

МАРИЯ ВИКТОРОВНА ЧУРОВА

кандидат биологических наук, научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
mchurova@yandex.ru

ОЛЬГА ВЛАДИМИРОВНА МЕЩЕРЯКОВА

кандидат биологических наук, заместитель директора по научной работе, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
o-mesch@yandex.ru

НАТАЛЬЯ СЕРГЕЕВНА ШУЛЬГИНА

магистрант, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
shulgina28@yandex.ru

НИНА НИКОЛАЕВНА НЕМОВА

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент Российской академии наук, главный научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
nemova@krc.karelia.ru

АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО И УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА У ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSHA* НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ*

Проведено исследование вариабельности активности ферментов энергетического и углеводного обмена (цитохром *c* оксидазы (ЦО), лактатдегидрогеназы (ЛДГ), альдолазы и 1-глицеро-фосфатдегидрогеназы (1-ГФДГ)) у горбуши *Oncorhynchus gorbusha* на следующих стадиях ее развития: 1) в ооцитах (V ст. зр.) из разных зон ястыка; 2) у эмбрионов на стадии глазка; 3) у личинок при вылуплении. Показано, что активность ферментов гликолиза, альдолазы и ЛДГ значительно варьировала в ооцитах и у эмбрионов. Личинки горбуши, вылупившиеся из разных нерестовых гнезд, различались между собой по активности ЦО, альдолазы и 1-ГФДГ. Таким образом, результаты исследования свидетельствуют о том, что в раннем онтогенезе горбуши на разных стадиях ее развития исследованные ферменты энергетического и углеводного обмена имеют различный характер и степень вариабельности своей активности. Такие метаболические вариации могут определять особенности дальнейшего роста и развития отдельных особей, комплекс их адаптивных возможностей и в целом формирование внутривидовой разнокачественности горбуши по морфофизиологическим показателям.

Ключевые слова: горбуша, ооциты, эмбрионы, личинки, энергетический и углеводный обмен, активность ферментов

ВВЕДЕНИЕ

Энергетический обмен играет важную роль на всех стадиях развития рыб, особенно на ранних, когда энергия тратится на созревание ооцитов и требуется для интенсивно идущих процессов биосинтеза во время формирования эмбрионов [20]. Огромную роль при этом играет углеводный метаболизм. Углеводы являются основными субстратами для синтеза АТФ в неоплодотворенных ооцитах и особенно на стадиях раннего развития эмбриона, тогда как белки и липиды используются на более поздних стадиях эмбриогенеза до первого самостоятельного питания [7], [20]. Вылупление и переход на внешнее питание требуют дополнительных энерготрат, которые обеспечиваются за счет окисления глюкозы, высокоэнергетических жирных кислот, а также определенных

фракций запасных белков, легко вовлекающихся в энергетический обмен [12]. На ранней стадии личинки (после вылупления) наиболее активны аэробные процессы, источники энергии – в большей степени белки и жиры [8], [17]. Ранее было показано, что эмбрионы атлантического лосося различаются между собой по объему питательных веществ, что определяет смещение сроков выклева среди особей одной генерации [3]. Вариабельность в активности ферментов энергетического обмена показана для эмбрионов пятнистой зубатки [14].

Данные о роли энергетического метаболизма в формировании внутривидовой разнокачественности у лососевых на ранних стадиях развития, и в частности горбуши, практически отсутствуют. Известно, что в популяциях лосо-

секих рыб Северо-Запада России на стадии личинок и мальков наблюдается значительная разнокачественность по морфофизиологическим и биохимическим параметрам, приводящая к образованию сложной субпопуляционной и возрастной структуры, поддерживающей внутривидовое биоразнообразие, устойчивое существование и воспроизводство всей популяции [10]. Считается, что дифференцированность по морфофизиологическим признакам, присущая молоди лососевых рыб, обусловлена сроками их вылупления, что, в свою очередь, оказывает влияние на их миграцию и приспособительное поведение в потоке [1]. При этом различия в темпах индивидуального развития молоди могут быть вызваны неоднородностью яйцеклеток в пределах одной и той же порции или являться следствием изменчивости на эмбриональном уровне [9].

