

МАРИЯ ВИКТОРОВНА ЧУРОВА

кандидат биологических наук, научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (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 Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
o-mesch@yandex.ru

СВЕТЛАНА АЛЕКСАНДРОВНА МУРЗИНА

кандидат биологических наук, заведующий лабораторией экологической биохимии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
murzina.svetlana@gmail.com

НИНА НИКОЛАЕВНА НЕМОВА

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

ОСОБЕННОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО МЕТАБОЛИЗМА У ЛЮМПЕНУСА ФАБРИЦИИ *LUMPENUS FABRICII* РАЗНЫХ ЗАЛИВОВ БЕЛОГО МОРЯ*

Исследована активность ферментов цитохром с оксидазы (ЦО), лактатдегидрогеназы (ЛДГ), альдолазы, 1-глицерофосфатдегидрогеназы (1-ГФДГ) в мышцах и печени у люмпенуса Фабриция *Lumpenus fabricii* из Кандалакшского, Онежского и Двинского заливов Белого моря, различающихся трофо-экологическими и гидрологическими условиями (по температуре, солености, характеру течений, уровню продуктивности бактерио- и фитопланктона). Выявлены различия исследуемых показателей энергетического и углеводного метаболизма у ювенильных особей по сравнению с половозрелыми. Установлено, что особенности метаболизма люмпенуса из Онежского и Кандалакшского заливов связаны с различиями уровня аэробного энергетического обмена в мышцах и печени; особи из Двинского залива отличались по уровню окисления углеводов в гликолизе. Обнаруженные вариации метаболических процессов у рыб из разных заливов Белого моря указывают на различия в их энергетических потребностях, направленных на поддержание энергетического гомеостаза в специфических гидрологических, экологических и кормовых условиях каждого из заливов.

Ключевые слова: люмпенус Фабриция, энергетический обмен, активность ферментов, залив Белого моря

ВВЕДЕНИЕ

Люмпенус Фабриция *Lumpenus fabricii* является одним из представителей семейства Стихеевых (Stichiaedae), который обитает в морских экосистемах северных широт, в том числе в Белом море. Люмпенус Фабриция рассматривается как важное промежуточное звено в пищевой цепи субарктических и арктических экосистем, в которой этот вид (главным образом, личинки) является дополнительным высокоэнергетическим компонентом питания морских хищников, включая рыб, млекопитающих и птиц [7], [12], [16]. Жизненный цикл люмпенуса, как и других

видов этого семейства, представлен пелагической молодью и придонными взрослыми особями.

Экосистема Белого моря уникальна и связана с комплексом особых гидрологических, климатических и экологических особенностей, которые различаются в разных заливах. Наличие градиента глубин, рельефа дна, температур и солености, связь с речными системами, а также разнообразие видового состава кормовых организмов приводят к формированию многочисленных биотопов со специфическими гидрологическими и трофоэкологическими условиями [1], [2]. Известно, что многие виды рыб (например, сельдь *Clupea pallasii marisalbi* Berg) представлены несколько

кими морфоэкологическими группировками, в зависимости от местообитания в Белом море, различающимися размерно-возрастными параметрами и сроками нереста [1], [10]. Кроме того, эти морфоэкологические группировки различаются по активности ферментов энергетического и углеводного обмена, что было показано нами для беломорской сельди, обитающей в Онежском, Двинском и Кандалакшском заливах Белого моря [8], [17]. Люмпенус Фабриция встречается во всех заливах моря, однако сведения о биологии данного вида и об особенностях биохимического статуса его различных экологических групп немногочисленны. Эколого-биохимические исследования этого вида рыб позволят получить новую информацию, способствующую глубокому пониманию метаболических аспектов его адаптации и стратегии широкого расселения и выживания в неоднородной среде Белого моря. Следует отметить, что сведения о биохимических адаптациях на уровне липидного обмена у данного вида в Белом море за последние годы представлены только нашими исследованиями [16].

