

УДК 577.1:574.5

С. А. Щербань

**БИОХИМИЧЕСКИЕ ИНДИКАТОРЫ ПРОЦЕССОВ
СИНТЕЗА И РЕТЕНЦИИ БЕЛКА У ГИДРОБИОНТОВ
(ОБЗОР)**

Представлен обзор литературных данных по биохимической индикации процессов роста у гидробионтов с применением таких основных индикаторных показателей, как содержание суммарной РНК, содержание белка, индекс РНК/ДНК, а также дополнительных — РНК/белок, РНК/сухая масса и белок/сухая масса в условиях естественного обитания и эксперименте. Перечислены некоторые аспекты применения этих показателей в гидробиологической практике.

Ключевые слова: *рибонуклеиновые кислоты (РНК), индекс РНК/ДНК, содержание белка, биосинтез белка, скорость роста.*

При изучении ростовых характеристик у животных, в частности водных, применяется ряд методов, использующих морфометрические, физиологические и биохимические параметры. К биохимическим методам оценки можно отнести применение таких показателей, как содержание суммарной РНК (сумм. РНК), ДНК, белка и индекс РНК/ДНК. Они используются достаточно давно благодаря универсальности, пластичности и относительной простоте [9, 16, 18, 22, 26—28, 30, 37, 41, 45, 47].

Рибонуклеиновые кислоты (РНК) являются необходимым компонентом при синтезе белка, поэтому можно утверждать, что их суммарное содержание в данный момент (период) жизни прямо пропорционально его активности [17, 23, 27]. Наиболее четко эта закономерность проявляется у молодых и быстрорастущих организмов, в частности находящихся на самых ранних стадиях онтогенеза [26, 27, 47]. Содержание РНК часто напрямую связано со скоростью роста, такая зависимость описана для микроорганизмов [31], некоторых насекомых, копепод, амфиод и других ракообразных [23, 41—43]. За скорость роста принималось, как правило, увеличение сухой массы тела за определенный промежуток времени. Однако для большого количества таксономических групп животных, в особенности со значительной массой тела, прирост логично оценивать по суммарному содержанию белка, напрямую зависящему от активности биосинтетических процессов. Для этого необходимо подключать такие показатели, как содержание белка и отношения РНК/ДНК, РНК/белок и РНК/сухая масса. Данные по содержанию общего

белка можно рассматривать не только как пластический компонент тканей — результат биосинтеза, но и как ретенцию, то есть результирующую процессов анаболизма и катаболизма. В большинстве случаев у животных наблюдается прямая зависимость между содержанием белка и значениями величин, характеризующих анаболизм, например, на начальных стадиях развития, у молодых быстрорастущих особей разных видов [17, 37, 42, 46, 50], у организмов с коротким жизненным циклом [23, 26, 31]. Однако по причине разной интенсивности катаболизма это прослеживается не всегда. В таких случаях содержание белка является показателем соотношения процессов белкового синтеза и распада белоксодержащих субстратов. При анализе же ростовых процессов у морских двустворчатых моллюсков в течение долгосрочных временных интервалов, например годовых циклов, связи между этими величинами не обнаружено [3, 15].

Ряд авторов отмечают, что значение содержания РНК и ДНК можно успешно применять в качестве индикаторов роста рыб [6, 17—19, 28, 39]. Динамика этих параметров в тканях балтийской трески и шпрота использовалась для оценки изменений процессов роста рыб в различные периоды жизненного цикла в зависимости от физиологического состояния и возраста [6]. Было показано, что максимум содержания РНК достигается во время осеннего нагула, минимум — к концу гидрологической зимы. На молоди и взрослых особях семейств лососевых и сиговых изучалась зависимость между уровнем экспрессии гена тяжелой цепи миозина мышц (МУНС), значением РНК/ДНК и размерно-возрастными характеристиками [7, 10]. Было показано, что МУНС коррелирует с темпами роста и может использоваться как показатель, отражающий прирост мышечной массы. Более крупные особи отличались высокими темпами прироста мышечной массы, а характер связи РНК/ДНК с размерами исследованных рыб различался в зависимости от видовой принадлежности и возраста. У неполовозрелых сигов обнаружена прямая связь уровня экспрессии гена миозина и индекса РНК/ДНК с длиной и массой особей. У половозрелых характер и степень взаимосвязи этих показателей зависели от стадии репродуктивного цикла [10, 11].

