

УДК 597.556.253.577.15

АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО И УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА У МОЛОДИ ТРЁХИГЛОЙ КОЛЮШКИ *GASTEROSTEUS ACULEATUS* (GASTEROSTEIDAE) ИЗ РАЗНЫХ БИОТОПОВ БЕЛОГО МОРЯ

© 2022 г. М. В. Чурова¹ *, Н. С. Шульгина¹, М. Ю. Крупнова¹, М. А. Родин¹, Н. Н. Немова¹

¹Институт биологии Карельского научного центра РАН – ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия

*E-mail: тчурова@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.09.2021 г.

После доработки 31.01.2022 г.

Принята к публикации 10.02.2022 г.

Исследована активность ключевых ферментов энергетического и углеводного обмена (цитохром с оксидазы, лактатдегидрогеназы, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, альдолазы) у молоди трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* из разных биотопов Белого моря (губа Сельдяная, пролив Сухая Салма и лагуна Колюшковая). Установлено, что особи колюшки из разных биотопов различаются главным образом по уровню анаэробного обмена и степени использования углеводов в процессах гликолиза и биосинтеза в органах. Полученные результаты указывают на адаптивные механизмы перестройки метаболических путей энергетического обмена в зависимости от условий обитания в разных биотопах (температура, кормовая база).

Ключевые слова: трёхиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, молодь, ферменты энергетического обмена, биотопы Кандалакшского залива Белого моря.

DOI: 10.31857/S0042875222040063

Одним из важнейших доминирующих видов промежуточного уровня трофической цепи Белого моря является колюшка трёхиглая *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758, которая способна успешно адаптироваться к новым условиям при смене мест обитания в ходе нерестовых миграций из открытого моря в прибрежные биотопы, различающиеся гидрологическими и трофоэкологическими условиями (Hendry et al., 2013; Доргам и др., 2018). Наиболее привлекательными для нереста колюшки являются мелководные биотопы с густыми зарослями растительности и хорошо закрытые от волнового воздействия (Доргам и др., 2018). К таким биотопам в Кандалакшском заливе Белого моря относятся губа Сельдяная и лагуна Колюшковая, производители занимают их в первую очередь, а численность молоди в этих местах сравнительно высокая – 20–40 экз/м² (Rybikina et al., 2017). Однако типичными и многочисленными в районе исследования (Кандалакшский залив) являются более открытые и менее прогреваемые биотопы с разреженной растительностью, такие как пролив Сухая Салма (Доргам и др., 2018).

Известно, что условия обитания, в которых происходит развитие икры и мальков, влияют на уровень обменных процессов в организме, определяющих процессы роста и развития рыб, что в дальнейшем приводит к формированию физиолого-биохимиче-

ской и размерной разнокачественности в популяции (Дгебуадзе, 2001; Озернюк, 2011). Одним из важнейших биохимических факторов, определяющих функциональную активность клеток в процессе роста и развития рыб и в адаптациях метаболизма, является уровень энергетического обмена (Озернюк, 1985). На основании изменений активности ключевых ферментов энергетического и углеводного обмена можно сделать вывод о некоторых метаболических особенностях организма рыб, способствующих их росту и формированию адаптационного потенциала жизнедеятельности в конкретных условиях водной среды (Чурова и др., 2011; Мещерякова и др., 2013). Ранее мы установили некоторые вариации в активности ферментов энергетического обмена в органах взрослых особей колюшки, приходящей на нерест в разные биотопы Белого моря. Эти вариации, вероятнее всего, были связаны с различиями в кормовой базе и солёностном режиме (Чурова и др., 2018). Есть данные, указывающие на различия по показателям липидного и белкового обмена у мальков колюшки из разных биотопов Белого моря (Мурзина и др., 2017; Lajus et al., 2020). Исследование показателей энергетического обмена у колюшки на ранних стадиях развития дополнит имеющиеся данные по биохимическому статусу молоди и роли метаболических превращений в формировании физиолого-биохимиче-

Таблица 1. Характеристика районов отлова трёхиглых колюшек *Gasterosteus aculeatus* (по: Rybkina et al., 2016; Доргам и др., 2018; Lajus et al., 2020)

