

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ В УСТОЙЧИВОСТИ

к абиотическим факторам некоторых изоферментов **КОСТИСТЫХ РЫБ**

Работа посвящена изучению функциональных различий в устойчивости некоторых изоферментов черноморско-каспийской тюльки (кильки) *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (*Clupeiformes*, *Clupeidae*) из Рыбинского водохранилища. Установлено, что аллозим Ldh-A100 обладает более высокой устойчивостью к абиотическим факторам. Регуляция ферментативной активности других ферментов происходит не только за счёт различий между аллозимами, но и путём изменения ферментативной активности отдельных локусов.

Введение

Со времени появления теории адаптаций изучение приспособлений к среде происходит на всех уровнях организации живых систем. Однако, если изучение адаптаций на анатомическом или физиологическом уровне, как правило, связано с исследованием внешних проявлений, то генетико-биохимические изменения большей частью адаптивны на уровне основных метаболических функций и поэтому макроскопически не проявляются. Поскольку метаболическая активность организмов строго зависит от ферментных систем, то процессы адаптаций должны сводиться к тому, чтобы функции макромолекул были такого типа и осуществлялись с такими скоростями, при которых жизненные процессы протекали бы на уровне, достаточном для поддержания гомеостаза [1].

Почти все ферменты и другие белки в живых организмах представлены в виде множественных молекулярных форм (изоферментами). В случае установленной генетической детерминации изоферментов их называют аллозимами. Аллельная изменчивость белков лежит в основе широко распространен-

ного в природе биохимического полиморфизма. Селективное значение аллелей различных генетических локусов, как правило, связано с конкретными физиологическими преимуществами продуцируемых аллозимов в данных условиях. Это осуществляется как путём изменения соотношения аллельных вариантов, так и путём регуляции их активности [2].

Для определения причин возникновения и длительного поддержания в популяциях высокого уровня белкового полиморфизма желательным является определить функциональные отличия между изоферментами. Кроме того, изучение особенностей внутриклеточного метаболизма и генетической детерминации этих процессов позволяет определить стратегию генетико-биохимических адаптаций животных к изменяющимся условиям среды, что вносит существенный вклад в формирование общей теории адаптации животных.

В качестве объекта для изучения механизмов генетико-биохимических адаптаций в природных условиях могут служить активно саморасселяющиеся виды. Особый интерес среди вселенцев представляют рыбы, так как расширение их ареала часто связано со значительным изменением многих химических (соленость, pH) и физических (освещенность, температура) факторов. Среди рыб феноменальную скорость расширения ареала демонстрирует черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840). Естественно-историческим ареалом черноморско-каспийской тюльки являются Азовское, Каспийское моря, опресненные части Черного моря и нижние участки рек Понто-Каспийского бассейна [3]. После создания каскада водохранилищ на крупных реках бассейна тюлька широко расселилась

Д.П. Карабанов*,

кандидат биологических наук, научный сотрудник, ФГБУН Институт биологии внутренних вод Российской академии наук

* Адрес для корреспонденции: dk@ibiw.yaroslavl.ru

по водохранилищам рек Волга, Дон и Днепр. По р. Волга она за довольно короткий период (40–50 лет) продвинулась на север вплоть до Белого озера. Несомненно, что успешное заселение речных водохранилищ, в том числе северных, обусловлено эвригалинностью и эвритермностью данного вида. К примеру, северокаспийская тюлька способна нереститься (один из критических периодов онтогенеза) при температурах от 10 °С до 24 °С в диапазоне солености 0–15 ‰. Однако оптимальными нерестовыми температурами являются 17–19 °С, что подчеркивает филогенетически теплолюбивый статус вида [4]. Имеются данные об уровне общей амилолитической активности, различающейся в материнских и приобретенных частях ареала *C. cultriventrис* [5], и связи биохимического полиморфизма с минерализацией среды обитания конкретной популяции [6]. Эти данные могут свидетельствовать о возникновении сложных физиологических адаптаций у рыб в новообразованных северных популяциях тюльки.

Эврибионтность любого организма во многом определяется широкими оптимумами тканевого и внутриклеточного метаболизма [7] и нередко высокими уровнями генетического разнообразия [8]. Переход морского вида к обитанию в пресных водах должен вести к значительным изменениям в системах осморегуляции и азотистого обмена. Морские костистые рыбы – типичные аммонотелические организмы, но способные выдерживать значительные концентрации карбамида в тканях (хотя и в несравненно меньших концентрациях, чем хрящевые рыбы). Также, предположительно, физиологические и биохимические оптимумы черно-

Ключевые слова:

