

*На правах рукописи*

Лубяга Юлия Андреевна

**РАЗНООБРАЗИЕ И ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
МЕХАНИЗМОВ СТРЕСС-АДАПТАЦИИ ПРЕСНОВОДНЫХ АМФИПОД  
*GAMMARUS LACUSTRIS* И *GMELINOIDES FASCIATUS* ПРИ РАССЕЛЕНИИ  
В НОВЫЕ АРЕАЛЫ ОБИТАНИЯ**

Специальность: 03.02.10 – Гидробиология

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Иркутск, 2018

Работа выполнена в Научно-исследовательском институте биологии федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Иркутский государственный университет», г. Иркутск.

**Научный руководитель:**

**Тимофеев Максим Анатольевич,**

доктор биологических наук, директор научно-исследовательского института биологии ФГБОУ ВО «ИГУ», заведующий лабораторией «Проблемы адаптации биосистем», профессор кафедры зоологии беспозвоночных и гидробиологии Биолого-почвенного факультета ИГУ.

**Официальные оппоненты:**

**Нина Николаевна Немова,**

член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории экологической биохимии Института биологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр РАН» (ИБ КарНЦ РАН).

**Надежда Александровна Березина,**

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт РАН (ЗИН РАН).

**Ведущая организация:**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН» (ФГБУН ИМБИ), г. Севастополь.

Защита состоится « \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2018 г. в \_\_\_\_\_ часов на заседании диссертационного совета Д002.036.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742, Ярославская область, Некоузский район, п. Борок, д. 109. Тел.: +7 (48547)24042, e-mail: [dissovet@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:dissovet@ibiw.yaroslavl.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук по адресу: 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, д. 109 и на сайте <http://www.ibiw.ru>, с авторефератом – в сети Интернет на сайтах ВАК РФ (<http://vak.ed.gov.ru/>) и ИБВВ РАН (<http://www.ibiw.ru/>).

Автореферат разослан « \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2018 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук



Л.Г. Корнева

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Оценка устойчивости водных организмов и их способности адаптироваться к изменяющимся условиям среды является важной проблемой гидробиологии. В связи с тем, что любая среда обитания, а особенно водная, характеризуется многокомпонентностью и нестабильностью абиотических и биотических условий, живые организмы постоянно сталкиваются с теми или иными стрессовыми воздействиями.

Одной из главных характеристик живого является способность к адаптации (Селье, 1979). Адаптивные возможности организма определяются врожденными и приобретенными приспособительными реакциями на клеточном, органном, системном и организменном уровнях. Для каждого вида свойственны свои адаптационные пределы, которые обеспечивают возможность организма противостоять неблагоприятным воздействиям факторов среды, а также определяют его биогеографическое распространение (Немова, Высоцкая, 2004; Tomanek, 2008; Begon et al, 2009; Чуйко, 2014). Так, например, размер ареала вида напрямую зависит от его способности выдерживать колебания целого ряда биотических и абиотических факторов среды (Killen et al., 2010). При этом жизнедеятельность и функциональная активность организмов в большей степени определяется лимитирующими факторами окружающей среды.

Уровень минерализации является одним из ведущих абиотических средовых параметров, ограничивающих распространение гидробионтов и непосредственно влияющих на их жизнедеятельность на всех этапах развития (Галышева, 2009; Хлебович, 2010; Аладин, 2013). Данный фактор вызывает у гидробионтов необходимость справляться с гипо- и гиперосмотическими стрессами, развивая локальную адаптацию к различному содержанию ионов. Успех адаптации организмов при этом зависит от способности к перестраиванию водно-солевого обмена.

Другим важнейшим лимитирующим фактором для водных организмов является температура. В связи с тем, что метаболизм пойкилотермных организмов напрямую зависит от температурных изменений в окружающей среде, увеличение температуры приводит к изменениям интенсивности метаболизма. Так, вследствие ускорения метаболизма происходит увеличение потребления кислорода и, в результате накопления его активных форм, развивается окислительное повреждение клеток и внутриклеточных структур (Kassahn et al., 2009; Circu, Aw, 2010).

Совместное воздействие упомянутых факторов (температуры и минерализации) может критически влиять на энергетический баланс гидробионтов из-за потребности в дополнительной энергии, которая необходима для восстановления и поддержания гомеостаза (Konstantinov, 2003; Amiard-Triquet et al., 2011; Sokolova et al., 2012). Возможность организма поддерживать гомеостаз основывается на работе целого комплекса клеточных и биохимических механизмов стресс-реакции, которые позволяют предотвратить повреждение клеточных компонентов и поддерживать основные метаболические реакции, необходимые для выживания и размножения.

Известно, что большинство представителей фауны Голарктики характеризуются высокой степенью экологической пластичности и широкими адаптивными способностями. Это позволяет им переносить широкий диапазон изменений факторов среды и способствует расселению в обширном ареале. Одним из представителей голарктических видов является *Gammarus lacustris* Sars, 1869. Данный вид используют как модельный, на примере которого решают проблемы популяционной биологии и экологии (Yemelyanova et al., 2002; Vainio, Vainola, 2003; Daunys, Zettler, 2006; Tolomeyev et al., 2006; Matafonov, 2007; Berezina, 2007; Zadereev et al., 2010). В то же время, схожими способностями наделены и виды, являющиеся успешными интродуцентами. Интродуценты, благодаря высокому адаптивному потенциалу, могут успешно конкурировать с аборигенными видами вплоть до их вытеснения из биоценозов, тем самым меняя структуру экосистем (Berezina, Panov, 2003; Скальская, 2008). Особый интерес среди успешных видов-интродуцентов представляет байкальский вид амфипод *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899). Данный вид стал объектом плановой интродукции в ряд озер и водохранилищ СССР начиная с 60-х гг. 20-го века. Позже *G. fasciatus* активно расселился в различные водоемы самостоятельно, сумев широко распространиться за пределы своего нативного ареала – озера Байкал (Panov, Berezina, 2002; Кухарев и др., 2008; Berezina, Strelnikova, 2010; Kangur et al., 2010; Курашов, 2012; Schletterer, Kuzovlev, 2012; Барбашова и др., 2013; Трифонова и др., 2016). В работах Д.В. Матафонова и др. (2005), Н.А. Березиной и др. (2004, 2009), Е.А. Курашова и др. (2006, 2012) приведены обзоры естественного и искусственного ареалов вида, охватывающих европейскую и азиатскую части России.

К настоящему времени причины, которые позволяют обоим видам успешно интегрироваться в фауну водоемов с различными гидрохимическими характеристиками, остаются недостаточно изученными. Вероятно, способности к освоению мест обитания за пределами естественного ареала и внедрению в нехарактерные экосистемы связаны с физиологическими и биохимическими особенностями обоих видов. Эти особенности должны обеспечивать высокий уровень экологической пластичности и возможность быстрой физиологической адаптации к новым условиям среды.

В связи с этим была сформулирована **цель** настоящего исследования – изучить разнообразие и видовую изменчивость физиологических и биохимических процессов, лежащих в основе высокой адаптивности эврибионтных видов амфипод *G. fasciatus* и *G. lacustris* при расселении в новые места обитания.