Параметр	Губа Сельдяная	Лагуна Колюшковая	Пролив Сухая Салма
Координаты	66°33'81" с.ш. 33°62'25" в.д.	66°31'33" с.ш. 33°64'60" в.д.	66°31'17" с.ш. 33°64'74" в.д.
Температура воды, °С:			
31.07.2017 г.	13	15	13
18.08.2017 г.	14	15	14
Общая характеристика	Треугольная губа с широким входом и мелководной вершиной. Максимальная глубина около 3 м	Площадь поверхности – 0.064 км ² . Соединена с морем только в полную воду. Максимальная глубина до 4 м, средняя глубина 1.5 м	Типичный для района исследований прибрежный биотоп с уклоном дна 6–8 см/м
Солёностный режим	Распреснение практически отсутствует	Слабое распреснение за счёт изоляции и атмосферных осадков	Среднее распреснение (влияние стока р. Кереть)
Водная растительность	Фукоиды на литорали, очень густая zostера <i>Zostera marina</i> на большей части акватории. Биомасса zostеры до 1 кг/м ² сухого вещества и проективное покрытие до 100%	Нитчатые водоросли и в районе пролива – zostера (биомасса до 100 г/м ² сухого вещества и проективное покрытие 0–30%)	Фукоиды на литорали, глубже – разреженная zostера (1–3 побега на м ² и биомасса до 3 г/м ² сухого вещества)
Зоопланктон	Сообщество с характерными для поверхности Белого моря формами	Сильно обеднённый видовой состав с преобладанием <i>Acartia longiremis</i>	Сообщество с характерными для поверхности Белого моря формами
Объекты питания молоди колюшки	Доминирование копепод <i>Temora longicornis</i> и <i>Microsetella norvegica</i> , инфузория <i>Helicostomella subulata</i> . Oligochaeta и Orthocladinae	Преимущественное доминирование копеподы <i>Acartia longiremis</i> . Oligochaeta и Orthocladinae	Нет данных

мической разнокачественности, стратегии широкого расселения и в выживании этих видов в неоднородной среде Белого моря.

Цель работы – изучить активность ферментов энергетического и углеводного обмена (цитохром с оксидазы, лактатдегидрогеназы, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы и альдолазы) в органах молоди трёхиглой колюшки из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в Кандалакшском заливе Белого моря в трёх районах нереста трёхиглой колюшки: губе Сельдяная, лагуне Колюшковая, проливе Сухая Салма (табл. 1). Молодь колюшки отлавливали на нерестилищах 31.07 и 18.08.2017 г. закидным неводом длиной 7.5 м и высотой 1.5 м в пределах 30 м от береговой линии. Образцы замораживали в жидком азоте и в нём хранили до начала анализа. Общая длина (*TL*) и масса исследованных особей представлены в табл. 2.

Активность ферментов энергетического и углеводного обмена, учитывая маленькие размеры особей, определяли во всем организме молоди (без хвостового плавника). Активность цитохром с оксидазы (ЦО, КФ 1.9.3.1) определяли по методу Смита (Smith, 1955), измеряя увеличение количества окисленного цитохрома с. Общую активность лактатдегидрогеназы (ЛДГ, 1.1.1.27) и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Г6ФДГ, 1.1.1.49) определяли, измеряя количества восстановленных никотинамидадениндинуклеотида и никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФН) по общепринятым методикам (Кочетов, 1980). Активность альдолазы (КФ 4.1.2.13) определяли по методике Бека в модификации Ананьева и Обухой (Колб, Камышников, 1976). Активность ферментов выражали в мкмоль/мин/г белка. Концентрацию белка определяли методом Брэдфорда (Bradford, 1976). Исследования выполнены на оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра КарНЦ РАН.

Таблица 2. Длина (*TL*) и масса молоди трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* из разных биотопов Белого моря (в каждой выборке 10 экз.)

Лагуна Колюшковая		Губа Сельдяная		Пролив Сухая Салма	
<i>TL</i> , см	Масса, г	<i>TL</i> , см	Масса, г	<i>TL</i> , см	Масса, г
31.07.2017 г.					
$\frac{1.520-1.880}{1.619 \pm 0.069^{**}}$	$\frac{0.046-0.091}{0.061 \pm 0.005^*}$	$\frac{1.290-1.360}{1.333 \pm 0.015}$	$\frac{0.018-0.031}{0.023 \pm 0.005}$	$\frac{1.680-1.960}{1.818 \pm 0.032^*}$	$\frac{0.047-0.107}{0.072 \pm 0.007^*}$
18.08.2017 г.					
$\frac{1.810-2.120}{2.003 \pm 0.033}$	$\frac{0.067-0.125}{0.098 \pm 0.006}$	$\frac{1.790-2.220}{2.015 \pm 0.052}$	$\frac{0.052-0.114}{0.087 \pm 0.007}$		

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение и его ошибка; различия достоверны при $p < 0.05$: * по сравнению с особями из губы Сельдяная в день отбора проб, ** по сравнению с особями из прол. Сухая Салма в день отбора проб.

