областью.

Легальное использование популяции оленя в Карелии не ведется с 2002 г., однако, несмотря на запрет охоты, значительные штрафы за его нарушение и возможную уголовную ответственность, браконьерство продолжается и представляет главную угрозу для существования лесного северного оленя в республике. Случаи нелегальной добычи зверей регистрируются ежегодно. В марте 2016 г. на границе Республики Карелия и Мурманской области за два дня обследования территории были найдены останки 11 оленей и 6 лосей, добытых браконьерами.

Значительное негативное влияние как фактор беспокойства оказывает также туризм.

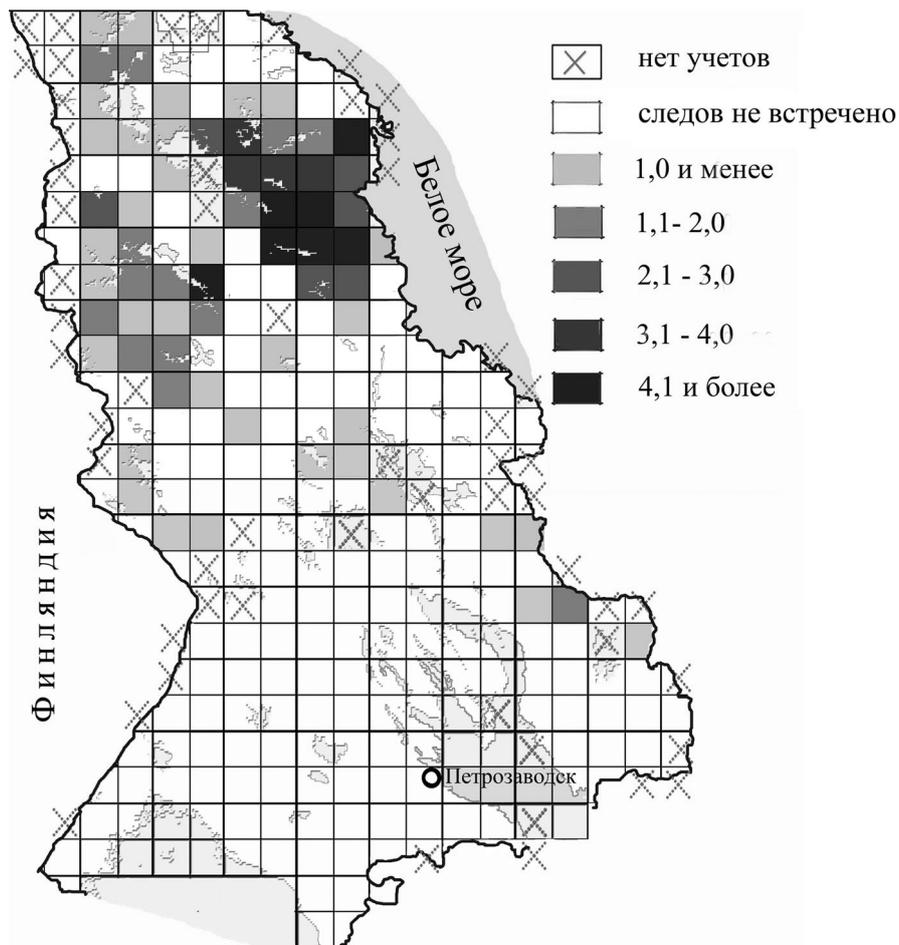


Рис. 3. Распределение и численность лесного северного оленя в Карелии в квадратах 25×25 км в 2012–2016 гг., следов на 10 км

Fig. 3. Distribution and abundance of the wild forest reindeer in Karelia in 2012–2016 (net 25×25 km), tracks per 10 km

Многочисленные туристы, рыбаки и охотники со всей России используют водный, снегоходный и вездеходный транспорт и проникают в самые труднодоступные места. Их маршруты и стоянки часто расположены в предпочитаемых оленями угодьях, что беспокоит зверей и заставляет их смещаться в менее благоприятные для них места. Это происходит теперь ежегодно летом на островах крупных озер севера республики, которые составляют важнейшую часть летних местообитаний оленей. Здесь важности остаются весной на отел, летом животные находят защиту от кровососущих насекомых и крупных хищников. Данные спутникового слежения за перемещениями оленей также свидетельствуют о беспокойстве животных человеком в зимний период. Так, дистанция между двумя последующими локациями меченных GPS-ошейниками зверей, находящихся на озерах, где велика вероятность встречи с людьми, передвигающимися на снегоходе, в некоторых

случаях составляла более 10 км по прямой. Период получения сигнала составляет 3 часа, и это означает, что животное было сильно напугано и передвигалось с большой скоростью.

Косуля (*Capreolus capreolus* L.). Этот вид не населяет территорию республики постоянно, однако заходы зверей довольно многочисленны и отмечаются в разные сезоны года во всех ее частях [Данилов и др., 2017]. Очевидно, относительно мягкие зимы последних лет позволили закрепиться небольшой группировке косуль в Лахденпохском районе, что объясняет регулярные встречи животных на этой территории. Так, в 2016 г. здесь было визуально отмечено 16 встреч косуль, в том числе с козлятами, зарегистрировано гонное поведение животных. Встречи косули в северных районах республики также нередки, а их следы регистрируются в процессе проведения ЗМУ. По сообщению сотрудника Костомукшского заповедника Ю. А. Красовского, зимой 2016–2017 гг. группа

косуль длительное время держалась на этой особо охраняемой природной территории, кормясь на небольшом участке.

Вероятно, участвовавшие встречи животных в Карелии могут объясняться ростом численности косули на прилегающих территориях [Burbaite, Csanvi, 2009; Данилкин, 2014]. Изучение перемещений европейской косули выявило оседлость большинства особей [Данилкин, 2014]. Тем не менее в Норвегии отдельные животные удалялись от мест мечения на 90 км [Myrgerbert, 1965], в Швеции – на 205 км [Strangaard, 1972]. В Финляндии известны перемещения животных на расстояние до 700 км от мест обитания [Pullianen, 1980]. Рост численности европейской косули отмечен для всей европейской части ее ареала, и за период с 1984 г. по начало 2000-х годов поголовье увеличилось с 6,2 до 9,5 млн особей, а самый высокий темп роста в Европе – 200 % – был отмечен в Финляндии [Burbaite, Csanyi, 2009].

Заключение

Завершая краткий обзор состояния популяций представителей семейства оленьих в Карелии, следует отметить, что численность лося с начала нового тысячелетия возросла почти вдвое, но, несмотря на важность вида как охотничьего ресурса региона (только в Карелии в охоте на лося ежегодно участвуют от 4 до 6 тыс. человек), управлению его популяцией уделяется недостаточно внимания. Рекомендации по использованию ресурсов лося, включающие регулирование таких параметров, как соотношение полов, возрастная структура, численность крупных хищников, пресс нелегальной охоты, разработаны для Карелии [Данилов, 2005], но освоение ресурсов вида остается экстенсивным. Недостаточный контроль угодий приводит к частым нарушениям правил охоты, и одной из основных причин гибели копытных в регионе остается браконьерство. Популяция дикого северного оленя испытывает тяжелый пресс человеческой деятельности, выражающийся в первую очередь в прямом преследовании человеком. Для снижения нагрузки другого фактора, оказывающего негативное влияние на популяцию этого вида, – туризма – необходимо разработать и регламентировать туристические маршруты, а также использование вездеходной техники.

Главными факторами, сдерживающими продвижение европейской косули на север, являются суровые и многоснежные зимы, недостаточная кормовая база, а также хищники – волк и рысь [Тимофеева, 1985; Данилов и др., 2017].

Таким образом, несмотря на многочисленные случаи захода косуль на территорию республики, постоянное обитание их здесь маловероятно. В Карелии существует пример полувольного разведения сибирской косули в высокоорганизованном охотничьем хозяйстве «Черные камни» (Сортавальский р-н). Однако вышеперечисленные факторы и здесь значительно усложняют выживание животных даже при условии регулярной подкормки.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-05-00646. Отдельные этапы работ финансированы из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0221-2017-0046).

Литература

- Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. М.: Высшая школа, 1961. 776 с.
- Данилкин А. А. Косули (биологические основы управления ресурсами). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 316 с.
- Данилов П. И. Роль крупных хищников в биоценозах и охотничьем хозяйстве // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 120–135.
- Данилов П. И. Глава VI. Популяционная динамика // Биология и использование лося. М.: Наука, 1986. С. 87–104.
- Данилов П. И. Экологические основы охраны и рационального использования крупных хищников Северо-Запада России: Дис. ... докт. биол. наук в форме научн. доклада. М., 1994. 69 с.
- Данилов П. И. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. М.: Наука, 2005. 340 с.
- Данилов П. И., Пуллияйнен Э., Хейкура К., Эркинэ Э., Сулкава С., Марковский В. А., Блюдник Л. В. Лесной северный олень Восточной Фенноскандии // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1986. С. 124–138.
- Данилов П. И., Белкин В. В., Каньшиев В. Я., Блюдник Л. В., Данилов А. М., Анненков В. Г., Марковский В. А. Охотничьи животные Карелии (распространение, численность). Петрозаводск: Барс-Афган, 1996. 38 с.
- Данилов П. И., Панченко Д. В., Белкин В. В., Тирронен К. Ф. Роль вырубок в жизни охотничьих зверей на Европейском Севере России // Естественные науки, 2008. № 3. С. 16–20.
- Данилов П. И., Белкин В. В., Федоров Ф. В., Блюдник Л. В., Тирронен К. Ф., Панченко Д. В. Ресурсные виды // Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. С. 195–260.

Данилов П. И., Панченко Д. В., Тирронен К. Ф. Европейская косуля (*Capreolus capreolus* L.) на северном пределе ареала в Восточной Фенноскандии // Экология. 2017. № 5. С. 377–384. doi: 10.7868/S0367059717050079

Зыков К. Д. Авиачет лесных копытных в СССР // Труды IX Международного конгресса биологов-охотоведов. М.: Известия Советов депутатов трудящихся СССР, 1970. С. 310–312.

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Элементарная биометрия. Петрозаводск: ПетрГУ, 2010. 104 с.

Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных. Петрозаводск: ПетрГУ, 2007. 76 с.

Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.

Кулагин Н. М. Лоси СССР. Л.: АН СССР, 1932. 120 с.

Кузякин В. А., Челинцев Н. Г., Ломанов И. К. Методические рекомендации по авиаучету лося и других лесных копытных животных на больших территориях. М.: Росинформагротех, 2009. 31 с.

Мамонтов В. Н., Хохлов Р. В. Состояние популяции дикого северного оленя (*Rangifer tarentus* L.) в национальном парке «Водлозерский» // Научные исследования в заповедниках и национальных парках России: Тез. всерос. науч.-практ. конф. с междунар. уч. (Петрозаводск, 29 августа – 4 сентября 2016 г.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. С. 149–150.

Марвин М. Я. Млекопитающие Карелии. Петрозаводск: Госиздат КАССР, 1959. 238 с.

Марковский В. А. Копытные Карелии (современное состояние популяции): Дис. ... канд. биол. наук (в виде научного доклада). Петрозаводск: КарНЦ РАН. 1995. 32 с.

Приклонский С. Г. Инструкция по зимнему маршрутному учету. М.: Колос, 1972. 16 с.

Русаков О. С. Современное состояние природных ресурсов, экология и вопросы хозяйственного использования копытных Северо-Запада СССР // Копытные Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. С. 63–293.

Семенов-Тянь-Шанский О. И. Лось на Кольском полуострове // Тр. Лапландского заповедника. 1948. Вып. 2. С. 91–162.

Семенов-Тянь-Шанский О. И. Звери Мурманской области. Мурманск: Мурман. кн. изд-во, 1982. 175 с.

Тимофеева Е. К. Лось (экология, распространение, хозяйственное значение). Л.: ЛГУ, 1974. 167 с.

Тимофеева Е. К. Косуля. Л.: ЛГУ, 1985. 224 с.

Формозов А. Н. Формула для количественного учета млекопитающих по следам // Зоол. журн. 1932. Т. 11. С. 66–69.

Холодов Е. В. Лесной северный олень в национальном парке «Водлозерский» // Уч. зап. ПетрГУ. Сер. Естественные и технические науки. 2013. № 2(131). С. 33–35.

Burbaite L., Csanyi S. Roe deer population and harvest changes in Europe // Est. J. Ecol. 2009. Vol. 58. P. 169–180.

Myrgerbert S. Merkingresulata XVI. Returns of game species marked by the Norwegian Hunting and Fishing Association, 1947–1962 // Medd. States Vitundersokelser. Ser. 2. 1965. No. 21. P. 1–24.

Pullianen E. Occurrence and spread of roe deer (*Capreolus capreolus* L.) in eastern Fennoscandia since 1970 // Mem. Soc. Fauna et flora fenn. 1980. Vol. 56, no. 1. P. 28–32.

Strangaard H. The roe deer population at Kalo and the factors regulating its size // Dan. Rev. Game Biol. 1972. Vol. 7. P. 1–205.

Поступила в редакцию 07.03.2018

References

Daniilkin A. A. Kosuli (biologicheskie osnovy upravleniya resursami) [Roe deer (biological basis of resource management)]. Moscow: T-vo nauch. izd. KMK, 2014. 316 p.

Danilov P. I. Rol' krupnykh khishchnikov v biotsenozakh i okhotnich'em khozyaistve [Role of large predators in biocenoses and hunting sector]. *Ekol. nazem. pozvonoch. Severo-Zapada SSSR* [Ecology of Terrestrial Mammals of the North-West of the USSR]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1981. P. 120–135.

Danilov P. I. Glava VI. Populyatsionnaya dinamika [Chapter VI. Population dynamics]. *Biol. i ispol'z. losya* [The Moose Deer: Biology and Management]. Moscow: Nauka, 1986. P. 87–104.

Danilov P. I. Ekologicheskie osnovy okhrany i ratsional'nogo ispol'zovaniya krupnykh khishchnikov Severo-Zapada Rossii [Ecological bases of protection and rational use of large predators of the North-West of Russia]: DSc. (Dr. of Biol.) thesis. Moscow, 1994. 69 p.

Danilov P. I. Okhotnich'i zveri Karelii: ekologiya, resursy, upravlenie, okhrana [Game animals of Karelia: ecology, resources, management, protection]. Moscow: Nauka, 2005. 340 p.

Danilov P. I., Pulliainen E. H., Heikura K., Erkinaro E. H., Sulkava S., Markovskii V. A., Blyudnik L. V. Lesnoi severnyi olen' Vostochnoi Fennoskandii [Wild forest reindeer of Eastern Fennoscandia]. *Ekol. nazem. pozvonoch. Severo-Zapada SSSR* [Ecology of Terrestrial Mammals of the North-West of the USSR]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1986. P. 124–138.

Danilov P. I., Belkin V. V., Kan'shiev V. Ya., Blyudnik L. V., Danilov A. M., Annenkov V. G., Markovskii V. A. Okhotnich'i zivotnye Karelii (rasprostranenie, chislennost') [Game animals of Karelia (distribution, abundance)]. Petrozavodsk: Bars-Afgan, 1996. 38 p.

Danilov P. I., Panchenko D. V., Belkin V. V., Tirronen K. F. Rol' vyrubok v zhizni okhotnich'ikh zveri na Evropeiskom Severe Rossii [Forest cuts role in game animals life cycle in the European North of Russia]. *Estestvennyye nauki* [Natural Sci.]. 2008. No. 3. P. 16–20.

Danilov P. I., Belkin V. V., Fedorov F. V., Blyudnik L. V., Tirronen K. F., Panchenko D. V. Resursnye vidy [Resource species]. *Monitor. i sokhr. bioraznoob. taehz. ekosistem Evrop. Severa Rossii* [Monitoring and Protection of Taiga Ecosystems Biodiversity in the European North of Russia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2010. P. 195–260.

Danilov P. I., Panchenko D. V., Tirronen K. F. Evropeiskaya kosulya (*Capreolus capreolus* L.) na severnom predele areala v Vostochnoi Fennoskandii [The European roe deer (*Capreolus capreolus* L.) at the northern boundary of its range in Eastern Fennoscandia]. *Ecologia* [Rus. J. Ecol.]. 2017. Vol. 48, no. 5, P. 459–465. doi: 10.1134/S1067413617050046

Formozov A. N. Formula dlya kolichestvennogo ucheta mlekopitayushchikh po sledam [The formula for the quantitative registration of mammals by their tracks]. *Zool. Zhurn.* [Rus. J. Zool.]. 1932. Vol. 11. P. 66–69.

Geptner V. G., Nasimovich A. A., Bannikov A. G. Mlekopitayushchie Sovetskogo Soyuza [Mammals of the Soviet Union]. Vol. 1. Moscow: Vysshaya shkola, 1961. 776 p.

Ivanter E. V., Korosov A. V. Elementarnaya biometriya [Elementary biometry]. Petrozavodsk: PetrGU, 2010. 104 p.