Для достижения указанной цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Оценить терморезистентность представителей различных популяций амфипод видов *G. fasciatus* и *G. lacustris* из водоемов с различными гидрохимическими характеристиками;
2. Оценить влияние постепенного изменения температуры среды на эффективность энергетического обмена у представителей различных популяций амфипод видов *G. fasciatus* и *G. lacustris* по изменению содержания лактата, гликогена и глюкозы;
3. Оценить влияние постепенного изменения температуры среды на активацию компонентов антиоксидантной системы (АОС) (ферментов пероксидазы, каталазы

и глутатион S-трансферазы) у представителей различных популяций амфипод видов *G. fasciatus* и *G. lacustris*;

4. Оценить влияние постепенного изменения температуры среды на уровень клеточных повреждений по изменению содержания белков теплового шока семейства БТШ70 у представителей различных популяций амфипод видов *G. fasciatus* и *G. lacustris*;

5. Оценить влияние постепенного изменения температуры среды на уровень повреждения клеточных мембран по показателям перекисного окисления липидов у представителей различных популяций амфипод видов *G. fasciatus* и *G. lacustris*;

6. Провести сравнительный анализ данных, выявить взаимосвязи между исследованными показателями и определить разнообразие, видовую и популяционную изменчивость механизмов, лежащих в основе адаптивных способностей исследуемых видов.

**Научная новизна.** Впервые проведено сравнительное экспериментальное исследование, направленное на выявление механизмов адаптации амфипод видов *G. fasciatus* и *G. lacustris* из отдаленных популяций к изменениям условий среды. Впервые показано, что уровень терморезистентности амфипод определяется уровнем минерализации водоема. Показано, что представители исследуемых видов, обитающие в различных гидрохимических условиях среды, различаются по показателям верхних критических температур аэробного метаболизма. Кроме того, выявлены различия в характере и скорости активации стресс-реакций у представителей отдаленных популяций амфипод видов *G. fasciatus* и *G. lacustris*, экспонированных в условиях изменения температуры среды.

**Теоретическая и практическая значимость.** Полученные в настоящем исследовании данные вносят существенный вклад в понимание работы системы неспецифического стресс-ответа и энергетического метаболизма, как важнейших элементов, определяющих степень адаптивности и конкурентные способности организма. Кроме того, новые данные дополняют уже существующие знания об экологии и физиологии амфипод видов *G. fasciatus* и *G. lacustris*. Результаты работы могут быть применены при прогнозировании скорости и особенностей расширения ареала вида-вселенца *G. fasciatus*, а также его взаимодействия с аборигенной фауной. Полученные данные могут быть также применены при прогнозировании формирования пространственно-временной структуры уже существующих популяций изученных видов (*G. fasciatus* и *G. lacustris*) при возможном изменении условий среды их обитания, в том числе и в результате глобальных климатических изменений. Полученные результаты могут быть использованы в соответствующих учебных курсах и программах университетов.

**Защищаемые положения.**

1. Уровень терморезистентности амфипод видов *G. fasciatus* и *G. lacustris* определяется степенью минерализации водоема обитания.

2. Существуют межвидовые и межпопуляционные различия в скорости и характере изменения процессов обеспечения энергией и неспецифических механизмов стресс-адаптации при постепенном изменении температуры среды у амфипод видов *G. fasciatus* и *G. lacustris* из отдаленных популяций.

3. Стратегии биохимических адаптаций у представителей *G. fasciatus* и *G. lacustris* при расширении ареала определяются особенностями энергетического метаболизма и неспецифических механизмов стресс-адаптации.

**Соответствие паспорту научной специальности.** Диссертационное исследование соответствует паспорту специальности 03.02.10 – гидробиология, а именно первому пункту «Исследование влияния факторов водной среды на гидробионтов в природных и лабораторных условиях с целью установления пределов толерантности и оценки устойчивости водных организмов в условиях изменяющихся физико-химических свойств природных вод (в частности, при антропогенном воздействии)», а также второму пункту паспорта «Исследование экологических основ жизнедеятельности гидробионтов – их питания, водно-солевого и энергетического обмена, закономерностей роста и развития, особенностей жизненных циклов».

**Степень достоверности и апробация результатов.** Основные результаты диссертационного исследования были представлены на 9 всероссийских и международных конференциях. По теме диссертации опубликовано 29 печатных работ. В том числе: статей в журналах, включенных в список ВАК и приравненных к ним – 13 (в зарубежных журналах, индексируемых системой Web of Science, – 9; в российских изданиях – 4); тезисов российских и международных конференций – 16.

**Объем и структура диссертации.** Диссертационная работа состоит из введения, трех глав, обсуждения результатов, выводов и списка литературы. Диссертация изложена на 143 страницах, содержит 6 таблиц и 19 рисунков. Список литературы включает 321 источник, из которых 155 на иностранных языках.

#### **Благодарности.**

Автор выражает искреннюю признательность своему научному руководителю д.б.н. М.А. Тимофееву за помощь и поддержку на всех этапах работы. Хочется выразить благодарность всем сотрудникам лаборатории «Проблемы адаптации биосистем» за неоценимую помощь в сборе материала, освоении методов анализа, работе над текстом, а также за конструктивную критику и поддержку на всех этапах работы. Автор выражает сердечную благодарность акад. РАН, д.ф.-м.н. А.Г. Дегерменджи, д.б.н., проф. Е.А. Курашову, к.б.н. П.Б. Дроздовой, М.С. Трифиновой за всестороннюю помощь в организации и проведении экспериментальной работы на оз. Шира, оз. Ладожском и Финском заливе. Выражаю глубокую признательность к.б.н. Е.В. Борвинской за ценные советы и рекомендации по решению поставленных задач. Работа поддержана грантами РНФ (14-14-00400, 17-14-01063), РФФИ (14-04-00501, 15-04-06685, 16-34-60060, 17-44-388067) и Грантом Президента РФ (МК-6804.2018.4).

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ**

В первой главе рассмотрены важнейшие абиотические факторы водной среды, такие как температура и минерализация, а также их влияние на физиологию и экологию гидробионтов. Проведен обзор ключевых биохимических механизмов резистентности гидробионтов и принципов их адаптации к изменяющимся факторам среды.

## ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объекта данного исследования была выбрана широко распространенная в морских и пресных водоемах мира группа высших ракообразных – амфиподы (Amphipoda, Crustacea). В работе использовали представителей байкальского (исходно эндемичного) вида амфипод *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и голарктического вида *Gammarus lacustris* Sars, 1869 – типичного обитателя мелководных водоемов.



**Рисунок 1.** Места сбора амфипод видов *G. fasciatus* (оз. Байкал, оз. Ладожское, Финский залив) и *G. lacustris* (заводь р. Ангара, оз. Шира).

Материал для представленного исследования был собран в течение 2013–2017 гг. Амфипод вида

*G. fasciatus* отлавливали в прибрежной зоне трех различных по гидрохимическим характеристикам водоемах: озеро Байкал (пос. Большие Коты, N 51°54.25', E 105°04.14'; общая минерализация 96,7 мг/л), озеро Ладожское (N 59°97'28.32", E 31°06'84.08"; общая минерализация 64 мг/л) и Финский залив (N 60°08'95.18", E 29°91'93.43"; общая минерализация 186 мг/л). Также в работе использовали представителей двух популяций вида *G. lacustris*, населяющих оз. Шира (Республика Хакасия, Восточная Сибирь, N 54°29'7.25", E 90°12'1.49"; общая минерализация 16 600 мг/л) и заводь р. Ангара (Восточная Сибирь, N 52°16'4.71", E 104°16'52.77"; общая минерализация 53 мг/л).

Сбор представителей вида *G. lacustris* из пресноводной популяции и представителей *G. fasciatus* проводили с глубины 0,2-0,7 м с использованием гидробиологического сачка. Амфипод *G. lacustris* из оз. Шира отлавливали с глубины 7 м при помощи планктонной сети. Для определения амфипод был использован определитель В.В. Тахтеева (1993).