Была проведена оценка физиологического статуса взрослых особей атлантической популяции окуня *Dicentrarchus labrax* в период зимовки с помощью двух расчетных показателей — индекса состояния (*condition indices*) и РНК/ДНК [40]. Однако основной массив данных получен при исследовании ювенильных и ранних стадий рыб [2, 18, 20, 22, 28, 37, 39, 50]. Авторы этих работ используют индекс РНК/ДНК, называя его индексом мощности синтеза протеина, как в лабораторных экспериментах, так и при анализе популяционной динамики растущих в природе личинок, поскольку все физиологические процессы, включая рост, прямо коррелируют с обеспеченностью пищей. Была установлена вариабельность значений РНК/ДНК у личинок сельди в природных условиях (пойманные сытые и пойманные голодные) и в эксперименте (пищевой стресс, длительное голодание) [22]. На основании анализа литературных данных автор ввел понятие «критического уровня» этого показателя, который, вероятнее всего, не зависит от вида и значение которого близко к 1,0. Были установлены критические уровни и индивидуальная вариабельность показателя для растущих личинок и более взрослых особей атлантической сельди. На основании достаточно обширных экспери-

ментальных данных, полученных в долгосрочных экспериментах, индекс РНК/ДНК был рекомендован как индикаторный показатель для полевых сборов, позволяющий с достаточной точностью определить, являются пойманные личинки голодными или сытыми. Несколько ранее к такому выводу пришли М. Мегурт и У. Кьюсер при изучении личинок другого вида атлантической сельди — *Clupea pallasii* [37] и Ф. Мартин [50], объектом изучения которого были голодающие личинки окуня *Morone saxatilis*. Таким образом, был опробован и внедрен еще один методический подход в изучении вопросов, связанных со скоростью роста различных видов гидробионтов.

Известно, что в гидробиологическом направлении исследований существует понятие стандартных объектов. На таких стандартных объектах, как устрица, голубая мидия, американские лещи, атлантические виды сельди и окуня, было установлено, что индекс РНК/ДНК чувствителен к смене пищевых режимов и может служить показателем активности синтеза белка [19, 22, 29, 32, 37, 45, 50]. В значительном количестве работ отношение РНК/ДНК используется в качестве индекса голодания рыб [20—22, 29, 39, 45, 50]. Работами Л. Баклея [17, 18] и К. Меллэя [33] подтверждено использование этого показателя для оценки скорости роста личинок и более поздних онтогенетических стадий двух видов камбал (*C. americanus* и *Paralichthys dentatus*), а исследованиями Дж. Роукера и Г. Холта [46] — красного горбыля (*Sciaenops ocellatus*).