Статистический анализ результатов проводили с применением критерия Краскела–Уоллиса и последующим сравнением выборок с использованием критерия Манна–Уитни. Различия считали достоверными при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ активности ферментов энергетического и углеводного обмена позволяет оценить важнейшие процессы образования энергии – аэробного синтеза аденозинтрифосфата (АТФ) (ЦО) (Goolish, Adelman, 1987), анаэробного гликолиза (ЛДГ) (Gauthier et al., 2008), а также участие углеводов в процессах образования энергии и синтезе различных промежуточных соединений (альдолаза, Г6ФДГ) (Tian et al., 1998; Johansen, Overturf, 2006). Особи из всех трёх местообитаний, пойманные в июле, по уровню активности ЦО и альдолазы между собой не различались (рисунок, а, б), что указывает на отсутствие между ними различий по уровню аэробного обмена и степени использования углеводов в этот период. При этом обнаружена достоверно более высокая активность ЛДГ у особей из прол. Сухая Салма по сравнению с молодью из лаг. Колюшковая (рисунок, в). Активность ЛДГ является индикатором анаэробного обмена (гликолиза) в мышцах, глюконеогенеза в печени, показателем баланса между аэробным и анаэробным метаболизмом (Somero, Childress, 1980). Учитывая наличие положительной корреляции активности данного фермента с размерами особей (табл. 3), полученный результат можно объяснить участием этого фермента в анаэробном гликолизе, который является главным процессом энергообеспечения белых мышц при интенсивных сокращениях (рыбковых движениях) (Goolish, 1991; Davies, Moyes, 2007; Чурова и др., 2011). Можно также предположить, что более высокая активность ЛДГ у особей из пролива по сравнению с молодью из лагуны связана прежде всего с

размерами рыб: особи из пролива крупнее по длине и массе (табл. 2) и, как следствие, энергозатраты в виде АТФ на интенсивную плавательную активность у них выше. Нельзя исключать и связь высокой активности ЛДГ с подвижностью особей, которая может быть различной в зависимости от условий обитания в биотопах (растительность, наличие хищников) (Демчук и др., 2018; Доргам и др., 2018). Ранее было показано, что уровень активности ЛДГ отражает степень физической активности рыб и особенности их плавания (Drazen, Seibel, 2007). Прол. Сухая Салма характеризуется разреженными зарослями зоостеры *Zostera marina* и фукоидов, в то время как лаг. Колюшковая и губа Сельдяная отличаются густой растительностью (заросли нитчатки и зоостеры в лагуне и заросли зоостеры в губе), предоставляющей благоприятные кормовые условия и укрытия для молоди (Доргам и др., 2018). Кроме того, в лаг. Колюшковая практически отсутствуют хищники (Демчук и др., 2018). Учитывая эти характеристики биотопов, можно предположить, что особи из прол. Сухая Салма по сравнению с особями из лагуны более подвижны в процессе избегания хищников и конкуренции за укрытия.

Молодь колюшки из губы Сельдяная отличалась от особей других биотопов более высокой активностью Г6ФДГ в тканях (рисунок, г). Г6ФДГ является ключевым ферментом пентозо-фосфатного пути, в котором происходит образование пентоз и генерируется восстановитель в форме НАДФН, использующийся в реакциях биосинтеза жирных кислот, стероидных гормонов, холестерина, сфинголипидов (Tian et al., 1998). Поскольку уровень аэробного и анаэробного обмена у особей между биотопами не различался, высокая активность Г6ФДГ может указывать на повышение степени использования углеводов в процессах биосинтеза у молоди из губы Сельдяная. Эти данные, а также сравнительно маленькие размеры особей ($TL 1.333 \pm 0.015$ см) из данного биото-

Таблица 3. Коэффициент корреляции значений активности лактатдегидрогеназы с массой и длиной молоди трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*

Место сбора проб	Параметр	31.07.2017 г.	18.08.2017 г.
Лагуна Колюшковая	Масса	0.47*	0.62*
	Длина	0.11	0.51*
Губа Сельдяная	Масса	0.59*	0.65*
	Длина	0.57*	0.65*
Пролив Сухая Салма	Масса	0.62*	
	Длина	0.65*	

Примечание. * Значения коэффициента корреляции достоверны ($p < 0.05$).