Одним из важнейших факторов, определяющих функциональную активность клеток различных органов и, соответственно, процессы роста, развития рыб и адаптации метаболизма в условиях изменения факторов среды, является уровень энергетического обмена [9]. 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. На основании этого можно установить метаболические особенности организма рыб, способствующие формированию

адаптационного потенциала жизнедеятельности и выживания в конкретных условиях водной среды.

В связи с вышесказанным целью данной работы было изучение активности некоторых ферментов энергетического и углеводного обмена в печени и мышцах у особей люмпенуса Фабриция, обитающих в Онежском, Двинском и Кандалакшском заливах Белого моря, различающихся по гидрологическим и экологическим условиям.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Особи люмпенуса Фабриция были собраны в октябре в трех заливах Белого моря – Онежском, Двинском и Кандалакшском. Характеристики районов сбора представлены в табл. 1.

Особи были разделены на группы по стадии зрелости (ювенильные и половозрелые). При этом неполовозрелые были разделены на группы по размерам. Размерно-весовые характеристики особей представлены в табл. 2.

Активность ферментов энергетического и углеводного обмена определяли в мышцах (группы 1–4) и печени (группы 2–4) люмпенуса. Активность цитохром с оксидазы (КФ 1.9.3.1.) определяли по методу Смита [19], измеряя увеличение количества окисленного цитохрома с. Активность ЦО выражали в к/г ткани, где к – константа реакции 1-го порядка. Общую активность лактатдегидрогеназы (ЛДГ, 1.1.1.27) и 1-глицерофосфатдегидрогеназы (1-ГФДГ, 1.1.1.49) определяли, измеряя количества восстановленного НАД и НАДН по общепринятым методикам [4]. Активность альдолазы (КФ 4.1.2.13) определяли по методике Векс в модификации Ананьева и Обуховой [3]. Активность ферментов выражали в мкмоль/мин/г ткани.

Таблица 1

Характеристика района сбора проб

| Залив | Координаты сбора проб | | Температура воды, °С | Соленость, ‰ | Глубина, м |
|---------------|-----------------------|-----------|----------------------|--------------|------------|
| Двинский | 65°13.3'N | 39°39.5'E | 8,50 | 26,5 | 39 |
| Онежский | 64°32.6'N | 35°27.9'E | 9,07 | 24,98 | 12 |
| Кандалакшский | 66°52.5'N | 32°27.7'E | 5,96 | 26,39 | 27 |

Таблица 2

Средняя длина (см) особей люмпенуса (*Lumpenus fabricii*) из разных заливов Белого моря

| Группа | Залив | | |
|----------------------|---------------|--------------|-------------|
| | Кандалакшский | Онежский | Двинский |
| неполовозрелые особи | | | |
| 1 | 7,63 ± 0,51 | 9,13 ± 0,91 | н. о. |
| 2 | 11,58 ± 1,12 | 11,95 ± 1,66 | н. о. |
| 3 | 13,50 ± 1,31 | 14,45 ± 1,22 | н. о. |
| половозрелые особи | | | |
| 4 | 16,24 ± 1,75 | 18,53 ± 1,81 | 16,20 ± 1,1 |

Примечание. н. о. – не определялся.

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 оборудования Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ активности исследуемых ферментов в мышцах и печени у особей люмпенуса из трех заливов Белого моря указывает на метаболические различия, обусловленные двумя факторами: процессами созревания и условиями обитания.

У ювенильных и половозрелых особей люмпенуса показаны различия в активности ЦО в мышцах (рис. 1а). Характер таких различий между половозрелыми и неполовозрелыми особями был разный в зависимости от биотопа. Для люмпенуса из Онежского залива уровень активности ЦО был выше у неполовозрелых особей, при этом уровень активности фермента снижался с массой. Цитохромоксидаза – ключевой фермент дыхательной цепи митохондрий, и его актив-

ность является показателем уровня аэробного метаболизма [14]. Снижение активности ЦО у рыб из Онежского залива указывает на снижение аэробного обмена с массой рыб. Известно, что в онтогенезе рыб с увеличением массы происходит снижение тканевого дыхания, интенсивности потребления кислорода и в целом уровня стандартного обмена [9], [13]. С возрастом снижаются темпы роста рыб и, следовательно, энергетические затраты, связанные с синтезом структурных веществ.