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

Kholodov E. V. Lesnoi severnyi olen' v natsional'nom parke "Vodlozerskii" [Wild forest reindeer in the Vodlozersky National Park]. *Uchen. zap. PetrGU. Ser. Estest. i tekhnich. nauki* [Proceed. Petrozavodsk St. Univ. Nat. Tech. Sci. Ser.]. 2013. No. 2(131). P. 33–35.

Krasnaya kniga Respubliki Kareliya [Red data book of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk: Kareliya, 2007. 368 p.

Kulagin N. M. Losi SSSR [Moose of the USSR]. Leningrad: AN SSSR, 1932. 120 p.

Kuzyakin V. A., Chelintsev N. G., Lomanov I. K. Metodicheskie rekomendatsii po aviauchetu losya i drugikh lesnykh kopytnykh zhivotnykh na bol'shikh territoriyakh [Methodical recommendations on aerial survey of moose and other forest ungulates in large areas]. Moscow: Rosinformagrotekh, 2009. 31 p.

Mamontov V. N., Khokhlov R. V. Sostoyanie populyatsii dikogo severnogo olenya (*Rangifer tarandus* L.) v natsional'nom parke "Vodlozerskii" [The state of the wild reindeer population (*Rangifer tarandus* L.) in the Vodlozersky National Park]. *Nauch. issled. v zapoved. i nats. parkakh Rossii*: Tez. vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhd. uch. (Petrozavodsk, 29 avg. – 4 sent. 2016 g.) [Scientific Research in Nature Reserves and National Parks in Russia: Abs. All-Russ. Conf. with Int. Part. (Aug., 29 – Sept., 4, Petrozavodsk)]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2016. P. 149–150.

Marvin M. Yu. Mlekopitayushchie Karelii [Mammals of Karelia]. Petrozavodsk: Gosizdat KASSR, 1959. 238 p.

Markovskii V. A. Kopytnye Karelii (sovremennoe sostoyanie populyatsii) [Ungulates of Karelia (population status)]: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk: KarRC RAS. 1995. 32 p.

Priklonskii S. G. Instruksiya po zimnemu marshrutnomu uchetu [Instructions for winter route census]. Moscow: Kolos, 1972. 16 p.

Rusakov O. S. Sovremennoe sostoyanie prirodnykh resursov, ekologiya i voprosy khozyaistvennogo ispol'zovaniya kopytnykh Severo-Zapada SSSR [The current state of natural resources, ecology, and economical usage of ungulates in the North-West of the USSR]. *Kopytnye Severo-Zapada SSSR* [Ungulates in the North-West of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1979. P. 63–293.

Semenov-Tyan-Shanskii O. I. Los' na Kol'skom poluostrove [Moose in the Kola Peninsula]. *Tr. Lapland. zapoved.* [Proceed. of the Lapland Reserve]. 1948. No. 2. P. 91–162.

Semenov-Tyan-Shanskii O. I. Zveri Murmanskoi oblasti [Mammals of the Murmansk Region]. Murmansk: Murm. kn. izd-vo, 1982. 175 p.

Timofeeva E. K. Los' (ekologiya, rasprostranenie, khozyaistvennoe znachenie) [Moose: ecology, distribution, economic importance]. Leningrad: LGU, 1974. 167 p.

Timofeeva E. K. Kosulya [Roe deer]. Leningrad: LGU, 1985. 224 p.

Zykov K. D. Aviauchet lesnykh kopytnykh v SSSR [Aerial survey of ungulates in the USSR]. *Trudy IX Mezhdunar. kongr. biologov-okhotovedov* [Proceed. the IX Int. Congress Game Biologists]. Moscow: Izvestiya Sovetov deputatov trudyashchikh SSSR, 1970. P. 310–312.

Burbaite L., Csanyi S. Roe deer population and harvest changes in Europe. *Est. J. Ecol.* 2009. Vol. 58. P. 169–180.

Myrgerbert S. Merkingresulate XVI. Returns of game species marked by the Norwegian Hunting and Fishing Association, 1947–1962. *Medd. States Viltundersokelser. Ser. 2.* 1965. No. 21. P. 1–24.

Pullianen E. Occurrence and spread of roe deer (*Capreolus capreolus* L.) in eastern Fennoscandia since 1970. *Mem. Soc. Fauna et flora fenn.* 1980. Vol. 56, no. 1. P. 28–32.

Strangaard H. The roe deer population at Kalo and the factors regulating its size. *Dan. Rev. Game Biol.* 1972. Vol. 7. P. 1–205.

Received March 07, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Панченко Данила Владимирович

старший научный сотрудник лаб. зоологии, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: danja@inbox.ru
тел.: +79216041825

CONTRIBUTORS:

Panchenko, Danila

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: danja@inbox.ru
tel.: (8142) 573140

Данилов Петр Иванович

главный научный сотрудник лаб. зоологии, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: pjoctr.danilov@mail.ru

Тирронен Константин Феликсович

заведующий лаб. зоологии, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: kostja.t@mail.ru
тел.: (8142) 573140

Danilov, Pyotr

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

Tirronen, Konstantin

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: kostja.t@mail.ru
tel.: (8142) 573140

УДК 577.115.3:597.552.511:591.35

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИПИДНОГО СТАТУСА РАЗНОВОЗРАСТНОЙ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* L. РЕКИ ВАРЗУГА (КОЛЬСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

С. Н. Пеккоева, С. А. Мурзина, З. А. Нефедова, Т. Р. Руоколайнен, А. Е. Веселов, Н. Н. Немова

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

Исследован липидный, в том числе жирнокислотный, статус молоди лосося (сеголетки возраста 0+, пестрятки 1+, 2+ и смолты 3+) из реки Варзуга, порог Порокушка, в летний период. Установлено высокое содержание полиненасыщенных жирных кислот с доминированием докозагексаеновой 22:6(n-3) и эйкозапентаеновой 20:5(n-3) жирных кислот. У смолтов (3+) повышена доля физиологически активных 22:6(n-3), 20:5(n-3) и 20:4(n-6) кислот, что характерно для морских рыб и связано с реализацией стратегии подготовки их к смолтификации и переходу к морскому образу жизни. У молоди возраста 0+, 1+ и 2+ показан повышенный уровень мононенасыщенных жирных кислот с доминированием 18:1(n-9), 16:1(n-7) и 18:1(n-7) ЖК, однако у смолтов 3+ их доля была снижена, что положительно коррелирует с динамикой запасных триацилглицеринов (ТАГ) и характерно для смолтов лосося. У сеголеток (0+) и смолтов (3+) по сравнению с пестрятками (1+ и 2+) установлено низкое содержание запасных триацилглицеринов и показателя ТАГ/ФЛ, что, скорее всего, связано с более высокой интенсивностью обмена. Раннее развитие и завершенность подготовки смолтов лосося к переходу в морскую среду обитания обусловлены «включением» механизмов биохимических адаптаций, в том числе с участием отдельных липидов и жирных кислот, играющих важную роль в поддержании гомеостаза организма в изменяющихся условиях среды.

Ключевые слова: молодь лосося; липиды; жирные кислоты; биохимические адаптации.

S. N. Pekkoeva, S. A. Murzina, Z. A. Nefedova, T. R. Ruokolainen, A. E. Veselov, N. N. Nemova. COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF THE LIPID STATUS OF ATLANTIC SALMON *SALMO SALAR* L. JUVENILES OF DIFFERENT AGES FROM THE VARZUGA RIVER (KOLA PENINSULA)

The lipid and fatty acid spectrum of juvenile Atlantic salmon (aged 0+, 1+, 2+, 3+ (smolts)) from the Varzuga River (Porokushka rapid) was studied in the summer period. A high content of polyunsaturated fatty acids with the dominance of docosahexaenoic 22:6(n-3) and eicosapentaenoic 20:5(n-3) fatty acids was revealed. Smolts (3+) had an elevated proportion of physiologically active 22:6(n-3), 20:5(n-3) and 20:4(n-6) fatty acids, which is characteristic of marine fish and is associated with their preparation for smoltification and transition to life in the sea. An increased level of monounsaturated fatty acids with the dominance of 18:1(n-9), 16:1(n-7) and 18:1(n-7) acids was shown for juveniles aged 0+, 1+ and 2+. In smolts, however, the level of these fatty acids was reduced, which posi-

tively correlates with changes in TAG storage and is characteristic of salmon smolts. As compared to 1+ and 2+ parr, fingerlings (0+) and smolts (3+) had a low content of storage TAGs and the TAG/PL index, which is most likely due to a high metabolic rate. The early development and completion of the preparation of salmon smolts for transition to the marine environment were facilitated by 'launching' the mechanisms of biochemical adaptations, including those involving individual lipids and fatty acids that play an important role in maintaining homeostasis in an organism exposed to changing environmental conditions.

Key words: salmon juveniles; lipids; fatty acids; biochemical adaptation.

Введение

В реке Варзуга (бассейн Белого моря, Кольский полуостров) с ее многочисленными ручьями и порогами воспроизводится крупное стадо атлантического лосося *Salmo salar* L. Молодь лососевых в течение речного периода жизни преимущественно обитает на порогах и перекатах [Шустов, 1995]. Для пополнения популяции лосося чрезвычайно важны условия жизни в речной период, в который закладывается стратегия дальнейшего развития. Особое значение имеет изучение биохимических механизмов раннего развития рыб в условиях природных водоемов, где на организм воздействует целый ряд экологических факторов. Исследование липидного, в том числе жирнокислотного статуса молоди лосося в летний, наиболее кормный, период является важным с точки зрения запаса энергии энергетических (а также структурных) липидов, оказывающих значительное влияние на успешную перезимовку молоди, особенно сеголеток (возраста 0+). По мнению Д. С. Павлова [2009], характер питания, липидный статус, интенсивность обмена, темп роста отражают условия нагула молоди задолго до начала ее покатной миграции в море, что может определить успешность смолтификации [Pavlov et al., 2009].

Цель работы – изучение липидного и жирнокислотного статуса разновозрастной молоди лосося (сеголетки возраста 0+, пестрятки 1+, 2+ и смолты 3+) из р. Варзуга, порог Порокушка, в летний сезон.

Материалы и методы

Порог Порокушка расположен в нижнем течении русла р. Варзуги на удалении 31 км от устья. Длина порога составляет 770 м, ширина 220 м. В разных частях порога глубина изменяется в пределах от 0,8 до 1,7 м, скорость течения варьирует в пределах 0,7–1,7 м/с. Грунт в основном представлен галечными фракциями и мелким валуном. Это типичный для нерес-

та лосося и нагульный грунт высокого качества для его молоди. Пестрятки разных возрастных групп распределяются по мелководной части порога. Их плотность распределения – от 52 до 77 экз. на 100 м². Это высокий показатель как для р. Варзуга, так и для других нерестовых рек беломорского бассейна. На пороге ежегодно нерестится не менее 15 пар производителей.

Молодь лосося *Salmo salar* L. (сеголетки возраста 0+, пестрятки 1+, 2+ и смолты 3+) отлавливали в реке Варзуга (порог Порокушка) в летний период (июнь 2016 г.). Для научных исследований мальков отлавливали с помощью аппарата электролова Fa-2 (Trondheim, Норвегия). Их выдерживали в течение суток в русловых садках для снятия эффекта электрошока. Мальков взвешивали, измеряли их длину и индивидуально фиксировали 98%-м этиловым спиртом. Липидный статус молоди лосося индивидуально оценивали по содержанию общих липидов (ОЛ), фосфолипидов (ФЛ) и их отдельных классов (фосфатидилхолина (ФХ), фосфатидилэтаноламина (ФЭА), фосфатидилсерина (ФС), фосфатидилинозитола (ФИ), лизофосфатидилхолина (ЛФХ), сфингомиелина (СФМ)), триацилглицеринов (ТАГ), холестерина (ХС), эфиров холестерина (ЭХС)), а также по показателям соотношений ХС/ФЛ, ТАГ/ФЛ. Жирнокислотный статус общих липидов оценивали по содержанию индивидуальных жирных кислот (ЖК), показателю n-3/n-6 (соотношение суммы полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) n-3/n-6 семейств).

Индивидуальные пробы молоди рыб гомогенизировали в небольшом количестве этилового спирта (96 %), затем фиксировали смесью хлороформ : метанол (2:1, по объему) и хранили при температуре +4 °С до анализа. Липиды экстрагировали и очищали по методу Фолча [Folch et al., 1957], концентрировали досуха с помощью роторно-вакуумной установки. Выделенные липиды фракционировали на пластинках "Silufol" (Kavalier, Чехия) в системе растворителей петролейный эфир : серный эфир : уксусная кислота (90:10:1, по объему). Коли-

чественное определение суммарных фосфолипидов, триацилглицеринов и эфиров холестерина проводили гидроксаматным методом [Сидоров и др., 1972], холестерина – методом Энгельбрехта [Engelbrecht et al., 1974] и выражали в процентах от сухой массы. Содержание отдельных классов фосфолипидов (ФИ, ФС, ФЭА, ФХ, ЛФХ, СФМ) определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии [Arduini et al., 1996] с компьютерным обеспечением. Соотношение между фосфолипидными компонентами оценивали по значениям площадей пиков на хроматограмме. Состав и содержание ЖК общих липидов после метанолиза [Цыганов и др., 1971] определяли методом газовой хроматографии. Разделение жирных кислот в виде метиловых эфиров проводили на хроматографе «Кристалл 5000.2» («Хроматэк», Йошкар-Ола, Россия) с капиллярными колонками ZB-FFAP, используя в качестве внутреннего стандарта бегеновую кислоту (22:0) (Sigma Aldrich, USA), обработку хроматограмм проводили с помощью компьютерной программы «Хроматэк Аналитик» («Хроматэк», Йошкар-Ола, Россия). Жирнокислотный статус оценивали индивидуально по содержанию отдельных жирных кислот и их соотношениям.

Результаты проведенных экспериментов были обработаны с применением общепринятых методов вариационной статистики [Коровиков, Горбач, 2007] с использованием компьютерных программ Excel и Stadia.

Исследования выполнены на базе лаборатории экологической биохимии с использованием оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты и обсуждение

Результаты исследований липидного и жирнокислотного спектра разновозрастной молоди лосося (пестряток возраста 0+, 1+, 2+ и смолтов 3+) из р. Варзуга, порог Порокушка, представлены в таблицах 1 и 2. Установлено, что содержание общих липидов было в пределах 13,30–21,15 % сухой массы, с пониженным их уровнем у смолтов (3+). В общих липидах сеголеток (0+) и смолтов (3+) преобладали ФЛ с более высокой долей у первых (в 1,6 раза) и пониженной у пестряток (1+, 2+). Следует отметить, что повышенное содержание ФЛ у сеголеток (0+) связано с более высокой долей отдельных классов ФЛ – ФХ, ФЭА и СФМ, но при этом показана сравнительно низкая доля запасных ТАГ и показателя ТАГ/ФЛ. Ранее у се-

голеток (0+) лосося из других биотопов реки Варзуга (пороги Ареньга, Пятка и Фалалей) также был установлен пониженный уровень ТАГ (в пределах 2,02–3,55 % сухой массы) [Нефедова и др., 2016]. В пороге Порокушка пестрятки (1+ и 2+) отличались сравнительно высоким липидным статусом по содержанию ОЛ, в том числе запасных ТАГ и по показателю ТАГ/ФЛ. Причем у смолтов (3+) по сравнению с пестрятками (1+ и 2+) установлен пониженный липидный статус (по содержанию ОЛ, ТАГ, показателям ХС/ФЛ и ТАГ/ФЛ).