**Методика проведения экспериментов.** Экспозицию амфипод проводили в соответствии с методикой экспериментальной акклиматизации, рекомендованной Rörtner, Knust (2007). В ходе исследования были проведены 3 типа экспериментов: первый – экспозиция амфипод в условиях градиентного (постепенного) повышения температуры среды от 6 °С (принимаемой за контрольный уровень) до температуры, при которой отмечали гибель 100 % особей; второй – экспозиция в условиях постепенного понижения температуры среды от контрольного уровня (6 °С) до минимальных положительных температур (0,5 °С); третий – суточная экспозиция в условиях острого температурного шока в температуре, при которой отмечали гибель 50 % особей за сутки. Скорость изменения температуры для первого и второго типов эксперимента составила 1 °С ч<sup>-1</sup>. Для представителей вида *G. fasciatus* эта температура составила 28 °С, а для амфипод *G. lacustris* - 30 °С. Амфипод контрольной группы для всех экспериментов содержали в условиях, аналогичных предварительной акклиматизации – 6 ± 1 °С. Контрольные образцы фиксировали в начале эксперимента при температуре 6 °С. Для оценки влияния

изменения температуры среды на показатели клеточного метаболизма у исследуемых видов проводили измерения динамики следующих показателей: маркеров энергетического обмена (содержание лактата, свободной глюкозы и гликогена), активности ферментов АОС (пероксидазы, каталазы, глутатитон S-трансферазы), содержания белков теплового шока БТШ70 и содержания продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ).

**Биохимические методы анализа.** Оценку изменения содержания энергетических метаболитов проводили энзиматическими спектрофотометрическими методами с применением стандарт-набора «Лактат-витал» и согласно методикам Bergeymer (1985), Morris et al. (2005) с модификациями Ivanina et al. (2010), Sokolova et al. (2012). Оценку изменения активности ферментов антиоксидантной системы – пероксидазы, каталазы и глутатион S-трансферазы – проводили согласно модифицированным (Тимофеев, 2010) спектрофотометрическим методикам Drotar et al. (1985), Aebi (1984) и Habig et al. (1974) соответственно. Изменение содержания БТШ70 определяли с использованием стандартного метода денатурирующего электрофореза в полиакриламидном геле с последующим вестерн-блоттингом и инкубацией мембран в антителах к БТШ70 (Побежимова и др., 2004; Bedulina et al., 2013). Оценку содержания продуктов ПОЛ проводили согласно модифицированной методике Хышиктуева с соавторами (Дерюгина, 2010).

**Расчет и статистическая обработка данных.** В ходе исследования было проведено более 250 экспериментов с амфиподами видов *G. fasciatus* и *G. lacustris* из различных мест обитания. Все эксперименты проведены в 5 и более повторях. Измерения показателей проводили не менее чем в 3-х аналитических повторях из каждой пробы. Обсчет иммуноблоттов проводили с использованием программы ImageJ (v.1.41., Wayne Rasband, NIH).

Статистический анализ полученных данных и подготовку иллюстративного материала проводили в программной среде R (R Core Team, 2017). Результаты экспериментов по определению скорости гибели амфипод при повышенной температуре аппроксимировали с помощью нелинейной регрессии к модели Вейбулла (Wilson, 1994; Axenov-Gribanov et al., 2016).

Оценку статистической значимости изменений биохимических параметров амфипод в течение экспериментальных экспозиций проводили по следующей схеме. Сначала проверяли наличие отличий между выборками в рамках каждого набора данных с помощью критерия Краскела-Уоллиса. Если обнаруживали отличия ( $p < 0,05$ ), продолжали анализ и сравнивали каждую из экспериментальных групп с контрольной с использованием теста Данна в реализации пакета RMCMR (Pohlert, 2014) с поправкой Хоммеля на множественные сравнения (Hommel, 1988). Отличия считали статистически значимыми при  $p < 0,05$ . Данные представляли в виде диаграмм размаха («box plot») с использованием пакета ggplot2 (Wickham, 2009).

Корреляцию между медианными значениями биохимических параметров определяли по коэффициенту ранговой корреляции Спирмена. Парную корреляцию между изучаемыми показателями визуализировали в виде сетей, если коэффициент Спирмена превышал 0,5 или был ниже -0,5, с помощью пакета igraph (Csardi, Nepusz, 2006) согласно рекомендациям (Hüning et al., 2011).



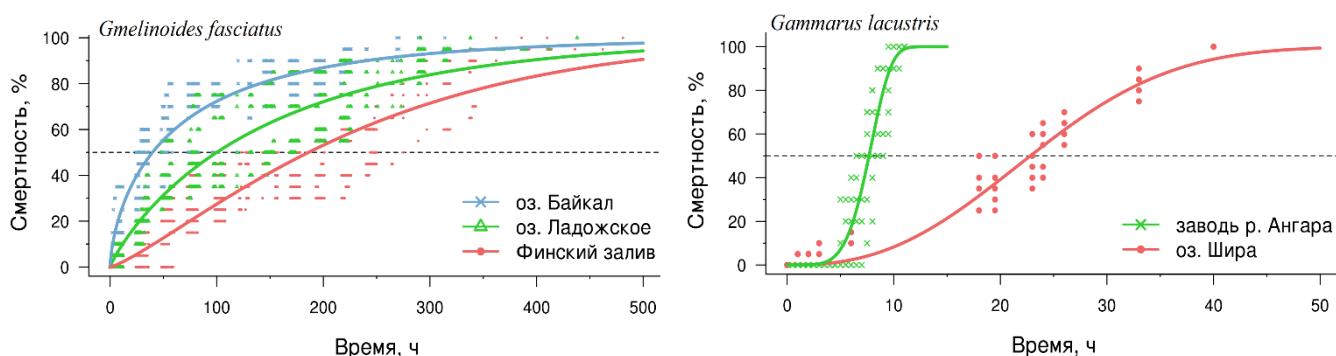
### ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

#### Оценка показателей терморезистентности байкальского *G. fasciatus* и голарктического *G. lacustris* из различных мест обитания

В ходе первого этапа работы проводили оценку показателей терморезистентности у представителей исследуемых популяций амфипод *G. fasciatus* и *G. lacustris*. Уровень терморезистентности определяли в ходе экспозиции амфипод в условиях как постепенного повышения температуры среды, так и воздействия шоковой температуры, отслеживая динамику их гибели. Установлено, что у амфипод *G. fasciatus* и *G. lacustris* из более минерализованных водоемов показатели терморезистентности выше, чем у представителей данных видов, обитающих в водоемах с меньшей минерализацией.

Температура гибели 50 % ( $LT_{50}$ ) и 100 % особей ( $LT_{100}$ ) у амфипод из Финского залива выше (33,5 °C и 33,9 °C, соответственно), чем у представителей популяций того же вида из оз. Байкал (32 °C и 32,9 °C, соответственно) и оз. Ладожского (31,5 °C и 32,6 °C, соответственно). У *G. lacustris* из солоноводного оз. Ширы показатель  $LT_{100}$  выше (33 °C), чем у амфипод из пресноводной заводи р. Ангара (31 °C).

В условиях воздействия шоковой температуры, время гибели 50 % особей ( $Lt_{50}$ ) у *G. fasciatus* из Финского залива оказалось выше (190 ч), чем у амфипод из оз. Ладожского (100 ч) и оз. Байкал (30 ч). Среди представителей вида *G. lacustris* наиболее устойчивыми также оказались представители солоноводной популяции из оз. Ширы,  $Lt_{50}$  которых составил 23 ч, тогда как  $Lt_{50}$  у амфипод из заводи р. Ангара не превышал и 8 ч (Рис. 2).