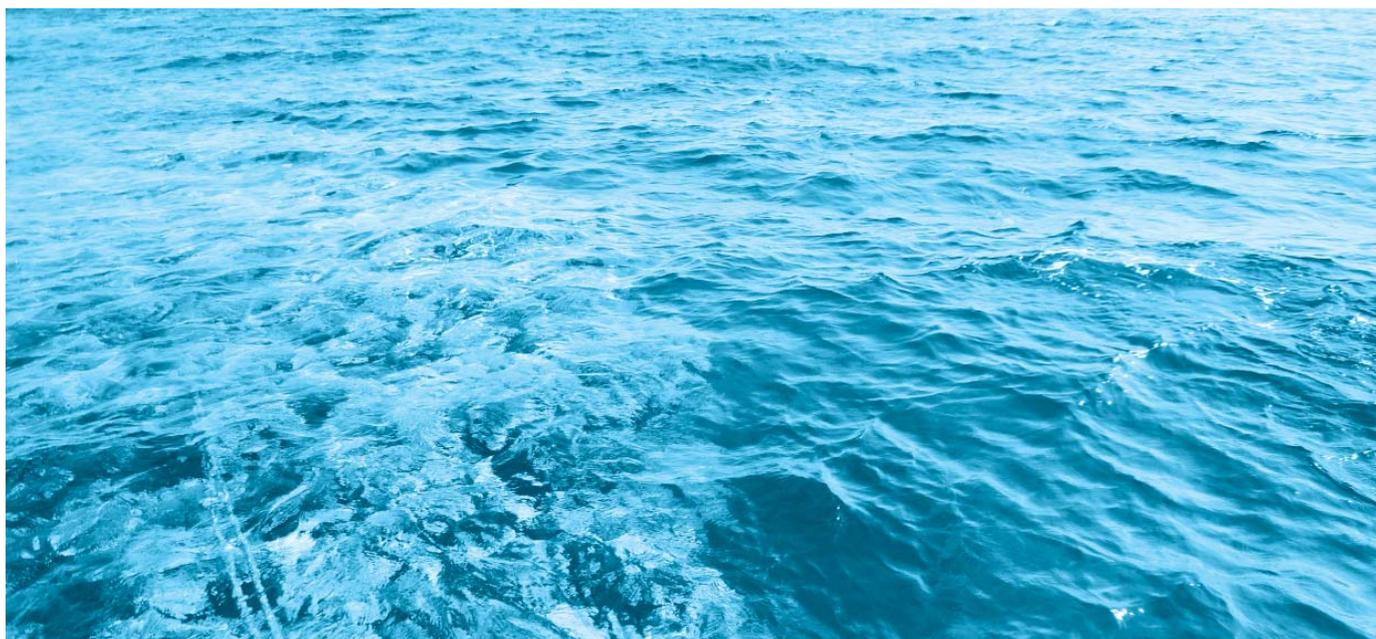
*Clupeonella
cultriventrис*,
изоферменты,
абиотические
факторы,
адаптация

морско-каспийской тюльки, в том числе на внутриклеточном уровне, должны быть характерными для теплолюбивых видов.

Материалы и методы исследования

При вселении тюльки в пресноводные водоёмы произошло изменение качественного состава среды обитания гидробионта и связанное с этим изменение физиологических характеристик ферментов. Для изучения селективности продуктов аллелей – маркеров пресноводных тюлек, были проведены эксперименты *in vitro* по влиянию солей, карбамида и температуры на изоферменты черноморско-каспийской тюльки.

Основным методом исследования был PAGE – диск-электрофорез полипептидов в полиакриламидном геле (PAG) с использованием концентрирующего 4 % PAG, разделяющего 7 % PAG на трис-EDTA-боратном буфере с рН 7,2 [9] при направлении электрофореза от катода к аноду [10] с последующим субстратспецифичным окрашиванием по стандартным методикам [11]. Анализ активности изоферментов проводили по электрофоретическим трекам с использованием пакета RFLPscan Plus v. 3.12 (CSP Inc.). Графическое представление материалов и статистический анализ проводился с использованием пакета STATISTICA v.6 (StatSoft, Inc.). В серии экспериментов *in vitro* использованы следующие внутриклеточные ферменты белых скелетных мышц тюльки из популяции Рыбинского водохранилища: лактатдегидрогеназа (LDH, К.Ф. 1.1.1.27), α-глицерофосфатдегидрогеназа (α-GPD, К.Ф.



1.1.9.5), аспартаминотрансфераза (ААТ, К.Ф. 2.6.1.1), 2-нафтилацетатзависимая эстераза эфиров карбоновых кислот (β -ЕСТ, К.Ф. 3.1.1.x). Общая схема экспериментов представлена на *рис. 1*.

В первой серии экспериментов было изучено влияние различных концентраций хлорида натрия и сульфата магния, а также их совместного воздействия. Общая схема эксперимента показана на *рис. 1 а*. Образцы тканей от каждой особи (3 повторности по 5 индивидуальных проб в каждой) разделялись на 4 равные порции, одна из которых шла в качестве контроля, остальные поступали в эксперимент. Образцы размером около 5 мм³ помещались в мешочки из диализной трубки ServaPor 4023, размер пор которой гарантированно не пропускает макромолекулы. Мешочки помещались в индивидуальные резервуары с заданной концентрацией солей (1,5 % и 3 % по действующему агенту) и инкубировались 15 мин. при +4 °С при постоянном перемешивании. Далее мешочки извлекались и отмывались от солей в течение 30 мин в физиологическом растворе. Контрольный образец всё это время находился в диализном мешочке в физиологическом растворе Рингера в модификации Кребса-Хенселейта для холоднокровных [9], что было обосновано после ряда экспериментов как обеспечивающее наибольшую сохранность ферментов. Общие потери в контрольном образце по сравнению с нативными тканями составляли не более 7 %, что позволяет рекомендовать этот раствор для биохимических и физиологических экспериментов для рыб *in vitro*. Далее образцы подвергались стандартной процедуре PAGE с последующей денситометрической обработкой электрофореграмм.

Во второй серии экспериментов было изучено влияние различных температур на ферментативную активность водорастворимых белков тюльки. Общая схема эксперимента показана на *рис. 1 б*. За основу были взяты работы [2, 12]. Всего было изучено 3 повторности по 5 индивидуальных проб в каждой. Образцы тканей от каждой особи разделялись на 6 равных порций, одна из которых шла в качестве контроля, остальные поступали в эксперимент. Образцы размером около 5 мм³ помещались в пластиковые микропробирки с экстрагирующим раствором сахарозы. Контрольный образец выдерживался при температуре стандартной пробоподготовки (+4 °С), остальные подвергались нагреванию в течение 15 мин на водяной бане с конвекцией БВ-5 при заданной температуре. Время инкубации вычислялось эмпирически – за этот промежуток ткани

