

УДК 574.24:591.69:597.556:577.15

ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫХ ОТНОШЕНИЙ В ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ ВОДОЕМАХ (НА ПРИМЕРЕ ЦЕСТОДЫ *Triaenophorus nodulosus* И ЕЕ ХОЗЯИНА ЩУКИ ОБЫКНОВЕННОЙ *Esox lucius*)

© 2015 г. Р. У. Высоцкая, М. Ю. Крупнова, Е. П. Иешко,
Л. В. Аникиева, Д. И. Лебедева

Институт биологии Карельского научного центра РАН,
185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
E-mail: rimma@bio.krc.karelia.ru
Поступила в редакцию 20.10.2014 г.

Изучена активность лизосомальных ферментов цестоды *Triaenophorus nodulosus* и ее хозяина – щуки в водоемах с разной степенью техногенной трансформации (Северная Карелия). Отмечено, что под влиянием отходов железорудного производства у хозяина повышается активность кислой фосфатазы, нуклеаз, β-галактозидазы и снижается активность β-глюкозидазы, катепсина D. Показано, что у цестоды, как правило, изменение активности одноименных ферментов имеет противоположную направленность. Установлено, что при снижении техногенной нагрузки для большинства изученных показателей гельминта намечается тенденция приближения к соответствующим значениям в чистом озере. Предположено, что в процессах биохимической адаптации паразита и хозяина к минеральному загрязнению среды ведущую роль играет хозяин.

DOI: 10.7868/S0002332915030145

Паразиты – естественные компоненты всех природных сообществ, играющие важную роль в процессах регуляции состава сообществ и поддержания их устойчивого функционирования (Беэр, 2004). Взаимоотношения паразитов с окружающей средой значительно сложнее, чем у свободноживущих организмов. Это обусловлено тем, что существование паразитов связано с обитанием в двух средах: организме хозяина (среда первого порядка) и внешней среде (среда второго порядка). Накопленные к настоящему времени данные свидетельствуют о высокой сбалансированности отношений в паразито-хозяинных системах. Взаимная адаптация направлена на установление динамического равновесия между составляющими компонентами. Паразитические организмы морфофункционально и биохимически хорошо приспособлены к своему хозяину (Шишова-Касаточкина, Леутская, 1979; Сидоров и др., 1989). Ответная реакция хозяина на присутствие в нем паразита также разнообразна и проявляется на разных уровнях, включая иммунологические реакции и физиолого-биохимические сдвиги в метаболизме (Давыдов, Микряков, 1988; Извекова, 2001; Sajid, McKegow, 2002; Высоцкая и др., 2003; Dzik, 2006).

Эколого-биохимические исследования представляют особую ценность при изучении воздействия человека на природные водоемы. Они поз-

воляют установить изменения в обмене веществ организма, наступающие до проявления физиологических, морфологических и других отклонений от нормы, выявить границы адаптивных способностей, определить степень устойчивости и чувствительности видов (Сидоров, Немова, 2000). Результаты исследований свидетельствуют о значительных изменениях многих биохимических показателей рыб в трансформированных водоемах (Немова, Высоцкая, 2004; Биота..., 2012). Изменения в среде обитания хозяина существенно сказываются на биохимическом статусе гельминта (Сидоров и др., 1989; Высоцкая и др., 2010). Важную роль в приспособительных и защитных реакциях обитателей водоемов играют ферменты лизосом (Высоцкая, Немова, 2008). Многие аспекты сложных метаболических взаимодействий в паразитарных системах, которые рассматриваются как надорганизменные конструкции, изучены недостаточно. В частности, не исследованы биохимические механизмы адаптивных реакций организмов, обеспечивающие поддержание общего гомеостаза в условиях усиливающегося антропогенного воздействия.

Цестода *Triaenophorus nodulosus* – широко распространенный паразит рыб Голарктики. Биология вида, жизненный цикл, специфичность на разных фазах развития хорошо изучены. Жизненный цикл гельминта характеризуется сменой не-

Гидрохимическая характеристика исследованных водоемов (Состояние..., 2007; Лозовик, Куликова, 2012)

Показатель	Оз. Каменное	Оз. Окунеевое	Оз. Костомукшское (хвостохранилище)
pH	5.8–6.9	7.38 (7.16–8.03)	8 (8–8.4)
Щелочность, мг HCO ₃ /л	1–9.7	157.6 (66.9–193)	147.3 (122–174.7)
Минерализация, мг/л	10–11	450–500	757
P _{общ.} , мкг/л	5–7	10.66 (7–14.9)	12.53 (6–29)
N _{орг.} , мг N/л	0.56	1.81	3.1 (0.11–6.32)
NH ₄ ⁺ , мг N/л	0.1	0.08	0.04
NO ₃ ⁻ , мг N/л	0.006–0.022	4.56	9.25 (6.25–11.2)
Fe, мг/л	0.08	0.4	0.19 (0.07–0.52)
Mn, мг/л	0.01	0.27	0.05 (0.03–0.19)
Ni, мкг/л	<1	19.2	5–20
Li, мкг/л	0.2–0.4	38.9	98
K ⁺ , мг/л	1.1–2	112 (36.2–150)	147 (113.4–233.6)
SO ₄ ²⁻ , мг/л	1.4–2.2	183.8 (112.5–290.5)	172.4 (110.5–269.3)
Ca ²⁺ , мг/л	1.5–2	46 (34.4–71.6)	30.9

скольких хозяев. Первые промежуточные хозяева личиночных стадий паразита – веслоногие рачки отряда Сороперода, вторые – разные виды рыб. Основным вторым промежуточным хозяином, как правило, является окунь *Perca fluviatilis* L. Окончательный хозяин *T. nodulosus* – щука обыкновенная *Esox lucius* L., в кишечнике которой паразит достигает половой зрелости (Куперман, 1973).