Различия в уровне ОЛ отдельных липидных классов (ФЛ, ТАГ, ХС) и показателей соотношения ТАГ/ФЛ у разновозрастных мальков связаны с разной степенью интенсивности метаболических процессов. Повышенное содержание ТАГ и показателя ТАГ/ФЛ у молоди (возраста 1+ и 2+) указывает на более активный процесс питания подросших мальков, а также связан с качеством и высокой долей кормных организмов в данный период, в частности, с поступлением запасных липидов с пищей, что определяет более высокие энергетические возможности протекания процессов их роста и развития. Пестряткам необходимо в нагульный период накопить достаточное количество как запасных, так и структурных липидов, чтобы в дальнейшем обеспечить энергоемкий процесс смолтификации и способность миграции в море. При этом ТАГ могут использоваться как энергетические источники и в адаптивных реакциях организма, связанных с модификацией мембранных липидов. Отмеченное у смолтов (3+) снижение запасных ТАГ (более чем в 3 раза) и показателя ТАГ/ФЛ (более чем в 5 раз) по сравнению с таковым у пестряток возраста 1+ и 2+ указывает на увеличение интенсивности окислительных процессов и уменьшение темпов липидного синтеза, связанного с процессом смолтификации [Sheridan, 1989]. Во многих исследованиях было показано, что эти изменения происходят со значительной тратой энергии, в основном за счет энергоемких липидов [Soivio et al., 1988; Pavlov et al., 2009; Murzina et al., 2014]. Установлены вариации показателей ХС/ФЛ у молоди (возраста 0+, 1+, 2+) с достоверным их снижением у смолтов (3+), что является одним из путей регуляции состояния (вязкости) клеточных биомембран в соответствии с их возрастными особенностями, в том числе и с процессом смолтификации. Снижение показателя отношения ХС/ФЛ у смолтов (3+) может быть связано с возрастанием их физиологической активности, что способствует увеличению проницаемости биомембран, в результате чего повышается функциональная активность клеточных ре-

Таблица 1. Содержание липидных компонентов (% сухой массы) у молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. из р. Варзуга, порог Порокушка

Table 1. Content of lipid components (% dry weight) of the young fish of Atlantic salmon *Salmo salar* L. from the Varzuga River, Porokushka rapid

Показатель Index	Возраст Age			
	0+	1+	2+	3+
n	6	15	8	14
Длина, см Length, cm	3,38 ± 0,14	6,12 ± 0,10 ^A	17,46 ± 9,66 ^{AB}	10,31 ± 0,17 ^{AB}
Вес, г Weight, g	0,36 ± 0,05	2,13 ± 0,12 ^A	5,26 ± 0,79 ^{AB}	10,95 ± 0,28 ^{ABC}
ОЛ TL	19,10 ± 3,49	21,15 ± 1,40	17,85 ± 1,95	13,30 ± 1,14 ^{BC}
ФЛ PL	12,00 ± 2,77	4,89 ± 0,29 ^A	4,82 ± 0,38 ^A	7,45 ± 0,58 ^{ABC}
ФИ PI	0,04 ± 0,02	0,09 ± 0,02	0,09 ± 0,02	0,12 ± 0,02 ^A
ФС PS	0,25 ± 0,06	0,18 ± 0,02	0,14 ± 0,03	0,20 ± 0,03
ФЭА PEA	1,90 ± 0,64	0,97 ± 0,10 ^A	0,84 ± 0,13 ^A	1,18 ± 0,18
ФХ PC	7,09 ± 1,72	2,89 ± 0,23 ^A	2,52 ± 0,27 ^A	3,29 ± 0,26 ^A
ЛФХ LPC	2,51 ± 0,62	0,62 ± 0,15 ^A	1,06 ± 0,20 ^A	2,21 ± 0,26 ^{BC}
СФМ SFM	0,14 ± 0,05	0,06 ± 0,01 ^A	0,04 ± 0,01 ^A	0,05 ± 0,01 ^A
Неизвестные Unknown	0,07 ± 0,03	0,08 ± 0,02	0,13 ± 0,05	0,40 ± 0,06 ^{ABC}
ТАГ TAG	2,93 ± 0,94	13,66 ± 1,50 ^A	11,30 ± 2,26 ^A	3,39 ± 0,89 ^{BC}
ЭХС ECHOL	0,61 ± 0,35	0,24 ± 0,06 ^A	0,17 ± 0,09 ^A	0,46 ± 0,13 ^{BC}
ХС CHOL	3,57 ± 0,78	2,36 ± 0,20 ^A	1,56 ± 0,26 ^{AB}	2,01 ± 0,33 ^A
ХС/ФЛ CHOL/PL	0,36 ± 0,10	0,52 ± 0,06	0,36 ± 0,09	0,27 ± 0,03 ^B
ТАГ/ФЛ TAG/PL	0,26 ± 0,07	3,13 ± 0,54 ^A	2,67 ± 0,65 ^A	0,51 ± 0,15 ^{BC}

Примечание. Значения представлены в виде: $M \pm m$. n – число проб, ОЛ – общие липиды, ФЛ – фосфолипиды, ФИ – фосфатидилинозитол, ФС – фосфатидилсерин, ФЭА – фосфатидилэтанолламин, ФХ – фосфатидилхолин, ЛФХ – лизофосфатидилхолин, СФМ – сфингомиелин, ТАГ – триацилглицерины, ЭХС – эфиры холестерина, ХС – холестерин; А – различия от 0+ достоверны ($p \leq 0,05$; ANOVA); В – различия от 1+ достоверны ($p \leq 0,05$; ANOVA); С – различия от 2+ достоверны ($p \leq 0,05$; ANOVA).

Note. The values are given in the form: $M \pm m$. n – the number of samples, TL – total lipids, PL – phospholipids, PI – phosphatidylinositol, PS – phosphatidylserine, PEA – phosphatidylethanolamine, PC – phosphatidylcholine, LPC – lysophosphatidylcholine, SFM – sphingomyelin, TAG – triacylglycerols, ECHOL – cholesterol esters, CHOL – cholesterol; A – differences from 0+ are significant ($p \leq 0,05$; ANOVA); B – differences from 1+ are significant ($p \leq 0,05$; ANOVA); C – differences from 2+ are significant ($p \leq 0,05$; ANOVA).

цепторов, а также скорость транспорта ионов, метаболитов и воды [Болдырев и др., 2006].

Известно, что жирные кислоты являются важными компонентами липидов, которые наиболее быстро включаются в физиологические и адаптивные реакции организма [Крепс, 1981]. Функции фосфолипидов и запасных липидов в организме во многом определяются профилем включенных в них молекул жирных

кислот. Установлено, что во всех возрастных группах молоди лосося (0+, 1+, 2+ и смолтов 3+) состав ЖК общих липидов характеризуется высоким содержанием ПНЖК с преобладанием ЖК n-3 семейства и наибольшей долей докозагексаеновой 22:6(n-3) и эйкозапентаеновой 20:5(n-3) ЖК. В жирнокислотном спектре общих липидов молоди лосося высока и доля МНЖК с преобладанием 18:1(n-9), а также

Таблица 2. Жирнокислотный состав (% суммы жирных кислот) у молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. из р. Варзуга, порог Порокушка

Table 2. Fatty acid spectrum (% total fatty acids) of the young fish of Atlantic salmon *Salmo salar* L. from the Varzuga River, Porokushka rapid

Показатель Index	Возраст Age			
	0+	1+	2+	3+
n	6	15	8	14
14:00	1,75 ± 0,31	1,80 ± 0,07	1,76 ± 0,17	1,91 ± 0,26
16:00	19,82 ± 0,80	17,76 ± 0,24 ^A	18,14 ± 0,43	17,16 ± 0,41 ^A
18:00	7,58 ± 0,22	6,25 ± 0,13 ^A	6,46 ± 0,24 ^A	7,15 ± 0,19 ^{BC}
20:00	1,67 ± 0,24	1,16 ± 0,05 ^A	1,15 ± 0,05 ^A	1,34 ± 0,13
ΣНЖК ΣSFA	32,26 ± 1,47	28,07 ± 0,24 ^A	28,59 ± 0,44 ^A	28,68 ± 0,64 ^A
14:1(n-7)	0,67 ± 0,13	1,13 ± 0,13	1,03 ± 0,24	0,52 ± 0,08 ^{BC}
16:1(n-9)	0,69 ± 0,03	0,62 ± 0,04	0,59 ± 0,06	0,46 ± 0,01 ^{ABC}
16:1(n-7)	8,92 ± 0,40	12,58 ± 0,57 ^A	11,13 ± 1,32	6,25 ± 0,65 ^{ABC}
17:1(n-7)	0,43 ± 0,05	0,37 ± 0,01	0,44 ± 0,03 ^B	0,23 ± 0,02 ^{ABC}
18:1(n-9)	12,83 ± 1,10	15,10 ± 0,89	15,51 ± 1,67	12,39 ± 0,62 ^{BC}
18:1(n-7)	6,20 ± 0,31	7,76 ± 0,30 ^A	7,02 ± 0,62	5,50 ± 0,34 ^{BC}
18:1(n-5)	0,29 ± 0,03	0,29 ± 0,04	0,28 ± 0,05	0,17 ± 0,02 ^{ABC}
20:1(n-9)	0,59 ± 0,20	0,42 ± 0,04	0,44 ± 0,06	0,34 ± 0,02
Σ МНЖК Σ MUFA	31,92 ± 1,78	39,59 ± 1,22 ^A	37,80 ± 3,35	26,85 ± 1,61 ^{BC}
18:2(n-6)	2,65 ± 0,15	3,46 ± 0,19 ^A	3,07 ± 0,31	3,79 ± 0,24 ^A
20:4(n-6)	1,97 ± 0,18	1,93 ± 0,21	2,09 ± 0,44	3,49 ± 0,36 ^{ABC}
Σ (n-6) ПНЖК Σ (n-6) PUFA	5,96 ± 0,25	7,07 ± 0,36	6,68 ± 0,46	9,26 ± 0,41 ^{ABC}
18:3(n-3)	4,14 ± 0,37	6,49 ± 0,27 ^A	6,40 ± 0,74 ^A	6,19 ± 0,50 ^A
18:4(n-3)	0,86 ± 0,07	1,37 ± 0,07 ^A	1,17 ± 0,13	0,82 ± 0,07 ^{BC}
20:4(n-3)	0,73 ± 0,08	0,69 ± 0,01	0,68 ± 0,02	0,83 ± 0,04 ^{ABC}
20:5(n-3)	5,73 ± 0,68	4,13 ± 0,23 ^A	4,61 ± 0,87	7,13 ± 0,54 ^{BC}
22:5(n-3)	2,56 ± 0,31	1,45 ± 0,06 ^A	1,60 ± 0,27 ^A	2,91 ± 0,20 ^{BC}
22:6(n-3)	12,72 ± 1,64	7,05 ± 1,03 ^A	8,59 ± 3,16	13,80 ± 1,65 ^B
Σ (n-3) ПНЖК Σ (n-3) PUFA	27,70 ± 2,83	22,78 ± 0,89 ^A	24,50 ± 3,21	32,97 ± 1,91 ^{BC}
Σ ПНЖК Σ PUFA	35,58 ± 2,91	31,92 ± 1,12	33,09 ± 3,32	43,54 ± 2,12 ^{ABC}
Σ (n-3) ПНЖК/Σ (n-6) ПНЖК Σ (n-3) PUFA/Σ (n-6) PUFA	4,62 ± 0,43	3,26 ± 0,07 ^A	3,62 ± 0,27	3,57 ± 0,17 ^A
16:0/18:1(n-9)	1,57 ± 0,08	1,24 ± 0,09 ^A	1,30 ± 0,18	1,42 ± 0,06
18:3(n-3)/18:2(n-6)	1,60 ± 0,20	1,97 ± 0,15	2,12 ± 0,24	1,66 ± 0,12
ΣНЖК/ΣПНЖК ΣSFA/ΣPUFA	0,97 ± 0,17	0,89 ± 0,03	0,91 ± 0,07	0,69 ± 0,05 ^{ABC}
20:4(n-6)/18:2(n-6)	0,76 ± 0,09	0,57 ± 0,06	0,79 ± 0,27	1,06 ± 0,20 ^B
22:6(n-3)/18:3(n-3)	3,19 ± 0,57	1,30 ± 0,40 ^A	2,42 ± 1,54	2,86 ± 0,69

Примечание. Значения представлены в виде: M ± m. Условные обозначения: n – число проб, НЖК – насыщенные жирные кислоты, МНЖК – мононенасыщенные жирные кислоты, ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты; A – различия от 0+ достоверны (p ≤ 0,05; ANOVA); B – различия от 1+ достоверны (p ≤ 0,05; ANOVA); C – различия от 2+ достоверны (p ≤ 0,05; ANOVA). В пробах также содержалось <1 % жирных кислот: 12:0, 15:0, 17:0, 24:0, 14:1(n-9), 14:1(n-7), 14:1(n-5), 15:1(n-9), 16:1(n-5), 20:1(n-7), 14:2(n-9), 15:2(n-9), 16:2(n-9), 18:2(n-9), 20:3(n-9), 14:2(n-7), 15:2(n-7), 16:2(n-7), 18:2(n-7), 14:2(n-6), 16:2(n-6), 18:3(n-6), 20:2(n-6), 20:3(n-6), 22:3(n-6), 22:4(n-6), 22:5(n-6), 18:2(n-4), 18:3(n-4), 16:2(n-3), 16:3(n-3), 18:2(n-3), 20:3(n-3), 20:4(n-3), 16:4(n-1).

Note. The values are given in the form: M ± m. n – number of samples, SFA – saturated fatty acids, MUFA – monounsaturated fatty acids, PUFA – polyunsaturated fatty acids; A – differences from 0+ are significant (p ≤ 0,05; ANOVA); B – differences from 1+ are significant (p ≤ 0,05; ANOVA); C – differences from 2+ are significant (p ≤ 0,05; ANOVA). The samples also include <1 % fatty acids: 12:0, 15:0, 17:0, 24:0, 14:1(n-9), 14:1(n-7), 14:1(n-5), 15:1(n-9), 16:1(n-5), 20:1(n-7), 14:2(n-9), 15:2(n-9), 16:2(n-9), 18:2(n-9), 20:3(n-9), 14:2(n-7), 15:2(n-7), 16:2(n-7), 18:2(n-7), 14:2(n-6), 16:2(n-6), 18:3(n-6), 20:2(n-6), 20:3(n-6), 22:3(n-6), 22:4(n-6), 22:5(n-6), 18:2(n-4), 18:3(n-4), 16:2(n-3), 16:3(n-3), 18:2(n-3), 20:3(n-3), 20:4(n-3), 16:4(n-1).

16:1(n-7) и 18:1(n-7) ЖК. У смолтов (3+) установлено снижение МНЖК (почти всех составляющих ЖК, но в большей степени 16:1(n-7) кислоты). Известно, что в организме личинок рыб 16:1(n-7) кислота в большей степени используется в качестве источника энергии [Korprig et al., 2015]. Снижение моноеновых ЖК положительно коррелирует с уменьшением у смолтов и уровня запасных энергетических ТАГ. МНЖК в составе ТАГ являются важным энергетическим источником и при увеличении двигательной активности смолтов быстрее подвергаются процессам окисления. У сеголеток (0+) лосося по сравнению с пестрятками (1+, 2+) и смолтами (3+) показан достоверно пониженный уровень пищевых линолевой 18:2(n-6) и линоленовой 18:3(n-3) ЖК, которые являются метаболическими предшественниками физиологически значимых 20:4(n-6) и 22:6(n-3) кислот. При этом доля 18:3(n-3) кислоты преобладала над содержанием 18:2(n-6) кислоты в липидах всех возрастных групп молоди, однако показатели соотношения 18:3(n-3)/18:2(n-6) кислот были в пределах 1,60–1,97 и достоверно не отличались у рыб разного возраста. У смолтов (3+) установлен повышенный уровень суммарных ПНЖК n-3 и n-6 семейств, основными из которых были 22:6(n-3), 20:5(n-3) и 20:4(n-6) ЖК, что типично для морских рыб [Peng et al., 2003; Tocher, 2003] и связано с физиолого-биохимическими процессами смолтификации и степенью их готовности к морской среде обитания [Bell et al., 1997]. Повышение уровня арахидоновой 20:4(n-6) кислоты и коэффициента конвертации 20:4(n-6)/18:2(n-6) у смолтов (3+) может быть связано с гормональными перестройками при смолтификации, так как при окислительном метаболизме этой кислоты образуются физиологически активные внутриклеточные эндогормоны [Сергеева, Варфоломеева, 2006]. Высокое содержание ПНЖК n-3 семейства у смолтов (3+) лосося, скорее всего, необходимо и для более эффективного развития механизмов осморегуляции клеток при переходе в морскую среду с повышенной соленостью [Нефедова и др., 2018]. Подобные изменения были отмечены нами ранее у смолтов (3+) лосося из других биотопов реки Варзуга (приток Ареньга и одноименный Ареньгский порог) [Немова и др., 2015]. Следует отметить, что, несмотря на то что исследованные пестрятки возраста 1+ и 2+ по линейно-весовым характеристикам значительно различаются между собой (более чем в 2,5 раза), достоверных различий между ними (за исключением содержания ХС) по липидным и жирнокислотным параметрам не выявлено.

Заключение

Различия в содержании ОЛ, отдельных липидных классов (ФЛ, ТАГ, ХС) и жирных кислот у разновозрастных мальков могут быть связаны с разной степенью интенсивности метаболических процессов, в том числе с возрастными особенностями роста и развития молоди, а также сменой типов питания. Наибольшие изменения липидных (ФЛ, ТАГ, показателей ТАГ/ФЛ) и жирнокислотных (16:1(n-7), 18:1(n-7), 20:5(n-3), 22:6(n-3)) профилей отмечены у пестряток (возраст 1+) и смолтов (возраст 3+), а изменение содержания физиологически важной арахидоновой 20:4(n-6) кислоты – только у смолтов (3+).

Во всех возрастных группах молоди лосося установлено высокое содержание ПНЖК с наибольшей долей докозагексаеновой 22:6(n-3) и эйкозапентаеновой 20:5(n-3) ЖК. Также у них показан повышенный уровень МНЖК с преобладанием 18:1(n-9), 16:1(n-7) и 18:1(n-7) ЖК, однако доля этих ЖК у смолтов (3+) была снижена, что положительно коррелирует с динамикой ТАГ и свидетельствует о более активных процессах их окисления, связанных со смолтификацией.

У пестряток (возраста 1+ и 2+), по сравнению с сеголетками (0+) и смолтами (3+), обнаружено повышенное содержание запасных ТАГ, показателя ТАГ/ФЛ и пальмитоолеиновой 16:1(n-7) ЖК, что указывает на снижение активности окислительного обмена и создание благоприятных условий для депонирования запасных липидов ТАГ.