Значительно меньше работ проводилось на морских моллюсках, в частности двустворчатых. Объектами таких исследований были мидии черноморская *Mytilus galloprovincialis* [5, 12, 13, 15] и калифорнийская *Mytilus californianus* [24, 25, 48], устрицы *Crassostrea virginica* [29] и *Crassostrea gigas* [4], а также мия *Mya arenaria* [36] и чилийский гребешок *Argopecten purpuratus* [34]. Все эти виды являются массовыми и доступными для гидробиологических исследований, а некоторые из них доминируют в донных сообществах. Менее массовые и мелкие представители двустворчатых, например гребешок *Pecten maximus* и трубач *Nucella ostrina*, также были объектами биохимической индикации при изучении скорости их роста в природных условиях [25, 34, 38]. Так, содержание сумм. РНК и отношение РНК/ДНК применялось в качестве экспресс-метода для оценки активности синтеза в соматических и генеративных тканях *Pecten maximus*, отношение РНК/ДНК также использовалось в комплексе с рядом ключевых показателей энергетического метаболизма: величиной потребленного кислорода, активностью ферментов цитрат-синтетазы, малатдегидрогеназы и др. (у *Nucella ostrina*) [24, 25]. На основании этих параметров оценивалась метаболическая активность двух видов *Bivalvia*, обитающих в естественной среде — приливных литоральных зонах вдоль побережья Орегона. Было показано, что индекс РНК/ДНК у изучаемых видов сильно варьирует и отражает кратковременные изменения в доступности пищи. Голод, как основной фактор, влияющий на рост и метаболизм, наряду с тепловым стрессом, ограниченным поступлением кислорода и приливно-отливными явлениями, приводил к снижению активности ферментов и значения РНК/ДНК у *M. californianus* и *N. ostrina*. Особо чувствительным к пищевому фактору органом оказался мускул-аддуктор, способный аккумулировать значительное количество энергии. Полученные результаты хорошо согласовывались с исследованиями и

других морских беспозвоночных, что позволило предположить, что индекс РНК/ДНК является надежным показателем пищевого статуса у животных, населяющих скалистые приливные зоны [24, 38]. Такой подход к комплексной оценке анаболической активности тканей применялся также при исследовании двустворчатых моллюсков в аквакультуре [35, 36] и морских рыб [34, 44, 45, 51].

Одним из видов-вселенцев в Чёрном море является двустворчатый моллюск анадара *Anadara inaequalis* Br. Она появилась в конце 80-х годов прошлого столетия и расселилась преимущественно на глубине 7—25 м, позднее была найдена на 4,0—6,5 м. Оценка её физиологического статуса, включая особенности роста и белкового метаболизма, очень актуальна. К настоящему времени исследована тканевая специфика биосинтеза белка в соматических органах этого моллюска в природной среде (на примере трёх размерно-возрастных групп), а также в эксперименте при дефиците пищи [13]. Для оценки особенностей протекания ростовых процессов у анадары успешно применялись такие параметры белкового анаболизма, как содержание свободных нуклеотидов, аминокислот, белка и суммарных нуклеиновых кислот [13].

Для оценки скорости роста и биомассы морских планктонных ракообразных в качестве индикаторных показателей использовалось общее содержание нуклеиновых кислот (РНК и ДНК), белка, сухая масса тела и отношение РНК/ДНК [23, 26, 30, 42]. В частности, у *Artemia salina* и *Euchaeta elongata* была установлена положительная корреляция всех этих величин [23]. Скорость роста постларвальных стадий американского лобстера *Homarus americanus* оценивалась значением РНК/ДНК [30], а для *Calanus pacificus* в качестве индикаторных показателей роста на ранних стадиях развития использовалось содержание РНК и ДНК [42].

Необходимо отметить, что индекс РНК/ДНК применим для оценки скорости процессов биосинтеза белка и регенерации тканей гидробионтов при влиянии неблагоприятных и экстремальных факторов [8, 12—14, 16, 20, 46]. У черноморских мидий при воздействии токсикантов (полихлорированные бифенилы и тетрадецилтриметиламмоний бромид) значение индекса характеризовало уровень и направленность белкового синтеза в соматических и генеративных тканях и процессы регенерации в жабрах [8, 13]. Было показано, что значения сумм. РНК и РНК/ДНК в разных тканях мидий, не подверженных токсической нагрузке, были значительно выше экспериментальных, за исключением гонад. Содержание РНК и индекс РНК/ДНК в жабрах мидий также были значительно выше, чем в других тканях, что подтверждало высокую скорость роста и регенерации жаберных структур. У анадары *Anadara inaequalis* было показано, что индекс РНК/ДНК можно использовать для оценки направленности процессов общего и белкового метаболизма тканей в условиях внешней аноксии наряду с такими показателями белкового анаболизма, как содержание свободных нуклеотидов, пул свободных аминокислот, суммарное количество РНК и общего белка [1, 13]. Установлено, что в этих условиях активность белкового анаболизма в жабрах и гепатопанкреасе снижалась, а процессы белкового катаболизма активировались.