Для люмпенуса из Кандалакшского залива характер изменений ЦО в зависимости от стадии зрелости был противоположный: у половозрелых особей уровень активности ЦО был выше по сравнению с неполовозрелыми (см. рис. 1а). При этом у неполовозрелых особей уровень активности увеличивался вместе с массой особей. Таким образом, для люмпенуса из Кандалакшского залива характерно увеличение уровня аэробного обмена с массой особей и у половозрелых рыб. Принимая во внимание, что в этом заливе на момент сбора проб температура воды ниже, чем в других заливах, вероятно, усиление интенсивности аэробного обмена необходимо для обеспечения энергией АТФ биосинтетических процессов

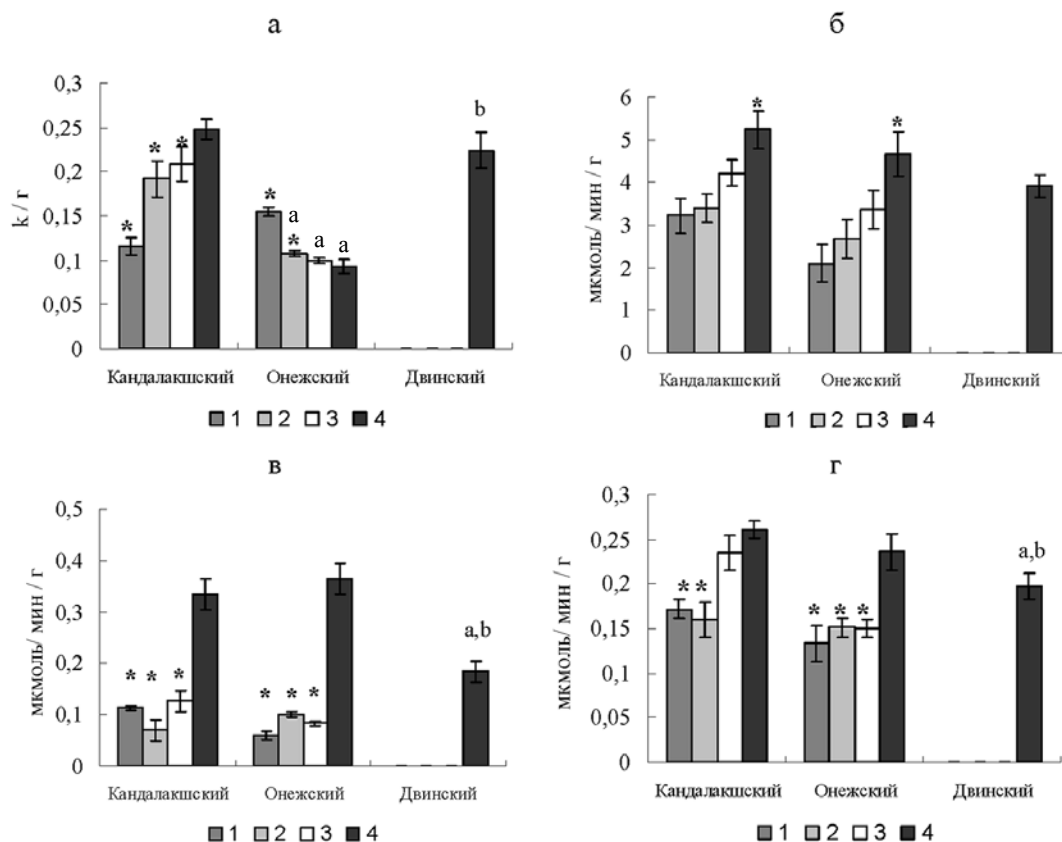


Рис 1. Активность ферментов ЦО (к/г) (а), ЛДГ (б), альдолазы (в), 1-ГФДГ (г) (мкмоль/мин/г) в мышцах ювенильных и половозрелых особей люмпенуса (*Lumpenus fabricii*) из разных заливов Белого моря (Кандалакшский, Онежский, Двинский). 1, 2, 3 – группы ювенильных особей; 4 – половозрелые особи. * – различия между неполовозрелыми и половозрелыми особями достоверны, $p < 0,05$. а – различия достоверны в сравнении с Кандалакшским заливом, $p < 0,05$. б – различия достоверны в сравнении с Онежским заливом, $p < 0,05$.

и активности у более крупных рыб в условиях низких температур этого залива. Известно, что у рыб, обитающих в условиях низких температур, более высокая концентрация и, соответственно, активность фермента компенсирует низкую скорость реакций метаболизма [5].

Установлены высокие значения активности ферментов ЛДГ, 1-ГФДГ и альдолазы в мышцах для половозрелых особей люмпенуса из всех исследуемых заливов по сравнению с неполовозрелыми. Также показано увеличение активности ферментов с массой особей в группах неполовозрелых рыб (см. рис. 1б, в, г). Активность