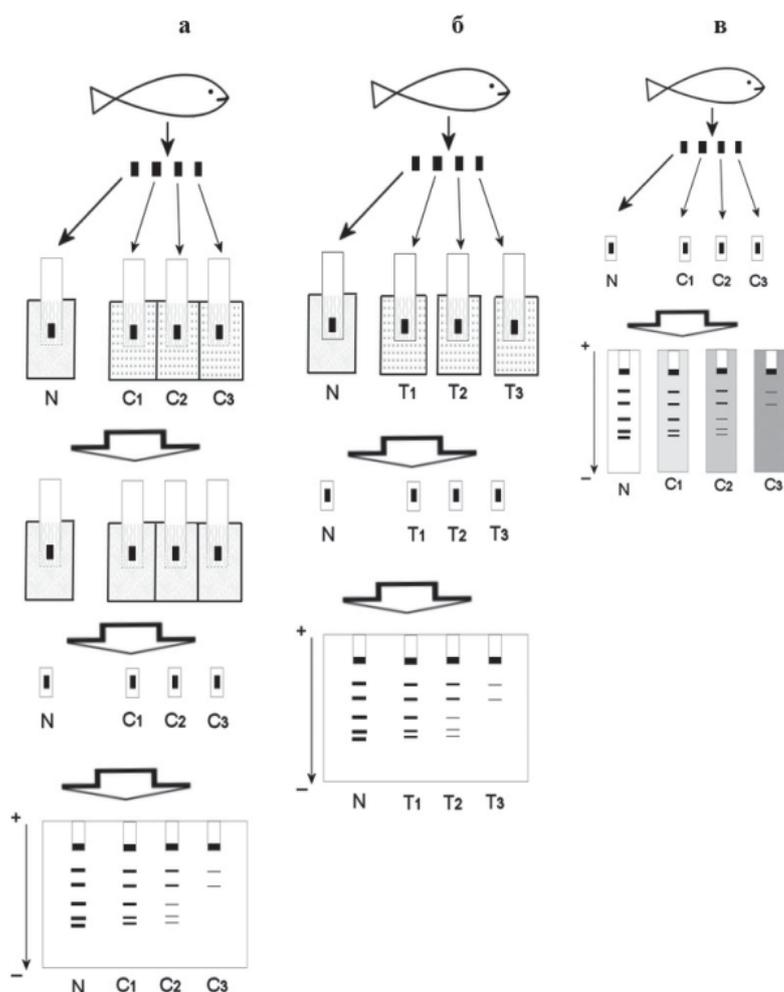


Рис. 1. Схема биохимических экспериментов *in vitro* по воздействию различных концентраций неорганических солей (**а**), температурной устойчивости (**б**) и различных концентраций карбамида (**в**) на изоферменты черноморско-каспийской тюльки. Пояснения в тексте.

успевали равномерно прогреться до заданной температуры, но не наступала необратимая коагуляция белков. Было изучено влияние ряда температур: +20 °С, 35 °С, 50 °С, 65 °С, 80 °С. После экспериментов образцы подвергались стандартной процедуре PAGE с последующей денситометрической обработкой электрофореграмм.

В третьей серии экспериментов исследовалось влияние различных концентраций карбамида на ферменты тюльки. За основу была взята работа [2]. Всего было изучено 3 повторности по 10 индивидуальных проб в каждой. Образцы тканей от каждой особи разделялись на 4 равных порций, одна из которых шла в качестве контроля, остальные поступали в эксперимент. Контрольные образцы подвергались обычной процедуре PAGE. Другие три повторности независимо исследовались методом PAGE, при котором в концентрирующий и разделяющий гели, а также

в экстрагирующий раствор добавлялся карбамид до концентрации 2 М, 4 М и 6 М соответственно для каждой повторности (рис. 1 в). При изучении особенности резистентности изоферментов черноморско-каспийской тюльки к высоким концентрациям карбамида *in vitro* полученные результаты сравнивались с таковыми у типичного пресноводного обитателя – синца *Abramis ballerus* Рыбинского водохранилища.

Результаты и их обсуждение

У черноморско-каспийской тюльки во фракции белков водорастворимых белых скелетных мышц имеются продукты двух локусов лактатдегидрогеназы – Ldh A и B, причём locus A представлен двумя аллельными вариантами A100 и A'120 (рис. 2 а). Молекула фермента α -GPD – димер, продукты обоих локусов независимо

комбинируются друг с другом, в связи с чем идентификация изоформ крайне затруднена. В целом число аллелей, характерных для данного локуса, равно 3-4 [2]. Разделение изоферментов α -GPD в последовательной серии концентраций PAG (4-10 %) позволило разделить скрытые электроморфы в гибридных зонах между локусами α -GPD A и B, один из которых, вероятно, константно гетерозиготен либо дуплицирован (рис. 2 б). В области активности фермента β -EST у черноморско-каспийской тюльки выделяются три зоны EST-I, II, III (по увеличению подвижности к аноду, рис. 2 в). Лocus β -Est-2 представлен двумя аллельными вариантами a*41 и a*45. При исследовании электрофоретических вариантов ААТ у черноморско-каспийской тюльки в водорастворимой фракции белых скелетных мышц у исследованных особей отмечена активность зоны с относительной электрофоретической подвижностью Rf 31 (рис. 2 г).

Для всех исследованных ферментов при повышении температуры отмечено снижение общей ферментативной активности, однако у различных ферментов имеются свои особенности этого процесса. В порядке возрастания теплоустойчивости исследованные ферменты распределились в следующей последовательности – ААТ, α -GPD, β -EST, LDH (рис. 3).

Для ААТ характерна линейная зависимость снижения ферментативной активности при повышении температуры (рис. 2 б). Все основные изоферменты β -EST при температуре 5 °С имеют практически одинаковую активность. Однако при повышении температуры до 35 °С в значительной степени репрессируются наиболее подвижные изоферменты β -Est-2, а изоферменты фракции β -Est-1 снижают свою активность на 30-60 % (у различных особей) (рис. 4 а). Однако этот процесс компенсируется возрастанием активности изоферментов β -Est-3, за счёт чего суммарная эстеразная активность снижается незначительно (рис. 3 в, е). Этот компенсационный механизм работает вплоть до повышения температуры до 50 °С. Начиная с 65 °С, как правило, все изоферменты β -EST инактивируются. В целом, подобная картина зависимости изменения эстеразной активности от температуры была описана ранее [12] для палевого нотрописа *Notropis stramineus*. Более сложная зависимость наблюдается для изоферментов α -GPD (рис. 3 г). Эти изоферменты мы разделяем на две условные группы, обозначенные «южная» (четыре изофермента с Rf 44, 49, 52, 57) и «северная» (три изофермента представлены наиболее подвижными (Rf 61, 67) и наименее подвиж-