Таким образом, возрастные изменения содержания отдельных классов липидов, жирных кислот и их соотношений у молоди лосося вносят определенный вклад в вариации липидного спектра, направленного на усиление или снижение той или иной физиологической функции (рост, активность движения, процесс смолтификации), что обеспечивает поддержание их жизнедеятельности.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-24-00102).

Авторы выражают благодарность сотрудникам лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных ИБ КарНЦ РАН Д. А. Ефремову и М. А. Ручьеву за сбор материала для исследования.

Литература

Болдырев А. А., Кяйвярайнен Е. И., Илюха В. А. Биомембранология: уч. пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 226 с.

Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных. Петрозаводск: ПетрГУ, 2007. 76 с.

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

Немова Н. Н., Нefeldова 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.

Неefeldова З. А., Мурзина С. А., Пеккоева С. Н., Веселов А. Е., Немова Н. Н. Влияние липидного и жирнокислотного статуса на процессы первичного расселения и формирования фенотипических групп сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* L. // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 6. С. 99–105. doi: 10.17076/eb352

Неefeldова З. А., Мурзина С. А., Пеккоева С. Н., Немова Н. Н. Сравнительная характеристика жирнокислотного профиля смолтов кумжи *Salmo trutta* L. и атлантического лосося *Salmo salar* L. в период смолтификации (река Индера, бассейн Белого моря) // Изв. РАН. Сер. Биол. 2018. № 2. С. 144–149.

Сергеева М. Г., Варфоломеева А. Т. Каскад арахионовой кислоты. М.: Нар. образ., 2006. 256 с.

Сидоров В. С., Лизенко Е. И., Болгова О. М., Неefeldова З. А. Липиды рыб. 1. Методы анализа. Тканевая специфичность ряпушки *Coregonus albula* L. // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1972. Вып. 1. С. 152–163.

Цыганов Э. П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагелем // Лаб. дело. 1971. № 8. С. 490–493.

Шустов Ю. А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 161 с.

Arduini A., Peschechera A., Dottori S., Sciarro ni A. F., Serafini F., Calvani M. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // Journal of Lipid Research. 1996. Vol. 37. P. 684–689.

Bell J. G., Tocher D. R., Farndale B. M., Cox D. I., McKinney R. W., Sargent J. R. The effect of dietary lipid on polyunsaturated fatty acid metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) undergoing parr-smolt transformation // Lipids. 1997. Vol. 32. P. 515–525.

Bell M. V., Tocher D. R. Biosynthesis of fatty acids: general principles and new directions // Lipids in Aquatic ecosystems / Eds. M. T. Arts, M. Brett, M. Kainz. N. Y.: Springer, 2009. P. 211–236.

Engelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // S. A. Med. J. 1974. Vol. 48, no. 7. P. 250–356.

Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle) // J. Biol. Chem. 1957. Vol. 226. P. 497–509.

Koprio G. A., Graeve M., Kattner G., Lara R. J. Fatty acid composition of wild *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes 1835) larvae: implications on lipid metabolism and trophic relationships // J. Appl. Ichthyol. 2015. P. 1–4.

Murzina S. A., Nefeldova Z. A., Veselov A. E., Ripat ti 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 Patrick T. K. Woo, Donald J. Noakes. N. Y.: Nova Science Publ., 2014. P. 47–67.

Pavlov D. S., Nefeldova Z. A., Veselov A. E., Nemova N. N., Ruokolainen T. R., Vasil'eva O. B., Ripat ti P. O. Age dynamics of lipid status of juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from the Varzuga River // J. Ichthyology. 2009. Vol. 49, no. 11. P. 1073–1080.

Peng J., Larondelle Y., Pham D., Ackman R. G., Rollin X. Polyunsaturated fatty acid profiles of whole body phospholipids and triacylglycerols in anadromous and landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fry // Comp. Biochem. Phys. B. 2003. Vol. 134. P. 335–348.

Sheridan M. A. Alterations in lipid metabolism accompanying smoltification and seawater adaptation of salmonid fish // Aquaculture. 1989. No. 82. P. 191–204.

Soivio A., Virtanen E., Muona M. Desmoltification of heat-accelerated Baltic salmon (*Salmo salar*) in brackish water // Aquaculture. 1988. Vol. 71. P. 89–97.

Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // Reviews in Fisheries Science. 2003. No. 11. P. 107–184.

Поступила в редакцию 07.03.2018

References

Boldyrev A. A., Kyaivaryainen E. I., Ilyukha V. A. Biomembranologiya [Biomembranology: a tutorial]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2006. 226 p.

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

Kreps E. M. Lipidy kletochnykh membran. Evolyutsiya lipidov mozga. Adaptatsionnaya funktsiya lipidov [Lipids of cell membranes. Evolution of brain lipids. The adaptive function of lipids]. St. Petersburg: Nauka, 1981. 339 p.

Nefeldova Z. A., Murzina S. A., Pekкоева S. N., Veselov A. E., Nemova N. N. Vliyanie lipidnogo i zhirnokislotojnogo statusa na protsessy pervichnogo rasseleniya i formirovaniya fenotipicheskikh grupp segoletok atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L. [The effect of the lipid and fatty acid status of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., fingerlings on their primary dispersal and formation of phenotypic groups]. Trudy KarNTs RAN [Trans. KarRC RAS]. 2016. No. 6. P. 99–105. doi: 10.17076/eb352

Nefeldova Z. A., Murzina S. A., Pekкоева S. N., Nemova N. N. Sravnitel'naya kharakteristika zhirnokislotojnogo profilya smoltov kumzhi *Salmo trutta* L. i atlan-

тичeskого lososya *Salmo salar* L. v period smoltifikatsii (reka Indera, bassein Belogo morya) [Comparative characteristics of fatty acids profiles of smolts of the brown trout *Salmo trutta* L. and Atlantic salmon *Salmo salar* L. during smoltification (Indera river, White Sea Basin)]. *Izv. RAN* [Proceed. RAS]. Ser. Biol. 2018. No. 2. P. 144–149.

Nemova N. N., Nefedova Z. A., Murzina S. A., Veselov A. E., Ripatti P. O., Pavlov D. S. The effect of environmental conditions on the dynamics of fatty acids in juveniles of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Russ. J. of Ecology*. 2015. Vol. 46, no. 3. P. 267–271.

Sergeeva M. G., Varfolomeeva A. T. Kaskad arakhidonovoi kisloty [The cascade of arachidonic acid]. Moscow: Nar. obraz., 2006. 255 p.

Shustov Yu. A. Ekologicheskie aspekty povedeniya molodi lososevykh ryb v rechnykh usloviyakh [Ecological aspects of the behavior of juvenile salmon in river conditions]. St. Petersburg: Nauka, 1995. 161 p.

Sidorov V. S., Lizenko E. I., Bolgova O. M., Nefedova Z. A. Lipidy ryb. 1. Metody analiza. Tkaneyaya spetsifichnost' ryapushki *Coregonus albula* L. [Fish lipids. 1. Analysis methods. Tissue specificity of the vendace *Coregonus albula* L.]. *Lososevye (Salmonidae) Karelii* [Salmonids of Karelia.]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1972. Iss. 1. P. 152–163.

Tsyganov E. P. Metod pryamogo metilirovaniya lipidov posle TSKh bez elyuirovaniya s silikagelem [Direct methylation of lipids after TLC without elution with silica gel]. *Lab. delo* [Laboratory Sci.]. 1971. No. 8. P. 490–493.

Arduini A., Peschechera A., Dottori S., Sciarro ni A. F., Serafini F., Calvani M. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies. *Journal of Lipid Research*. 1996. Vol. 37. P. 684–689.

Bell J. G., Tocher D. R., Farndale B. M., Cox D. I., McKinney R. W., Sargent J. R. The effect of dietary lipid on polyunsaturated fatty acid metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) undergoing parr-smolt transformation. *Lipids*. 1997. Vol. 32. P. 515–525.

Bell M. V., Tocher D. R. Biosynthesis of fatty acids: general principles and new directions. *Lipids in Aquatic ecosystems*. N. Y.: Springer, 2009. P. 211–236.

Engelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method. *S. A. Med. J.* 1974. Vol. 48, no. 7. P. 250–356.

Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle). *J. Biol. Chem.* 1957. Vol. 226. P. 497–509.

Kopprio G. A., Graeve M., Kattner G., Lara R. J. Fatty acid composition of wild *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes 1835) larvae: implications on lipid metabolism and trophic relationships. *J. Appl. Ichthyol.* 2015. P. 1–4.

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*. N. Y.: Nova Science Publ., 2014. P. 47–67.

Pavlov D. S., Nefedova Z. A., Veselov A. E., Nemova N. N., Ruokolainen T. R., Vasil'eva O. B., Ripatti P. O. Age dynamics of lipid status of juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from the Varzuga River. *Ichthyology*. 2009. Vol. 49, no. 11. P. 1073–1080.

Peng J., Larondelle Y., Pham D., Ackman R. G., Rollin X. Polyunsaturated fatty acid profiles of whole body phospholipids and triacylglycerols in anadromous and landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fry. *Comp. Biochem. Phys. B*. 2003. Vol. 134. P. 335–348.

Sheridan M. A. Alterations in lipid metabolism accompanying smoltification and seawater adaptation of salmonid fish. *Aquaculture*. 1989. No. 82. P. 191–204.

Soivio A., Virtanen E., Muona M. Desmoltification of heat-accelerated Baltic salmon (*Salmo salar*) in brackish water. *Aquaculture*. 1988. Vol. 71. P. 89–97.

Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. *Rew. Fish. Sci.* 2003. Vol. 11, no. 2. P. 107–184.

Received March 07, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Пеккоева Светлана Николаевна

и. о. младшего научного сотрудника
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: pek-svetlana@mail.ru
тел.: (8142) 783615

CONTRIBUTORS:

Pekkoeva, Svetlana

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

Мурзина Светлана Александровна

заведующая лаб. экологической биохимии, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: murzina.svetlana@gmail.com
тел.: (8142) 783615

Нефедова Зинаида Анатольевна

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
тел.: (8142) 783615
эл. почта: znefed@krc.karelia.ru

Руоколайнен Татьяна Рудольфовна

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: truok@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 783615

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: veselov7771@mail.ru
тел.: (8142) 561679

Немова Нина Николаевна

главный научный сотрудник, д. б. н., проф., чл.-корр. РАН
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

Murzina, Svetlana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: murzina.svetlana@gmail.com
tel.: (8142) 783615

Nefedova, Zinaida

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

Ruokolainen, Tatyana

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

Veselov, Alexey

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: veselov7771@mail.ru
tel.: (8142) 561679

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

УДК 597.552.51:639.2.03 (268.46)

ВОСПРОИЗВОДСТВО КУМЖИ (*SALMO TRUTTA* L.) И АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L.) В МАЛЫХ РЕКАХ (БАСЕЙН БЕЛОГО МОРЯ)

М. А. Ручьев, Д. А. Ефремов, А. Е. Веселов

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

Исследовали некоторые аспекты воспроизводства лососевых видов рыб в малых реках Ольховка и Кривой ручей (бассейн Белого моря, Терский берег Кольского п-ова), включая покатную миграцию смолтов кумжи и атлантического лосося, а также распределение разновозрастной молодежи этих рыб на различных участках водотоков. Приведены данные размерно-массовых показателей пестряток и смолтов обоих видов, их полового и возрастного состава. Выявлена зависимость динамики покатной миграции от среднесуточной температуры воды. Установлено, что в малых реках со среднегодовым расходом воды менее 1,5 м³/с происходит нерест не только кумжи, но и атлантического лосося. При незначительной численности нерестовых производителей (менее 20 пар) это тем не менее способствует расширению биоразнообразия вида. Следует учитывать, что в бассейне Белого моря насчитываются сотни рек ручьевого типа, и суммарно они вносят значительный вклад в численность как кумжи, так и атлантического лосося. В связи с этим следует пересмотреть подход к учету и исследованию малых водотоков.

Ключевые слова: кумжа; атлантический лосось; воспроизводство; малые реки; пестрятки; смолты; покатная миграция; распределение; численность; бассейн Белого моря.

M. A. Ruch'ev, D. A. Efremov, A. E. Veselov. REPRODUCTION OF THE BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA* L.) AND ATLANTIC SALMON (*SALMO SALAR* L.) IN SMALL RIVERS (WHITE SEA DRAINAGE BASIN)

Some aspects of the reproduction of salmonid fish in the small rivers Ol'khovka and Krivoy Ruchey (White Sea drainage basin, Tersky coast of the Kola peninsula), including downstream migration of brown trout and Atlantic salmon smolts, as well as the distribution of juveniles of these species across these watercourses have been studied. Data are provided on the size-weight characteristics of the parr and smolts of both species, their sex and age composition. Correlation was revealed between the progress of downstream migration and mean daily water temperature. It was established that small rivers with mean annual discharge below 1.5 m³/s harbor spawning of not only brown trout but also Atlantic salmon. Although the number of spawners is low (less than 20 pairs), this nevertheless contributes to enlargement of the species biodiversity. It should be borne in mind that there are hundreds of small rivers in the White Sea drainage basin, which collectively make a significant contribution to the abundance of both brown trout and Atlantic salmon. The approach to surveys and studies of small watercourses should therefore be revised.

Keywords: brown trout; Atlantic salmon; reproduction; small rivers; parr; smolts; downstream migration; distribution; abundance; White Sea drainage basin.

Введение

Значение малых рек в воспроизводстве кумжи (*Salmo trutta* L.) и атлантического лосося (*Salmo salar* L.), имеющих среднегодовой сток менее 1,5 м³/с и протяженность до 12–19 км, ранее практически не исследовалось [Веселов, Калюжин, 2001]. Вместе с тем только по Терскому берегу Белого моря (Кольский п-ов) их насчитывается почти сотня. Много сходных по гидрологическим характеристикам водотоков расположено и по баренцевоморскому побережью, на полуострове Рыбачьем [Зубченко, 2006; Калюжин и др., 2009], по Карельскому и Архангельскому берегам Белого моря. В связи с этим следует ожидать несомненного вклада этих рек как в численность, так и в поддержание внутривидового биоразнообразия кумжи и лосося.

О продуктивности малых рек беломорского бассейна сведений почти нет. Возникает вопрос, насколько они отличаются по этому показателю от крупных и средних рек. В этом случае определение плотностей распределения разновозрастной молодежи лососевых рыб, метод полного учета скатывающихся смолтов, а также гидрологическая характеристика нерестово-выростных участков (НВУ) смогут дать правильное представление о количестве нерестящихся производителей.

Цель работы: исследовать плотность распределения разновозрастной молодежи кумжи

и лосося на НВУ малых рек Ольховка и Кривой ручей, динамику покатной миграции смолтов, с учетом влияния температуры и гидрологических условий, а также оценить численность нерестовых мигрантов.

Материалы и методы

Исследования проводились в 2014 и 2015 гг. в реках Ольховка и Кривой ручей (бассейн Белого моря, Кольский п-ов) (рис. 1).

Бонитировка рек осуществлялась в пешем порядке от устья [Кузьмин, 1985; Веселов, Калюжин, 2001]. Учитывали длину и ширину, площадь НВУ, глубины, скорости течения и фракционный состав грунта [Антонова и др., 2000]. Полный учет смолтов осуществляли с помощью ловушки мережного типа, перегораживая русло реки в 150 м от устья (рис. 2).

Выемка смолтов проводилась один раз в сутки, часть из них оставляли на биоанализ, других выпускали ниже ловушки. В период миграции каждые два часа автоматически измерялась температура воды при помощи температурного логгера.