фермента ЛДГ в белых мышцах рыб связана преимущественно с участием в гликолизе, который является главным процессом энергообеспечения этих типов мышц при интенсивных сокращениях [20]. Повышение активности ЛДГ в белых мышцах у более крупных особей, по-видимому, связано с необходимостью поддержания высокого уровня образования АТФ для обеспечения физической активности [6], [11], например в поисках пищи. Активность альдолазы характеризует степень использования углеводов в гликолизе [15]. Согласно полученным результатам, высокий уровень использования углеводов в мышцах более крупных ювенильных и половозрелых особей,

вероятно, связан с повышением уровня анаэробного обмена. Фермент 1-ГФДГ катализирует реакцию образования 1-глицерофосфата, который является предшественником структурных и запасных липидов. Наблюдаемое увеличение активности 1-ГФДГ может свидетельствовать о более высоком уровне синтеза и запасания липидов в мышцах у более крупных особей [6]. Ранее было показано, что уровень липидов в мышцах люмпенуса Фабриция достигает 11,6 % сухого вещества [16], при этом доминирующим классом являются фосфолипиды.

Сравнение активности ферментов в печени у неполовозрелых и половозрелых рыб показало более низкую активность ЦО и ЛДГ у половозрелых особей (рис. 2а, б). Это указывает на снижение интенсивности процессов аэробного и анаэробного образования энергии с увеличением массы особей и в целом на снижение интенсивности биосинтетических процессов с возрастом и функциональную активность печени.

Обнаруженные различия в активности ферментов у ювенильных и половозрелых особей могут быть связаны с особенностями обитания. Так, молодь люмпенуса является пелагической, в то время как взрослые особи ведут придонный образ жизни. В процессе перехода происходит