Цель работы – сравнительное изучение активности лизосомальных ферментов цестоды *T. nodulosus* и ее окончательного хозяина (щуки) в водоемах с разной степенью антропогенной трансформации.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на трех водоемах Северной Карелии, два из которых подвергаются загрязнению техногенными водами горно-перерабатывающего предприятия, а третий – чистое озеро, сохраняющее природное качество воды. Гидрохимическая характеристика озер приведена в таблице. Оз. Костомукшское – верхний водоем системы р. Кенти (частный водосбор р. Кеми) – преобразовано в технологический водоем (хвостохранилище) и используется для хранения отходов (хвостов) и оборотных вод Костомукшского горно-обогажительного комбината (ГОК). Общая минерализация воды к настоящему времени составляет 757 мг/л. По ионному составу вода хвостохранилища относится к сульфатному классу группы калия. Фито- и зоопланктон водоема за время работы комбината были обеднены в каче-

ственном и количественном отношении. Рыбное население хвостохранилища представлено пятью видами, наиболее многочисленными из которых плотва и щука.

Оз. Окунеевое – первое после хвостохранилища в озерно-речной системе Кенти–Кенто. В этом водоеме происходит разбавление техногенных вод хвостохранилища, в результате чего заметно меняются их гидрохимические показатели (таблица). В озере обитают четыре вида рыб (плотва, щука, уклеика и окунь), массовые из которых плотва, окунь, щука.

В качестве контроля выбрано оз. Каменное, которое входит в состав Костомукшского заповедника. Это олиготрофный водоем с очень чистой водой и разнообразными флорой и фауной (Первозванский, 1986). По ионному составу вода озера относится к гидрокарбонатно-кальциевому типу. Рыбное население в оз. Каменном представлено 15 видами, наиболее многочисленными из которых окунь, сиг, ряпушка и щука. Всего было исследовано 50 экземпляров щук из озер Костомукшского (21), Окунеевого (15) и Каменного (14).

Определяли встречаемость и интенсивность заражения щуки *T. nodulosus*. Анализ параметров распределения численности цестоды проводили с использованием программы Quantitative Parasitology (Rozsa *et al.*, 2000). Биохимический статус щуки и цестоды оценивали по активности лизосомальных ферментов (кислой фосфатазы, ДНКазы, РНКазы, β-глюкозидазы, β-галактозидазы, катепсина В, катепсина D). У щуки исследовали

печень, почки, жабры, мышцы и гонады. Для сравнения биохимических показателей хозяина и паразита использовали печень, поскольку именно этот орган принимает активное участие в адаптивных перестройках метаболизма в условиях загрязнения среды обитания. Цестод брали для анализа целиком. Гомогенаты готовили на 0.25 М растворе сахарозы с добавлением ЭДТА и 0.1%-ного неионного детергента тритона X-100, который разрушает мембраны внутриклеточных органелл и способствует выходу из них ферментов. Пробы осветляли центрифугированием при 10000 g на центрифуге с охлаждением, после чего в надосадочной жидкости определяли указанные выше биохимические показатели.

При определении активности кислой фосфатазы (КФ 3.1.3.2) использовали специфичный для лизосомальной формы фермента субстрат, β -глицерофосфат натрия (Баррет, Хит, 1980). Активность фермента выражали в микрограммах неорганического фосфора, образующегося в результате гидролиза, количество которого рассчитывали после реакции с хромогенным реактивом (Kahovcova, Odavic, 1969).

Активность кислых нуклеаз — ДНКазы (КФ 3.1.4.6) и РНКазы (КФ 3.1.4.23) — определяли методами Покровского и Арчакова (1968) и Левицкого с соавт. (1973) соответственно. Субстратами служили 0.1%-ные растворы дезоксирибонуклеиновой кислоты (рН 5) и рибонуклеиновой кислоты (рН 5.2) в ацетатном буфере. Количество низкомолекулярных фрагментов нуклеиновых кислот, образующихся при их гидролизе нуклеазами, определяли спектрофотометрически при 260 нм. Активность ферментов выражали в условных единицах ΔD_{260} .

Определение активности кислой β -глюкозидазы (КФ 3.2.1.21) основано на фотометрическом определении количества освободившегося в результате реакции *para*-нитрофенола (Покровский и др., 1971). Субстратом служил раствор *para*-нитрофенил- β ,D-глюкопиранозида в цитратном буфере (рН 5). Для полноты оценки активности этого мембраносвязанного фермента в реакционную смесь вносили тритон X-100.