па (табл. 2) позволяют предположить, что обнаруженные различия могут быть связаны с особенностями питания особей на данной стадии развития в исследуемых биотопах. Так, было показано (Demchuk et al., 2015), что у мальков колюшки при достижении размеров тела 15 мм происходит переключение с одних объектов питания на другие. Качественный состав пищи также может влиять на различия в процессах биосинтеза, в частности липогенеза (Мурзина и др., 2017).

Различия по размерам молоди колюшки между биотопами в июле (табл. 2) связаны, скорее всего, со сроками нереста производителей и вылупления молоди: более высокая температура в лагуне могла привести к раннему нересту и к более быстро-

му развитию молоди (Lajus et al., 2020). В августе выборки из лагуны и губы Сельдяная практически однородны, это может быть следствием того, что более крупные особи, достигшие порогового миграционного размера 20–24 мм, покинули прибрежные районы (Lajus et al., 2020). Этим, скорее всего, объясняется и малое количество колюшки в прол. Сухая Салма в августе (Lajus et al., 2020).

Различия в уровне энергетического обмена у особей, развивающихся в биотопах лаг. Колюшковая и губа Сельдяная, в августе были очевидны: уровни активностей ферментов ЦО, ЛДГ и альдолазы были достоверно выше у молоди из лаг. Колюшковая (рисунок, а, б, г). Результаты свидетельствуют о сравнительно высоком уровне энергетиче-

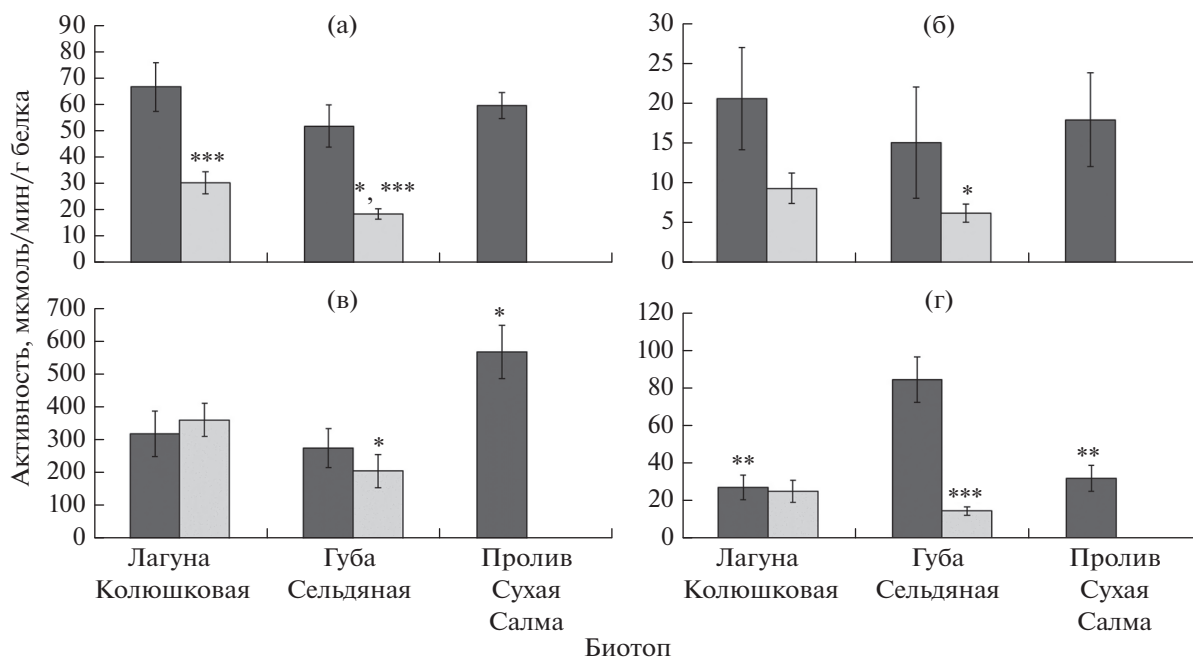


Рис. 1. Относительная активность ферментов мальков колюшки *Gasterosteus aculeatus* из разных биотопов Белого моря: а – цитохром с оксидаза, б – лактатдегидрогеназа, в – глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа, г – альдолаза; (■) – 31.07.2017 г., (□) – 18.08.2017 г., (I) – стандартная ошибка. Различия достоверны при $p < 0.05$: * между особями из разных биотопов в сравнении с особями из лагуны Колюшковая, ** между особями из разных биотопов в сравнении с особями из губы Сельдяная, *** по сравнению с особями, пойманными 31.07.2017 г.