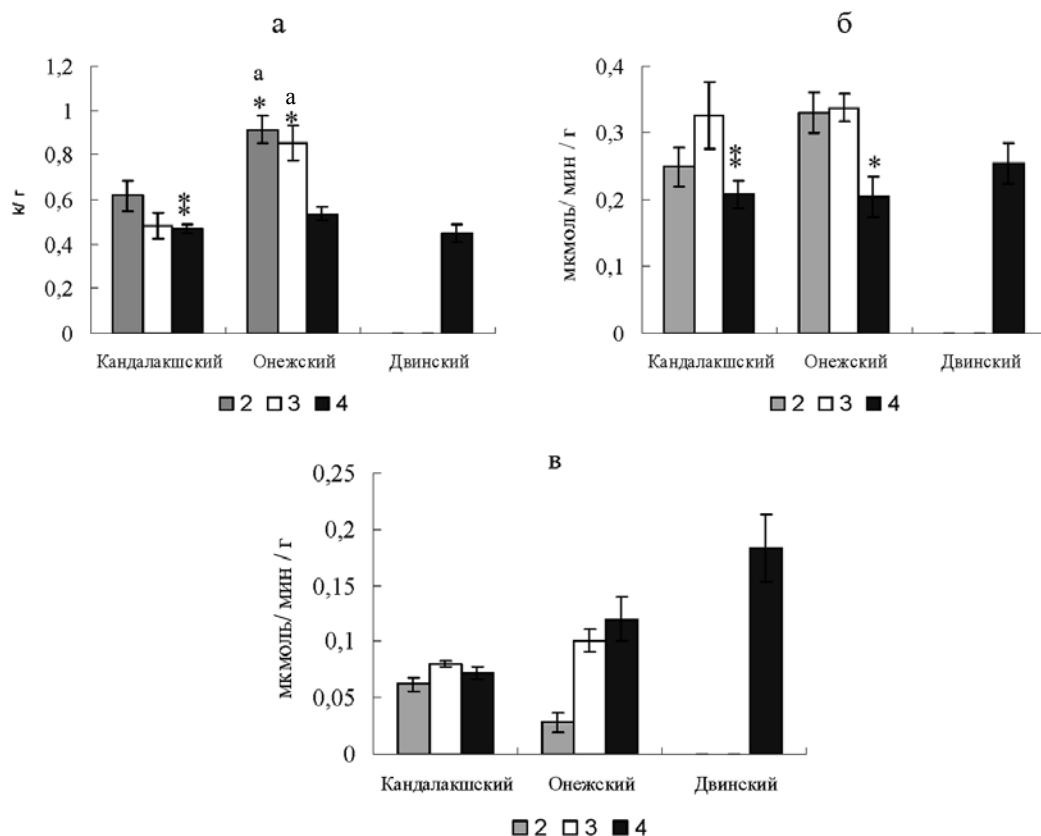


Рис. 2. Активность ферментов ЦО (k/g) (а), ЛДГ(б), альдолазы (в) (мкмоль/мин/г) в печени ювенильных и половозрелых особей люмпенуса (*Lumpenus fabricii*) из разных заливов Белого моря (Кандалакшский, Онежский, Двинский). 2, 3 – группы ювенильных особей; 4 – половозрелые особи. * – различия между неполовозрелыми и половозрелыми особями достоверны, $p < 0,05$. а – различия достоверны в сравнении с Кандалакшским заливом, $p < 0,05$

смена объектов питания, а также гидрологических условий (главным образом, температуры), что напрямую поддерживается перестройками в метаболизме в целом и изменением интенсивности процессов энергетического обмена в частности.

При сравнении активности ферментов у люмпенуса в зависимости от биотопа установлены различия в активности ферментов как в мышцах, так и в печени. Различия у особей из Онежского и Кандалакшского заливов касались уровня аэробного энергетического обмена. Уровень активности ЦО в мышцах неполовозрелых особей люмпенуса из Онежского залива был ниже, чем в Кандалакшском. Для половозрелых особей из Онежского залива значения были также ниже по сравнению с рыбами Кандалакшского и Двинского заливов (см. рис. 1а). Полученные результаты указывают на более низкий уровень аэробного обмена в мышцах люмпенуса из этого залива. Ранее при оценке биохимического статуса у сельди из разных заливов Белого моря [8] наиболее высокий уровень ЦО был установлен в мышцах сельди из Кандалакшского залива, так же как и в нашем исследовании у люмпенуса.