Активность кислой β -галактозидазы (КФ 3.2.1.23) определяли методом, предложенным Барретом и Хитом (1980). В качестве субстрата использовали *para*-нитрофенил- β ,D-галактопиранозид в цитратном буфере (рН 4). Активность обеих гликозидаз выражали в микромолях *para*-нитрофенола, освободившегося в условиях реакции за единицу времени. Расчет проводили на 1 сырой массы ткани в 1 мин и на 1 мг белка.

Активность кислых протеаз определяли модифицированными спектрофотометрическими методами: катепсина В (КФ 3.4.22.1) — по расщеплению 0.065 М раствора этилового эфира Na-бензо-

ил-L-аргинина в 0.1 М ацетатном буфере (рН 5), катепсина D (КФ 3.4.23.5) — по гидролизу 1%-ного бычьего гемоглобина в 0.1 М ацетатном буфере при рН 3.6 (Алексеев, 1968). Активность протеаз выражали в условных единицах изменения оптической плотности (D) на 1 мг белка: катепсина В — при 525 нм, катепсина D — при 280 нм. Содержание белка в пробах определяли методами Брэдфорда (Bradford, 1976) и Лоури (Биохимические ..., 1969).

Полученные результаты обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики, оценивая достоверность отличий по критерию U Вилкоксона—Манна—Уитни (Гублер, Генкин, 1969). Различия считали достоверными при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что интенсивность заражения щуки цестодами *T. nodulosus* в водоемах р. Каменной была невысокой. Значения параметров распределения свидетельствовали о высокой агрегированности гельминтов и преобладании в популяциях рыб в чистых водоемах особей со слабым и единичным заражением цестодами (Иешко и др., 2012). Иной была картина в водоемах, загрязняемых отходами железорудного производства. В хвостохранилище, вода которого характеризуется высокой минерализацией, щелочной реакцией среды и наличием мелкодисперсной взвеси размолотой руды, отсутствует окунь — один из промежуточных хозяев цестоды. Его роль в этих условиях играют молодь щуки и налим. Экстенсивность и интенсивность заражения щуки *T. nodulosus* в хвостохранилище были значительно выше, чем в чистых водоемах региона. В популяции рыб из хвостохранилища отмечено снижение агрегированности гельминтов и увеличение доли щук, зараженных большим числом цестод. Все это может свидетельствовать об ослаблении защитных реакций рыб и нарушении механизмов регуляции численности паразита со стороны хозяина. Статистические показатели численности *T. nodulosus* в щуке из хвостохранилища и оз. Окуневого были согласованы с негативно-биномиальным распределением (НБР), однако имели разный характер. Щука из хвостохранилища демонстрировала более высокую восприимчивость к заражению цестодой, чем щука из оз. Окуневого (рис. 1). Численность и параметры распределения *T. nodulosus* в щуке оз. Окуневого были близки к показателям в природных водоемах (Иешко др., 2012).

Результаты биохимических исследований, проведенных в оз. Каменном, показали, что активность лизосомальных гидролаз в тканях цестоды *T. nodulosus* была вполне сопоставима с таковой в тканях хозяина. Об этом можно судить по активности фермента-маркера лизосом — кислой фосфатазы (рис. 2). При этом содержание раство-

римого белка у сочленов паразитарной системы различалось несущественно: в тканях цестоды этот показатель составлял 74.5 ± 3.7 , а в печени щуки — 62.7 ± 4.4 мг/г сырой массы.

Активность большинства других кислых гидролаз в тканях цестод была значительно ниже таковой у щуки (рис. 3). На этом фоне исключением была активность протеазы — катепсина В, которая у паразита более чем в 3 раза превышала соответствующие значения у хозяина. При этом активность другой лизосомальной протеазы — катепсина D — у паразита была намного ниже, чем у щуки.

Протеолитическая система лизосом играет главную роль в белковом обмене. Вклад лизосомального протеолиза в общий катаболизм белков составляет $>70\%$ (Немова, Бондарева, 2005). Дегградация белков в лизосомах осуществляется кислыми гидролазами — катепсинами В, D, H, L, E и другими, различающимися по механизму действия (Turk *et al.*, 2001). Ферментная система лизосом наряду с неспецифическим расщеплением белков до аминокислот и дипептидов выполняет и ряд специфических функций по обновлению и ремоделированию белков, регуляции важнейших биологических процессов, активации предшественников биологически активных белков и пептидов, в том числе полипептидных гормонов (Немова, Бондарева, 2005).

Катепсин В — важная цистеиновая протеаза лизосом, участвующая в деградации многих внутри- и внеклеточных белков (Turk *et al.*, 2001; Vrix *et al.*, 2008; Arampatzidou *et al.*, 2011). Показано участие катепсина В в процессах апоптоза и иммунорегуляции (Buhling *et al.*, 2004; Im *et al.*, 2005; Turk, Turk, 2009). Катепсины, как и другие лизосомальные гидролазы, секретируются в ответ на воздействие внешних раздражителей и патогенных факторов (Holt *et al.*, 2006; Arockiaraj *et al.*, 2014). Цистеиновые протеазы, в частности катепсин В, — активные участники физиологических и патологических процессов, сопровождающихся деградацией протеогликанов внеклеточного матрикса (Maciewicz, Wotton, 1991; Reddy *et al.*, 1995; Gocheva *et al.*, 2006). Таким образом, можно предположить, что высокая активность катепсина В в тканях цестоды *T. nodulosus* связана с участием фермента в защитной реакции паразита, позволяющей противостоять влиянию хозяина.