Кроме значения содержания сумм. РНК, общего белка, индекса РНК/ДНК, для характеристики скорости роста организмов применяются и такие биохимические расчетные показатели, как отношения белок/сухая масса, РНК/сухая масса, РНК/белок [12, 17, 29, 31]. Однако они используются значительно реже и рассматриваются как дополнительные.

Заключение

Главными аспектами применения рассмотренных показателей в гидробиологической практике могут быть следующие:

- использование отношения РНК/ДНК в качестве индикаторного индекса «мгновенной скорости» роста организмов на ювенильных и ранних стадиях развития;
- использование индекса РНК/ДНК, содержания сумм. РНК и белка для характеристики особенностей синтеза белка в связи годовыми жизненными циклами, в оценке тканевых и онтогенетических особенностей этого процесса;
- применение значения РНК/ДНК в качестве индекса пищевого стресса (пищевой обеспеченности);
- применение индекса РНК/ДНК, содержания сумм. РНК и белка при оценке биосинтеза и роста у организмов (особей) популяций, находящихся в разных экологических условиях, для выявления элементов сходства и различия протекающих процессов;
- использование основных индикаторов роста (содержание сумм. РНК и РНК/ДНК) в практике аквакультуры для прогнозирования наиболее благоприятных периодов сбора культивируемых двусторчатых моллюсков (и, вероятно, других видов);
- анализ тканевой специфики синтеза белка у гидробионтов для оценки негативного воздействия неблагоприятных и экстремальных факторов с помощью индекса РНК/ДНК и значения сумм. РНК;
- применение в комплексе с другими физиолого-биохимическими показателями, включая определение активности ряда ферментов, для интерпретации общего и белкового метаболизма изучаемых объектов.

**

Представлено огляд літературних даних стосовно біохімічної індикації процесів росту гідробіонтів з використанням таких основних індикаторних показників, як вміст сумарної РНК, білка, індекс РНК/ДНК, і додаткових — РНК/білок, РНК/суха маса та білок/суха маса в природних умовах та експерименті. Наведено деякі аспекти застосування цих показників у гідробіологічній практиці.

**

Review of literature sources is presented regarding biochemical indication of the hydrobionts' growth rate using of the main indicative parameters (total RNA content, protein content, RNA/DNA index) and additional (RNA/protein, RNA/dry mass, protein/dry mass) under natural conditions and in experiment. The main aspects of application of these parameters in hydrobiological practice are proposed.