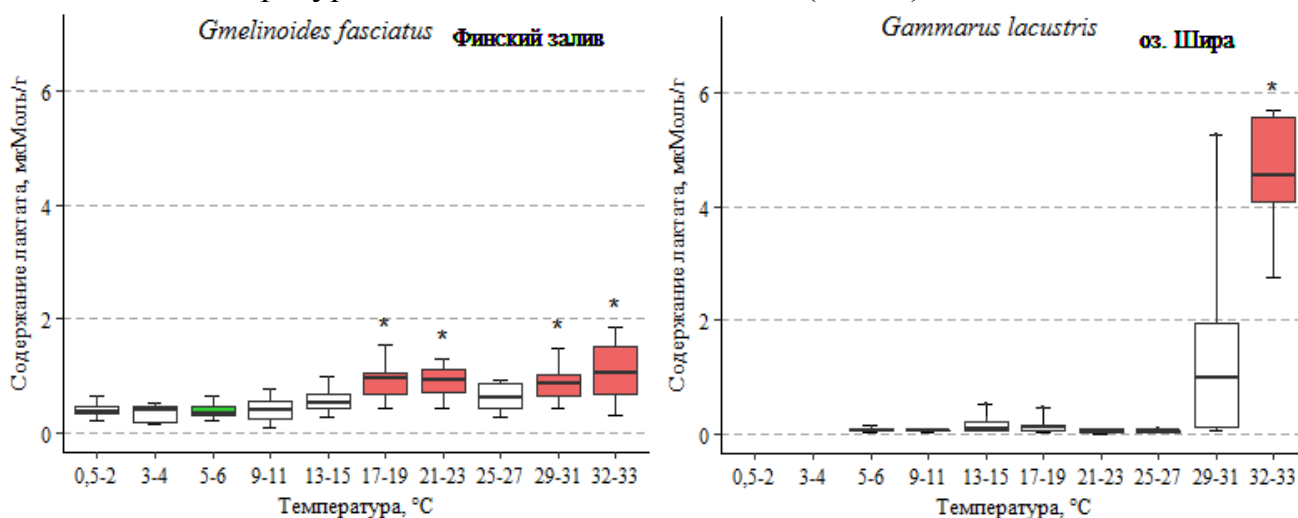
**Рисунок 2.** Смертность амфипод вида *G. fasciatus* и *G. lacustris* из различных популяций в условиях шокового температурного воздействия (28 °C, 30 °C, соответственно).

На следующем этапе исследования были рассмотрены межвидовые и межпопуляционные различия механизмов стресс-резистентности у представителей видов *G. fasciatus* и *G. lacustris* из различных мест обитания в условиях экспериментального постепенного изменения температуры среды. В качестве маркеров стресс-ответа использовали показатели активации ключевых систем резистентности организма, таких как энергетический обмен, ферменты антиоксидантной системы, а также показатели повреждения клеточных белков (содержание белков теплового шока семейства БТШ70) и показатели повреждения клеточных мембран (содержание продуктов ПОЛ).

## Показатели энергетического обмена у амфипод видов *G. fasciatus* и *G. lacustris* из различных мест обитания при экспозиции в условиях постепенного изменения температуры среды

### Изменение содержания лактата

Экспозиция представителей *G. fasciatus* и *G. lacustris* в условиях повышения температуры среды приводила к изменению содержания лактата у особей всех исследованных популяций. Показано, что у амфипод вида *G. fasciatus* из водоемов интродукции – оз. Ладожское и Финский залив, увеличение содержания лактата происходило раньше (17-27 °С и 17-23 °С, соответственно) и в меньшей степени (содержание увеличилось максимум в 3 раза), чем у *G. lacustris*. У представителей *G. lacustris* отмечали быстрое и многократное (более чем 50 раз) накопление лактата в диапазоне температур 25-31 °С для амфипод из пресноводной популяции, и в диапазоне температур 32-33 °С для солоноводной (Рис. 3).



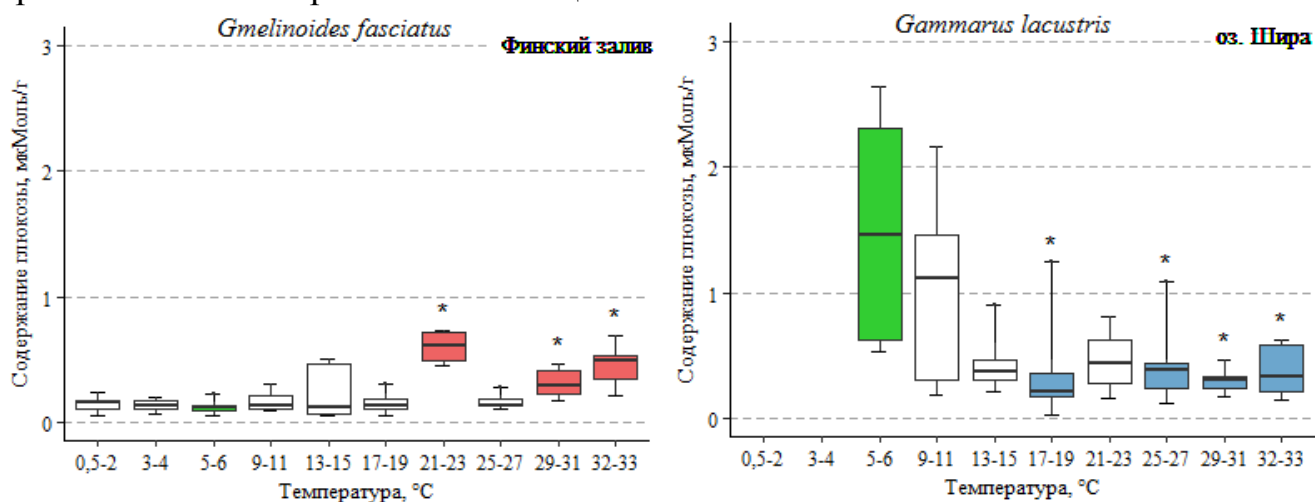
**Рисунок 3.** Содержание лактата у амфипод видов *G. fasciatus* (популяция Финского залива) и *G. lacustris* (популяция оз. Шира), экспонированных в условиях постепенного изменения температуры среды (в мкМоль/г сыр. веса). Верхние и нижние границы диаграмм размаха обозначают наблюдаемые максимальные и минимальные значения по выборкам.

- - контрольный уровень содержания лактата;
- - статистически достоверное повышение содержания лактата относительно контрольного уровня.
- \* - статистически значимое отклонение от контроля при  $p < 0,05$  согласно тесту Данна.

### Изменение содержания свободной глюкозы и гликогена

В ходе оценки влияния постепенной гипо- и гипертермии установлено, что экспозиция *G. fasciatus* из оз. Ладожского и Финского залива не приводила к отклонению содержания глюкозы от контрольных значений в диапазоне температур с 0,5 до 19 °С, а для амфипод из оз. Байкал – с 0,5 до 29 °С. Увеличение содержания глюкозы у *G. fasciatus* из байкальской популяции отмечали при достижении температур 29-31 °С, а у представителей популяции Финского залива – при достижении температур 21-23 °С (Рис. 4). У представителей солоноводной популяции *G. lacustris* (оз. Шира) в условиях повышения температуры среды отмечали два периода снижения содержания глюкозы – при достижении диапазонов температур 17-19 °С и 25-33 °С. Изменения уровня свободной глюкозы у *G. lacustris* из пресноводной популяции не обнаружены.

При экспозиции в условиях постепенного изменения температуры среды содержание гликогена у амфипод из популяции оз. Ладожское и Финского залива не отклонялось от контрольных значений на протяжении всего времени эксперимента. У представителей же *G. fasciatus* из оз. Байкал отмечали кратковременное снижение уровня гликогена в диапазоне температур 25-27 °С с дальнейшим восстановлением до контрольных значений. Уровень гликогена у представителей *G. lacustris* из обеих исследуемых популяций в условиях постепенного повышения температуры не отклонялся от контрольных значений на протяжении всего времени экспозиции.