В хвостохранилище активность кислой фосфатазы, ДНКазы, РНКазы и β -галактозидазы у щуки была выше, чем в контроле. Самое значительное повышение активности отмечено для кислой фосфатазы — лизосомальной фосфомоноэстеразы широкого спектра действия, которая играет важную роль в обмене углеводов, липидов, нуклеиновых кислот и фосфорных соединений. Обращает на себя внимание разная направленность изменения активности гликозидаз. У щуки из хвостохранилища активность β -глюкозидазы была ниже, а активность β -галактозидазы была на-

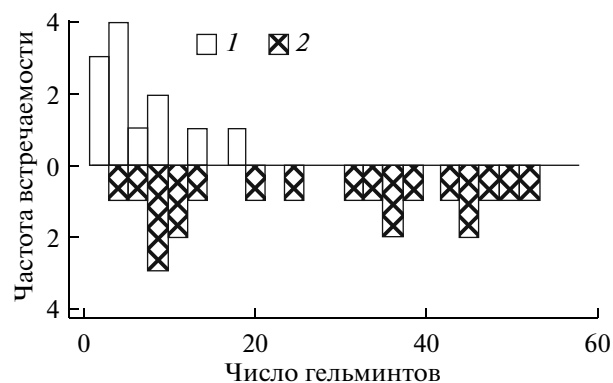


Рис. 1. Особенности распределения численности *T. nodulosus* в водоемах с разным уровнем трансформации. 1 — оз. Окуневое, 2 — оз. Костомукшское (хвостохранилище).

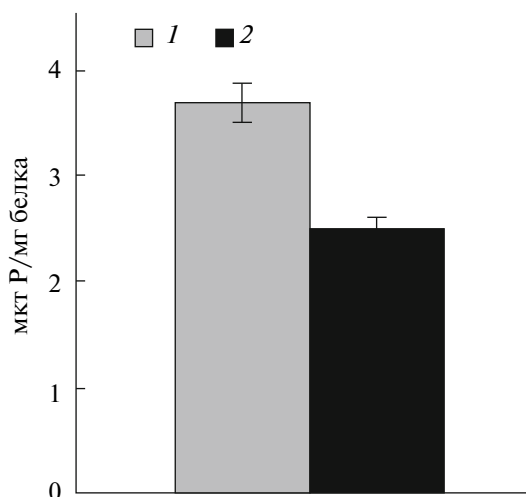


Рис. 2. Активность кислой фосфатазы в печени щуки (1) и тканях цестоды *Triaenophorus nodulosus* (2) в чистом водоеме (оз. Каменное).

много выше по сравнению с таковыми у щуки из оз. Каменного. Эта закономерность сохранялась при расчете активности фермента как на 1 г сырой массы ткани, так и на 1 мг белка.

Активность почти всех лизосомальных гидролаз в тканях *T. nodulosus* из хвостохранилища была ниже таковой в контрольном водоеме — оз. Каменном (рис. 4). В частности, активность кислой фосфатазы, нуклеаз и катепсина В у цестод из хвостохранилища была на 16–33% ниже таковой у паразита из оз. Каменного. Наиболее значительно под влиянием загрязнения водоема отходами ГОКа снижалась активность катепсина D. Были выявлены резкое снижение β -галактозидазы и более чем в двукратное возрастание активности β -глюкозидазы.

В оз. Окуневом, которое было в меньшей степени загрязнено техногенными водами комбина-