ского обмена у молоди в условиях повышенных температур в лагуне (табл. 1). Можно полагать, что у мальков колюшки из лагуны преобладает использование углеводов в энергетическом обмене, что в свою очередь может быть связано с различиями количественного и качественного состава кормовой базы. Лагуна отличается от других биотопов более бедным видовым составом пищевых объектов с преобладанием *Acartia longiremis*, а в губе Сельдяная питание более разнообразное, при этом основными объектами являются *Temora longicornis* и *Microsetella norvegica* (Rybikina et al., 2016; Доргам и др., 2018). Различия в кормовой базе и температурных условиях способствуют вариациям липидного состава тканей рыб из разных биотопов (Мурзина и др., 2017). Так, у молоди из губы Сельдяная обнаружено более высокое содержание запасных липидов (триацилглицеролов) и соответственно показателей отношений запасных липидов к структурным, что обеспечивает создание энергетических резервов в форме триацилглицеролов. Таким образом, согласно вышеуказанным данным и нашим результатам особи из разных местообитаний могут различаться по соотношению энергетических субстратов, используемых в аэробном и анаэробном обмене.

Ранее полученные результаты исследования активности ферментов у взрослых особей колюшки в нерестовый период указывают на различия активности альдолазы, которая ниже у особей из лагуны по сравнению с другими биотопами, что свидетельствует о снижении степени использования углеводов в энергетическом обмене (Чурова и др., 2018). Характер изменчивости активности альдолазы как у молоди, так и у взрослых особей из лагуны по сравнению с другими биотопами, вероятно, связан с особенностями кормовой базы на разных стадиях развития.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Условия обитания на нерестилищах, различающихся солёностью, температурой, кормовой базой и другими факторами, определяют различия в сроках вылупления молоди, темпах эмбрионального и личиночного развития рыб, что может быть одной из причин формирования неоднородной по размерам и физиолого-биохимическим характеристикам популяции колюшки. Об этом свидетельствуют обнаруженные у молоди колюшки из разных биотопов Белого моря, отобранной в разные летние месяцы, различия в активности ферментов энергетического и углеводного обмена. Эти различия позволяют оценить процессы образования энергии с участием аэробного синтеза АТФ, анаэробного гликолиза и уровень использования углеводов на путях образования энергии, а также при синтезе различных промежуточных соединений. Результаты, полученные для мальков в июле, указывают на адаптивные механизмы энергетиче-

ского обмена к условиям обитания у разных по размерам особей. В августе при сравнении одинаковых по размерным характеристикам особей различия в уровне аэробного и анаэробного обмена, интенсивности использования углеводов были обусловлены, по-видимому, главным образом температурой и составом кормовой базы. Результаты проведённых исследований наряду с данными по липидному статусу молоди колюшки из разных биотопов (Мурзина и др., 2017) позволяют сделать заключение о том, что условия, складывающиеся в разных биотопах (нерестилищах) Белого моря, обуславливают различия в энергетическом обмене трёхиглых колюшек, что в конечном счёте направлено на их адаптацию к существенным затратам энергии на обеспечение процессов миграции, смены кормовой базы, созревания половых продуктов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам ЗИН РАН Т.С. Ивановой и М.В. Иванову и сотруднику СПбГУ Д.Л. Лайусу за организацию полевых работ и помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Научные исследования выполнены в рамках государственного задания КарНЦ РАН № FMEN-2022-0006.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 276 с.
- Демчук А.С., Иванов М.В., Иванова Т.С. и др. 2018. Питание беломорской трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) на нерестилищах // Тр. КарНЦ РАН. № 4. С. 42–58. <https://doi.org/10.17076/them818>
- Доргам А.С., Головин П.В., Иванова Т.С. и др. 2018. Гетерогенность морфологических признаков трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* на разных этапах нереста // Там же. № 4. С. 59–73. <https://doi.org/10.17076/them819>
- Колб В.Г., Камышников В.С. 1976. Клиническая биохимия. Минск: Беларусь, 311 с.
- Кочетов Г.А. 1980. Практическое руководство по энзимологии. М.: Высш. шк., 272 с.
- Мещеракова О.В., Чурова М.В., Немова Н.Н. 2013. Межвидовые, возрастные и половые различия в активности цитохром с оксидазы белых мышц рыб из водоемов Северо-Запада России // Тр. КарНЦ РАН. № 3. С. 136–143.
- Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н. и др. 2017. Вариации некоторых показателей липидного метаболизма у молоди колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) из разных биотопов Кандалакского залива Белого моря // Уч. зап. ПетрГУ. № 8 (169). С. 21–27.