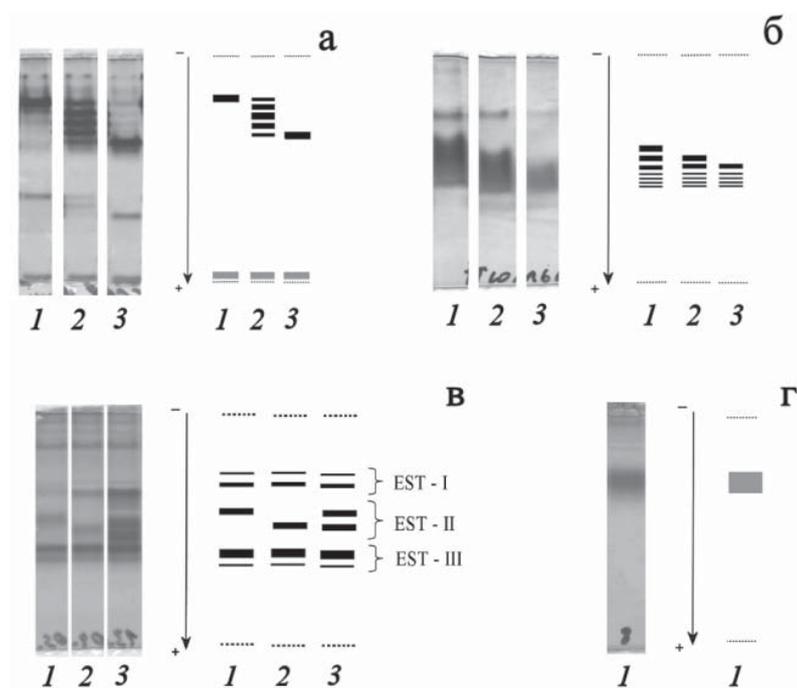
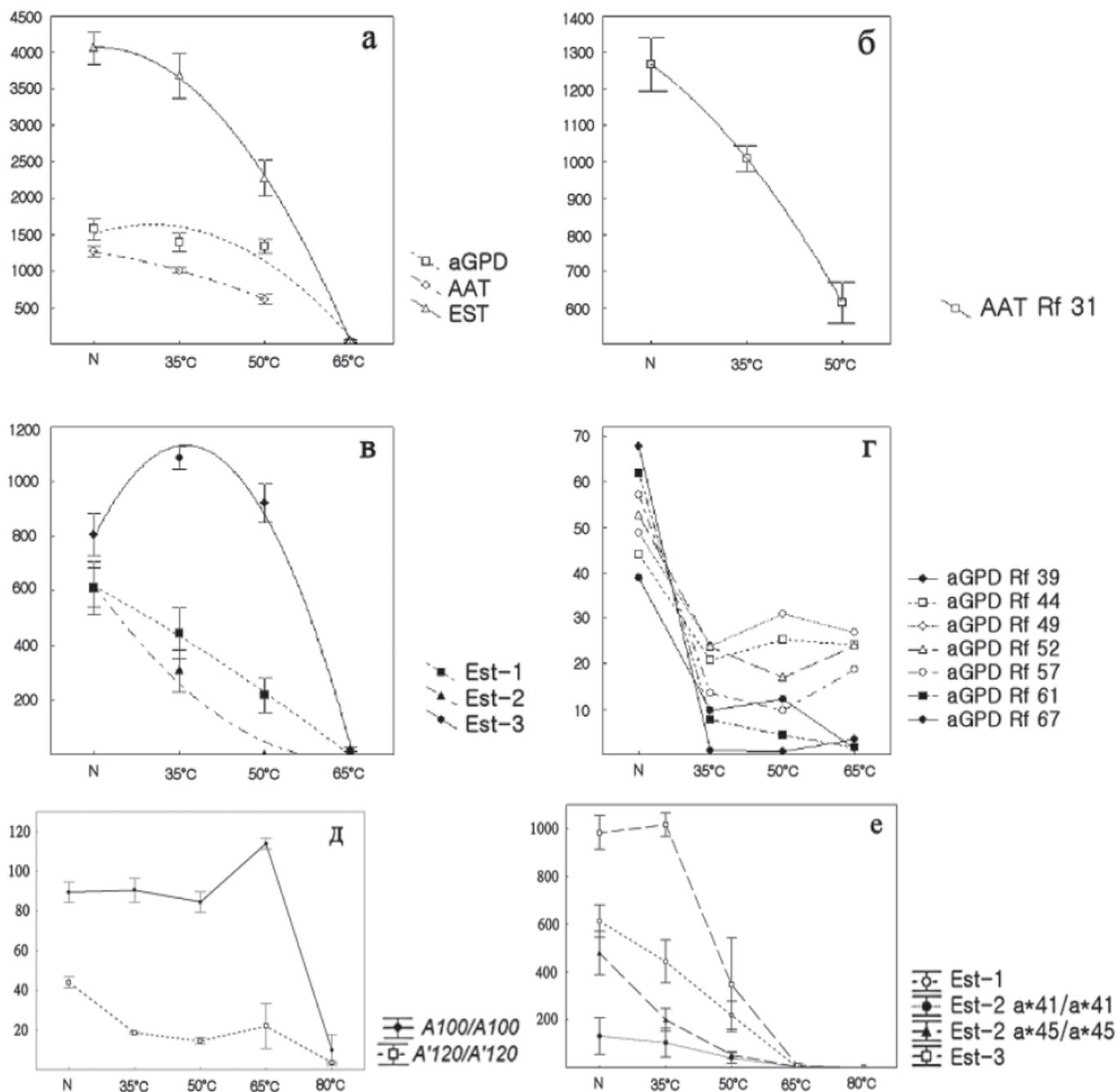


Рис. 2. Электрофореграммы изоферментов *Clupeonella cultriventris*.