Оценку численности и распределения иктофауны проводили в обследованных водотоках методом электролова с помощью аппарата ранцевого типа Fa-2 (Норвегия). На узких протяженных участках ручьев с прозрачной водой, шириной до 2 м и площадью 300–1500 м², выполняли однократный облов, а на участках

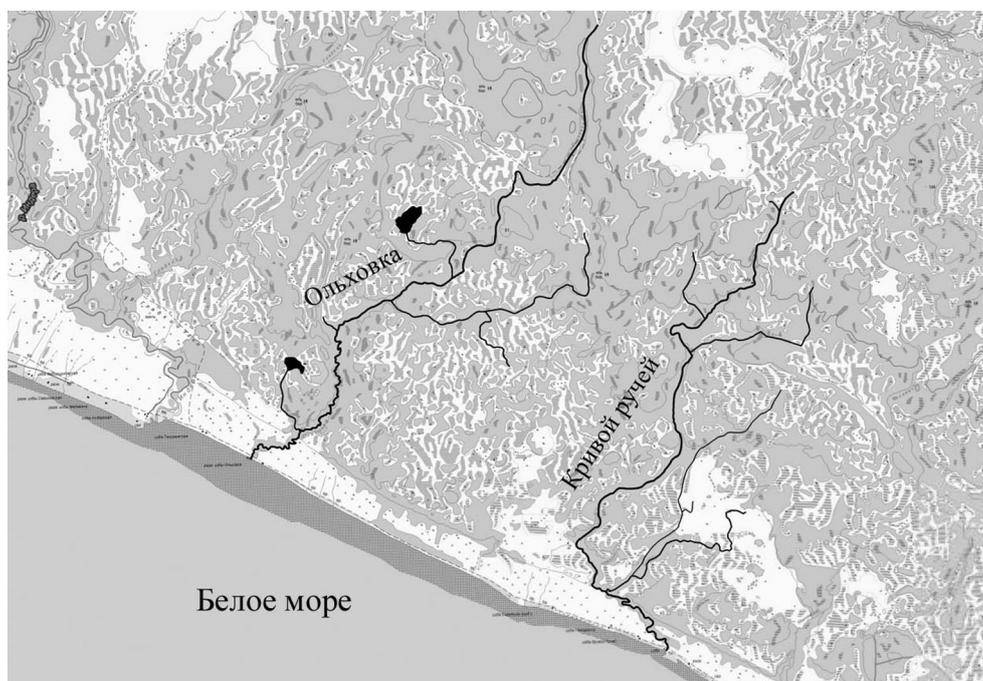


Рис. 1. Реки Ольховка и Кривой ручей

Fig. 1. Olkhovka river (left) and Krivoy Ruchey (right)



Рис. 2. Ловушка мережного типа в р. Ольховка

Fig. 2. Trap in the Olkhovka river

шириной 3–5 м и площадью 50–80 м² делали трехкратный облов. Это позволяло выловить до 97–98 % рыб [Zippin, 1958; Клыпучо и др., 1987]. Полученные плотности распределения молоди приводили к средним значениям (количество экз. на 100 м²). После лова рыб анестезировали в растворе MS-222 (или гвоздичного масла), измеряли длину и взвешивали. Затем помещали в проточный садок для реанимации и через час выпускали обратно в водоем. Измерение длины рыб позволяло разделить их на возрастные группы. Часть рыб, достоверные статистические выборки, были взяты для биохимического и генетического анализа. У них по собранной чешуе определяли возраст, что подтвердило правильность разделения кумжи по возрастным группам на основе измерения длины. Перед фиксацией молодь выдерживали одни сутки в русловых садках для устранения последствий воздействия электролова.

Результаты и обсуждение

Река Ольховка расположена на Терском берегу Кольского п-ова (исток: 66°18'15,17" с. ш., 37°19'02,32" в. д., устье: 66°14'07,03" с. ш., 37°10'51,88" в. д.). Протяженность водотока 16,2 км, площадь водосбора около 26 км², среднегодовой расход воды не превышает 1,5 м³/с, при пике гидрографа может достигать 2,5 м³/с. В летнюю и зимнюю межень расход

может снижаться до 0,5 м³/с. В период осенних морских штормов нередко случаи перекрытия русла песчано-галечным валом. Река имеет три коротких притока протяженностью от 1,2 до 3,9 км, два из них вытекают из небольших озер. Исток находится на высоте 67,3 м над уровнем моря, относительное падение составляет 4,15 м/км. Основное русло протекает по таежно-тундровой болотистой местности, берега сильно заболочены. Питание болотно-снегового типа. В устье река имеет ширину 3–4 м, в верховье не превышает 1 м. Русло сильно меандрирует, особенно в нижней трети, бочаги чередуются с плесами и порогами. Глубина на порогах 0,2–0,6 м, в бочагах до 1,5 м. Скорость течения на перекатах 0,5–1,1 м/с, на плесах 0,2–0,4 м/с, в бочагах 0,1–0,2 м/с. Грунт представлен разного размера галькой, редкими валунами и песком. Встречаются места выхода скальных пород (рис. 3). Пороговые и перекатные участки реки населены разновозрастной молодь кумжи и лосося, на плесах и в бочагах встречается трехиглая и девятииглая колюшка, окунь, щука, иногда пресноводная камбала. Площадь НВУ, по нашим оценкам, составляет 8250 м².

Кривой ручей расположен на Терском берегу Кольского п-ова (исток: 66°18'15,17" с. ш., 37°19'02,32" в. д.; устье: 66°16'38,89" с. ш., 37°23'39,41" в. д.). Протяженность водотока 15,3 км, площадь водосбора около 30 км². Среднегодовой расход воды не превышает



Рис. 3. Типичный пороговый участок р. Ольховка в период летней межени
Fig. 3. Typical rapids of the Olkhovka river during a summer low-water period

1,5 м³/с, в период пика гидрографа этот показатель может достигать 2,5–3,0 м³/с. Ручей имеет четыре притока I порядка, один приток II порядка и два притока III порядка. Исток находится на высоте 112 м над уровнем моря, относительное падение составляет 7,32 м. Основное русло протекает по таежно-тундровой местности, берега сильно заболочены. Питание болотно-снегового типа. В устье река имеет ширину 4–5 м, а в верховье не более 1 м. Русло сильно меандрирует, бочаги чередуются с плесами, доля порогов незначительна – менее 10 %. Средняя глубина на порогах 0,2–0,6 м, в бочагах до 1,7 м. Скорость течения на перекатах и порогах 0,5–1,0 м/с, на плесах 0,2–0,4 м/с, в бочагах 0,1–0,2 м/с. Грунт представлен галькой разного размера, крупными валунами, глыбами и песком, есть выходы скальных пород, такие же, как и в р. Ольховка. Водоток населен разновозрастной молодь кумжи, встречается трехглая колюшка. Площадь НВУ составляет 8550 м².

Река Ольховка. Ихтиологическое обследование р. Ольховка проводили 22 июня 2015 года, методом электролова, сразу после завершения покатной миграции, на участке выше установленной мережной ловушки. С помощью электролова было обследовано более 1500 м² реки, поймано 116 разновозрастных особей кумжи от 0+ до 4+ (рис. 4), без учета 1/4 осо-

бей, ушедших при лове из-за сложного рельефа дна и низкого уровня воды. Крупные особи быстро избегали области воздействия электролова, нередко скрывались под валунами и корягами.

Выловленную молодь помещали в русловые садки, особей 0+ и 1+ отдельно от 2+ и 4+, этим предотвращали каннибализм со стороны старших возрастных групп по отношению к мелким особям. После отстаивания не менее 1 суток пестряток фиксировали для дальнейшего биоанализа и биохимических исследований (материал не опубликован).

Возрастная структура пестряток кумжи в р. Ольховка близка к правильной пирамиде, более 75 % численности рыб составляют особи 0+ и 1+, что свидетельствует о регулярном, без пропусков, нересте производителей кумжи в данной реке. Относительно малочисленной является группа 3+ и 4+, это связано с завершившейся покатной миграцией смолтов. Размерно-массовые показатели, а также количество пестряток кумжи по возрастам приведены в табл. 1.

В р. Ольховка в 2014 г. ловушка была установлена в период с 30 мая по 19 июня. Всего в ходе исследования отловлено 80 особей кумжи и 35 особей атлантического лосося (рис. 5). Пол, возраст и размерно-массовые показатели смолтов обоих видов представлены в табл. 2 и 3.

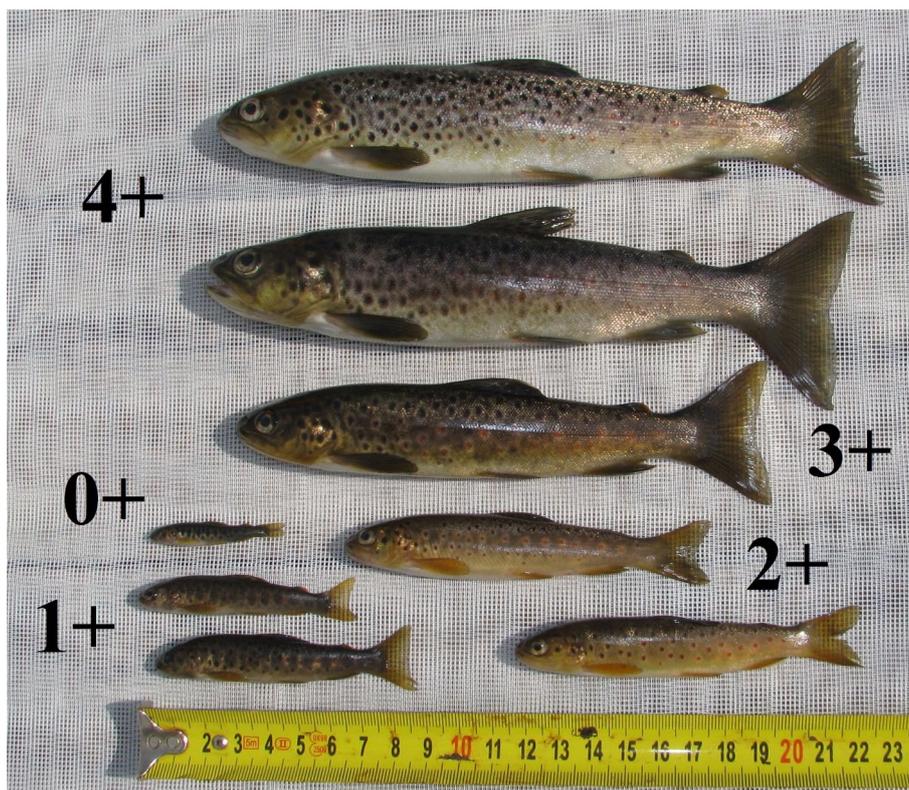


Рис. 4. Пестрятки кумжи (*Salmo trutta* L.) р. Ольховка возрастом 0+, 1+, 2+, 3+ и 4+

Fig. 4. Parr of the brown trout (*Salmo trutta* L.) from the Olkhovka river, age 0+, 1+, 2+, 3+ and 4+

Таблица 1. Размерно-массовые показатели пестряток кумжи (*Salmo trutta* L.) в р. Ольховка (2015 г.)
Table 1. Size-weight characteristics of parr of the brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Olkhovka river (2015)

Возраст, лет Age, years	Число рыб, экз. Fish number, spec.	Длина, АС, см Fork length, cm	Масса, м, г Weight, m, g
0+	36	2,5 ± 0,01 (2,2–2,7)	0,13 ± 0,01 (0,09–0,12)
1+	37	5,3 ± 0,4 (0,67–2,49)	1,35 ± 0,41 (0,67–2,49)
2+	31	8,5 ± 1,1 (6,4–10,6)	6,08 ± 2,47 (2,94–12,7)
3+	9	13,2 ± 1,3 (11,7–14,9)	22,80 ± 6,84 (15,72–33,71)
4+	3	16,5 ± 0,4 (16,1–16,8)	46,43 ± 0,36 (43,31–46,43)

Следует отметить, что в 2014 г. с помощью сети отловлено более 150 смолтов лосося. В 2015 г. также мигрировали сотни смолтов, однако проводился лишь их учет, с последующим выпуском рыб ниже ловушки. В некоторые дни наблюдались пропуски ската: 20–21 июня нами не было поймано ни одного смолта, несмотря на благоприятную температуру воды, стабильно державшуюся выше 15 °С.

Скат у молоди кумжи и лосося в р. Ольховка начинался при температуре воды 11 °С и выше. Активный скат происходил при температуре воды 12–13 °С. Пик ската кумжи в 2014 г. был 13 июня, лосося – 10 июня (рис. 6). По времени ската смолты кумжи запаздывали по отношению к лососю на 6–7 дней (с 7 по 13 июня). Это объяс-

няется миграцией кумжи без образования стай, в отличие от лосося, что замедляет скорость продвижения к устью [Бакштанский и др., 1976; Веселов, Калюжин, 2001]. На пике активности ската кумжи скат смолтов лосося завершался. Происходило это и по другой причине – НВУ лосося находятся ближе к устью, чем НВУ кумжи.

Малочисленность смолтов в возрасте 5+ объясняется тем, что большинство рыб скатывается в возрасте 3+ и 4+, а отсутствие смолтов-самцов в группе 5+ может быть результатом перехода самцов в этом возрасте в карликовую форму.

Наличие скатывающихся особей в возрасте 2+, как и результаты электролова, свидетельствует о высоких плотностях рыб на НВУ.



Рис. 5. Слева смолты кумжи (*Salmo trutta* L.) р. Ольховка в возрасте 3+ и 4+, справа смолты лосося (*Salmo salar* L.) возрастом 3+

Fig. 5. On the left there are smolts of the brown trout (*Salmo trutta* L.) from the Olkhovka river at the age of 3+ and 4+, on the right – salmon smolts (*Salmo salar* L.) at the age of 3+

Таблица 2. Размерно-массовые показатели смолтов кумжи (*Salmo trutta* L.) в р. Ольховка (2014 г.)

Table 2. Size-weight characteristics of smolts of the brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Olkhovka river (2014)

Пол, возраст, лет Sex, age, years	Число рыб, экз. Fish number, spec.	Длина, АС, см Fork length, cm	Масса, г Weight, g
♂, 2+	1	12,6	16,66
♂, 3+	14	16,6 ± 0,6 (15,2–17,5)	41,31 ± 3,97 (36,58–53,02)
♀, 3+	14	17,0 ± 0,9 (15,0–17,8)	41,62 ± 6,46 (28,67–46,32)
♂, 4+	21	18,4 ± 0,6 (16,9–19,7)	57,16 ± 5,51 (43,85–67,23)
♀, 4+	16	18,9 ± 1,0 (17,0–20,1)	56,05 ± 5,61 (40,73–65,40)
♂, 5+	–	–	–
♀, 5+	10	21,6 ± 8,6 (58,5–86,6)	82,86 ± 8,61 (58,47–86,58)

Таблица 3. Размерно-массовые показатели смолтов атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в р. Ольховка

Table 3. Size-weight characteristics of smolts of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Olkhovka river

Пол, возраст, лет Sex, age, years	Число рыб, экз. Fish number, spec.	Длина, АВ, см Total length, cm	Масса, г Weight, g
♂, 2+	2	11,9 ± 0,6 (11,4–12,3)	12,12 ± 2,04 (10,68–13,56)
♀, 2+	5	10,6 ± 0,2 (10,4–10,9)	11,64 ± 1,94 (8,69–14,03)
♂, 3+	18	12,7 ± 0,4 (11,7–13,6)	16,34 ± 2,36 (12,26–20,56)
♀, 3+	10	12,7 ± 0,2 (12,3–12,9)	15,74 ± 2,67 (13,00–21,31)

Это приводит к повышенной внутривидовой и межвидовой конкуренции за местообитания и пищу, стимулируя раннюю смолтификацию.

Возрастная структура смолтов атлантического лосося в р. Ольховка типична для лососевых рек Белого моря, что определяется благоприятными условиями нереста производителей и обитания молоди.

Сравнение размерно-массовых показателей смолтов кумжи и лосося из р. Ольховка показывает, что большая часть смолтов (до 85 %) скатывается в возрасте 3+ и 4+, а все смолты лосося мигрируют в возрасте 2+ и 3+. Средние размеры смолтов одной возрастной группы этих видов значительно отличаются – смолты кумжи 3+ на 5 см длиннее и на 25 г тяжелее.

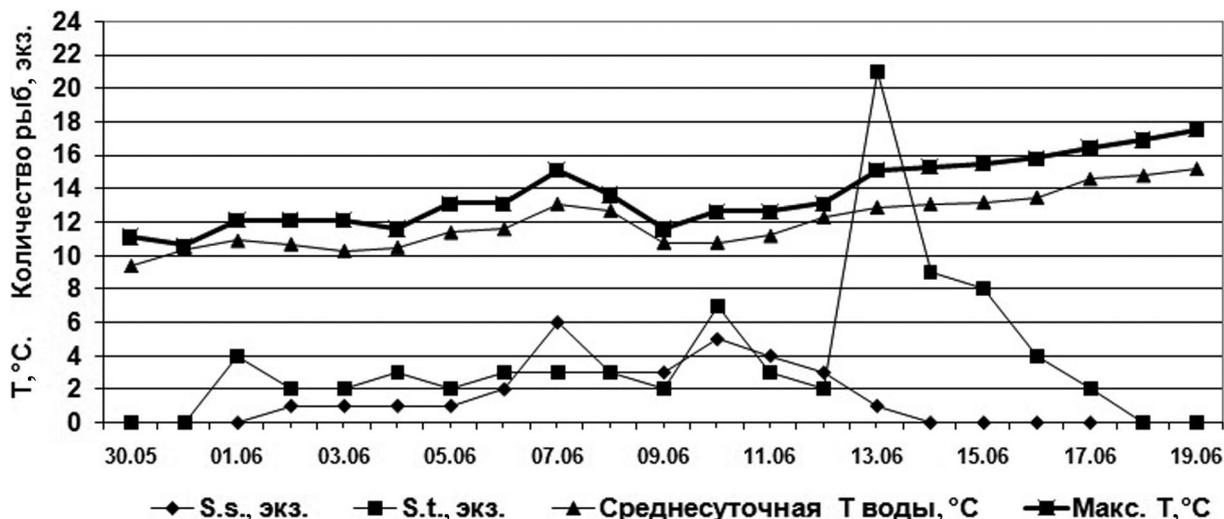


Рис. 6. Динамика покатной миграции смолтов кумжи *Salmo trutta* L. и лосося *Salmo salar* L. в р. Ольховка в 2014 г. в зависимости от среднесуточной температуры воды

Fig. 6. Dynamics of downstream migration of smolts of the brown trout (*Salmo trutta* L.) and Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Olkhovka river in 2014 depending on the average daily water temperature

лее смолтов лосося (табл. 4). Это может быть связано с выбором различных экологических ниш в ходе эволюционного развития. Молодь лосося преимущественно обитает на порогах и перекатах, где даже в сухие годы достаточно площадей выростных участков, позволяющих ей избегать пищевой и территориальной конкуренции. У молоди лосося завершается процесс смолтификации по достижении сравнительно небольших размерно-массовых показателей – 11–13 см длины и 10,5–21,0 г массы, что подтверждается данными Р. В. Казакова с соавторами [1992].