**Рисунок 4.** Содержание глюкозы у амфипод видов *G. fasciatus* (популяция из Финского залива) и *G. lacustris* (популяция из оз. Шира), экспонированных в условиях постепенного изменения температуры среды (в мкМоль/г сыр. веса). Верхние и нижние границы диаграмм размаха обозначают наблюдаемые максимальные и минимальные значения по выборкам.

- - контрольный уровень содержания глюкозы;
- - статистически достоверное понижение содержания глюкозы относительно контрольного уровня;
- - статистически достоверное повышение содержания глюкозы относительно контрольного уровня.
- \* - статистически значимое отклонение от контроля при  $p < 0,05$  согласно тесту Данна.

### **Активность ферментов АОС у амфипод видов *G. fasciatus* и *G. lacustris* из различных мест обитания при экспозиции в условиях постепенного изменения температуры среды**

#### Изменение активности пероксидазы и глутатион S-трансферазы

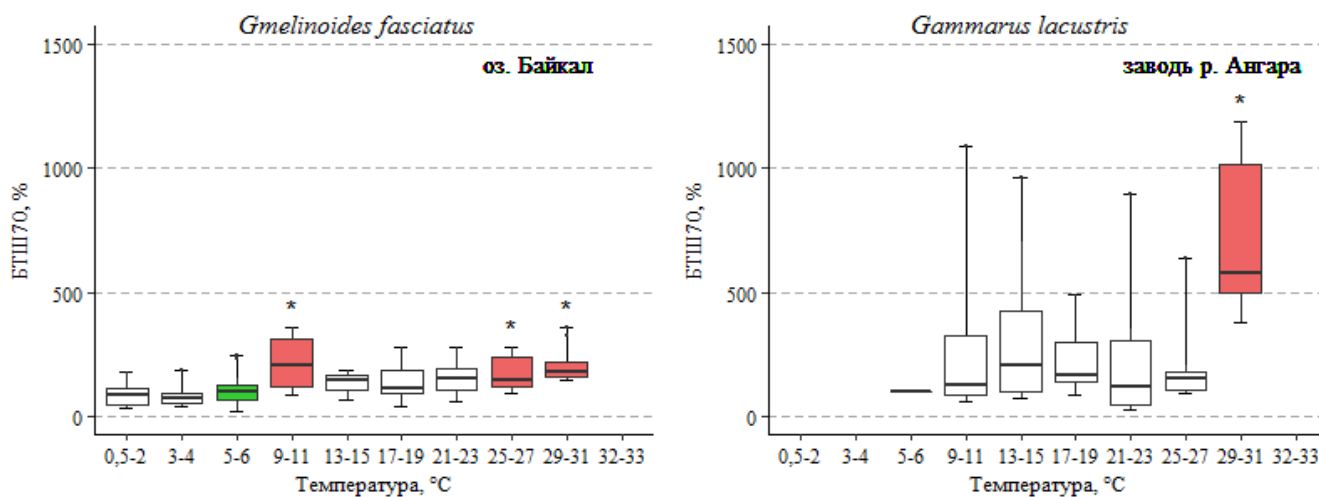
В ходе проведенного исследования у представителей видов *G. fasciatus* и *G. lacustris* из различных мест обитания, выявлены как сходства, так и различия в показателях базовой активности ферментов АОС, а также в направлении изменений активности исследованных ферментов при экспозиции в условиях постепенного изменения температуры среды. Так, в условиях постепенного изменения температуры среды у *G. fasciatus* из Финского залива наблюдали повышение активности пероксидазы при достижении температур 9-15 °С и 21-23 °С. При этом у *G. fasciatus* из слабоминерализованных водоемов (оз. Ладожское, оз. Байкал) в условиях эксперимента активность пероксидазы была стабильной и не отклонялась от контрольных значений. Напротив, у *G. lacustris* из популяции оз. Шира отмечали снижение активности пероксидазы в диапазоне температур 21-23 °С и 32-33 °С.

Базовая активность глутатион S-трансферазы у представителей популяции *G. lacustris* из оз. Шира ( $7 \pm 0,6$  нКат/мг белка) и ладожской популяции *G. fasciatus* ( $7 \pm 0,5$  нКат/мг белка) была в 2,5 раза выше, чем у представителей остальных

популяций. В условиях экспозиции при постепенном повышении температуры среды у *G. fasciatus* из оз. Ладожское отмечали кратковременное увеличение активности глутатион S-трансферазы при достижении температур 25-27 °С. При этом у амфипод из Финского залива, напротив, происходило кратковременное снижение активности данного фермента в диапазоне температур 9-11 °С. У представителей обеих популяций *G. lacustris* изменений активности глутатион S-трансферазы в течение всего эксперимента не отмечали.

### Изменение содержания БТШ70 у амфипод видов *G. fasciatus* и *G. lacustris* из различных мест обитания при экспозиции в условиях постепенного изменения температуры среды

Изменение содержания БТШ70 у амфипод видов *G. fasciatus* и *G. lacustris* из всех исследуемых популяций в условиях постепенного повышения температуры среды имело межвидовые и межпопуляционные различия. Так, увеличение содержания БТШ70 отмечали у амфипод обоих исследуемых видов из слабоминерализованных водоемов (оз. Байкал, заводь р. Ангара). У байкальской популяции *G. fasciatus* повышение содержания БТШ70 происходило дважды: при достижении диапазонов температур 9-11 °С и 25-31 °С. У *G. lacustris* из популяции заводи р. Ангара увеличение содержания БТШ70 отмечали лишь к концу экспозиции, в диапазоне температур 29-32 °С (Рис. 5). Необходимо отметить, что увеличение содержания БТШ70 у *G. fasciatus* было небольшим – в 2 раза, тогда как у *G. lacustris* зафиксировано пятикратное увеличение содержания БТШ70. Снижение содержания БТШ70 отмечали у *G. fasciatus* из популяции Финского залива в диапазоне температур 9-15 °С с последующим восстановлением до контрольного уровня.



**Рисунок 5.** Изменение содержания БТШ70 у амфипод вида *G. fasciatus* (популяция из оз. Байкал) и *G. lacustris* (популяция из заводи р. Ангара), экспонированных в условиях постепенного изменения температуры среды (в % относительно контрольного уровня). Верхние и нижние границы диаграмм размаха обозначают наблюдаемые максимальные и минимальные значения по выборкам.

■ - контрольный уровень содержания БТШ;

■ - статистически достоверное повышение содержания БТШ70 (%) относительно контрольного уровня;

\* - статистически значимое отклонение от контроля при  $p < 0,05$  согласно тесту Данна.

## **Изменение уровня ПОЛ у амфипод видов *G. fasciatus* и *G. lacustris* из различных мест обитания при экспозиции в условиях постепенного изменения температуры среды**

В ходе оценки влияния постепенного изменения температуры среды на уровень ПОЛ (окислительные процессы) у представителей исследуемых видов из различных популяций установлено, что экспозиция *G. fasciatus* из популяций оз. Байкал и оз. Ладожское и *G. lacustris* из оз. Шира не приводила к изменению содержания продуктов ПОЛ (диеновые и триеновые конъюгаты, основания Шиффа) от контрольных значений в течение всего эксперимента. Стоит отметить, что в условиях гипертермии у представителей *G. fasciatus* из Финского залива отмечали кратковременное повышение содержания триеновых конъюгатов при достижении температур 13-15 °С и 25-33 °С.

### **Общее обсуждение**

Результаты проведенного исследования показывают, что у представителей исследуемых видов существуют различия в скорости и степени активации компонентов системы неспецифической защиты в ответ на изменение температуры, что непосредственно определяет степень резистентности организмов.