С целью изучения физиолого-биохимических причин возникновения внутривидовой изменчивости и дифференциации молоди горбуши в период раннего онтогенеза исследовали показатели энергетического и углеводного обмена (цитохром с оксидазы, лактатдегидрогеназы, 1-глицеро-фосфатдегидрогеназы, альдолазы) у горбуши на стадии неоплодотворенной икры, у эмбрионов на стадии глазка и личинок при вылуплении.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для исследования разнокачественности неоплодотворенной икры лососевых рыб проведено изучение активности ферментов энергетического и углеводного обмена в ооцитах горбуши перед оплодотворением. Отлов рыб проводили жаберными сетями в устье реки Индера в августе 2015 года. Размерно-весовые характеристики горбуши представлены в табл. 1. Икру разбирали по порциям в зависимости от положения в ястыке (передняя, средняя и задняя части) и замораживали в жидком азоте до начала анализа.

Таблица 1
Размерно-весовые характеристики горбуши на 5-й стадии зрелости

Значение	Горбуша, 5-я стадия зрелости гонад		
	Длина, см	Вес, г	Гонады, вес, г
$M \pm m$	$49,16 \pm 1,21$	$1229,6 \pm 96,88$	$259,5 \pm 12,24$
Min	43,5	685	205
Max	56,5	1707	312

Сбор эмбрионов на стадии глазка проводили в октябре 2015 года. Пробы собраны из одного гнезда, расположенного в центре русла реки Индера. Средняя масса икринок составила $0,131 \pm 0,003$ г (Min-Max $0,103-0,147$ г).

Предличинок горбуши собирали из двух гнезд в 2016 году. При вскрытии гнезд личинок подхватывал поток и сносил в сачки, далее помещали их в емкость с водой. Личинки имели прозрачное тело с выраженной головой, туловищем, хвостовым отделом и овально-вытянутый желточный мешок размером в 2/3 от длины тела. Глубина залегания личинок от поверхности бугра не превышала 10–15 см. У личинок из первого гнезда остаток желточного мешка составил 20–40%. У личинок из второго гнезда остаток желточного мешка был в среднем менее 25 %. Данные о размерно-весовых характеристиках личинок горбуши приведены в табл. 2. Личинок замораживали в жидком азоте, а затем хранили при -80°C до начала анализа.

Вылов и исследования горбуши проведены в соответствии с разрешениями Федерального агентства по рыболовству Баренцево-Беломорского территориального управления № 51 2015 03 0119 и № 51 2016 03 0166.

Таблица 2
Размерно-весовые характеристики личинок горбуши из разных нерестовых гнезд

Гнездо	Вес, г	Длина, см
1	$0,14 \pm 0,01$	$2,92 \pm 0,04$
2	$0,17 \pm 0,01$	$3,22 \pm 0,08$

Определение активности ферментов. Активность ферментов определяли в белых мышцах, печени, жабрах и почках сегов. Ткань гомогенизировали в 0,01 М трис-НСl буферном растворе (рН 7,5). Общую активность ферментов лактатдегидрогеназы (ЛДГ, 1.1.1.27) и 1-глицерофосфатдегидрогеназы определяли по общепринятым методикам [4]. Активность альдолазы (КФ 4.1.2.13) определяли по методике Векс в модификации Ананьева и Обуховой [3]. Активность цитохром с оксидазы (ЦО, КФ 1.9.3.1) определяли по методу Смита [21], при этом цитохром с восстанавливали двукратным по массе количеством аскорбиновой кислоты в 0,02 М фосфатном буферном растворе (рН 7,0) в течение 2 ч и затем на колонке с сефадексом G-25 выделяли в восстановленной форме свободным от избытка восстановителя.