В отличие от смолтов лосося кумжа обычно обитает в небольших реках или в притоках (расход воды 0,7–3,5 м³/с). Здесь молодь рыб крайне ограничена территориально, особенно в засушливые годы. В летний период р. Ольховка часто не имеет выхода в море. Русло, кроме пороговых и перекатных участков, представля-

ет собой бочаги с глубиной 20–50 см, которые сообщаются медленно текущими струями воды глубиной 5–10 см. Это сильно ограничивает пищевые ресурсы и стимулирует выедание старшими пестрятками сеголеток своего вида. В то же время в реке присутствует карликовая форма, весом 0,2–1,5 кг, которая также является активным хищником, представляя опасность для более крупных пестряток. В результате эволюционного развития, вероятно, отбор шел по пути увеличения относительных размеров смолтов кумжи. Более крупным смолтам проще избегать хищников в небольших труднопроходимых ручьях и вследствие достаточных размерно-массовых показателей успешно достигать нагульного водоема. Таким образом, процесс смолтификации у кумжи происходит позже (на 1–3 года) в сравнении с лососем и при достижении больших размерно-массовых показателей. Если покатникам кумжи уда-

Таблица 4. Половой и возрастной состав смолтов кумжи и атлантического лосося в р. Ольховка (2014 г.) и Кривом ручье (2015 г.), доля возрастных групп от общего количества смолтов, доля самцов и доля самок

Table 4. Sex and age composition of smolts of the brown trout and Atlantic salmon in the Olkhovka river (2014) and Krivoy Ruchey (2015), the proportion of age groups from the total number of smolts, the proportion of males and that of females

Река/год River/year	Возрастная группа % / ♂ % / ♀ % Age group % / ♂ % / ♀ %				Общая доля % Overall %	
	2+	3+	4+	5+	♂	♀
Кривой ручей, 2015 г., кумжа Krivoy Ruchey, 2015, brown trout	2,5/0/100	75,0/46,7/53,3	22,5/44,4/55,6	–	47,5	52,5
Ольховка, 2014 г., кумжа Olkhovka river, 2014, brown trout	1,2/100/0	40,7/57,6/42,4	45,7/56,8/43,2	12,3/0/100	50,6	49,4
Ольховка, 2014 г., лосось Olkhovka river, 2014, salmon	20/28,6/71,4	80/64,3/35,7	–	–	57,1	42,9

Таблица 5. Размерно-массовые показатели пестряток кумжи (*Salmo trutta* L.) в Кривом ручье (2015 г.)

Table 5. Size-weight characteristics of parr of the brown trout (*Salmon trutta* L.) in Krivoy Ruchey (2015)

Возраст, лет Age, years	Число рыб, экз. Fish number, spec.	Длина, АС, см Fork length, cm	Масса, м, г Weight, m, g
0+	51	2,5 ± 0,1 (2,2–2,7)	0,11 ± 0,01 (0,08–0,14)
1+	64	5,1 ± 0,9 (3,7–7,5)	1,28 ± 0,69 (0,43–3,31)
2+	17	9,3 ± 0,8 (8,1–11,1)	7,77 ± 1,69 (5,3–11,4)
3+	6	13,1 ± 0,8 (11,8–14,1)	21,00 ± 4,31 (15,6–27,9)

Таблица 6. Размерно-массовые показатели смолтов кумжи (*Salmo trutta* L.) в Кривом ручье (2015 г.)

Table 6. Size-weight characteristics of smolts of the brown trout (*Salmo trutta* L.) in Krivoy Ruchey (2015)

Пол, возраст, лет Sex, age, years	Число рыб, экз. Fish number, spec.	Длина, АВ, см Total length, cm	Масса, м, г Weight, m, g
♀, 2+	1	10,9	10,63
♂, 3+	14	18,3 ± 1,8 (14,7–20,7)	54,01 ± 14,35 (28,71–75,04)
♀, 3+	16	18,3 ± 1,5 (15,4–20,1)	54,20 ± 10,90 (31,48–67,20)
♂, 4+	4	21,2 ± 0,9 (20,2–22,4)	75,49 ± 10,48 (64,46–88,20)
♀, 4+	5	20,5 ± 1,1 (19,2–21,9)	75,27 ± 12,57 (63,83–93,20)

ется достичь высококормных участков, расположенных ниже по течению реки, они прекращают покатную миграцию и остаются в реке до полового созревания.

В р. Ольховка НВУ кумжи достоверно расположены на расстоянии до 2,5 км от устья и вверх по течению, об этом свидетельствуют результаты электролова. Вероятно, судя по космоснимкам, НВУ кумжи имеются и выше по течению на удалении до 6–10 км, где также должны располагаться и нерестилища лосося. Ранее в источниках литературы не было упоминаний о нересте атлантического лосося в этой реке. По количеству смолтов можно предположить, что в ней нерестится не более 20 пар производителей кумжи и около 10–15 пар лосося.

Присутствие в р. Ольховка возрастных групп 3+ и 4+, без признаков смолтификации, свидетельствует о достаточной кормовой базе. Так, например, для данных возрастных групп Д. С. Павлов с соавторами [2008] показали, что у пестряток, ведущих территориальный образ жизни, причиной начала процесса разделения на смолтифицирующихся мигрантов и резидентов является недостаток ресурсов – пищи и свободной (не занятой другими особями) территории. Это, по-видимому, позволяет говорить о том, что в р. Ольховка остаются наиболее крупные особи возраста 3+ и 4+, не имеющие ограничений в свободной территории и в корме. Если сравнить пестряток 3+, 4+ и смолтов 3+, 4+ из р. Ольховка (табл. 1 и 3) по размерно-массовым показателям, то оказывается, что смолты 3+ (АС: 16,6–17,0 ± 0,9 см; м: 41,31–41,62 ± 6,46 г) крупнее пестряток 3+ (АС: 13,2 ± 1,3 см; м: 22,8 ± 6,84 г), в среднем длиннее на 3 см и тяжелее на 19 г. Также смолты 4+

(АС: 18,4–18,9 ± 1,0 см; м: 56,05–57,16 ± 5,61 г) крупнее пестряток 4+ (АС: 16,5 ± 0,4 см; м: 46,43 ± 0,36 г), в среднем длиннее на 2 см и тяжелее на 10 г. По-видимому, в условиях р. Ольховка разделение на резидентов и мигрантов (смолтов) происходит в результате достижения пестрятками кумжи определенных размеров, достаточных для миграции в нагульный водоем. При этом часть особей, обитающих в условиях ограниченной территории и кормовой базы, что часто наблюдается в засушливые годы, вынуждены оставаться в реке еще один год, достигая необходимых размерно-массовых показателей.

Кривой ручей. Ихтиологическое обследование водотока Кривой ручей проводили 23 июня 2015 г. методом электролова. Делали это сразу после завершения покатной миграции кумжи, на участке выше установленной смолтовой ловушки. Было обловлено более 600 м² реки, поймано 138 особей кумжи возрастом от 0+ до 3+, без учета 1/10 особей, ушедших при лове. Уровень воды в реке был высоким, в сравнении с р. Ольховка, что позволяло вылавливать большую часть обнаруженных пестряток кумжи.

Размерно-массовые показатели, а также количество пестряток и смолтов кумжи по возрастам приведены в табл. 5 и 6. Возрастная структура кумжи в Кривом ручье принимает вид классической правильной пирамиды, около 90 % численности рыб составляют особи 0+ и 1+, что свидетельствует о регулярном, без пропусков, нересте производителей в данной реке. Относительно малочисленной является группа 3+; по-видимому, это связано с уже завершившейся покатной миграцией смолтов. В 2015 г. проводился полный учет смолтов

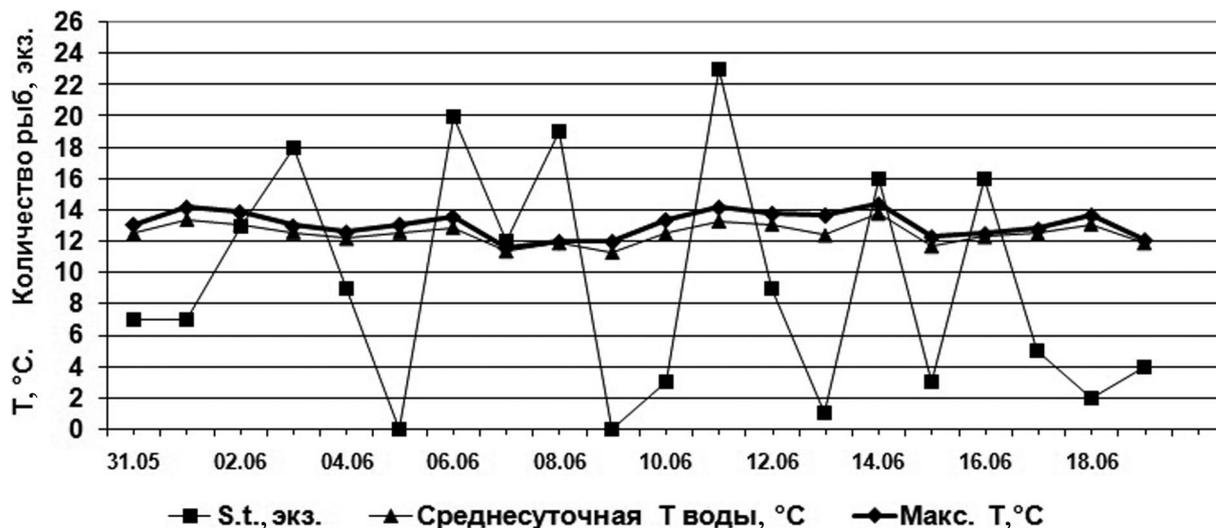


Рис. 7. Динамика покатной миграции смолтов кумжи *Salmo trutta* L. в Кривом ручье в зависимости от среднесуточной температуры воды

Fig. 7. Dynamics of downstream migration of smolts of the brown trout (*Salmo trutta* L.) in Krivoy Ruchey, depending on the average daily water temperature

кумжи, после 19 июня нами не было поймано ни одного смолта, несмотря на благоприятную температуру воды, стабильно державшуюся выше 14 °C. К этому времени завершился скат смолтов как кумжи, так и лосося в обеих сравниваемых реках. Как известно, на широте исследуемых рек в холодные годы скат проходит при температуре 11–14 °C, а в теплые при 12–18 °C [Veselov et al., 1998].

Если сравнить пестрятки 3+ и смолтов 4+ из Кривого ручья (табл. 5 и 6) по размерно-массовым показателям, то оказывается, что смолты 4+ (AC: 18,3 ± 1,3 см; m: 54,20 ± 14,35 г) крупнее пестрятки 3+ (AC: 13,1 ± 0,8 см; m: 21,0 ± 4,31 г), в среднем длиннее на 5 см и тяжелее на 33 г. Данные различия свидетельствуют о том, что как в Ольховке, так и в Кривом ручье процесс смолтификации у пестрятки кумжи происходит только при достижении определенных размеров и массы. На некоторых НВУ особи лимитированы по корму и территории, поэтому не могут в течение трех лет достичь необходимых размерно-массовых показателей и вынуждены еще один или два года оставаться резидентами в реке. В то же время после ската наиболее крупных смолтов в возрасте 3+ и 4+ ранее ограниченные в корме пестрятки 2+ остаются в реке самыми крупными особями и занимают наиболее кормные участки. К скату они будут готовы в начале июня следующего года, и, как отметили Р. В. Казаков и А. Е. Веселов [1998], произойдет это при достижении необходимых размерно-массовых показателей. Отстававшие за предыдущие три года в росте пестрятки компенсируют его

за один-два летних сезона. Их смолтификация и скат произойдут в возрасте 4+ и 5+. Как правило, они будут превосходить по длине и массе ранее скатившихся смолтов в возрасте 3+ и 4+.

В Кривом ручье покатная миграция кумжи изучалась в период с 31 мая по 19 июня 2015 г. Всего поймано 195 смолтов кумжи, из которых 40 экз. были отобраны на биоанализ. Размерно-массовые показатели смолтов, а также пол и возраст приведены в табл. 6.

В Кривом ручье среди покатников преобладают рыбы возрастом 3+, несколько меньше рыб 4+ и значительно меньше рыб 2+, что типично для малых кумжевых рек бассейна Белого моря. В Кривом ручье в 2015 г. скат смолтов начался при температуре воды 11–12 °C (рис. 7).

Массовые заходы кумжи в ловушку почти всегда происходили в пики максимальной температуры. Смолты кумжи в Кривом ручье существенно опережали по размерно-массовым показателям кумжу из р. Ольховка. В Кривом ручье доля особей возрастом 3+ была существенно больше доли рыб 4+, а в р. Ольховка доля рыб 4+ была несколько больше, чем рыб возрастом 3+.

В Кривом ручье НВУ расположены на удалении до 5 км от устья. По количеству смолтов кумжи можно предположить, что в Кривом ручье нерестится не более 15 пар кумжи, включая карликовых самцов. Лосось в нем не обнаружен.

Таким образом, в приполярных реках Терского берега Белого моря покатная миграция

как кумжи, так и лосося происходит в июне, при прогреве воды выше 11 °С. При данной температуре активно запускаются пищеварительные ферменты, особи нуждаются в большом количестве пищевых ресурсов и начинают миграцию в их поиске, в то же время лучше работают мышцы, что позволяет особям активно перемещаться на дальние расстояния, успешно избегая атак хищников [Бакштанский, Нестеров, 1976; Бакштанский и др., 1976; Хочачка, Сомер, 1988; Голованов, 2013].

Примечательно, что миграция молоди лосося в субарктических реках происходит в дневные часы [Яковенко, 1977; Бакштанский и др., 1980; Шустов, 1995; Веселов, Калюжин, 2001]. В условиях завершающегося паводка во II декаде июня в реках и ручьях еще сохраняется относительно высокий уровень воды. Это позволяет смолтам активно преодолевать мелкие пороги и древесные завалы. Существенно и то, что в бурном потоке из-за бликов от поверхности воды хищникам сложнее обнаружить мигрирующих смолтов [Нестеров, 1985]. Также в мае, до начала покатной миграции смолтов, реку покидают вальчаки лосося и кумжи, отнерестившиеся предыдущей осенью, и поэтому эти две мигрантные группы оказываются разделенными во времени и пространстве, что исключает возможность поедания вальчаками смолтов и пестряток.

Доля смолтов кумжи возрастом 5+ в р. Ольховка была 12 % от всех выловленных рыб. Причем эти смолты ненамного превосходили по размерно-массовым показателям смолтов кумжи возрастом 4+ из Кривого ручья. Известно, что возрастание плотности распределения рыб приводит к усилению внутривидовой конкуренции, ухудшению условий питания и замедлению роста [Гершанович, 1984]. Это отчетливо видно на популяции кумжи р. Ольховка. В летнюю межень, когда уровень воды существенно снижался, плотность кумжи и других совместно обитающих видов рыб сильно возрастала. Рыба скапливалась в небольших бочагах, что приводило к межвидовой и внутривидовой конкуренции за пищевой ресурс. В Кривом ручье внутривидовая конкуренция слабее, т. к. НВУ используются кумжей не в полной мере. Отсутствие молоди лосося в Кривом ручье, возможно, вызвано высокими концентрациями гуминовых кислот и низким рН (5,0–5,5).

Выводы

При сравнении малых рек Ольховка и Кривой ручей, расположенных на расстоянии 8 км друг от друга, отмечены различия в гидрологических характеристиках водоемов и ихтиофауне.

В р. Ольховка регулирующим фактором плотности молоди кумжи является ограниченная площадь пригодных для ее обитания выростных участков реки. В Кривом ручье достаточно свободных нерестовых и выростных площадей, что может способствовать увеличению численности популяции кумжи в 2–3 раза. Интенсивная покатная миграция кумжи в малых водотоках Ольховка и Кривой ручей начинается при достижении температуры воды 11–12 °С. Пик ската отмечен при температуре воды 14–15 °С, как и в других реках Терского берега [Веселов, Калюжин, 2001]. В малых реках миграция смолтов в основном происходит без образования стай. Это определяет увеличение периода миграции, т. к. одиночные смолты длительно задерживаются у различных гидравлических препятствий. Количество нерестовых мигрантов в исследованных реках не превышает 10 пар, в некоторые годы увеличиваясь до 20 пар.