При оценке терморезистентности в условиях постепенного повышения температуры среды показано, что у амфипод *G. fasciatus* и *G. lacustris* уровень терморезистентности определяется показателями минерализации мест их обитания. Отмечено, что у представителей популяций, обитающих в более минерализованных водоемах, показатели терморезистентности выше, чем у представителей тех же видов, обитающих в водоемах с меньшей минерализацией.

Установлено, что у амфипод обоих исследованных видов различаются значения верхних критических температур аэробного метаболизма, определяемых по температуре активации анаэробного метаболизма (увеличение содержания лактата). Так, у представителей вида *G. fasciatus* из оз. Ладожского и Финского залива, увеличение содержания лактата происходило раньше и в меньшей степени, чем у амфипод *G. lacustris*.

Известно, что при накоплении продуктов анаэробного метаболизма происходит закисление внутренней среды организма, что нарушает работу многих процессов (Wachter et al., 1997; Philp et al., 2005; Soldatov et al., 2009). Поэтому, вероятно, у *G. fasciatus*, у которого отмечали меньшее накопление лактата, не происходит необратимых изменений на клеточном уровне, что позволяет ему восстановить функционирование клеточных систем при возвращении амфипод данного вида к оптимальным условиям жизнедеятельности.

При оценке показателей энергетического обмена у амфипод, экспонированных в условиях постепенного повышения температуры среды, выявлены достоверные различия в направленности изменения уровня свободной глюкозы. У представителей *G. fasciatus* из оз. Байкал и Финского залива наблюдали увеличение содержания глюкозы с повышением температуры среды, тогда как у *G. fasciatus* из ладожской популяции и *G. lacustris* из популяции оз. Шира уровень свободной глюкозы снижался. Однако изменение уровня гликогена отмечали только у представителей вида *G. fasciatus* из популяции оз. Байкал. Снижение

содержания глюкозы и/или гликогена указывает на возрастающее расходование энергии в условиях температурного стресса и повышение интенсивности метаболизма (Portner et al., 2010). Повышение же уровня глюкозы является признаком достаточного обеспечения организма энергией и, вероятно, активно происходящих процессов гликогенолиза.

Показанные различия в изменении содержания свободной глюкозы, гликогена и лактата указывают на использование представителями видов *G. fasciatus* и *G. lacustris* из отдаленных популяций разных стратегий адаптации энергетического метаболизма.

Известно, что представители обоих исследуемых видов характеризуются развитой адаптивной пластичностью (Березина, Панов, 2003; Березина, 2005; Тимофеев, 2010; Vereshchagina et al., 2016). Поэтому при расселении в новые места обитания данные виды способны приспосабливаться и выживать в крайне разнообразных, нетипичных для данного вида, условиях. Вероятно, у амфипод вида *G. fasciatus* в основе таких локальных адаптаций и повышенной резистентности лежит способность к эффективному расходованию энергии и постепенному подключению компонентов неспецифической системы стресс-ответа, тогда как амфиподы вида *G. lacustris* имеют изначально большой запас свободной глюкозы и при этом более высокую скорость энергозависимых биохимических реакций, что обусловлено эволюционными особенностями вида.

При оценке активности ферментов АОС отмечали высокую базовую активность ферментов каталазы и глутатион S-трансферазы у амфипод *G. fasciatus* из оз. Ладожское, которая была в 2 раза выше по сравнению с показателями у представителей данного вида из других водоемов. У представителей вида *G. lacustris* из оз. Шира базовая активность всех трех исследуемых ферментов АОС была выше в 2 раза, чем у амфипод из заводи р. Ангара. Высокий уровень активности данных ферментов может быть обусловлен особенностями гидрохимического состава, в первую очередь минерализацией и температурным режимом водоемов обитания. Повышенная активность ферментов АОС указывает на реакцию неспецифической стресс-защиты и повышение уровня АФК в клетке, инициируемые изменением ионного состава среды. В работе Е.В. Борвинской и др. (2011) на примере пресноводных рыб: щуки (*Esox lucius* L.), сига (*Coregonus lavaretus* L.) и плотвы (*Rutilus rutilus* L.) – показано, что изменение минерализации среды в результате минерального загрязнения приводит к увеличению активности глутатион S-трансферазы у всех исследуемых видов. Таким образом, длительное существование представителей исследуемых нами видов в нехарактерных для них условиях, а именно условиях измененного ионного состава воды, может приводить к повышению активности ферментов АОС, направленное на поддержание химического постоянства внутренней среды организма и его целостности.

В условиях эксперимента изменение активности исследуемых ферментов АОС наблюдали только у *G. fasciatus* из водоемов интродукции (оз. Ладожское, Финский залив). У представителей популяции из Финского залива выявлено увеличение активности пероксидазы и снижение активности каталазы, что может свидетельствовать о попытках организма экономить энергию в условиях стресса и провести перераспределение основных энергетических ресурсов на более эффективное использование ферментов АОС. У представителей ладожской

популяции того же вида отмечали снижение активности каталазы и возрастание активности глутатион S-трансферазы в условиях постепенного повышения температуры среды. Семейство ферментов глутатион S-трансфераз играет роль в индивидуальной чувствительности организма к токсичным веществам, таким как различные полиароматические углеводороды, хлорированные бифенилы и тяжелые металлы, и активно участвует в их обезвреживании (Ahmad et al., 2006; Cazenave et al., 2006; Lee et al., 2008; Domingues et al., 2010). Температура, влияя на интенсивность обмена веществ гидробионтов, соответственно влияет и на степень токсического воздействия ксенобиотиков различной природы. Так, в ряде работ было показано, что отклонение температуры среды от оптимальных для организма значений приводит к снижению его токсикорезистентности по отношению к неорганическим и органическим загрязняющим веществам (Camus et al., 2004; Khan et al., 2006; Osterauer et al., 2008).

По результатам анализа содержания стрессовых белков семейства БТШ70 (маркера повреждений белков) у исследуемых видов в условиях постепенного изменения температуры среды установлены межвидовые и межпопуляционные различия. Увеличение содержания БТШ70 отмечали у представителей слабоминерализованных водоемов: *G. fasciatus* из популяции оз. Байкал и *G. lacustris* из популяции заводи р. Ангара. При этом следует подчеркнуть, что увеличение содержания БТШ70 у *G. fasciatus* было небольшим – в 2 раза, тогда как у *G. lacustris* зафиксировано пятикратное увеличение уровня БТШ70. Дополнительный синтез БТШ70 в первую очередь направлен на поддержание нативной конформации и функциональной активности белков в условиях стрессового воздействия (Sokolova, 2004; Tomanek, 2010). Тот факт, что у представителей двух исследуемых популяций *G. fasciatus* из водоемов интродукции и *G. lacustris* из популяции оз. Ши́ра не происходит индукции синтеза БТШ70 в условиях постепенного изменения температуры среды, указывает на то, что существуют межпопуляционные и межвидовые различия в регуляции экспрессии и синтеза данных белков связанные с температурным режимом среды обитания или другими абиотическими факторами.

Полученные данные подтверждают, что представители обоих исследованных видов имеют широкий диапазон толерантности по отношению к факторам среды. Показано, что высокий уровень экологической валентности амфипод *G. fasciatus* и *G. lacustris* базируется на их способности к внутривидовой адаптивной пластичности на уровне биохимических процессов. Показанные особенности работы энергетического метаболизма и элементов неспецифической стресс-адаптации у представителей амфипод видов *G. fasciatus* и *G. lacustris* из отдаленных популяций свидетельствуют об использовании ими различных стратегий биохимических адаптаций, которые сформировались при их расселении в новые водоемы с различной минерализацией и температурным режимом.