Математический анализ полученных результатов производили с помощью непараметрических критериев: Манна – Уитни и рангового коэффициента корреляции Спирмена, также определяли коэффициент вариации (CV). Различия считали достоверными при $p < 0,05$.

Исследования выполнены с использованием Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Провели сравнение активности ферментов энергетического и углеводного обмена между

ооцитами на V стадии зрелости в ястыке из различных его зон (передней, средней и задней) у разных особей горбуши. Анализ не выявил достоверных различий в активности исследуемых ферментов между ооцитами, различающимися расположением в ястыке (табл. 3). Однако по результатам статистического анализа всей выборки икринок от разных особей горбуши установлено наличие вариабельности по активности этих ферментов – альдолазе ($CV = 67\%$) и ЛДГ ($CV = 34\%$). Результаты корреляционного анализа по всей выборке ооцитов горбуши выявили наличие положительной корреляции между ЛДГ и альдолазой ($r^2 = 50$, $p < 0,05$). Кроме того, была отмечена корреляция между ЛДГ и массой гонад ($r^2 = 56$, $p < 0,05$). По активности ЛДГ можно судить об уровне анаэробного обмена [23], а активность альдолазы характеризует степень использования углеводов в гликолизе [19]. Таким образом, эти результаты показывают, что уже на стадии неоплодотворенной икры формируется разнокачественность по уровню ключевых процессов энергетического и углеводного метаболизма (в частности, гликолиза), однако вариабельность изученных биохимических параметров проявляется только между разными особями, но не в пределах гонад одной особи. Таким образом, можно полагать, что эмбрионы от разных самок в дальнейшем также будут отличаться между собой по биохимическим показателям, а следовательно, и особенностями развития. Так, в исследовании эмбриогенеза у пятнистой зубатки (*Anarchichas minor*) [14] была установлена вариабельность в активности ферментов аэробного и анаэробного обмена (цитрат синтазы, ЛДГ) для эмбрионов от разных родителей, что предполагает наличие «родительского эффекта», определяющего уровень энергетического метаболизма у эмбрионов.

Таблица 3
Активность ферментов ЛДГ и альдолазы
(мкмоль/мин/г ткани) в ооцитах горбуши

Часть ястыка	Абсолютная активность	
	ЛДГ	альдолаза
	мкмоль/мин/г ткани	
Передняя	$0,23 \pm 0,03$	$0,07 \pm 0,01$
Средняя	$0,25 \pm 0,02$	$0,06 \pm 0,01$
Задняя	$0,27 \pm 0,02$	$0,07 \pm 0,01$
Общее	$0,25 \pm 0,02$	$0,06 \pm 0,01$

У эмбрионов горбуши на стадии пигментации глаз также установлены вариации активности исследуемых ферментов. Так, у горбуши наиболее высокий коэффициент вариации показан для ферментов гликолиза – альдолазы ($CV = 75\%$) и ЛДГ ($CV = 74\%$), у фермента аэробного метаболизма ЦО он составлял 54% , для 1-ГФДГ – фермента, определяющего степень синтеза глицерофосфата (используемого в синтезе липидов [18]), – 48% .

Таким образом, результаты подтверждают предположение о существовании разнокачественности особей в популяциях, которая может обуславливать раннюю дифференциацию личинок и мальков одной генерации.