В условиях обитания разных заливов Белого моря ведущими факторами, которые могут влиять на уровень аэробного обмена, являются температура и соленость воды. Как было отмечено выше, компенсация пониженной скорости реакций метаболизма при низких температурах связана с повышением эффективности работы цитохромоксидазы путем увеличения ее активности (концентрации) [18]. Известно, что адаптация к обитанию в соленой воде характеризуется повышенными энергетическими затратами для обеспечения регуляции и интенсификации ионного транспорта у рыб. У рыб в условиях повышенной солености наблюдается более высокий уровень потребления кислорода и аэробного энергетического обмена [5], [8], [21]. Ранее [16] было показано, что компенсаторные реакции липидного метаболизма к абиотическим факторам среды, температура и соленость у люмпенуса из Онеж-

ского залива проявляются вариациями минорных фракций фосфолипидов – фосфатидилинозитола, фосфатидилсерина и лизофосфатидилхолина, что свидетельствует об их особой роли в обеспечении адаптаций рыб к условиям данного залива.

В печени у особей из Онежского залива активность ЦО была выше (см. рис. 2а), но это было характерно только для неполовозрелых особей. При этом уровень активности у ювенильных особей был выше по сравнению с половозрелыми. Такие различия, вероятнее всего, связаны с особенностями метаболизма и уровнем процессов биосинтеза у ювенильных особей.

У половозрелых особей люмпенуса из Двинского залива по сравнению с рыбами из других заливов установлен более низкий уровень активности ферментов углеводного обмена, альдолазы и 1-ГФДГ в мышцах, а также наблюдалась тенденция более низкой активности ЛДГ (см. рис. 1б, в, г). Данные результаты указывают на более низкий уровень использования углеводов в энергетическом обмене и в процессах биосинтеза (снижение синтеза глицерофосфата), что может быть связано с особенностями использования энергетических субстратов в мышцах у рыб из этого залива. Одной из причин, на наш взгляд, могут быть качественные и количественные различия в составе объектов питания люмпенуса в исследуемых заливах.

Таким образом, установлено, что особенности метаболизма люмпенуса из Онежского и Кандалакшского заливов связаны с различиями уровня аэробного энергетического обмена в мышцах и печени, а особи из Двинского залива отличались по уровню окисления углеводов в гликолизе. Обнаруженные вариации метаболических процессов у люмпенуса из данных заливов Белого моря указывают на различия в протекании у них важнейших процессов образования энергии, в участии в них углеводов и особенности поддержания энергетического гомеостаза в зависимости от комплекса гидрологических, экологических и кормовых условий залива, в котором они обитают.