а – спектр LDH: 1 – гомозиготы по локусу Ldh-A100, 2 – гетерозиготы A100/A'120, 3 – гомозиготы по локусу Ldh-A'120. Наиболее быстрая по отношению к катоду зона представлена гомотетрамерами Ldh-B₄ (аллельных вариантов по локусу B не выявлено). В центральной части электрофореграммы видны гибридные молекулы между продуктами локусов A и B. **б** – спектр изоформ α -GPD: 1- вариант A¹A²B¹B¹; 2 – вариант A¹A²B²B²; 3 – вариант A¹A²B³B³. **в** – изоферменты β -Est: EST I, II, III – условно выделенные группы зон эстеразной активности; 1 – гомозиготы по локусу Est-2 a*41/a*41; 2 – гетерозигота Est-2 a*41/a*45; 3 – гомозиготы Est-2 a*45/a*45. **г** – зона активности ААТ (Rf 31).



ными (Rf 39) фракциями). Это особенно заметно при рассмотрении активности ферментов при сублетальной температуре (65 °C). Изоферменты «южной» группы более активны при высокой температуре (45-60 °C), а изоферменты «северной» группы – при пониженных температурах (5 °C). Изоферменты «южной» группы являются гетерополимерами, чем, по-видимому, и объясняется их повышенная толерантность к высоким температурам.

Продукты аллеля лактатдегидрогеназы-A Ldh-A100 демонстрируют большую теплоустойчивость, чем аллозимы Ldh-A'120, однако и продукт аллеля Ldh-A'120 сохраняет, хоть и в меньшей степени, свою активность во

Рис. 3. Изменение активности изоформ изученных ферментов при повышении температуры. А – изменение суммарной ферментативной активности; б – линейная зависимость снижения ферментативной активности ААТ; в – компенсационный механизм поддержания нормального уровня эстеразной активности за счёт увеличения активности термоустойчивого компонента; г – распределение активности изоформ -GPD при повышении температуры на «северную» (темные маркеры) и «южную» (светлые маркеры) группы. Различия в теплоустойчивости индивидуальных аллозимов Ldh-A (д) и -Est (е) черноморско-каспийской тюльки. Здесь и далее: по оси абсцисс – активность изоферментов в норме (N) и при различной интенсивности фактора (здесь – температура). По оси ординат – ферментативная активность, выраженная через относительную оптическую плотность, D. На рисунках показано стандартное отклонение при $p=0,05$.

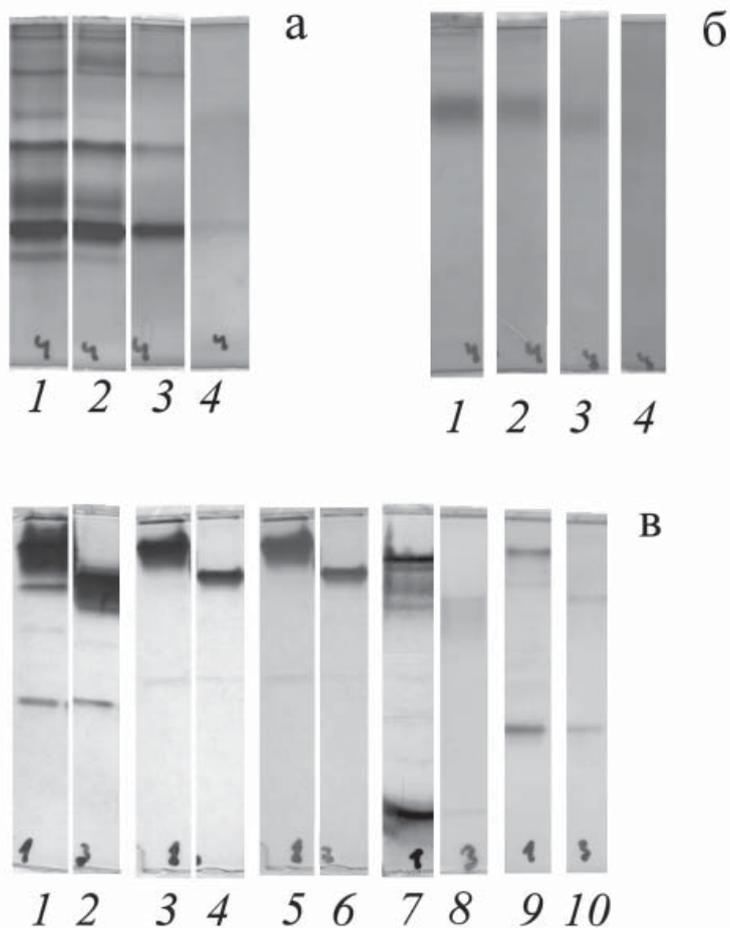
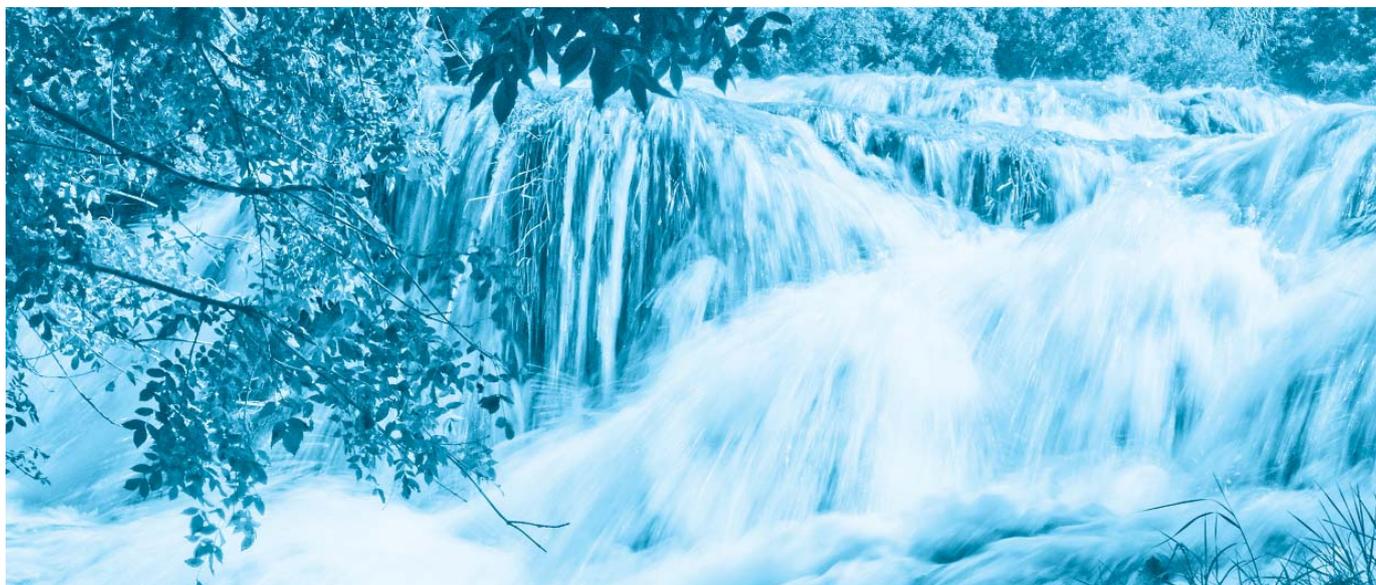