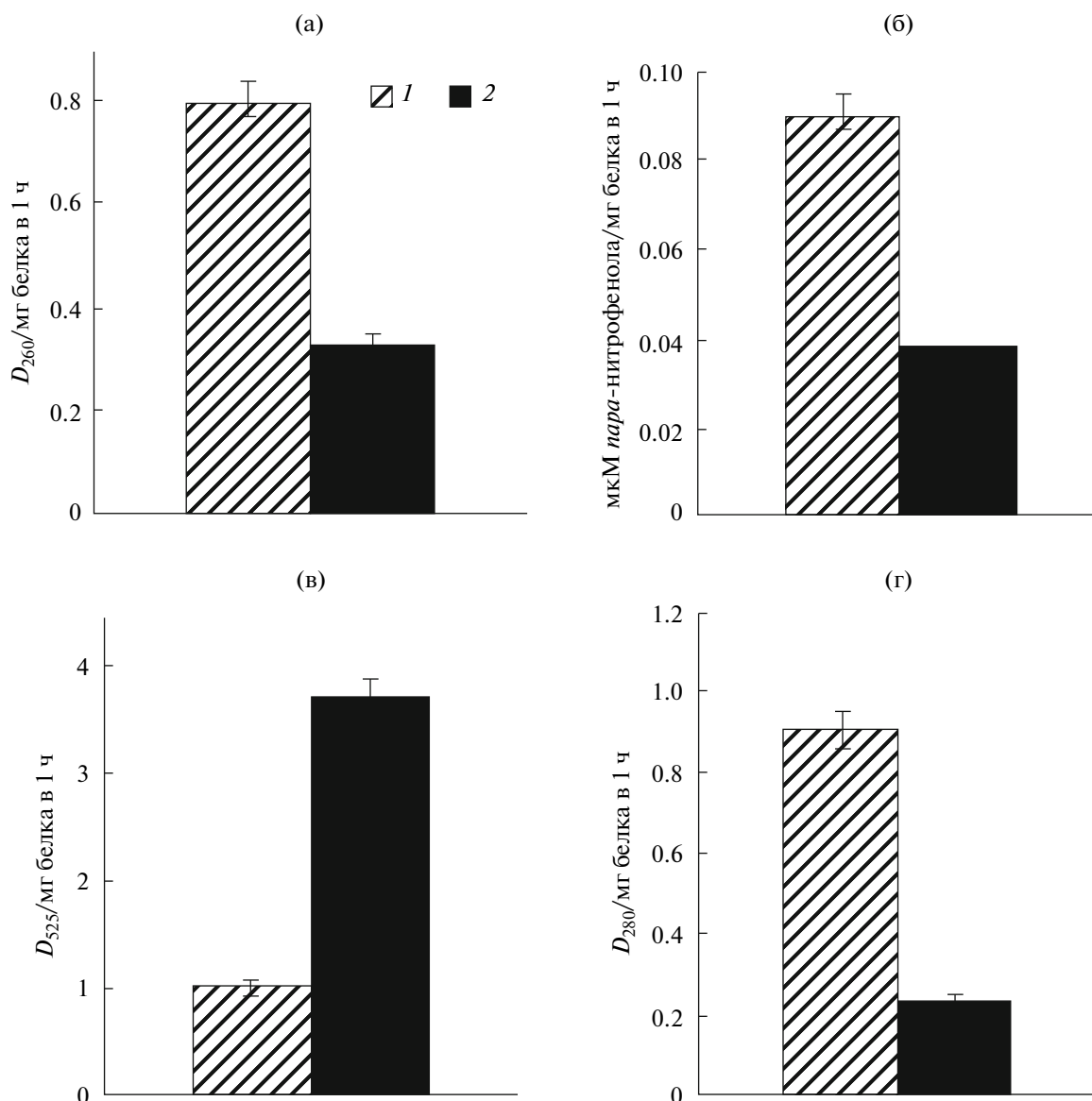


Рис. 3. Сравнение уровня активности лизосомальных ферментов в печени щуки (1) и тканях цестоды *Triaenophorus nodulosus* (2) в контрольном водоеме – оз. Каменном. а – ДНКаза, б – β -глюкозидаза, в – катепсин В, г – катепсин Д.

та (меньшая минерализация и отсутствие мелко-дисперсной взвеси руды), активность большинства биохимических показателей в тканях хозяина и паразита была приближенной к таковой в контрольном водоеме (рис. 4). Более низкой у щуки была активность катепсинов. У паразита адаптивное повышение характерно для РНКазы и β -глюкозидазы. Последнее свидетельствует о неблагоприятной обстановке в оз. Окуновом.

Известно, что ферментный комплекс лизосом осуществляет гидролитическое расщепление большинства сложных веществ и компонентов, составляющих живую материю, участвует в поддержании гомеостаза и приспособительных реакций организма к меняющимся условиям среды (Высоцкая, Немова, 2008). В реакциях внутри-

клеточного гидролиза ключевую роль играют кислая фосфатаза, нуклеазы и катепсин D (Гуткин и др., 1984). Проведенное нами сравнительное изучение биохимических показателей щуки и *T. nodulosus* продемонстрировало важное значение лизосомальных ферментных систем в адаптивных реакциях паразита и хозяина при техногенном загрязнении водоемов. Полученные данные свидетельствуют о том, что в трансформированных водоемах хозяин полностью берет на себя функцию регулирования отношений паразита с внешней средой. У хозяина установлено повышение активности большинства ферментов, у паразита – снижение. Обнаружены наиболее существенные изменения кислой фосфатазы, ДНКазы и РНКазы. Различия в направленности реакций выявлены

только по показателю активности гликозидаз. У щуки по сравнению с паразитом реакция со стороны гликозидаз была прямо противоположной: во всех органах хозяина под воздействием минерального загрязнения происходило повышение активности галактозидазы и снижение активности глюкозидазы (Вдовиченко, Высоцкая, 2013). Данный факт объясняется разным содержанием кислорода в среде обитания паразита и хозяина. В отличие от хозяина гельминт, живущий в кишечнике щуки, испытывает недостаток кислорода и переключает метаболизм на механизмы анаэробного обеспечения энергией процессов жизнедеятельности, в том числе за счет активной работы лизосомальных гликозидаз, расщепляющих большие количества углеводсодержащих компонентов, используемых для энергообеспечения организма.