* Финансовое обеспечение работы осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (№ темы 0221-2014-0033), а также РФФИ № 17-04-00466 и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН на 2014–2016 гг. «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны Российской Федерации», проект «Эколого-биохимическая характеристика устойчивости гидробионтов Арктической зоны России в условиях изменения климата» (№ г.р. 114061940010).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алтухов К. А., Михайловская А. А., Мухомедияров Ф. Б., Надежин В. М., Новиков П. И., Паленичко З. Г. Рыбы Белого моря. Петрозаводск, 1958. 162 с.
2. Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование // Исследование фауны морей. СПб.: ЗИН РАН, 2012. Т. 69 (77). С. 7–33.
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., 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.
7. Мурзина С. А., Немова Н. Н., Неведова З. А., Фальк-Петерсен С. Влияние экологических условий обитания люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* на липидный состав печени и мышц // Экология. 2010. Т. 41. № 1. С. 51–54.
8. Немова Н. Н., Мещерякова О. В., Чурова М. В., Мурзина С. А. Особенности энергетического метаболизма беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* berg (Clupeiformes, Clupeidae) Онежского, Двинского и Кандалакшского заливов Белого моря // Доклады академии наук. 2016. Т. 469. № 1. С. 173–177.
9. Озернюк Н. Д. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. М.: Наука, 1985. 175 с.
10. Семенова А. В., Андреева А. П., Карпов А. К., Фролов С. Б., Феоктистов Е. И., Новиков Г. Г. Генетическая изменчивость сельдей рода *Clupea* Белого моря // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44. № 2. С. 207–217.
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. 304–312.
12. Falk-Petersen S., Falk-Petersen I. B., Sargent J. R. Structure and function of an unusual lipid storage organ in the Arctic fish *Lumpenus maculatus* Fries // Sarsia. 1986. Vol. 71 (1). P. 1–6.
13. Goolish E. M. The metabolic consequence of body size // Biochemistry and molecular biology of fishes. P. W. Hochachka, T. P. Mommsen (Ed.). Elsevier, 1995. Vol. 4. P. 335–366.
14. Goolish E. M., Adelman I. R. Tissue-specific cytochrome oxidase activity in largemouth bass: the metabolic costs of feeding and growth // Physiological Zoology. 1987. Vol. 60. P. 454–464.
15. 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.
16. Murzina S. A., Nefedova Z., Falk-Petersen S., Ripatti P. O., Ruokolainen T. R., Pekkoeva S. N., Nemova N. N. Lipid Status of the Two High Latitude Fish Species, *Leptoclinus maculatus* and *Lumpenus fabricii* // International Journal of Molecular Sciences. 2013. Vol. 14. P. 7048–7060.
17. Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Ruokolainen T. R., Ripatti P. O., Semushin A. V., Nemova N. N. Lipids and Fatty Acids of the White Sea Herring *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae) from Different Habitats of the White Sea // Fishes. 2016. Vol. 1. № 1. P. 65–76.
18. O'Brien K. M. Mitochondrial biogenesis in cold-bodied fishes // J. Exp. Biol. 2011. Vol. 214. P. 275–285.
19. Smith L. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase // Methods in Biochem. Analysis. 1995. Vol. 2. P. 427–434.
20. 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.
21. Yung-Che Tseng, Pung-Pung Hwang. Some insights into energy metabolism for osmoregulation in fish // Comparative Biochemistry and Physiology. Part C. 2008. Vol. 148. P. 419–429.

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

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

Murzina S. A., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS
(Petrozavodsk, Russian Federation)

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

CHARACTERISTIC FEATURES OF ENERGY METABOLISM IN SLENDER EELBLENNY *LUMPENUS FABRICII* FROM DIFFERENT BAYS OF THE WHITE SEA

The study is concerned with the activity of cytochrome c oxidase (CO), lactate dehydrogenase (LDH), aldolase, 1-glycerophosphate dehydrogenase (1-GDDH) in the muscles and liver of slender eelblenny *Lumpenus fabricii* from Kandalaksha, Onega and Dvina Bays of the White Sea. The bays differ in trophic-ecological and hydrological conditions (temperature, salinity, flow patterns, bacterio- and phytoplankton productivity). The differences in the studied parameters of energy and carbohydrate metabolism in juveniles and mature individuals were established. It was revealed that the features of slender eelblenny metabolism from Onega and Kandalaksha Bays are associated with the differences in the level of aerobic energy metabolism in the muscles and liver; the individuals from the Dvina Gulf differed in the level of oxidation of carbohydrates in glycolysis. The observed variations in metabolic processes of the fish from different bays of the White Sea are indicative of the differences in their energy needs, aimed at the maintenance of energy homeostasis in specific hydrological, ecological and trophical conditions of the bays in focus.

Key words: slender eelblenny, energy metabolism, enzyme activity, the White Sea bays

REFERENCES

1. Altuchov K. A., Michaylovskaya A. A., Muchomediarov F. B., Nadezhin V. M., Novikov P. I., Pelenichko Z. G. *Ryby Belogo morya* [Fish of the White Sea]. Petrozavodsk, 1958. 162 p.
2. Biological resources of the White Sea [Biologicheskie resursy Belogo morya]. *Issledovanie fauny morey*. St. Petersburg, ZIN RAN Publ., 2012. Vol. 69 (77). P. 7–33.
3. Kolb V. G., Kamyshnikov V. S. *Klinicheskaya biokhimiya* [Clinic biochemistry]. Minsk, Belarus' Publ., 1976. 311 p.