Рис. 4. Примеры некоторых электрофореграмм проведенных экспериментов. **а** – изменение активности изоформ β -Est при повышении температуры (1 – норма, 2 – 35 °С, 3 – 50 °С, 4 – 65 °С). **б** – Изменение активности ААТ при различных концентрациях карбамида (1 – норма, 2 – 2 М, 3 – 4 М, 4 – 6 М). **в** – Влияние NaCl и $MgSO_4$ на аллозимы лактатдегидрогеназы-А, гомозигота *Ldh-A100/A100* (1 – норма; 3 – NaCl 1,5 % р-р; 5- NaCl 3 % р-р; 7- $MgSO_4$ 1,5 % р-р; 9 – $MgSO_4$ 3 % р-р) и гомозигота *Ldh-A120/A120* (2 – норма; 4 – NaCl 1,5 % р-р; 6 – NaCl 3 % р-р; 8 – $MgSO_4$ 1,5 % р-р; 10 – $MgSO_4$ 3 % р-р).

всём температурном диапазоне (рис. 2 д). В динамике изменения активности при повышении температуры этих изоферментов также наблюдаются существенные различия. Так, гомозиготы лактатдегидрогеназы-А *A100/A100* незначительно изменяют свою активность при повышенных температурах, тогда как для их альтернативных гомозигот характерно сильное равномерное снижение активности при повышении температуры. Вероятно, такие отличия связаны с приспособленностью продуктов аллеля *Ldh-A100* к функционированию в условиях повышенных температур. Это предположение косвенно подтверждается более высокой частотой встречаемости *Ldh-A100* в южных популяциях тюльки. Аналогичная связь между генотипом особей и устойчивостью к повышенным температурам описана для чёрного окуня *Micropterus salmonoides* [13].

При воздействии карбамида на изоферменты синца *A. ballerus* уже при 2 М концентрации полностью репрессировались все изученные ферментные системы. Изоферменты тюльки показали большую устойчивость к карбамиду, сохраняя остаточную активность даже при 4 М концентрации (рис. 5). Самыми устойчивыми оказались изоферменты β -EST – даже при концентрации карбамида в 2 М суммарная активность снижается не критически. Наибольшая роль в этом процессе принадлежит фракции Est-3. При дальнейшем повышении концентрации карбамида все эстеразы снижают активность в разы, хотя для фракции Est-1 характерно сохранение остаточной активности даже при концентрации 6 М (рис. 5 б). Остальные три фермента показали гораздо меньшую устойчивость к карбамиду. Для ААТ (рис. 4 б, рис. 5 а) характерна линейная зависимость сни-



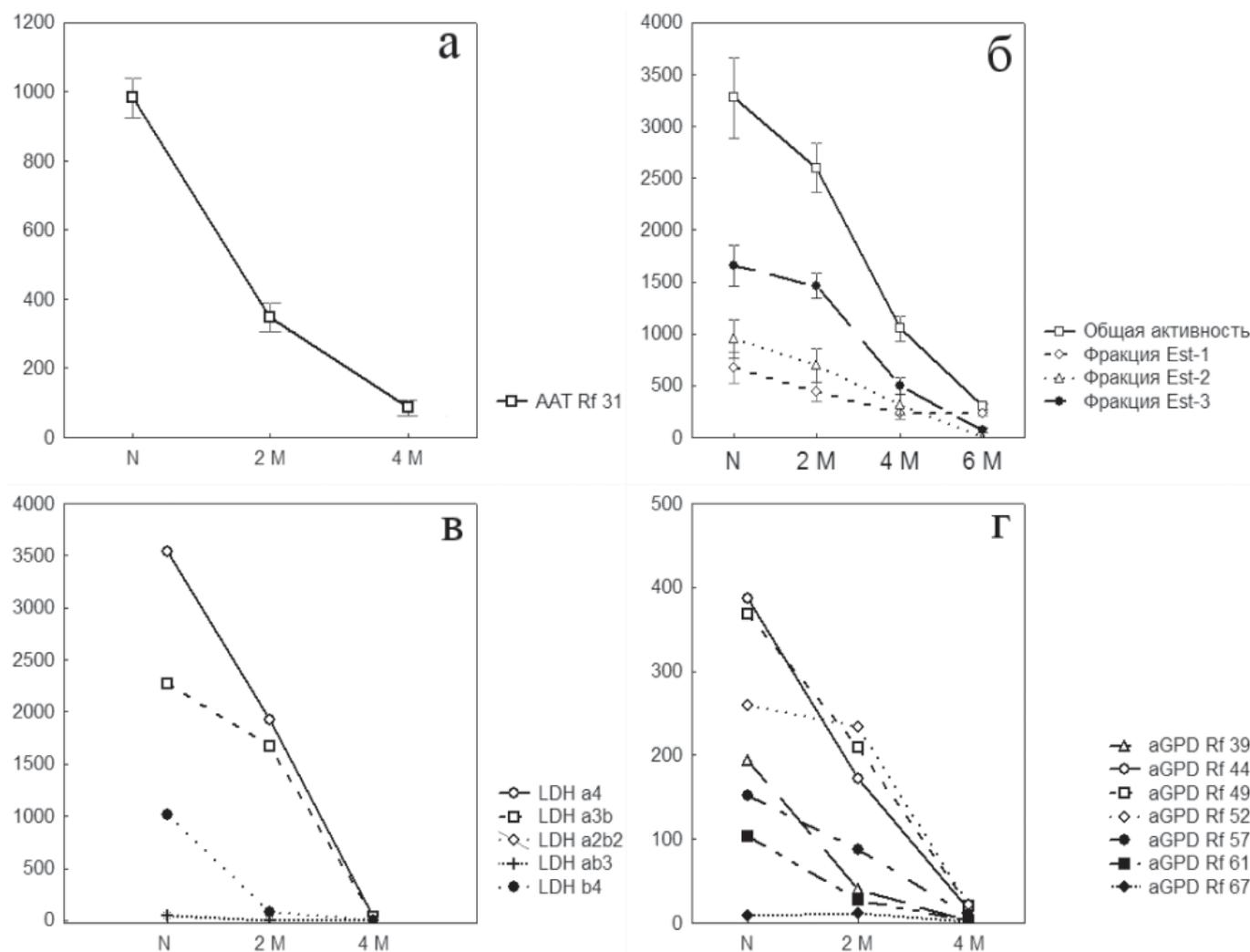
жения ферментативной активности при повышении концентрации агента. Лактатдегидрогеназа является тетрамером, большую толерантность к агенту демонстрируют формы, содержащие субъединицу лактатдегидрогеназы-А (рис. 5 в), причём при снижении ее доли устойчивость всего фермента снижается. Среди множественных форм α -GPD выделить общие черты реакции на карбамид не удалось, можно лишь отметить, что в данном случае имеются примеры форм и с высокой, и с низкой толерантностью (рис. 5 г).