Очевидно, что малые водотоки имеют большое значение как для пополнения запасов лосося и кумжи Белого моря, так и для сохранения биоразнообразия этих видов.

Сбор ихтиологического материала осуществляли по разрешениям ББТУ ФАР №№ 51 2014 03 0146, 51 2015 03 0119 и 51 2016 03 0166.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда по проекту № 14-24-00102.

Литература

Антонова В. А., Чуксина Н. А., Студенов И. И., Титов С. Ф., Семенова О. В., Шустов Ю. А., Веселов А. Е., Хренников В. В., Широков В. А., Щуров И. Л. Обзор методов оценки лососевых рек. Архангельск: АГМА, 2000. 47 с.

Бакштанский Э. Л., Нестеров В. Д. Охотничья активность щуки и возможность ее влияния на суточную ритмику ската молоди атлантического лосося // Тр. ВНИРО. 1976. Т. 113. С. 39–45.

Бакштанский Э. Л., Барыбина И. А., Нестеров В. Д. Условия среды и динамика ската молоди атлантического лосося // Тр. ВНИРО. 1976. Т. 113. С. 24–32.

Бакштанский Э. Л., Нестеров В. Д., Неклюдов М. Н. Поведение молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. в период ската // Вопр. ихтиол. 1980. Т. 20, вып. 4. С. 694–701.

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

Гершанович А. Д. Влияние плотности популяции на рост рыб // Успехи современной биологии. 1984. Т. 98, вып. 1(4). С. 134–148.

Голованов В. К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-Плюс, 2013. 300 с.

Зубченко А. В. Особенности биологии, состояние и управление запасами атлантического лосося (*Salmo salar* L.) Кольского полуострова: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2006. 48 с.

Казаков Р. В., Кузьмин О. Г., Шустов Ю. А., Щуров И. Л. Атлантический лосось реки Варзуги. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 108 с.

Казаков Р. В., Веселов А. Е. Закономерности смолтификации молоди атлантического лосося // Атлантический лосось. М.: Наука, 1998. С. 195–241.

Калюжин С. М., Веселов А. Е., Лумме Я. И. Лососевые реки полуострова Рыбачий. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 180 с.

Клыпото В. С., Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А., Маслов С. Е. Эффективность использования аппаратов электролова ранцевого типа БТ-1 «Форель» на лососевых реках Европейского Севера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1987. Вып. 260. С. 121–125.

Кузьмин О. Г. К биологии семги малых лососевых рек Восточного Мурмана // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейне Белого и Баренцева морей. Мурманск: ПИНРО, 1985. С. 25–41.

Нестеров В. Д. Поведение молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. в период покатной миграции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 24 с.

Павлов Д. С., Нечаев И. В., Костин В. В., Шиндавина Н. И. Влияние укрытий и пищевых ресурсов на смолтификацию молоди атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48, № 5. С. 634–638.

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

Шустов Ю. А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 161 с.

Яковенко М. Я. Динамика ската, питание и выживание молоди семги реки Порья // Биол. промысл. рыб внутр. водоемов сев. части Европейской терр. СССР. Мурманск, 1977. С. 147–155.

Veselov A. E., Sysoyeva M. I., Potutkin A. G. The Pattern of Atlantic Salmon Smolt Migration in the Varsuga River (White Sea Basin) // Nordic J. Freshw. Res. 1998. Vol. 74. P. 65–78.

Zippin C. The removal method of population estimation // J. Wildlife Management. 1958. Vol. 22, no. 1. P. 82–90.

Поступила в редакцию 07.03.2018

References

Antonova V. A., Chuksina N. A., Studenov I. I., Titov S. F., Semenova O. V., Shustov Yu. A., Veselov A. E., Khrennikov V. V., Shirokov V. A., Shchurov I. L. Obzor metodov otsenki lososevykh rek [A review of methods for salmon rivers assessment]. Arkhangel'sk: AGMA, 2000. 47 p.

Bakshtanskij E. L., Nesterov V. D. Okhotnich'ya aktivnost' shchuki i vozmozhnost' ee vliyaniya na su-tochnuyu ritmiku skata molodi atlanticheskogo lososya [Hunting activity of pike and its possible effect on the diurnal pattern of downstream migration of young Atlantic salmon]. Tr. VNIRO [Proceed. All-Union Res. Inst. Marine Fisheries and Oceanography (VNIRO)]. 1976. Vol. 113. P. 39–45.

Bakshtanskij E. L., Barybina I. A., Nesterov V. D. Usloviya srede i dinamika skata molodi atlanticheskogo lososya [Environmental conditions and dynamics of downstream migration of young Atlantic salmon]. Tr. VNIRO [Proceed. All-Union Res. Inst. Marine Fisheries and Oceanography (VNIRO)]. Moscow, 1976. Vol. 113. P. 24–32.

Bakshtanskij E. L., Nesterov V. D., Neklyudov M. N. Povedeniye molodi atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L. v period skata [Behaviour of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. during downstream migration]. Vopr. ikhtiol. [J. Ichthyology]. 1980. Vol. 20, iss. 4. P. 694–701.

Gershanovich A. D. Vliyanie plotnosti populyatsii na rost ryb [Impact of population density on fish growth]. Uspekhi sovr. biol. [Biol. Bull. Rev.]. 1984. Vol. 98, iss. 1(4). P. 134–148.

Golovanov V. K. Temperaturnye kriterii zhiznedeyatel'nosti presnovodnykh ryb [Temperature criteria

of freshwater fish life activity]. Moscow: Poligraf-Plyus, 2013. 300 p.

Hochachka P., Somero G. Biokhimicheskaya adaptatsiya [Biochemical adaptation]. Moscow: Mir, 1988. 568 p.

Kalyuzhin S. M., Veselov A. E., Lumme Ya. I. Lososevye reki poluostrova Rybachii [Salmon rivers of the Rybachy Peninsula]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2009. 180 p.

Kazakov R. V., Kuz'min O. G., Shustov Yu. A., Shchurov I. L. Atlanticheskii losos' reki Varzugi [Atlantic salmon of the Varzuga river]. St. Peterburg: Gidrometeoizdat, 1992. 108 p.

Kazakov R. V., Veselov A. E. Zakonomernosti smoltifikatsii molodi atlanticheskogo lososya [Patterns of Atlantic salmon smoltification]. Atlanticheskii losos' [Atlantic Salmon]. Moscow: Nauka, 1998. P. 195–241.

Klypoto V. S., Sмирнов Ю. А., Шустов Ю. А., Маслов С. Е. Эффективность использования аппаратов электролова ранцевого типа БТ-1 «Форель» на лососевых реках европейского Севера [Efficiency of use of backpack-type electrofishing devices БТ-1 «Trout» in salmon-rich rivers of the European North]. Sb. nauch. tr. GosNIORKH [Coll. Papers Nat. Res. Inst. of Lake and River Fisheries]. 1987. Vol. 260. P. 121–125.

Kuz'min O. G. K biologii syomgi malykh lososevykh rek Vostochnogo Murmana [On the biology of the somga in small salmon rivers of Eastern Murman]. Ecol. i vospr. prokhnodnykh lososevykh ryb v basseine Belogo i Barentseva morei [Ecol. and Reprod. of Anadromous Salmon in the White and Barents Seas]. Murmansk: PINRO, 1985. P. 25–41.

Nesterov V. D. Povedenie molodi atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L. v period pokatnoi migratsii [The behaviour of juvenile Atlantic Salmon *Salmo salar* L. during downstream migration]: Summary PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1985. 24 p.

Pavlov D. S., Nechayev I. V., Kostin V. V., Shindavina N. I. Vliyanie ukrytii i pishchevykh resursov na smoltifikatsiyu molodi atlanticheskogo lososya *Salmo salar* [Influence of shelters and food resources on smoltification of juveniles of the Atlantic salmon *Salmo salar*]. *Vopr. ikhtiologii* [J. Ichthyology]. 2008. Vol. 48, no. 5. P. 634–638.

Shustov Yu. A. Ekologicheskie aspekty povedeniya molodi lososevykh ryb v rechnykh usloviyakh [Ecological aspects of the behaviour of young salmonid fish in river conditions]. SPb.: Nauka, 1995. 161 p.

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

Veselov A. E., Sysoyeva M. I., Potutkin A. G. The Pattern of Atlantic Salmon Smolt Migration in the Var-

suga River (White Sea Basin). *Nordic J. Freshw. Res.* 1998. Vol. 74. P. 65–78.

Yakovenko M. Ya. Dinamika skata, pitanie i vyzhivanie molodi semgi Por'ya [Dynamics of downstream migration, nutrition, and survival rate of juvenile salmon in the Porja river]. *Biol. promysl. ryb vnutr. vodomov sev. chasti Evropeiskoi terr. USSR* [Biol. of Comm. Fish of Inland Water Bodies in the Northern Part of European Area of the USSR]. Murmansk, 1977. P. 147–155.

Zippin C. The removal method of population estimation. *J. Wildlife Management*. 1958. Vol. 22, no. 1. P. 82–90.

Zubchenko A. V. Osobennosti biologii, sostoyanie i upravlenie zapasami atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.) Kol'skogo poluostrova [Specific characteristics of biology, state, and stocks management of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Kola Peninsula]: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 2006. 48 p.

Received March 07, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ручьев Михаил Андреевич

младший научный сотрудник
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: lsstyle@yandex.ru
тел.: (8142) 769810

Ефремов Денис Александрович

ведущий биолог
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) 769810

Веселов Алексей Елпидифорович

главный научный сотрудник, 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: veselov@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 767812

CONTRIBUTORS:

Ruch'ev, Mikhail

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: lsstyle@yandex.ru
tel.: (8142) 769810

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) 769810

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) 767812

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 Pomor'ye 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

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

(требования к работам, представляемым к публикации
в «Трудах Карельского научного центра Российской академии наук»)

«Труды Карельского научного центра Российской академии наук» (далее – Труды КарНЦ РАН) публикует результаты завершённых оригинальных исследований в различных областях современной науки: теоретические и обзорные статьи, сообщения, материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, потери науки), статьи по истории науки. Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные.

Статьи проходят обязательное рецензирование. Решение о публикации принимается редакционной коллегией серии или тематического выпуска Трудов КарНЦ РАН после рецензирования, с учётом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редакционные серии и отдельные выпуски Трудов КарНЦ РАН оставляют за собой право возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

При получении редакцией рукопись регистрируется (в случае выполнения авторами основных правил её оформления) и направляется на отзыв рецензентам. Отзыв состоит из ответов на типовые вопросы анкеты и может содержать дополнительные расширенные комментарии. Кроме того, рецензент может вносить замечания и правки в текст рукописи. Авторам высылаются электронная версия анкеты и комментарии рецензентов. Доработанный экземпляр автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на все вопросы рецензента не позднее чем через месяц после получения рецензии. Перед опубликованием авторам высылаются распечатанная версия статьи, которая вычитывается, подписывается авторами и возвращается в редакцию.

Журнал имеет полноценную электронную версию на базе Open Journal System (OJS), позволяющую перевести предоставление и редактирование рукописи, общение автора с редколлегией серий и рецензентами в электронный формат и обеспечивающую прозрачность процесса рецензирования при сохранении анонимности рецензентов (<http://journals.krc.karelia.ru/>).

Редакционный совет журнала «Труды Карельского научного центра РАН» (Труды КарНЦ РАН) определил для себя в качестве одного из приоритетов полную открытость издания. Это означает, что пользователям на условиях свободного доступа разрешается: читать, скачивать, копировать, распространять, печатать, искать или находить полные тексты статей журнала по ссылке без предварительного разрешения от издателя и автора. Учредители журнала берут на себя все расходы по редакционно-издательской подготовке статей и их опубликованию.

Содержание номеров Трудов КарНЦ РАН, аннотации и полнотекстовые электронные варианты статей, а также другая полезная информация, включая настоящие Правила, доступны на сайтах – <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

Почтовый адрес редакции: 185000, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, КарНЦ РАН, редакция Трудов КарНЦ РАН. Телефон: (8142) 762018.

ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСИ

Статьи публикуются на русском или английском языке. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами.

Объём рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей – 30 страниц, для оригинальных – 25, для сообщений – 15, для хроники и рецензий – 5–6. Объём рисунков не должен превышать 1/4 объёма статьи. Рукописи большего объёма (в исключительных случаях) принимаются при достаточном обосновании по согласованию с ответственным редактором.

При оформлении рукописи применяется полуторный межстрочный интервал, шрифт Times New Roman, кегль 12, выравнивание по обоим краям. Размер полей страницы – 2,5 см со всех сторон. Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Страницы с рисунками не нумеруются.

Рукописи подаются в электронном виде в формате MS Word на сайте <http://journals.krc.karelia.ru> либо на e-mail: trudy@krc.karelia.ru, или же представляются в редакцию лично (г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, каб. 502). К рукописи желательно прилагать два бумажных экземпляра, напечатанных на одной стороне листа формата А4 в одну колонку.

ОБЩИЙ ПОРЯДОК РАСПОЛОЖЕНИЯ ЧАСТЕЙ СТАТЬИ

Элементы статьи должны располагаться в следующем порядке: *УДК* курсивом на первой странице, в левом верхнем углу; заглавие статьи на русском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; инициалы, фамилии всех авторов на русском языке полужирным шрифтом; полное название организации – места работы каждого автора в именительном падеже на русском языке курсивом (если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов учреждениям, в которых они работают; если все авторы статьи работают в одном учреждении, можно не указывать место работы каждого автора отдельно); аннотация на русском языке; ключевые слова на русском языке; инициалы, фамилии всех авторов на английском языке полужирным шрифтом; название статьи на английском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; аннотация на английском языке; ключевые слова на английском языке; текст статьи (статья экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: **Введение. Материалы и методы. Результаты и обсуждение. Выводы либо Заключение**); благодарности и указание источников финансирования выполненных исследований; списки литературы: с библиографическими описаниями на языке и алфавите оригинала (**Литература**) и транслитерированный в латиницу с переводом русскоязычных источников на английский язык (**References**); таблицы на русском и английском языках (на отдельных листах); рисунки (на отдельных листах); подписи к рисункам на русском и английском языках (на отдельном листе).

На отдельном листе дополнительные сведения об авторах: фамилии, имена, отчества всех авторов полностью на русском и английском языке; полный почтовый адрес каждой организации (страна, город) на русском и английском языке; должности, научные звания, ученые степени авторов; адрес электронной почты для каждого автора; телефон для контактов с авторами статьи (можно один на всех авторов).

ЗАГЛАВИЕ СТАТЬИ должно точно отражать содержание статьи* и состоять из 8–10 значимых слов.

АННОТАЦИЯ** должна быть лишена вводных фраз, создавать в возможно полное представление о содержании статьи и иметь объем не менее 200 слов. Рукопись с недостаточно раскрывающей содержание аннотацией может быть отклонена.

Отдельной строкой приводится перечень КЛЮЧЕВЫХ СЛОВ (не менее 5). Ключевые слова или словосочетания отделяются друг от друга точкой с запятой, в конце фразы ставится точка. Слова, фигурирующие в заголовке статьи, ключевыми являться не могут.

Раздел «Материалы и методы» должен содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале – с точным указанием географических координат).

Изложение результатов должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. Следует ссылаться на табличный и иллюстративный материал так: на рисунки, фотографии и таблицы в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т. д.), фотографии, помещаемые на вкладышах (рис. I, рис. II). Обсуждение завершается формулировкой в разделе «Заключение» основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во «Введении». Ссылки на литературу в тексте даются фамилиями, например: Карху, 1990 (один автор); Раменская, Андреева, 1982 (два автора); Крутов и др., 2008 (три автора или более) либо начальным словом описания источника, приведенного в списке литературы, и заключаются в квадратные скобки. При перечислении нескольких источников работы располагаются в хронологическом порядке, например: [Иванов, Топоров, 1965; Успенский, 1982; Erwin et al., 1989; Атлас..., 1994; Longman, 2001].

ТАБЛИЦЫ нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. Заголовки таблиц, заголовки и содержание столбцов, строк, а также примечания приводятся на русском и английском языках. На полях бумажного экземпляра рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, поясняются в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов – в столбцах ставить кавычки. Таблицы могут быть книжной или альбомной ориентации (при соблюдении вышеуказанных параметров страницы).

РИСУНКИ представляются отдельными файлами с расширением TIF (* .TIF) или JPG. При первичной подаче материала в редакцию рисунки вставляются в общий текстовый файл. При сдаче материала, принятого в печать, все рисунки из текста статьи должны быть убраны и представлены в виде отдельных файлов в вышеуказанном формате. Графические материалы должны быть снабжены распечатками с указа-

* Названия видов приводятся на латинском языке КУРСИВОМ, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования.

** Обращаем внимание авторов, что в связи с подготовкой журнала к включению в международные базы данных библиографических описаний и научного цитирования расширенная аннотация на английском языке, двуязычные таблицы и подписи к рисункам, а также транслитерированный в латиницу список использованной литературы приобретают особое значение.