1. Андриенко Т.И., Солдатов А.А., Головина И.В. Адаптивная реорганизация метаболизма у двусторчатого моллюска *Anadara inaequalis* Brug. в условиях экспериментальной аноксии // Доп. НАН України. — 2009. — № 7. — С. 151—160.
2. Варнавский В.С., Варнавская И.В., Калинин С.В., Кинас Н.М. Индекс РНК/ДНК как показатель скорости роста в ранний морской период жизни кижуча *Oncorhynchus kisutch* // Вопр. ихтиологии. — 1991. — Т. 31, № 5. — С. 783—789.
3. Вялова О.Ю. Особенности энергетического и азотистого метаболизма неполовозрелых мидий *Mytilus galloprovincialis* в условиях эксперимента: Автореф. дис.... канд. биол. наук. — Севастополь, 2000. — 16 с.
4. Вялова О.Ю., Борогина А.А., Щербань С.А. Первые результаты вселения и выращивания тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* различной плоидности в Черном море // Материалы 3-й Междунар. науч.-практ. конф. «Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки», Владивосток, 8—10 сент. 2008 г. — Владивосток, 2008. — С. 231.
5. Дивавин И.А. Нуклеиновый обмен черноморских гидробионтов в различных бухтах юго-западного побережья Крыма // Экология моря. — 1980. — Вып. 2. — С. 48—51.
6. Ипатов В.В., Кондратьева Н.М. Некоторые биоэнергетические аспекты экологии балтийского шпрота // Fischerei-Forschung. — 1986. — Т. 24. — N 2. — S. 52—54.
7. Мещерякова О.В., Чурова М.В., Шатуновский М.И., Немова Н.Н. Перспективы использования некоторых биохимических показателей в оценке скорости роста ценных видов лососевых рыб — объектов товарного производства // Сб. тр. 6-й Междунар. науч.-практ. конф. «Исследование, разработка и применение высоких технологий в промышленности», Санкт-Петербург, 16—17 окт. 2008 г. — СПб., 2008. — С. 160—162.
8. Солдатов А.А., Бочко О.Ю., Головина И.В., Щербань С.А. Биохимические эффекты полихлорированных бифенилов на организм черноморского моллюска *Mytilus galloprovincialis* // Мор. экол. журн. — 2005. — № 1. — С. 105—112.
9. Спирин А.С. Спектрофотометрическое определение суммарного количества нуклеиновых кислот // Биохимия. — 1958. — Т. 23, № 5. — С. 656—662.
10. Чурова М.В. Активность и экспрессия генов некоторых ферментов энергетического и углеводного обмена и размерно-весовые характеристики рыб семейств лососевые (Salmonidae) и сиговые (Coregonidae): Автореф. дис.... канд. биол. наук. — Петрозаводск, 2012. — 22 с.

11. Чурова М.В., Мещерякова О.В., Немова Н.Н. Использование показателя РНК/ДНК и уровня экспрессии гена тяжелой цепи миозина в оценке интенсивности роста некоторых видов рыб // «Биология — наука XXI века»: Сб. тез. 13-й Пущин. Междунар. шк.-конф. молодых ученых, Пущино, 28 сент. — 2 окт. 2009 г. — Пущино, 2009. — С. 252.
12. Щербань С.А. Влияние тетрадецилтриметиламмоний бромида (ТДТМА) на белковый биосинтез тканей двустворчатого моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Материалы Междунар. конф. «Экология водных беспозвоночных», Борок, 30 окт. — 2 нояб. 2010 г. — Борок, 2010. — С. 361—364.
13. Щербань С.А. Тканевые особенности белкового анаболизма у двустворчатого моллюска *Anadara inaequalis* Вг. в условиях нормы, при дефиците пищи и аноксии // Гидробиол. журн. — 2011. — Т. 47, № 6. — С. 22—30.
14. Щербань С.А., Бочко О.Ю. Влияние полихлорированных бифенилов (ПХБ) на биохимические показатели тканевого роста мидий в условиях эксперимента // Материалы Междунар. конф. «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов», Петрозаводск, 6—9 сент. 2004 г. — Петрозаводск, 2004. — С. 154.
15. Щербань С.А., Вялова О.Ю. Половые и фенотипические особенности содержания РНК в гонадах черноморских мидий // Доп. НАН України. — 2008. — № 2. — С. 166—170.
16. Bowen K.L., Johannsson O.E., Smith R., Schlechtriem C. RNA/DNA and protein indices in evaluating growth and condition of aquatic organisms: a review // Great Lakes ecosystem forecasting: improving, understanding and prediction: 48th Ann. Conf. on Great Lakes Research, Ann Arbor, May 23—27, 2005. — Ann Arbor, 2005. — P. 34—39.
17. Buckley L.Y. Changes in RNA, DNA and protein content during ontogenesis in winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) and effect of starvation // Fish. Bull. — 1980. — Vol. 77. — P. 703—708.
18. Buckley L.Y. RNA-DNA ratio: an index of larval fish growth in the sea // Mar. Biol. — 1984. — N 80. — P. 291—298.
19. Bulow F. J. RNA-DNA ratios as indicators of recent growth rates of a fish // J. Fish. Res. — 1970. — Vol. 27, N 12. — P. 2343—2349.
20. Canino M.F. Effects of temperature and food availability on growth and RNA/DNA ratios of walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas) eggs and larvae // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. — 1994. — Vol. 175, N 1. — P. 1—6.
21. Clemmesen C.M. RNA/DNA ratios of laboratory-reared and wild herring larval determined with a highly sensitive fluorescence method // J. Fish. Biol. — 1989. — Vol. 35. — P. 331—333.
22. Clemmesen C.M. The effect of food availability, age, or size on the RNA/DNA of individually measured herring larval: laboratory calibration // Mar. Biol. — 1994. — Vol. 118, N 3. — P. 377—382.
23. Dagg M.J., Littlepage J.L. Relationships between growth rate and RNA, DNA, protein and dry weight in *Artemia salina* and *Euchaeta elongata* // Ibid. — 1972. — N 17. — P. 162—170.