- Озернюк Н.Д. 1985. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. М.: Наука, 175 с.
- Озернюк Н.Д. 2011. Адаптационные особенности энергетического метаболизма в онтогенезе рыб // Онтогенез. Т. 42. № 3. С. 235–240.
- Чурова М.В., Мецеракова О.В., Немова Н.Н. 2011. Взаимосвязь активности ферментов энергетического обмена с темпами роста и размерами рыб // Уч. зап. ПетрГУ. № 4 (117). С. 31–37.
- Чурова М.В., Шульгина Н.С., Немова Н.Н. 2018. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена в органах колюшки из разных биотопов Белого моря в период нереста // Докл. РАН. Т. 482. № 1. С. 111–113 <https://doi.org/10.31857/S086956520003148-5>
- Bradford M.M. 1976. Rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. V. 72. № 1–2. P. 248–254. <https://doi.org/10.1006/abio.1976.9999>
- Davies R., Moyes C.D. 2007. Allometric scaling in centrarchid fish: origins of intra- and inter-specific variation in oxidative and glycolytic enzyme levels in muscle // J. Exp. Biol. V. 210. № 21. P. 3798–3804. <https://doi.org/10.1242/jeb.003897>
- Demchuk A., Ivanov M., Ivanova T. et al. 2015. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 95. № 8. P. 1635–1643. <https://doi.org/10.1017/S0025315415000569>
- Drazen J.C., Seibel B.A. 2007. Depth-related trends in metabolism of benthic and benthopelagic deep-sea fishes // Limnol. Oceanogr. V. 52. № 5. P. 2306–2316. <https://doi.org/10.2307/4502378>
- Gauthier C., Campbell P., Couture P. 2008. Physiological correlates of growth and condition in the yellow perch (*Perca flavescens*) // Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol. V. 151. № 4. P. 526–532. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2008.07.010>
- Goolish E.M., Adelman I.R. 1987. Tissue specific cytochrome c oxidase activity in largemouth bass: the metabolic cost of feeding and growth // Physiol. Zool. V. 60. № 4. P. 454–464. <https://doi.org/10.1086/physzool.60.4.30157907>
- Goolish E.M. 1991. Aerobic and anaerobic scaling in fish // Biol. Rev. V. 66. № 1. P. 33–56. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1991.tb01134.x>
- Hendry A.P., Peichel C.L., Matthews B. et al. 2013. Stickleback research: the now and the next // Evol. Ecol. Res. V. 15. P. 111–141.
- Johansen K.A., Overturf K. 2006. Alterations in expression of genes associated with muscle metabolism and growth during nutritional restriction and refeeding in rainbow trout // Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol. V. 144. P. 119–127. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2006.02.001>
- Lajus D., Lysenko L., Kantserova N. et al. 2020. Spatial heterogeneity and temporal dynamics of protein-degrading activity and life-history traits in threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* // Int. Aquat. Res. V. 12. № 3. P. 161–170. <https://doi.org/10.22034/iar.2020.1894323.1019>
- Rybkina E.V., Demchuk A.S., Lajus D.L. et al. 2016. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Evol. Ecol. Res. V. 17. № 3. P. 335–354.
- Rybkina E.V., Ivanova T.S., Ivanov M.V. et al. 2017. Habitat preference of three-spined stickleback juveniles in experimental conditions and in wild eelgrass // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 97. № 7. P. 1437–1445. <https://doi.org/10.1017/S0025315416000825>
- Smith L. 1955. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase // Methods in Biochem. Analysis. V. 2. N.Y.; London: Intersci. Publ. P. 427–434. <https://doi.org/10.1002/9780470110188.ch13>
- Somero G.N., Childress J.J. 1980. A violation of the metabolism-size scaling paradigm: activities of glycolytic enzymes in muscle increase in larger size fish // Physiol. Zool. V. 53. № 3. P. 322–337. <https://doi.org/10.1086/physzool.53.3.30155794>
- Tian W.N., Braunstein L.D., Pang J. et al. 1998. Importance of glucose-6-phosphate dehydrogenase activity for cell growth // J. Biol. Chem. V. 273. № 17. P. 10609–10617. <https://doi.org/10.1074/jbc.273.17.10609>