Ранее при исследовании влияния отходов металлургических комбинатов на разные виды рыб был установлен высокий адаптивный потенциал щук (Высоцкая и др., 2006). Повышенная активность кислой фосфатазы у щуки в хвостохранилище свидетельствует о высоком энергетическом обмене у рыбы в целом. Адаптивная перестройка метаболизма хозяина направлена на гидролитическое расщепление, обезвреживание и выведение из организма чужеродных и токсических веществ. Резкое возрастание активности β -галактозидазы во всех органах щук, особенно значительное в жабрах и гонадах, может указывать на вовлечение в адаптивные реакции щуки галактозосодержащих липидов и протеогликанов, выполняющих функции регуляторов метаболизма (Вдовиченко, Высоцкая, 2013). Вместе с тем активность основной лизосомальной протеазы – катепсина D – во всех органах щук хвостохранилища была значительно ниже таковой у рыб из чистого озера (Крупнова и др., 2011). При этом активность катепсина B в хвостохранилище у хозяина изменялась мало, а у паразита заметно снижалась. Это может свидетельствовать о том, что в условиях сильного загрязнения, когда основные силы хозяина направлены на адаптацию к неблагоприятному воздействию среды, гельминт несколько ослабляет противодействие влиянию хозяина. В оз. Окуневом, где влияние минерального загрязнения снижается, активность катепсина B возрастает и взаимовлияние паразита и хозяина возвращается к наблюдаемому в чистом водоеме. Полученные результаты подтверждают, что между паразитом и хозяином существует очень тесная взаимосвязь на молекулярном уровне, благодаря которой гельминт проявляет высокую чувствительность к состоянию хозяина и в соответствии с этим настраивает свой метаболизм. Иными словами, в данном случае проявляется биохимическая адаптация к степени загрязнения на уровне паразитарной системы в целом.

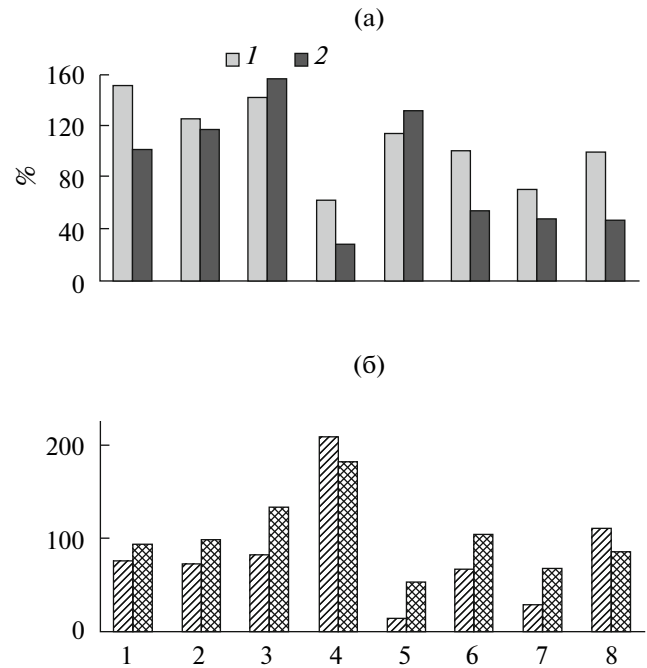


Рис. 4. Изменение биохимических показателей в органах хозяина (а) и паразита (б) в водоемах с разным уровнем загрязнения (в процентах уровня в контрольном водоеме – оз. Каменном). 1 – хвостохранилище, 2 – оз. Окуневое; 1 – кислая фосфатаза, 2 – ДНКазы, 3 – РНКазы, 4 – β -глюкозидаза, 5 – β -галактозидаза, 6 – катепсин В, 7 – катепсин D, 8 – белок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование эколого-биохимических аспектов взаимоотношений в устойчивой паразитарной системе цестоды *T. nodulosus* – щука *E. lucius* показало, что загрязнение водоема техногенными водами железорудного производства вызывает изменения в структуре системы, уровне численности и характере распределения паразита в популяции хозяина. В хвостохранилище горно-обогатительного комбината экстенсивность и интенсивность заражения щуки *T. nodulosus* были значительно выше, чем в чистых озерах региона. Анализ параметров распределения численности цестоды в популяции хозяина свидетельствует об ослаблении защитных реакций рыб и нарушении механизмов регуляции численности паразита.

Негативное воздействие на систему подтверждают и результаты биохимических исследований. В печени щуки из хвостохранилища наблюдались адаптивное повышение лизосомальных ДНКазы, РНКазы и кислой фосфатазы и снижение уровня катепсина D. В тканях паразита из этого водоема активность большинства ферментов была ниже, чем в контрольном озере. Заметное повышение активности β -галактозидазы в органах щуки из техногенного водоема указывает на включение в адаптивные реакции галактозосодержащих липидов и протеогликанов, играющих роль регуляторов метаболизма. В то же время у цестоды

активность β -галактозидазы в загрязняемых водоемах была намного ниже таковой в контроле.