В результате экспериментов *in vitro* установлены существенные различия от воздействия активных агентов – SO_4^{2-} ($\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$) и Cl^- (NaCl) на экспрессию изоферментов Ldh-A. Во всех случаях отмечается достоверное снижение активности и увели-

чение времени окрашивания электрофоретических треков всех изученных аллозимов (рис. 6). При повышении концентрации соответствующего агента негативные эффекты от «просаливания» увеличиваются. Можно отметить общую закономерность: происходит репрессия всех аллоформ, при этом число изоферментов не изменяется (рис. 4 в). Для лактатдегидрогеназы-А характерно значительное репрессирование для гетерополимеров, в отличие от гомополимеров. Возможно, данный эффект объясняется разрушением водородных связей, относительно более слабых в гетеротетрамере, и сопряженным с этим нарушением четвертичной структуры фермента [14].

Для всех изученных изоферментов добавление как индивидуальных солей, так и их смесей в инкубационную среду (в нелетальных концентрациях) увеличивает скорость окрашивания. Это явление, вероятно, связано с повышением концентрации катионов (Mg^{2+} и Na^+), необходимых для работы ферментов. Ион металла связывается с ферментом в аллостерическом центре, в результате чего происходит изменение электрического заря-

Рис. 5. Изменение активности изоформ изученных ферментов при различных концентрациях карбамида. **А** – ААТ, **б** – β -EST, **в** – LDH, **г** – α -GPD. По оси абсцисс – активность изоферментов в норме (N) и при различных концентрациях карбамида (2 М и 4 М).



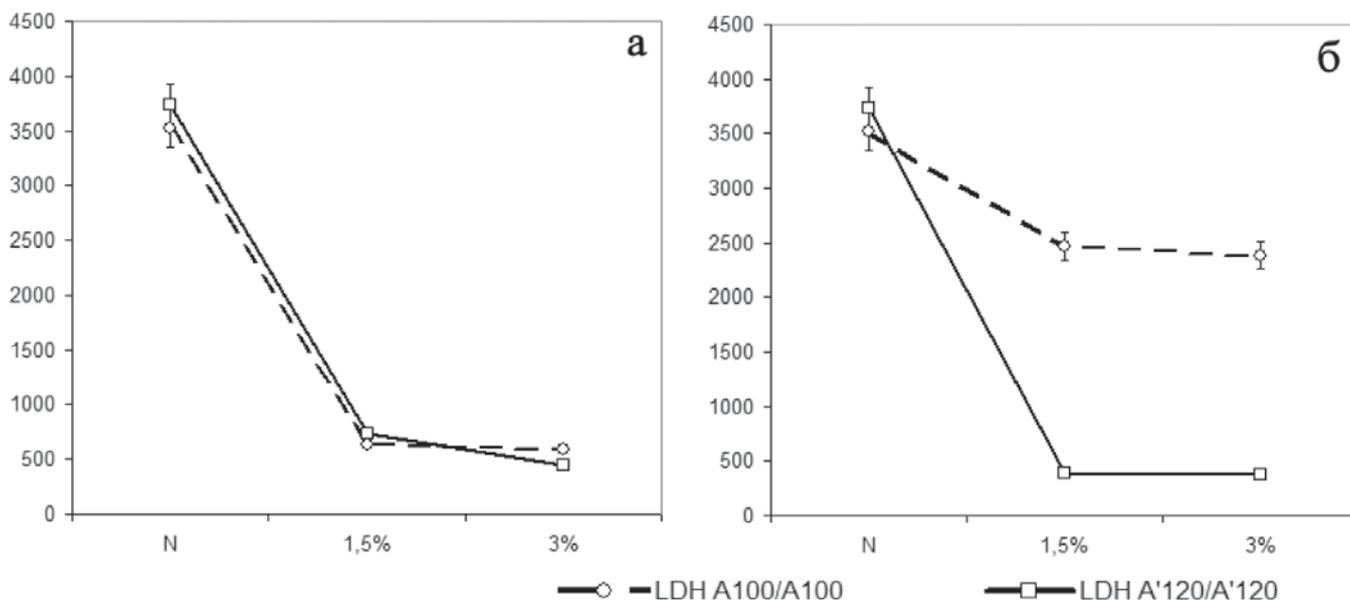


Рис. 6. Влияние NaCl (а) и MgSO₄ (б) разной концентрации (1,5 % и 3 %) на аллозимы лактатдегидрогеназы-А черноморско-каспийской тюльки.