## ВЫВОДЫ

1. Степень терморезистентности популяций исследуемых видов амфипод определяется уровнем минерализации водоема обитания. Показано, что представители популяций видов *G. fasciatus* и *G. lacustris*, обитающие в водоемах с более высокой минерализацией (Финский залив, оз. Шира), более терморезистентны по сравнению с представителями популяций из менее минерализованных водоемов (оз. Байкал, оз. Ладожское, заводь р. Ангара);
2. Установлены межвидовые и межпопуляционные различия процессов обеспечения энергией у представителей исследуемых видов в условиях постепенного изменения температуры среды. Значения верхних критических температур аэробного метаболизма у амфипод вида *G. fasciatus* ниже, чем у *G. lacustris* из всех исследуемых популяций. В свою очередь у особей вида *G. fasciatus*, обитающих за пределами естественного ареала, значения верхних критических температур аэробного метаболизма ниже, чем у амфипод из естественного ареала;
3. Установлены различия в динамике активности ферментов АОС у амфипод исследуемых видов в условиях постепенного изменения температуры среды. Показано, что изменения активности ферментов АОС происходят у представителей вида *G. fasciatus* из водоемов интродукции (Финский залив, оз. Ладожское), в то время как у особей вида *G. lacustris* увеличение активности данных ферментов не происходит;
4. Выявлены видоспецифичные особенности динамики содержания стрессовых белков семейства БТШ70 в условиях постепенного изменения температуры среды. Показано, что у амфипод вида *G. fasciatus* активация синтеза БТШ70 происходит раньше (при меньших отклонениях температуры среды от оптимума вида), но в меньшей степени, в отличие от таковой у представителей вида *G. lacustris*;
5. Амфиподы обоих исследуемых видов обладают эффективной системой антиоксидантной защиты в условиях постепенного изменения температуры среды, что подтверждается отсутствием накопления продуктов ПОЛ;
6. Представители вида *G. fasciatus* обладают более высокими адаптивными возможностями и конкурентоспособностью при повышении температуры по сравнению с представителями голярктического *G. lacustris*.

## СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК (в том числе Web of Science, Scopus и РИНЦ)

1. **Lubyaga Y.A.** A comparative study of antioxidant enzymes activity to heat shock in amphipods *Gmelinoides fasciatus* of littoral community of Lake Baikal and Thermal Springs / Lubyaga Y.A., Trifonova M.S., Nikolaeva A.K., Emshanova V.A., Axenov-Gribanov D.V., Gurkov A.N., Shatilina Z.M., Timofeev M.A. // Journal of Stress Physiology & Biochemistry 2016, Vol. 12. – № 4. – P. 31-37.



2. Vereshchagina K. Salinity modulates thermotolerance, energy metabolism and stress response in amphipods *Gammarus lacustris* / Vereshchagina K., **Lubyaga Y.**, Shatilina Z., Bedulina D., Gurkov A., Axenov-Gribanov D., Kondrateva E., Gubanov M., Zadereev E., Sokolova I. and Timofeyev M. // PeerJ, 2016, Vol. 4. P. e2657.
3. Axenov-Gribanov D.V. Estimation of experimental cohabitation between Golarctic and Baikal endemic amphipods species: *G. lacustris* against *G. fasciatus* / Axenov-Gribanov D.V., Shatilina Z.M., **Lubyaga Y.A.**, Emashanova V.A., Vereshchagina K.P., Lozovoy D.V., Kondratieva E.S., Timofeyev M.A. // Journal of Stress Physiology & Biochemistry. 2018. Vol. 14. – № 1. – P. 5-11.
4. Jakob L. Uptake kinetics and subcellular compartmentalization explain lethal but not sublethal effects of cadmium in two closely related amphipod species / Jakob L., Bedulina D.S., Axenov-Gribanov D.V., Ginzburg M., Shatilina Zh.M., **Lubyaga Y.A.**, Madyarova E.V., Gurkov A., Timofeyev M.A., Pörtner H.O., Sartoris F.J., Altenburger R., Luckenbach T. // Environmental Science and Technology. 2017. – 51(12). – P. 7208-7218.
5. Axenov-Gribanov D.V. Thermal preference ranges correlate with stable signals of universal stress markers in Lake Baikal endemic and Holarctic amphipods / Axenov-Gribanov D., Bedulina D., Shatilina Z., Jakob L., Vereshchagina K., **Lubyaga Y.**, Gurkov A., Shchapova E., Luckenbach T., Lucassen M., Sartoris F., Pörtner H., Timofeyev M. // PLOS one. 2016 DOI: 10.1371/journal.pone.0164226.
6. Shchapova E.P. Crude oil at concentrations considered safe promotes rapid stress-response in Lake Baikal endemic amphipods / Shchapova E.P., Axenov-Gribanov D.V., **Lubyaga Y.A.**, Shatilina Z.M., Vereshchagina K.P., Protasov E.S., Madyarova E.V., Timofeyev M.A. // Hydrobiologia. 2018. Vol. 805. – № 1. – P. 189-201.
7. Axenov-Gribanov D.V. A cellular and metabolic assessment of the thermal stress responses in the endemic gastropod *Benedictia limnaeoides ongurensis* from Lake Baikal / Axenov-Gribanov D.V., Bedulina D.S., Shatilina Z.M., **Lubyaga Y.A.**, Vereshchagina K.P., Timofeyev M.A. // The comparative physiology and biochemistry. Part B. 2014. Vol. 167. – P.16-22.
8. **Лубяга Ю.А.** Влияние экспериментальной гипоксии и последующей нормоксии на изменение содержания некоторых ионов и показателей физиологических стресс-адаптаций у легочного моллюска большого прудовика *Limnaea stagnalis* / Лубяга Ю.А., Аксенов-Грибанов Д.В., Мадьярова Е.В., Гурков А.Н., Лозовой Д.В., Хомич А.С., Голубев А.П., Тимофеев М.А. // Журнал стресс-физиологии и биохимии. 2014. – № 4. – С. 140-146.
9. Madyarova E. Microsporidian parasites found in hemolymph of four Baikalian endemic amphipods / Madyarova E.V., Adelshin R., Dimova M., Axenov-Gribanov D.V., **Lubyaga Y.A.**, Timofeyev M.A. // PLOS One. 2015 10(6): e0130311. Doi: 10.1371/journal.pone.01303117.
10. Axenov-Gribanov D. Stress response at the cellular and biochemical levels indicates the limitation of the environmental temperature range for Eastern Siberia populations of the common gastropod *Limnaea stagnalis* / Axenov-Gribanov D., Vereshchagina K., **Lubyaga Y.**, Gurkov A., Bedulina D., Shatilina Z., Homich A., Golubev A., Timofeyev M. // Malacologia. 2015. – 59(1). P. 33-44.
11. Axenov-Gribanov D.V. The evaluation of the antioxidant enzyme's activity and activity of anaerobic glycolysis' enzymes under gradual temperature increase in Baikal amphipod species *Eulimnogammarus marituji*, *E. maackii* and *Gmelinoides fasciatus* s/ Axenov-Gribanov D.V., **Lubyaga Y.A.** // Journal of stress physiology and biochemistry. 2012. – Vol. 8. – №4. – P. 322-329.

12. Khomich A.S. Assessment of the joint effect of thermal stress, pollution, and parasitic infestation on the activity of antioxidative enzymes in pulmonate mollusk *Lymnaea stagnalis* / Khomich A.S., Axenov-Gribanov D.V., Bodilovskaya O.A., Shirokova Y.A., Shchapova E.P., **Lubyaga Y.A.**, Shatilina Z.M., Emshanova V.A., Golubev A.P. // Contemporary Problems of Ecology. 2017. – Vol. 10. – № 2. – P. 157-163.
13. Bedulina D.S. *Eulimnogammarus messerschmidtii*, n. sp. (Amphipoda: Gammaridea) from Lake Baikal, Siberia, with a redescription of *Eulimnogammarus cyanoides* (Sowinsky) and remarks on the taxonomy of the genus *Eulimnogammarus* / Bedulina D.S., Takhteev V.V., Luckenbach T., Pogrebnyak S.G., Govorukhina E.B., Madyarova E.V., **Lubyaga Y.A.**, Vereshchagina K.P., Timofeyev M.A. // Zootaxa, 2014. – Vol. 3838. – I.5. - P. 518-544.