Полученные результаты позволяют сделать вывод, что в изучаемой паразитарной системе основной вклад в приспособительные реакции к неблагоприятному воздействию внешней среды вносит хозяин. Однако организм гельминта также участвует в поддержании общего гомеостаза системы, коррелируя метаболизм в зависимости от состояния хозяина. Об этом свидетельствует соотношение активности катепсина В (фермента, участвующего в защите паразита от воздействия хозяина) в органах цестоды и щуки из разных по степени загрязнения водоемов. При снижении антропогенной нагрузки для большинства изученных показателей гельминта намечается тенденция приближения к соответствующим значениям в чистых водоемах региона.

Работа выполнена на оборудовании Центра коллективного пользования ИБ КарНЦ РАН при финансовой поддержке Президента РФ (грант для ведущих научных школ РФ НШ-1410.2014.4), программ Президиума РАН на 2012–2014 гг. “Живая природа: современное состояние и проблемы развития” (№ 01201262107) и “Проблемы происхождения жизни и становления биосферы” (проект “Сравнительный анализ структуры и функции лизосом у представителей разных таксонов эукариот, № 01201262106), программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН “Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий” на 2012–2014 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Л.П. Методы определения активности протеолитических ферментов // Современные методы в биохимии. М.: Медицина, 1968. С. 115–130.
- Баррет А.Дж., Хит М.Ф. Лизосомные ферменты // Лизосомы. Методы исследования. М.: Мир, 1980. С. 25–56.
- Безр С.А. Роль фактора патогенности паразитов в эволюции органического мира // Успехи общей паразитологии. Тр. Ин-та паразитологии. Т. 44. М.: Наука, 2004. С. 65–81.
- Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. 230 с.
- Биохимические методы исследования в клинике / Под ред. Покровского А.А. М.: Медицина, 1969. 652 с.
- Вдовиченко Е.А., Высоцкая Р.У. Сравнительная характеристика активности лизосомальных гликозидаз у щук, обитающих в водоемах с разным уровнем антропогенной нагрузки // Фундам. исследования. 2013. № 4 (5). С. 1134–1138.
- Высоцкая Р.У., Немова Н.Н. Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб. М.: Наука, 2008. 284 с.
- Высоцкая Р.У., Иешко Е.П., Евсеева Н.В. Сравнительно-биохимические исследования в системе *Schistocephalus solidus* (Cestoda) – колюшка трехглая *Gasterosteus aculeatus* L. // Паразитология. 2003. Т. 37. Вып. 6. С. 503–511.
- Высоцкая Р.У., Такшеев С.А., Немова Н.Н. и др. О видоспецифичности биохимических реакций рыб на разные типы антропогенного воздействия // Северная Европа в XXI веке: Природа, культура, экономика. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2006. С. 75–78.
- Высоцкая Р.У., Крупнова М.Ю., Кяйвярайнен Е.И. и др. Влияние гельминтной инвазии на биохимические показатели птиц Баренцева моря // Паразиты Голарктики. Сб. науч. статей. Т. 1. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. С. 55–57.
- Гублер Е.В., Генкин А.А. Применение критериев непараметрической статистики для оценки различий двух групп наблюдений в медико-биологических исследованиях. М.: Медицина, 1969. 29 с.
- Гуткин В.С., Горбатов В.А., Феоктистов Т.А. Лизосомы в антибактериальном иммунитете животных. М.: Колос, 1984. 304 с.
- Давыдов В.Г., Микряков В.Р. Адаптивные структуры покровов тела некоторых цестод, связанные с защитой паразитов от влияния организма хозяев // Иммунологические и биохимические аспекты взаимоотношений гельминта и хозяина. М.: Наука, 1988. С. 88–100.
- Иешко Е.П., Аникиева Л.В., Лебедева Д.И. и др. Особенности популяционной биологии цестод рода *Triaenophorus* в естественных и техногенно трансформированных водоемах // Паразитология. 2012. Т. 46. Вып. 6. С. 434–443.
- Извекова Г.И. Физиологическая специфика взаимоотношений между *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda) и его хозяевами – рыбами // Паразитология. 2001. Т. 35. Вып. 1. С. 60–68.
- Крупнова М.Ю., Ильмаст Н.В., Немова Н.Н. Активность лизосомальных протеиназ в органах щук (*Esox lucius* L.), отловленных из озер с различной антропогенной нагрузкой // Тр. КарНЦ РАН. 2011. № 3. С. 69–72.
- Куперман Б.И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* – паразиты рыб. Л.: Наука, 1973. 208 с.
- Левицкий А.П., Барабаш Р.Д., Коновец В.М. Сезонные особенности активности рибонуклеазы и α -амилазы слюны и слюнных желез у крыс линии Вистар // Биохим. эволюция. Л.: Наука, 1973. С. 192–195.
- Лозовик П.А., Куликова Н.Е. Гидрохимический состав вод хвостохранилища и оз. Окунеево // Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 28–38.
- Немова Н.Н., Бондарева Л.А. Протеолитические ферменты. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 92 с.
- Немова Н.Н., Высоцкая Р.У. Биохимическая индикация состояния рыб. М.: Наука, 2004. 216 с.
- Первозванский В.Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения (экология, воспроизводство, использование). Петрозаводск: Карелия, 1986. 216 с.
- Покровский А.А., Арчаков А.И. Методы разделения и ферментной идентификации субклеточных фракций // Современные методы в биохимии. М.: Медицина, 1968. С. 5–59.
- Покровский А.А., Кравченко Л.В., Тутельян В.А. Исследование активности ферментов лизосом при действии афлатоксина и митомицина С // Биохимия. 1971. Т. 36. Вып. 4. С. 690–696.