да полипептидной глобулы или изменение взаимной ориентации разных участков молекулы белка (или окружающих молекул) [14]. Для аллелей Ldh-A установлена следующая закономерность: продукты аллеля Ldh-A100 гораздо более устойчивы к воздействию хлоридов, чем продукты варианта Ldh-A'120 (рис. 6). В свою очередь, гомотетрамеры Ldh-A'120 несколько более устойчивы к воздействию сульфат-ионов. Вероятно, данная физиологическая адаптация связана с изменением ионного баланса рыбы – продукты аллеля Ldh-A100 более приспособлены к работе в условиях повышенной минерализации в морях с высокой хлоридностью воды, а продукты аллеля Ldh-A'120 адаптированы для работы в условиях пресных вод.

Заключение

Представленные данные показывают, что в большинстве случаев аллельные продукты некоторых генетических локусов черноморско-каспийской тюльки отличаются друг от друга по функциональным особенностям, в частности по устойчивости к абиотическим факторам. По-видимому, эти различия оказываются тесно скоррелированы с условиями существования рыб, определяя географическую изменчивость частот аллелей в пределах ареала [15]. Исходя из фактического материала, можно предположить, что у тюльки изначально присутствовала широкая норма реакции к исследован-

ным абиотическим факторам, которая и сохранилась даже спустя десятки поколений. Сохранение всего генетического разнообразия в популяциях тюльки, на наш взгляд, связано с непосредственным действием отбора. Особи, имеющие различия в устойчивости и активности изоферментов в пределах допустимой адаптивной нормы, сохраняются в популяции, так как они будут увеличивать возможности приспособления вида к постоянно меняющимся условиям среды. Аллели, обуславливающие наличие белков с вариациями активности в зависимости от интенсивности того или иного фактора, дополняют друг друга, тем самым расширяя норму реакции и, в случае активно саморасселяющихся видов, позволяют осваивать новые местообитания.

На основании изложенного материала подтверждается высказанное ранее предположение [1, 2] что у эктотермных животных (к которым относятся все рыбы) одного варианта фермента, как правило, недостаточно для обеспечения его нормальной работы в широком диапазоне температур. Таким образом, тюлька, натурализовавшись в северных водоемах умеренной климатической зоны, в целом сохраняет черты адаптаций внутриклеточного метаболизма, присущего теплолюбивым видам. На наш взгляд, успешная экспансия тюльки, видимо, была обусловлена, в том числе, и наличием изоферментов, приспособленных «на все случаи жизни».

Работа выполнена в рамках проекта МК-1793.2011.4. Совета по грантам Президента РФ для государственной поддержки молодых российских ученых.

Литература

1. Хочачка П. Биохимическая адаптация: Пер. с англ. / П. Хочачка, Дж. Сомеро. М.: Мир, 1988. 568 с.
2. Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. 520 с.
3. Атлас пресноводных рыб России. / Под ред. Ю.С. Решетникова. Т.1. М.: Наука, 2002. 379 с.
4. Приходько Б.И. Экологические черты каспийских килек (род *Clupeonella*) // Вопросы ихтиологии. 1979. Т. 19. № 5. С. 801-812.
5. Голованова И.Л. Активность пищеварительных карбогидраз тюльки *Clupeonella cultriventris* из различных частей ареала / И.Л. Голованова, Д.П. Карабанов, Ю.В. Слынько // Вопросы рыболовства. 2007. Т. 8. № 1. С. 110-119.
6. Карабанов Д.П. Влияние степени минерализации водоемов на процесс генетико-биохимической адаптации костистых рыб // Вода: химия и экология. 2011. № 4. С. 50-53.
7. Шмидт-Ниельсон К. Физиология животных. Приспособление и среда. Т. 1. М.: Мир, 1982. 416 с.
8. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
9. Досон Р. Справочник биохимика. Пер. с англ. / Р. Досон, Д. Эллиот, У. Эллиот, К. Джонс. М.: Мир, 1991. 544 с.
10. Walker J.M. Nondenaturing polyacrylamide gel electrophoresis of proteins // The Protein Protocols Handbook / Ed.: J.M. Walker Totowa, NJ: Humana Press Inc., 2002. P. 57-60.
11. Глазко В.И. Генетика изоферментов сельскохозяйственных животных. Итоги науки и техн. ВИНТИ. Сер. Общ. генетика. 1988. 212 с.
12. Koehn R.K. Esterase enzyme function and genetical structure of populations of the freshwater fish, *Notopis strameneus* / R.K. Koehn, J.E. Peretz, R.B. Merritt // Amer. Natur. 1971. № 941. P. 51-68.
13. Smith M.W. Rapid evolution in a post-thermal environment / M.W. Smith, M.H. Smith, S.L. Scott, E.H. Liu, J.C. Jones // Copeia. 1983. № 1. P. 182-193.
14. Gilbert H.F. Basic concepts in biochemistry. McGraw-Hill Com., Inc. 2000. P. 1-331.
15. Карабанов Д.П. Генетико-биохимические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) при расширении ареала. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М, 2009. 24 с.



D.P. Karabanov

RESISTANCE TO ABIOTIC FACTORS OF SOME BONY FISH ISOENZYMES

Study focuses on the functional differences of stability of some isoenzymes of Ponto-Caspian kılka *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Clupeiformes, Clupeidae) from the Rybinsk

reservoir. It was found that that Ldh-A100 allozyme possesses higher stability towards abiotic factors. Regulation of other enzyme activity is maintained not only by differences between allozymes,

but also by changing enzyme activity of single loci.

Key words: *Clupeonella cultriventris*, isoenzymes, abiotic ecological factors, adaptation