24. Dahlhoff, E.P., Menge B.A. Influence of phytoplankton concentration and wave exposure on the ecophysiology of *Mytilus californianus* // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 1996. — Vol. 144. — P. 977—1107.
25. Dahlhoff E.P., Stillman D.X., Menge B.A. Variation in metabolic activity of ecologically important rocky intertidal invertebrates along environmental gradients // Physiol. Comm. Ecol. — 2002. — Vol. 42. — P. 862—871.
26. Dortch Q., Roberts T.L. RNA : DNA ratios and DNA concentrations as indicators of growth rate and biomass in planktonic marine organisms // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 1983. — N 13. — P. 61—71.
27. Dunlop D.S., Bodony R., Laitha A. RNA concentration and protein synthesis in rat brain during development // Brain. Res. — 1984. — Vol. 94, N 1. — P. 148—151.
28. Haines T.A. An evaluation of RNA-DNA ratio as a measure of long-term growth in fish population // J. Fish. Res. Board. Canad. — 1973. — Vol. 30. — P. 195—199.
29. Hetzel E.W., Wright D.A. The use of RNA/DNA ratios as an indicator of nutritional stress in the American oyster, *Crassostrea virginica* // Estuaries. — 1983. — Vol. 6, N 3. — P. 259—265.
30. Juinio M.A., Gobb J.S. Estimation of recent growth of field-caught postlarval American lobsters, *Homarus americanus*, from RNA:DNA ratios // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. — 1994. — Vol. 51, N 2. — P. 284—297.
31. Leick V. Relation between contents of DNA, RNA and protein in different microorganisms as a function of maximal growth rate // Nature. — 1968. — Vol. 217, N 5134. — P. 1153—1156.
32. Lowery M.S., Somero G.N. Starvation effects on protein synthesis in red and white muscle of the barred sand bass *Paralabrax nebulifer* // Physiol. Zool. — 1997. — Vol. 63. — P. 630—648.
33. Malley K. D., Targett T.E. The sense of RNA/DNA ratios to predict growth limitation of juvenile summer flounder (*Paralichthys dentatus*) from Delaware and North Carolina estuaries // Mar. Biol. — 1994. — Vol. 118. — P. 367—377.
34. Martinez G., Torres M., Uribe E. et al. Biochemical composition of brood stock and early juvenile Chilean scallops and *Argopecten purpuratus* held in two different environments // J. Shellfish Res. — 1992. — Vol. 11. — P. 307—313.
35. Mathers E.M., D.F. Houlihan, Cunningham M. J. Nucleic acid concentrations and enzyme activities as correlates of growth rate of the saithe *Pollachius virens*: growth-rate estimates of open sea fish // Mar. Biol. — 1992. — Vol. 112. — P. 363—369.
36. Mayrand, E.J., Pellerin-Massicotte, Vincent B. Small scale variability of biochemical indices of growth in *Mya arenaria* (L.) // J. Shellfish Res. — 1994. — Vol. 13. — P. 199—205.
37. Megurk M.D., Kusser W.C. Comparison of three methods of measuring RNA and DNA concentrations of individual Pacific herring *Clupea pallasii* larval // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. — 1992. — Vol. 49. — P. 967—974.
38. Menge B. A., Daley B. A., Lubchenco J. et al. Top-down and bottom-up regulation of New Zealand rocky intertidal communities // Ecol. Monogr. — 1999. — Vol. 69. — P. 297—330.