- Сидоров В.С., Немова Н.Н. Принципы и методы эколого-биохимического тестирования и мониторинга природных сред // Финно-угорский мир: состояние природы и региональная стратегия защиты окружающей среды. Сыктывкар: КНЦ УрО РАН, 2000. С. 134–140.
- Сидоров В.С., Высоцкая Р.У., Смирнов Л.П. и др. Сравнительная биохимия гельминтов рыб: аминокислоты, белки, липиды. Л.: Наука, 1989. 152 с.
- Состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1998–2006 гг. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 210 с.
- Шишова-Касаточкина О.А., Леутская З.К. Биохимические аспекты взаимоотношений гельминта и хозяина (обмен белков, витаминов и стероидов в процессе паразитирования). М.: Наука, 1979. 280 с.
- Arampatzidou M., Rehders M., Dauth S. et al. Imaging of protease functions-current guide to spotting cysteine cathepsins in classical and novel scenes of action in mammalian epithelial cells and tissues // Ital. J. Anat. Embryol. 2011. V. 116. P. 1–19.
- Arockiaraj J., Venkatesh K., Chaurasia M.K. et al. Molecular characterization of a novel cathepsin B from striped murrel *Channa striatus*: bioinformatics analysis, gene expression, synthesis of peptide and antimicrobial property // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. 2014. V. 14. P. 379–389.
- Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. 1976. V. 72. P. 248–254.
- Brix K., Dunkhorst A., Mayer K. et al. Cysteine cathepsins: cellular roadmap to different functions // Biochimie. 2008. V. 90. P. 194–207.
- Buhling F., Waldburg N., Reisenauer A. et al. Lysosomal cysteine proteases in the lung: role in protein processing and immunoregulation // Eur. Respir. J. 2004. V. 23. P. 620–628.
- Dzik J.M. Molecules released by helminth parasites involved in host colonization // Acta Biochim. Polon. 2006. V. 53. P. 33–64.
- Gocheva V., Zeng W., Ke D. et al. Distinct role for cysteine cathepsins genes in multistage tumorigenesis // Genes Dev. 2006. V. 20. P. 543–556.
- Holt O.J., Gallo F., Griffiths G.M. Regulating secretory lysosomes // J. Biochem. 2006. V. 140. P. 7–12.
- Im E., Venkatakrishnan A., Kazlauskas A. Cathepsin B regulates the intrinsic angiogenic threshold of endothelial cells // Mol. Cell. 2005. V. 16. P. 3488–3500.
- Kahovcova J., Odavic R. A simple method of the quantitative analysis of phospholipids separated by thin layer chromatography // J. Chromatogr. 1969. V. 40. P. 90–96.
- Maciewicz R.A., Wotton S.F. Degradation of cartilage matrix components by the cysteine proteinases, cathepsins B and L // Biomed. Biochim. Acta. 1991. V. 50. P. 561–564.
- Reddy V.Y., Zhang Q.Y., Weiss S.J. Pericellular mobilization of the tissue-destructive cysteine proteinases, cathepsins B, L, and S, by human monocyte-derived macrophages // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1995. V. 92. P. 3849–3853.
- Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts // J. Parasitol. 2000. V. 86. P. 228–232.
- Sajid M., McKerrow J.H. Cysteine proteases of parasitic organisms // Mol. Biochem. Parasitol. 2002. V. 120. P. 1–21.
- Turk B., Turk V. Lysosomes as “suicide bags” in cell death: myth or reality? // J. Biol. Chem. 2009. V. 284. P. 21783–21787.
- Turk V., Turk B., Turk D. Lysosomal cysteine proteases: facts and opportunities // EMBO J. 2001. V. 20. P. 4629–4633.

Ecological and Biochemical Aspects of Parasite–Host Interactions in Transformed Aquatic Bodies: A Case Study of the Cestode *Triaenophorus nodulosus* and Its Host, the Northern Pike *Esox lucius*

R. U. Vysotskaya, M. Yu. Krupnova, E. P. Ieshko, L. V. Anikieva, and D. I. Lebedeva

*Institute of Biology, Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences,
ul. Pushkinskaya 11, Petrozavodsk, 185910 Russia*

e-mail: rimma@bio.krc.karelia.ru

The lysosomal enzyme activities of the cestode *Triaenophorus nodulosus* and its host, the pike, in aquatic bodies with different degrees of technogenic transformation (Northern Karelia, Russia) have been studied. As has been shown, iron-ore waste causes an increase in the acid phosphatase, nuclease, and β -galactosidase activities of the host and a decrease in its β -glucosidase and cathepsin D activities. As a rule, the changes in the same cestode enzyme activities are the opposite. With a decrease in the technogenic load, most of the studied characteristics display the trend of approaching the corresponding values observed in a clean lake. It is assumed that the host plays a leading role in the biochemical adaptation of the parasite and its host to mineral environmental pollution.