Ранее нами была изучена активность ферментов у эмбрионов лосося на стадии глазка [6]. Было показано, что разнокачественность особей лосося в эмбриогенезе в наибольшей степени проявлялась для ферментов аэробного обмена ЦО и МДГ, а также для ферментов, отражающих степень использования углеводов в процессах биосинтеза 1-ГФДГ и Г-6-ФДГ. Ферменты ЛДГ и альдолаза в наименьшей степени варьировали в выборке. Таким образом, вероятно, существуют видовые особенности в разнокачественности активности отдельных ферментов. А именно, у горбуши наиболее высокий уровень разнокачественности наблюдается для процессов использования углеводов в гликолизе, в процессе анаэробного синтеза АТФ и в реакции синтеза глицерофосфата. Биохимическая разнокачественность эмбрионов лосося на стадии глазка в наибольшей степени была связана с изменчивостью уровня важнейшего процесса энергообеспечения – аэробного синтеза АТФ и процессами использования углеводов не на энергетические цели, а по пути превращения в предшественники биосинтетических реакций. Различия в активности ферментов ключевых реакций энергетического и углеводного обмена определяют индивидуальную специфику, интенсивность и направленность биохимических процессов у эмбрионов и создают метаболические предпосылки для формирования разнокачественности уже в эмбриональном периоде по двум факторам: 1) энергетическому статусу и 2) использованию углеводов в процессах синтеза АТФ и образования предшественников для биосинтетических реакций. О видовых различиях в активности ферментов свидетельствуют исследования раннего онтогенеза у атлантического палтуса [15] и пятнистой зубатки [14]. Так, для палтуса было характерно преобладание аэробных процессов при вылуплении личинки, а для зубатки – анаэробных, что определялось уже на поздних стадиях эмбриогенеза [14].

Метаболизм личинок, вылупляющихся из нерестовых гнезд, с одной стороны, несет в себе черты разнокачественности особей, сформировавшейся еще в эмбриональном периоде, а с другой стороны, изменяется в условиях начинающейся самостоятельной жизнедеятельности личинки. При исследовании активности ферментов энергетического и углеводного обмена личинок горбуши из двух различных нерестовых гнезд были установлены достоверные различия в активности аэробных ферментов и ферментов превращения углеводов (табл. 4). Личинки, вылупляющиеся из гнезда № 2 и имеющие желточный мешок менее 25% , имели более высокую активность ЦО,

Таблица 4

Активность ферментов ЦО, ЛДГ, 1-ГФДГ и альдолазы (мкмоль/мин/г ткани) у эмбрионов горбуши на стадии пигментации глаз и у личинок из разных нерестовых гнезд

Объект	ЦО	ЛДГ	1-ГФДГ	альдолаза
	мкмоль/мин/г ткани			
Эмбрионы на стадии пигментации глаз	0,04 ± 0,004	0,84 ± 0,04	0,04 ± 0,009	0,31 ± 0,02
Личинки, гнездо № 1	1,17 ± 0,04	1,76 ± 0,12	0,19 ± 0,02	33,71 ± 5,53
Личинки, гнездо № 2	1,30 ± 0,03*	1,98 ± 0,09	0,25 ± 0,01*	43,92 ± 3,84*

Примечание. * – различия между личинками из разных гнезд достоверны, $p < 0,05$.

альдолазы и 1-ГФДГ по сравнению с личинками из гнезда № 1 с объемом желточного мешка до 40 %. Их метаболизм отличался более высоким уровнем аэробного метаболизма, окисления углеводов в процессе гликолиза и превращением части углеводов в глицерофосфат. Несмотря на то что обе группы личинок еще пребывали на стадии экзогенного питания, вероятно, что личинки из гнезда № 2 несколько опережали личинок из гнезда № 1 в своем развитии: у них активнее шло использование липидов желточного мешка, был более высокий уровень энергетического обмена, и активнее происходило использование углеводов на энергетические цели и биосинтетические процессы. Такие особенности метаболизма характерны для периодов активной двигательной активности, формообразования и роста. По данным литературы, а также собственным данным, активность ЦО отражает состояние рыб при влиянии разных факторов окружающей среды и темпы их роста [5], [11], [13], [16], [21]. Поэтому, вероятно, более высокий уровень аэробного

обмена у личинок горбуши из гнезда № 2 будет определять их более высокие темпы роста, а следовательно, и размерную разнокачественность особей в популяции.