нием желательного размера рисунка, пожеланий и требований к конкретным иллюстрациям. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте. Иллюстрации объектов, исследованных с помощью фотосъемки, микроскопа (оптического, электронного трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения необязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменятся. Крупномасштабные карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с мелкомасштабной картой, где был бы указан участок, увеличенный в крупном масштабе в виде основной карты.

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ приводятся на русском и английском языках, должны содержать достаточно полную информацию, для того чтобы приводимые данные могли быть понятны без обращения к тексту (если эта информация уже не дана в другой иллюстрации). Аббревиации расшифровываются в подрисуночных подписях, детали на рисунках следует обозначать цифрами или буквами, значение которых также приводится в подписях.

ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ. В расширенных латинских названиях таксонов не ставится запятая между фамилией авторов и годом, чтобы была понятна разница между полным названием таксона и ссылкой на публикацию в списке литературы. Названия таксонов рода и вида печатаются курсивом. Вписывать латинские названия в текст от руки недопустимо. Для флористических, фаунистических и таксономических работ при первом упоминании в тексте и таблицах приводится русское название вида (если такое название имеется) и полностью – латинское, с автором и желательно с годом, например: водяной ослик (*Asellus aquaticus* (L. 1758)). В дальнейшем можно употреблять только русское название или сокращенное латинское без фамилии автора и года опубликования, например, для брюхоногого моллюска *Margarites groenlandicis* (Gmelin 1790) – *M. groenlandicus* или для подвида *M. g. umbilicalis*.

СОКРАЩЕНИЯ. Разрешаются лишь общепринятые сокращения – названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общепотребительных.

БЛАГОДАРНОСТИ. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ. Пристатейные ссылки и/или списки пристатейной литературы следует оформлять по ГОСТ Р 7.0.5-2008. Библиографическая ссылка. Общие требования и правила составления (http://www.bookchamber.ru/GOST_P_7.0.5.-2008). Список работ представляется в алфавитном порядке. Все ссылки даются на языке оригинала (названия на японском, китайском и других языках, использующих нелатинский шрифт, пишутся в русской транскрипции). Сначала приводится список работ на русском языке и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский и др.), а затем – работы на языках с латинским алфавитом. В списке литературы между инициалами ставится пробел.

ТРАНСЛИТЕРИРОВАННЫЙ СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES). Приводится отдельным списком, повторяя все позиции основного списка литературы. Описания русскоязычных работ указываются в латинской транслитерации, рядом в квадратных скобках помещается их перевод на английский язык. Выходные данные приводятся на английском языке (допускается транслитерация названия издательства). При наличии переводной версии источника можно указать его библиографическое описание вместо транслитерированного. Библиографические описания прочих работ приводятся на языке оригинала. Для составления списка рекомендуется использование бесплатной программы транслитерации на сайте <http://translit.ru/>, вариант BSI.

Внимание! С 2015 года каждой статье, публикуемой в «Трудах Карельского научного центра РАН», редакцией присваивается уникальный идентификационный номер цифрового объекта (DOI) и статья включается в базу данных Crossref. **Обязательным условием является указание в списках литературы DOI для тех работ, у которых он есть.**

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 1-Й СТРАНИЦЫ

УДК 631.53.027.32:635.63

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ РЕЖИМОВ ПРЕДПОСЕВНОГО ЗАКАЛИВАНИЯ СЕМЯН НА ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА

Е. Г. Шерудило¹, М. И. Сысоева¹, Г. Н. Алексейчук², Е. Ф. Марковская¹

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН

² Институт экспериментальной ботаники НАН Республики Беларусь им. В. Ф. Купревича

Аннотация на русском языке

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L.; кратковременное снижение температуры; устойчивость.

E. G. Sherudilo, M. I. Sysoeva, G. N. Alekseichuk, E. F. Markovskaya. EFFECTS OF DIFFERENT REGIMES OF SEED HARDENING ON COLD RESISTANCE IN CUCUMBER PLANTS

Аннотация на английском языке

Keywords: *Cucumis sativus* L.; temperature drop; resistance.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ТАБЛИЦЫ

Таблица 2. Ультраструктура клеток мезофилла листа в последствии 10-минутного охлаждения (2 °С) проростков или корней пшеницы

Table 2. Ultrastructure of leaf mesophyll cells after the exposure of wheat seedlings or roots to 10 min of chilling at 2 °C

Показатель Index	Контроль Control	Охлаждение проростков Seedling chilling	Охлаждение корней Root chilling
Площадь среза хлоропласта, мкм ² Chloroplast cross-sectional area, μm ²	10,0 ± 0,7	13,5 ± 1,1	12,7 ± 0,5
Площадь среза митохондрии, мкм ² Mitochondria cross-sectional area, μm ²	0,4 ± 0,03	0,5 ± 0,03	0,6 ± 0,04
Площадь среза пероксисомы, мкм ² Peroxisome cross-sectional area, μm ²	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,7 ± 0,1
Число хлоропластов на срезе клетки, шт. Number of chloroplasts in cell cross-section	9 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число митохондрий на срезе клетки, шт. Number of mitochondria in cell cross-section	8 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число пероксисом на срезе клетки, шт. Number of peroxisomes in cell cross-section	2 ± 0,3	2 ± 0,3	3 ± 0,4

Примечание. Здесь и в табл. 3: все параметры ультраструктуры измеряли через 24 ч после охлаждения.

Note. Here and in Tab. 3 all ultrastructure parameters were measured 24 h after chilling.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ПОДПИСИ К РИСУНКУ

Рис. 1. Северный точильщик (*Hadrobregmus confuses* Kraaz.)

Fig. 1. Woodboring beetle *Hadrobregmus confuses* Kraaz.

Рис. 5. Результаты изучения кристаллитов и демпферных зон в образце кварца из Дульдурги:

(а) – электронная микрофотография кварца; (б) – картина микродифракции, полученная для участка 1 в области кристаллитов; (в) – картина микродифракции, отвечающая участку 2 в области демпферных зон

Fig. 5. Results of the study of crystallites and damping zones in a quartz sample from Duldurga:

(а) – electron microphotograph of the quartz sample; (б) – microdiffraction image of site 1 in the crystallite area; (в) – microdiffraction image corresponding to site 2 in the damping area

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ СПИСКА ЛИТЕРАТУРЫ

Ссылки на книги

Вольф Г. Н. Дисперсия оптического вращения и круговой дихроизм в органической химии / Ред. Г. Снатцке. М.: Мир, 1970. С. 348–350.

Патрушев Л. И. Экспрессия генов. М.: Наука, 2000. 830 с.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques / Eds P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

В транслитерированном списке литературы:

Vol'f G. N. Dispersiya opticheskogo vrashheniya i krugovoj dikhroizm v organicheskoy khimii [Optical rotatory dispersion and circular dichroism in Organic Chemistry]. Ed. G. Snattske. Moscow: Mir, 1970. P. 348–350.

Patrushev L. I. Ekspressiya genov [Gene expression]. Moscow: Nauka, 2000. 830 p.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques. Eds P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

Ссылки на статьи

Викторов Г. А. Межвидовая конкуренция и сосуществование экологических гомологов у паразитических перепончатокрылых // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, № 2. С. 247–255.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri* // J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 507–516.

Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch A., Foyer C. H. Glutathione // Arabidopsis Book. American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi:10.1199/tab.0142

В транслитерированном списке литературы:

Viktorov G. A. Mezhhvidovaya konkurentsya i sosushhestvovanie ehkologicheskikh gomologov u paraziticheskikh pereponchatokrylykh [Interspecific competition and coexistence ecological homologues in parasitic Hymenoptera]. Zhurn. obshh. biol. [Biol. Bull. Reviews]. 1970. Vol. 31, no. 2. P. 247–255.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri*. J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 507–516.

Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch A., Foyer C. H. Glutathione. Arabidopsis Book. American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi: 10.1199/tab.0142

Ссылки на материалы конференций

Марьинских Д. М. Разработка ландшафтного плана как необходимое условие устойчивого развития города (на примере Тюмени) // Экология ландшафта и планирование землепользования: тезисы докл. Всерос. конф. (Иркутск, 11–12 сент. 2000 г.). Новосибирск, 2000. С. 125–128.

В транслитерированном списке литературы:

Mar'inskikh D. M. Razrabotka landshaftnogo plana kak neobkhodimoe uslovie ustoichivogo razvitiya goroda (na primere Tyumeni) [Landscape planning as a necessary condition for sustainable development of a city (example of Tyumen)]. Ekologiya landshafta i planirovanie zemlepol'zovaniya: Tezisy dokl. Vseros. konf. (Irkutsk, 11–12 sent. 2000 g.) [Landscape ecology and land-use planning: abstracts of all-Russian conference (Irkutsk, Sept. 11–12, 2000)]. Novosibirsk, 2000. P. 125–128.

Ссылки на диссертации или авторефераты диссертаций

Шефтель Б. И. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 23 с.

Лозовик П. А. Гидрогеохимические критерии состояния поверхностных вод гумидной зоны и их устойчивости к антропогенному воздействию: Дис. ... докт. хим. наук. Петрозаводск, 2006. 481 с.

В транслитерированном списке литературы:

Sheftel' B. I. Ekologicheskie aspekty prostranstvenno-vremennykh mezhhvidovykh vzaimootnoshenii zemlerоек Srednei Sibiri [Ecological aspects of spatio-temporal interspecies relations of shrews of Middle Siberia]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1985. 23 p.

Lozovik P. A. Gidrogeokhimicheskie kriterii sostoyaniya poverkhnostnykh vod gumidnoi zony i ikh ustoichivosti k antropogennomu vozdeistviyu [Hydrogeochemical criteria of the state of surface water in humid zone and their tolerance to anthropogenic impact]: DSc (Dr. of Chem.) thesis. Petrozavodsk, 2006. 481 p.

Ссылки на патенты

Патент РФ № 2000130511/28.04.12.2000.

Еськов Д. Н., Серегин А. Г. Оптико-электронный аппарат // Патент России № 2122745. 1998. Бюл. № 33.

В транслитерированном списке литературы:

Patent RF № 2000130511/28. 04. 12.2000 [Russian patent No. 2000130511/28. December 4, 2000].

Es'kov D. N., Seregin A. G. Optiko-elektronnyi apparat [Optoelectronic apparatus]. Patent Rossii № 2122745 [Russian patent No. 2122745]. 1998. Bulletin No. 33.

Ссылки на архивные материалы

Гребенщиков Я. П. К небольшому курсу по библиографии: материалы и заметки, 26 февр. – 10 марта 1924 г. // ОР РНБ. Ф. 41. Ед. хр. 45. Л. 1–10.

В транслитерированном списке литературы:

Grebenshchikov Ya. P. K nebol'shomu kursu po bibliografii: materialy i zametki, 26 fevr. – 10 marta 1924 g. [Brief course on bibliography: the materials and notes, Febr. 26 – March 10, 1924]. OR RNB. F. 41. St. un. 45. L. 1–10.

Ссылки на интернет-ресурсы

Паринов С. И., Ляпунов В. М., Пузырев Р. Л. Система Соционет как платформа для разработки научных информационных ресурсов и онлайн-сервисов // Электрон. б-ки. 2003. Т. 6, вып. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (дата обращения: 25.12.2015).

Демография. Официальная статистика / Федеральная служба государственной статистики [Электронный ресурс]. URL: <http://www.gks.ru/> (дата обращения: 25.12.2015).

В транслитерированном списке литературы:

Parinov S. I., Lyapunov V. M., Puzyrev R. L. Sistema Sotsionet kak platforma dlya razrabotki nauchnykh informatsionnykh resursov i onlainovykh servisov [Socionet as a platform for development of scientific information resources and online services]. *Elektron. b-ki [Digital library]*. 2003. Vol. 6, iss. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (accessed: 25.11.2006).

Demografija. Oficial'naja statistika [Demography. Official statistics]. *Federal'naja sluzhba gosudarstvennoj statistiki [Federal state statistics service]*. URL: <http://www.gks.ru/> (accessed: 25.12.2015).

Ссылки на электронные ресурсы на CD-ROM

Государственная Дума, 1999–2003 [Электронный ресурс]: электронная энциклопедия / Аппарат Гос. Думы Федер. Собрания Рос. Федерации. М., 2004. 1 CD-ROM.

В транслитерированном списке литературы:

Gosudarstvennaya Duma, 1999–2003 [State Duma, 1999–2003]. Electronic encyclopedia. The office of the State Duma of the Federal Assembly of the Russian Federation. Moscow, 2004. 1 CD-ROM.

TABLE OF CONTENTS

E. P. Antonova, S. N. Sergina, V. A. Ilyukha, A. E. Yakimova. SPECIES- AND AGE-SPECIFIC CHARACTERISTICS OF THE LACTATE DEHYDROGENASE SYSTEM IN TISSUES OF RODENTS (MAMMALIA: RODENTIA)	3
M. S. Bozhokin, S. A. Bozhkova, G. I. Netyl'ko, D. G. Nakonechnyj, M. I. Blinova, Yu. A. Nashchekina. EXPERIMENTAL RESULTS OF RAT HYALINE CARTILAGE SURFACE DEFECT REPLACEMENT WITH A CELL ENGINEERING STRUCTURE	13
A. R. Boltachev, E. P. Karpova. CONTEMPORARY STRUCTURE AND DYNAMICS OF FISH COMMUNITIES IN THE COASTAL ZONE OF SOUTH-WESTERN CRIMEA, EXAMPLE OF KAZACH'YA BAY.....	23
P. Yu. Dgebuadze, E. S. Mekhova. SOME FEATURES IN INTERACTIONS BETWEEN SYMBIONTS AND THEIR HOSTS AS EXEMPLIFIED BY STARFISH <i>CULCITA NOVAEGUINEAE</i> AND GASTROPODS <i>STILIFER VARIABILIS</i>	36
A. S. Demchuk, M. V. Ivanov, T. S. Ivanova, N. V. Polyakova, P. V. Golovin, D. L. Lajus. FEEDING OF THE THREESPINE STICKLEBACK <i>GASTEROSTEUS ACULEATUS</i> (LINNAEUS, 1758) IN SPAWNING GROUNDS.....	42
A. S. Dorgham, P. V. Golovin, T. S. Ivanova, M. V. Ivanov, P. D. Saveliev, D. L. Lajus. MORPHOLOGICAL VARIATION OF THREESPINE STICKLEBACK (<i>GASTEROSTEUS ACULEATUS</i>) ON DIFFERENT STAGES OF SPAWNING PERIOD.....	59
A. A. Ignatenko, N. S. Repkina, V. V. Talanova. CATALASE AND PEROXIDASE CONTRIBUTION TO PROMOTING COLD TOLERANCE IN WHEAT.....	74
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 (<i>SALMO SALAR</i> L.) AND BROWN TROUT (<i>SALMO TRUTTA</i> L.) FROM RIVERS DRAINING TO THE WHITE SEA (ARKHANGELSK REGION)	84
E. I. Nasybullina, O. V. Kosmachevskaya, A. F. Topunov. EFFECT OF NITRIC OXIDE METABOLITES ON THE FORMATION OF MEMBRANE-BOUND HEMOGLOBIN UNDER CARBONYL STRESS	93
D. V. Panchenko, P. I. Danilov, K. F. Tirronen. STATE AND MANAGEMENT OF CERVID (CERVIDAE FAMILY) POPULATIONS IN THE REPUBLIC OF KARELIA	105
S. N. Pekkoeva, S. A. Murzina, Z. A. Nefedova, T. R. Ruokolainen, A. E. Veselov, N. N. Nemova. COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF THE LIPID STATUS OF ATLANTIC SALMON <i>SALMO SALAR</i> L. JUVENILES OF DIFFERENT AGES FROM THE VARZUGA RIVER (KOLA PENINSULA) ...	115
M. A. Ruchiev, D. A. Efremov, A. E. Veselov. REPRODUCTION OF THE BROWN TROUT (<i>SALMO TRUTTA</i> L.) AND ATLANTIC SALMON (<i>SALMO SALAR</i> L.) IN SMALL RIVERS (WHITE SEA DRAINAGE BASIN)	124
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)	136
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	145

Научное издание

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**
№ 4, 2018

ИССЛЕДОВАНИЯ В ОБЛАСТИ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

*Выпуск осуществлен при финансовой поддержке
Федерального агентства научных организаций*

*Печатается по решению Ученого совета
Федерального исследовательского центра
«Карельский научный центр Российской академии наук»*

Выходит 12 раз в год

Издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций
Регистрационная запись ПИ № ФС 77-72429 от 28.02.2018 г.

Редактор А. И. Мокеева
Компьютерная верстка Г. О. Предтеченский

Подписано в печать 25.04.2018. Дата выхода 30.04.2018. Формат 60x84^{1/8}.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 16,6. Усл. печ. л. 17,6.
Тираж 100 экз. Заказ 484. Цена свободная

Учредитель и издатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук»
185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

Оригинал-макет: Редакция научного издания «Труды КарНЦ РАН»

Типография: Редакционно-издательский отдел КарНЦ РАН
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50