4. Kochetov G. A. *Prakticheskoe rukovodstvo po enzimologii* [A Practical Guide in Enzymology]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 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 fish in the North-Western Russia [Mezhvidovye, vozrastnye i polovye razlichiya v aktivnosti tsytokhrom c-oksidazy belykh myshts ryb iz vodoemov Severo-Zapada Rossii]. *Trudy Karl'skogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* [Proceedings of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences]. 2013. № 3. P. 136–143.
6. Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Nemova N. N. Correlation for the activities of enzymes involved in the energy and carbohydrate metabolism with the size and weight parameters of some coregonidae and salmonidae fish. *Contemporary Problems of Ecology*. 2016. Vol. 9. № 2. P. 203–209.
7. Murzina S. A., Nemova N. N., Nefedova Z. A., Falk-Petersen S. Effects of ecological conditions on lipid composition of the liver and muscles in the daubed shanny, *Leptoclinus maculatus*. *Russian journal of ecology*. 2010. Vol. 41 (1). P. 51–54.
8. Nemova N. N., Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Murzina S. A. Characteristics of the energy metabolism of the White Sea herring *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae) of Onega Bay, Dvina Bay, and Kandalaksha Bay of the White Sea. *Doklady Biological Sciences*. 2016. Vol. 469. № 1. P. 173–177.
9. Ozernyuk N. D. *Energeticheskiy obmen v rannem ontogeneze ryb* [Energy metabolism in early ontogeny of fish]. Moscow, Nauka Publ., 1985. 175 p.
10. Semenova A. V., Andreeva A. P., Karpov A. K., Frolov S. B., Feoktistov E. I., Novikov G. G. Genetic variation of herrings of the genus *Clupea* from the White Sea [Geneticheskaya izmenchivost' sel'dey roda *Clupea* Belogo morya]. *Voprosy ikhtiologii* [Journal of ichthyology]. 2004. Vol. 44. № 2. P. 207–217.
11. Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Veselov A. E., & Nemova N. N. The 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. 254–262.
12. Falk-Petersen S., Falk-Petersen I. B., Sargent J. R. Structure and function of an unusual lipid storage organ in the Arctic fish *Lumpenus maculatus* Fries // *Sarsia*. 1986. Vol. 71 (1). P. 1–6.
13. Goolish E. M. The metabolic consequence of the body size // *Biochemistry and molecular biology of fishes*. P. W. Hochachka, T. P. Mommsen (Ed.). Elsevier, 1995. Vol. 4. P. 335–366.
14. Goolish E. M., Adelman I. R. Tissue-specific cytochrome oxidase activity in largemouth bass: the metabolic costs of feeding and growth // *Physiological Zoology*. 1987. Vol. 60. P. 454–464.
15. 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.
16. Murzina S. A., Nefedova Z., Falk-Petersen S., Ripatti P. O., Ruokolainen T. R., Pekkoeva S. N., Nemova N. N. Lipid Status of the Two High Latitude Fish Species, *Leptoclinus maculatus* and *Lumpenus fabricii* // *International Journal of Molecular Sciences*. 2013. Vol. 14. P. 7048–7060.
17. Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Ruokolainen T. R., Ripatti P. O., Semushin A. V., Nemova N. N. Lipids and Fatty Acids of the White Sea Herring *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae) from Different Habitats of the White Sea // *Fishes*. 2016. Vol. 1. № 1. P. 65–76.
18. O'Brien K. M. Mitochondrial biogenesis in cold-bodied fish // *J. Exp. Biol.* 2011. Vol. 214. P. 275–285.
19. Smith L. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase // *Methods in Biochem. Analysis*. 1995. Vol. 2. P. 427–434.
20. 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.
21. Yung-Che Tseng, Pung-Pung Hwang. Some insights into energy metabolism for osmoregulation in fish // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part C*. 2008. Vol. 148. P. 419–429.

Поступила в редакцию 12.10.2017