Таким образом, нами установлена разнокачественность по активности ферментов энергетического и углеводного обмена ооцитов V ст. зр. от разных особей, эмбрионов на стадии глазка и личинок при вылуплении. Такие метаболические вариации могут определить особенности дальнейшего развития особей, а именно выживаемость и разнокачественность по темпам роста, что может быть предопределяющим для наступления сроков смолтификации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность сотрудникам лаборатории экологии рыб и водных позвоночных: главному научному сотруднику Веселову Алексею Елпидифоровичу, научному сотруднику Ефремову Денису Александровичу, младшему научному сотруднику Ручьеву Михаилу Андреевичу 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.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Веселов А. Е., Калюжин С. М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.
2. Казаков Р. В. Биологические основы разведения атлантического лосося. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. 144 с.
3. Колб В. Г., Камышников В. С. Клиническая биохимия. Минск: Беларусь, 1976. 311 с.
4. Кочетов Г. А. Практическое руководство по энзимологии. М.: Высшая школа, 1980. 272 с.
5. Мещерякова О. В., Чурова М. В., Немова Н. Н. Межвидовые, возрастные и половые различия в активности цитохром с-оксидазы белых мышц рыб из водоемов Северо-Запада России // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2013. № 3. С. 136–143.
6. Мещерякова О. В., Чурова М. В., Веселов А. Е., Немова Н. Н. Метаболические предпосылки формирования субпопуляционной структуры Атлантического лосося в раннем онтогенезе (на примере энергетического и углеводного обмена) // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2017. № 1. С. 52–56.
7. Новиков Г. Г. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 296 с.
8. Озернюк Н. Д. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. М.: Наука, 1985. 175 с.
9. Павлов Д. С., Касумян А. О. Стайное поведение рыб. М.: Изд-во МГУ, 2003. 272 с.
10. Павлов Д. С., Мещерякова О. В., Веселов А. Е., Немова Н. Н., Лупандин А. И. Показатели энергетического обмена у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.), обитающей в главном русле и притоке реки Варзуга (Кольский полуостров) // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47. № 6. С. 819–826.
11. Чурова М. В., Мещерякова О. В., Веселов А. Е., Немова Н. Н. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена и уровень некоторых молекулярно-генетических показателей у молоди лосося (*Salmo salar* L.), различающейся возрастом и массой // Онтогенез. 2015. Т. 46. № 5. С. 254–262.
12. Шатуновский М. И. Эколого-физиологические подходы к периодизации онтогенеза рыб // Экологические проблемы онтогенеза рыб: физиолого-биохимические аспекты. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 13–19.

13. Churova M. V., Murzina S. A., Meshcheryakova O. V., Nemova N. N. Metabolic enzymes activity and histomorphology in the liver of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and pike (*Esox lucius* L.) inhabiting a mineral contaminated lake // Environmental Science and Pollution Research. 2014. P. 13342–13352.
14. Desrosiers V., Le François N. R., Tveiten H., Andreassen I., Blier P. U. Ontogenesis of catabolic and energy metabolism capacities during the embryonic development of spotted wolffish (*Anarhichas minor*) // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry and Molecular Biology. 2008. Vol. 150 (2). P. 200–206.
15. Finn R. N., Fyhn H. J., Evjen M. S. Physiological energetics of developing embryos and yolk-sac larvae of Atlantic cod (*Gadus morhua*). I. Respiration and nitrogen metabolism // Marine Biology. 1995. Vol. 124 (3). P. 355–369.
16. Gauthier C., Campbell P., Couture P. Physiological correlates of growth and condition in the yellow perch (*Perca flavescens*) // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A. 2008. Vol. 151. P. 526–532.
17. Goolish E. M. Aerobic and anaerobic scaling in fish // Biological Reviews. 1991. Vol. 66. P. 33–56.
18. Harmon J. S., Sheridan M. A. Glucose-stimulated lipolysis in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) liver // J. Fish Physiol. and Biochem. 1992. Vol. 10. P. 189–199.
19. Johansen K. A., Overturf K. Alterations in expression of genes associated with muscle metabolism and growth during nutritional restriction and refeeding in rainbow trout // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry and Molecular Biology. 2006. Vol. 144. P. 119–127.
20. Lahnsteiner F. Carbohydrate metabolism of eggs of the whitefish, *Coregonus* spp. during embryogenesis and its relationship with egg quality // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry and Molecular Biology. 2005. Vol. 142 (1). P. 46–55.
21. Nathanailides C., Stickland N. C. Activity of cytochrome c oxidase and lactate dehydrogenase in muscle tissue of slow growing (lower modal group) and fast growing (upper modal group) Atlantic salmon // Journal of Fish Biology. 1996. Vol. 48. P. 549–551.
22. Smith L. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase // Methods in Biochem. Analysis. 1995. Vol. 2. P. 427–434.
23. 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.