#### Сборники докладов и тезисы конференций

1. **Lubyaga Y.A.** Comparative study of nonspecific mechanisms of stress-adaptations in representatives of remote *Gmelinoides fasciatus* populations under hyperthermic conditions / Lubyaga Y.A., Trifonova M.S., Emshanova V.A., Gurkov A.N., Axenov-Gribanov D.V., Timofeyev M.A. // Научная неделя молодых ученых и специалистов в области биологических наук-2017. Материалы Международной конференции. 20-25 ноября 2017 года (Петрозаводск, Карелия, Россия). Петрозаводск, 2017. – С. 299-305.
2. **Лубяга Ю.А.** Влияние изменения температуры среды на выживаемость и энергетический метаболизм *Gmelinoides fasciatus* (Stebb., 1899) из водоемов с разной минерализацией / Лубяга Ю.А., Трифонова М.С., Аксенов-Грибанов Д.В. // Материалы Международного молодежного научного форума «Ломоносов-2017». Отв. ред. И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов. [Электронный ресурс] — М.: МАКС Пресс, 2017. [https://lomonosov.msu.ru/archive/Lomonosov\\_2017/data/10739/uid144394\\_report.pdf](https://lomonosov.msu.ru/archive/Lomonosov_2017/data/10739/uid144394_report.pdf).
3. **Лубяга Ю.А.** Влияние изменения температуры на биохимические механизмы резистентности у представителей различных популяций *Gmelinoides fasciatus* (Stebb., 1899) // Лубяга Ю.А., Трифонова М.С., Емшанова В.А., Мадьярова Е.В., Аксенов-Грибанов Д.В., Шатилина Ж.М., Тимофеев М.А. / Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем III: Материалы Международной конференции, 23-27 октября 2017 г. / Под ред. В.А. Румянцева, И.С. Трифоновой. СПб.: Свое издательство, 2017. – С. 204 – 206.
4. **Лубяга Ю.А.** Влияние постепенного повышения температуры среды на показатели энергетического метаболизма у представителей различных популяций амфипод *Gmelinoides fasciatus* (Stebb., 1899) / Лубяга Ю.А., Трифонова М.С., Аксёнов-Грибанов Д.В., Гурков А.Н., Шатилина Ж.М., Тимофеев М.А. // Биология – наука XXI века: 21-я Международная Пущинская школа-конференция молодых ученых. 17 – 21 апреля 2017 г., Пущино. Сборник тезисов, 2017. – С. 288.
5. **Лубяга Ю.А.** Сравнительное исследование влияния изменения температуры среды на выживаемость и энергетический метаболизм пресноводных амфипод *Gammarus lacustris* и *Gmelinoides fasciatus* из отдаленных популяций / Лубяга Ю.А., Трифонова М.С., Верещагина К.П., Кондратьева Е.С., Шатилина Ж.М., Аксенов-Грибанов Д.В., Задереев Е.С., Гурков А.Н., Тимофеев М.А. // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы: сборник материалов VI Всероссийской конференции по водной экотоксикологии, посвященной 80-летию со дня рождения д.б.н., проф. Б.А. Флерова, с приглашением специалистов из стран ближнего зарубежья. Современные методы исследования состояния поверхностных вод в

условиях антропогенной нагрузки: материалы школы-семинара для молодых ученых, аспирантов и студентов, Борок, 14-17 сентября 2017 г., Ярославль: Филигрань. 2017. – С. 62-63.

6. **Лубяга Ю.А.** Исследование неспецифических механизмов стресс-адаптации у представителей отдаленных популяций амфипод вида *Gmelinoides fasciatus* в условиях изменения температуры / Лубяга Ю.А., Трифонова М.С., Емшанова В.А., Гурков А.Н., Аксенов-Грибанов Д.В., Тимофеев М.А // Тезисы докладов Всероссийской научной конференции, г. Иркутск - пос. Листвянка (оз. Байкал), 25 июня - 01 июля 2017 г. - Иркутск: Издательство Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2017. –С. 116.

7. **Лубяга Ю.А.** Сравнительное исследование активности ферментов антиоксидантной защиты на тепловой шок у амфипод *Gmelinoides fasciatus* из литорали оз. Байкал и термального источника / Лубяга Ю.А., Трифонова М.С., Емшанова В.А., Гурков А.Н., Аксенов-Грибанов Д.В., Тимофеев М.А. // Всероссийская конференция по крупным внутренним водоемам (V Ладожский симпозиум). - Санкт-Петербург, 9-11.11.2016 г. – С. 236 - 239.

8. **Лубяга Ю.А.** Влияние постепенного изменения температуры среды на анаэробные процессы у представителей различных популяций амфипод *Gmelinoides fasciatus* (Stebb., 1899) / Лубяга Ю.А., Трифонова М.С., Николаева А.К., Емшанова В.А., Мадьярова Е.В., Аксенов-Грибанов Д.В., Тимофеев М.А. // XVI Всероссийская молодежная гидробиологическая конференция “Перспективы и проблемы современной гидробиологии”. - Борок, 10-13 ноября, 2016. – С. 174-175

9. **Лубяга Ю.А.** Оценка активности ферментов антиоксидантной системы у байкальских эндемичных амфипод *Gmelinoides fasciatus* в условиях градиентного повышения температуры / Лубяга Ю.А., Емшанова В.А., Мадьярова Е.В., Аксенов-Грибанов Д.В., Тимофеев М.А. // 20-я Международная Пушчинская школа-конференция молодых ученых “Биология – наука 21 века”. - Пушкино, 18-22 апреля 2016 г. – С. 392 - 393.

10. **Лубяга Ю.А.** Сравнительное исследование неспецифических механизмов стресс-адаптации у представителей отдаленных популяций *Gmelinoides fasciatus* в условиях гипертермии / Лубяга Ю.А., Лаврова М.С., Орлова Е.А., Мадьярова Е.В., Аксенов-Грибанов Д.В., Тимофеев М.А. // Тезисы докладов и стендовых сообщений Шестой международной Верещагинской байкальской конференции, 4-ого байкальского микробиологического симпозиума с международным участием “Микроорганизмы и вирусы в водных экосистемах”. Иркутск, 7-12 сентября 2015. – С. 130-131.

11. Орлова Е.А. Активность антиоксидантных ферментов у представителей отдаленных популяций *Gmelinoides fasciatus* в условиях гипертермии / Орлова Е.А., **Лубяга Ю.А.**, Лаврова М.С., Мадьярова Е.В. // Тезисы докладов и стендовых сообщений Научно-теоретической конференции аспирантов и студентов Иркутского государственного университета / Вестник Иркутского университета / ФГБОУ ВПО «ИГУ». – Иркутск: Изд-во ИГУ, 2015. – Вып. 18. – С. 28-29.

12. Vereshchagina K. Can adaptation to habitats with different salinity regimes modulate the energy metabolism, cellular stress responses and thermal tolerance in amphipod *Gammarus lacustris* Sars? / Vereshchagina K., **Lubyaga Y.**, Shatilina Z., Zadereev E, Timofeyev M. // Biodiversity Journal. Monograph. Eds. S.L. Brutto, E. Schimmenti, D. Iacofano. Proceedings of the 17th International Colloquium on Amphipoda (17th ICA), September 4th-7th 2017, Trapani (Italy). – 2017. – Vol. 8, Iss. 2. – P. 627-628.