39. Miglavs I., Jobling M. Effect of feeding regime on food consumption, growth rates and tissue nucleic acids in juvenile Arctic charr *Salvelinus alpinus* with particular respect to compensatory growth // J. Fish. Biol. — 1989. — Vol. 34. — P. 947—957.
40. Mustafa S., Jagardere J-P., Pastoureud A. Condition indices and RNA:DNA ratio in overwintering European sea bass, *Dicentrarchus labrax*, in salt marshes along the Atlantic coast of France // Aquaculture. — 1991. — Vol. 96. — P. 367—374.
41. Moss S.M. Use of nucleic acid as indicators of growth in juvenile shrimp // Mar. Biol. — 1994. — Vol. 120, N 3. — P. 359—367.
42. Ota A.Y., Landry M.R. Nucleic acids as growth rate indicators for early developmental stages of *Calanus pacificus* Brodsky // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. — 1984. — N 80. — P. 147—160.
43. Pease A.K. The use of estimates of ribonucleic acid to predict the growth rates of zooplankton organisms // Thesis Univ. of British Columbia. — 1988. — P. 1041—1049.
44. Pelletier D., Blier P.U., Dutil J.-D., Guderley H. How should enzyme activities be used in fish growth studies // J. Exp. Biol. — 1995. — Vol. 198. — P. 1493—1497.
45. Robinson S.M.C., Ware D.M. Ontogenetic development of growth rates in larval Pacific herring, *Clupea harengus pallasii*, measured with RNA : DNA ratios in the Strait of Georgia, British Columbia // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. — 1988. — Vol. 45, N 8. — P. 1422—1429.
46. Rooker J.R., Holt G.J. Application of RNA/DNA ratios to evaluate the condition and growth of larval and juvenile red drum (*Sciaenops ocellatus*) // Mar. Freshwater Res. — 1996. — Vol. 47. — P. 12—18.
47. Sutcliffe W.H.Jr. Relationship between growth rate and ribonucleic acid concentration in some invertebrates // J. Fish. Res. Bd. Canad. — 1970. — N 27. — P. 606—609.
48. Stillman H., Dahlhoff E.P., Somero G.N. Biochemical indicators of physiological state in the intertidal mussel *Mytilus californianus* // The Physiologist. — 1996. — Vol. 37. — P. 921.
49. Westerman M.E., Holt G.J. The RNA-DNA ratio: measurement of nucleic acid in larval *Sciaenops ocellatus* // Contrib. Mar. Sci. — 1988. — Vol. 30. — P. 117—124.
50. Wright D.A., Martin F.D. The effect of starvation on RNA : DNA ratios and growth of larval striped bass, *Morone saxatilis* // J. Fish. Biol. — 1985. — Vol. 27. — P. 479—485.
51. Yang T.H., Somero G.N. Effects of feeding and food deprivation on oxygen consumption, muscle protein concentration, and activities of energy metabolism enzymes in muscle and brain of shallow- (*Scorpaena guttata*) and deep- (*Sebastelobus alascanus*) living Scorpaenid fishes // J. Exp. Biol. — 1993. — Vol. 181. — P. 213—223.