Churova M. V., Institute of Biology of Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Meshcheryakova O. V., Institute of Biology of Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Shulgina N. S., Institute of Biology of Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Nemova N. N., Institute of Biology of Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences
(Petrozavodsk, Russian Federation)

ACTIVITY OF ENZYMES OF ENERGY AND CARBOHYDRATE METABOLISM IN PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSHA* AT DIFFERENT STAGES OF DEVELOPMENT

The study of variability in the activity of enzymes of energy and carbohydrate metabolism (cytochrome c oxidase (COX), lactate dehydrogenase (LDH), aldolase and 1-glycero-phosphate dehydrogenase (1-GPDH)) in pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* at the following stages of its development was conducted: 1) in oocytes (V) from different areas of the ovary; 2) in embryos at the eye stage formation; 3) in larvae at hatching. It was shown that the activity of glycolysis enzymes, aldolase and LDH, significantly varied in oocytes and in embryos. Larvae of pink salmon hatched from different spawning nests differed in the activity of COX, aldolase and 1-GPDH. Thus, the results of the study indicate that the enzymes of energy and carbohydrate metabolism have a different degree of variability in their activity in the early ontogeny of pink salmon at different stages of its development. Such metabolic variations could determine the features of the further growth and development of individuals, a complex of their adaptive capacities, and, in general, the formation of the intrapopulation heterogeneity of pink salmon according to morpho-physiological indices.

Key words: pink salmon, oocytes, embryos, larvae, energy and carbohydrate metabolism, enzymes activity

REFERENCES

1. Veselov A. E., Kalyuzhin S. M. *Ekologiya, povedenie i raspredelenie molodi atlanticheskogo lososya* [Ecology, behavior and distribution of juveniles of Atlantic salmon]. Petrozavodsk, 2001. 160 p.
2. Kazakov R. V. *Biologicheskie osnovy razvedeniya atlanticheskogo lososya* [Biological bases of Atlantic salmon breeding]. Moscow, 1982. 144 p.
3. Kolb V. G., Kamyshnikov V. S. *Klinicheskaya biokhimiya* [Clinic biochemistry]. Minsk, 1976. 311 p.
4. Kochetov G. A. *Prakticheskoe rukovodstvo po enzimologii* [A Practical Guide in Enzymology]. Moscow, 1980. 272 p.
5. Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Nemova N. N. Species-, age- and sex-related differences in cytochrome c-oxidase activity of some fish in North-West Russia [Mezhvidovye, vozrastnye i polovye razlichiya v aktivnosti tsytokhrom c-oksidazy belykh myshts ryb iz vodoemov Severo-Zapada Rossii]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences]. 2013. № 3. P. 136–143.
6. Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Veselov A. E., Nemova N. N. Metabolic background for establishment of the subpopulation structure in early ontogenesis in the Atlantic salmon (the case of energy of carbohydrate metabolism). *Biology Bulletin*. 2017. Vol. 44 (1). P. 45–49.
7. Novikov G. G. *Rost i energetika razvitiya kostistyykh ryb v rannem ontogeneze* [Growth and energy development of teleost fishes in early ontogeny]. Moscow, Editorial URSS Publ., 2000. 296 p.

