

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, амфипод 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

© С. А. Щербань, 2013

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 (*S. 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 двустворчатых 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. *Андреенко Т.И., Солгатов А.А., Головина И.В.* Адаптивная реорганизация метаболизма у двустворчатого 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. *Солгатов 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 *Sciaemops 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.