8. Ozernykh N. D. *Energeticheskiy obmen v rannem ontogeneze ryb* [Energy metabolism in early ontogeny of fish]. Moscow, Nauka Publ., 1985. 175 p.
9. Pavlov D. S., Kasumyan A. O. *Staynoe povedenie ryb* [Shoaling behavior of fish]. Moscow, Izd-vo MGU, 2003. 272 p.
10. Pavlov D. S., Meshcheryakova O. V., Veselov A. E., Nemova N. N., Lupandin A. I. Parameters of energy metabolism in juveniles of Atlantic salmon *Salmo salar* living in the mainstream and in the tributary of the Varzuga River (the Kola Peninsula). *Journal of Ichthyology*. 2007. Vol. 47 (9). P. 774–781.
11. Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Veselov A. E., Nemova N. N. Activity of enzymes involved in the energy and carbohydrate metabolism and the level of some molecular-genetic characteristics in young salmon (*Salmo salar* L.) with different age and weight. *Russian journal of developmental biology*. 2015. Vol. 46 (5). P. 254–262.
12. Shatunovskiy M. I. Ecological and physiological approaches to the periodization of fish ontogeny [Ekologo-fiziologicheskie podkhody k periodizatsii ontogeneza ryb]. *Ekologicheskie problemy ontogeneza ryb: fiziologo-biokhimicheskie aspekty*. Moscow, Izd-vo MGU, 2001. P. 13–19.
13. Churova M. V., Murzina S. A., Meshcheryakova O. V., Nemova N. N. Metabolic enzymes activity and histomorphology in the liver of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and pike (*Esox lucius* L.) inhabiting a mineral contaminated lake // *Environmental Science and Pollution Research*. 2014. P. 13342–13352.
14. Desrosiers V., Le François N. R., Tveiten H., Andreassen I., Blier P. U. Ontogenesis of catabolic and energy metabolism capacities during embryonic development of spotted wolffish (*Anarhichas minor*) // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 2008. Vol. 150 (2). P. 200–206.
15. Finn R. N., Fyhn H. J., Evjen M. S. Physiological energetics of developing embryos and yolk-sac larvae of Atlantic cod (*Gadus morhua*). I. Respiration and nitrogen metabolism // *Marine Biology*. 1995. Vol. 124 (3). P. 355–369.
16. Gauthier C., Campbell P., Couture P. Physiological correlates of growth and condition in the yellow perch (*Perca flavescens*) // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A*. 2008. Vol. 151. P. 526–532.
17. Goolish E. M. Aerobic and anaerobic scaling in fish // *Biological Reviews*. 1991. Vol. 66. P. 33–56.
18. Harmon J. S., Sheridan M. A. Glucose-stimulated lipolysis in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) liver // *J. Fish Physiol. and Biochem.* 1992. Vol. 10. P. 189–199.
19. Johansen K. A., Overturf K. Alterations in expression of genes associated with muscle metabolism and growth during nutritional restriction and refeeding in rainbow trout // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 2006. Vol. 144. P. 119–127.
20. Lahnsteiner F. Carbohydrate metabolism of eggs of the whitefish, *Coregonus* spp. during embryogenesis and its relationship with egg quality // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 2005. Vol. 142 (1). P. 46–55.
21. Nathanailides C., Stickland N. C. Activity of cytochrome c oxidase and lactate dehydrogenase in muscle tissue of slow growing (lower modal group) and fast growing (upper modal group) Atlantic salmon // *Journal of Fish Biology*. 1996. Vol. 48. P. 549–551.
22. Smith L. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase // *Methods in Biochem. Analysis*. 1995. Vol. 2. P. 427–434.
23. 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.

Поступила в редакцию 27.06.2017