

УДК 591.1, 577.13, 504.5, 57.017.3

МИДИЯ *MYTILUS EDULIS* L. БЕЛОГО МОРЯ КАК БИОИНДИКАТОР ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ РАСТВОРЕННЫХ НЕФТЕПРОДУКТОВ

**И. Н. Бахмет, Н. Н. Фокина, З. А. Нефедова,
Т. Р. Руоколайнен, Н. Н. Немова**

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Исследовались особенности адаптации двустворчатого моллюска мидии съедобной *Mytilus edulis* L. Белого моря к присутствию растворенных нефтепродуктов. Оценивалось физиологическое состояние животных по сердечной активности и биохимический статус моллюсков по липидному составу. Сердечный ритм регистрировали при помощи неинвазивной методики. После добавления нефтепродуктов наблюдался резкий рост частоты сердечных сокращений при концентрациях 8,0 и 38,0 мг/л. В случае низких концентраций поллютанта (0,4 и 1,9 мг/л) достоверное понижение сердечной ритмики было отмечено только на 4 день экспозиции. Выраженные флуктуации сердечной активности были отмечены во всех экспериментальных группах. После 6-дневной экспозиции мягкие ткани мидий были взяты для оценки липидного состава. При повышенных концентрациях нефтепродуктов (38,0 мг/л) снижалось содержание холестерина и арахидоновой кислоты, что, по-видимому, является специфическим компенсаторным ответом моллюсков на действие высоких доз нефтепродуктов в морской воде.

Ключевые слова: мидия съедобная, *Mytilus edulis* L., сердечный ритм, липиды, фосфолипиды, жирные кислоты, нефтепродукты.

**I. N. Bakhmet, N. N. Fokina, Z. A. Nefyodova, T. R. Ruokolainen,
N. N. Nemova. BLUE MUSSELS *MYTILUS EDULIS* L. IN THE WHITE SEA
AS BIOINDICATORS UNDER DILUTED OIL IMPACT**

The adaptation characteristics of the White Sea blue mussels *Mytilus edulis* L. were investigated under the effect of oil products. The physiological condition was estimated by the heart activity, and the biochemical status – by the lipid composition. The heart rate was registered by a non-invasive technique. An increase in HR was observed at oil concentrations of 8.0 and 38.0 mg/l. In treatments with low concentrations (0.4 & 1.9 mg/l) a reliable decrease in the mussel HR occurred on the 4th day of the experiment. Strong fluctuations of the cardiac activity were noted under all concentrations. After 6 days of oil treatment, organs of the mussels (distal and saggital parts of the mantle, foot) were sampled to determine total lipid composition. Low concentrations of oil products caused no significant changes in the lipid composition. Under high concentrations the content of cholesterol and arachidonic acid decreased. This was apparently a specific compensatory response of blue mussels to heavy oil contamination.

Key words: blue mussel, *Mytilus edulis* L., heart rate, lipids, phospholipids, fatty acids, oil products.

Введение

Особенности воздействия нефтепродуктов на морские организмы в последнее время привлекают все больше внимания в связи с участвовавшими случаями техногенных катастроф и, соответственно, нефтяных разливов [АМАР, 2002; Albaigés et al., 2006; Loureiro et al., 2006]. В будущем эти проблемы могут только возрасти в связи с потеплением в северном полушарии и отступлением льдов в арктических морях. Данные климатические изменения приведут к разработке новых нефтяных месторождений и увеличению морских грузоперевозок по Северному морскому пути [АСИА, 2004]. Это вызывает интерес к изучению особенностей реакций морских животных высоких широт на нефтепродукты.

При исследовании результатов воздействия нефтепродуктов на экологию прибрежных вод наиболее интенсивно в последние десятилетия использовали двустворчатого моллюска мидию съедобную [Bayne, 1985; Choiseul et al., 1998; Dyrinda et al., 2000; El Nemr et al., 2004 и др.]. Это связано, прежде всего, с особенностями распределения мидии. Кроме того, являясь седентарным организмом и фильтратором, моллюск способен накапливать загрязняющие вещества и, таким образом, служить модельным объектом при оценке экологического статуса данной территории.

Следует учитывать, что определение накопленных поллютантов не позволяет своевременно реагировать на появление загрязняющих веществ в окружающей среде. Известно же, что при проведении биомониторинга наиболее эффективно использование долговременных наблюдений за какой-либо интегральной (дыхание, сердечная активность и т. д.) функцией организма-биоиндикатора [Handy et al., 2003]. Однако мидии не применялись в подобных мониторингах в связи с методическими трудностями [Depledge et al., 1992; Taylor et al., 2000]. К примеру, использование такого информативного показателя, как сердечная ритмика, было невозможно из-за артефактов, вызванных имплантацией электродов и, соответственно, повреждающим воздействием [Segal, 1961]. В 1990-х гг. этот недостаток был преодолен благодаря разработке новой методики дистантной регистрации частоты сердечных сокращений (ЧСС) [Depledge, Andersen, 1990]. Применение данного метода в различных экспериментах показало наличие достоверной корреляции между изменениями сердечной ритмики морских беспозвоночных и варьированием природных факторов [Marshall,

McQuaid, 1993, 1994; Santini et al., 2000; Bakhmet et al., 2005]. В дальнейших работах была установлена высокая чувствительность сердечной активности моллюсков к тяжелым металлам [Marchan et al., 1999; Curtis et al., 2000] и аммиаку [Bloxham et al., 1999]. На этом фоне обращает на себя внимание отсутствие работ по изучению влияния на физиологию мидий таких токсичных веществ, как нефтепродукты.

Использование метода регистрации сердечной активности позволяет отслеживать реакцию морских беспозвоночных на поллютанты on-line. В то же время данные по реакции сердечной системы не позволяют оценить изменения в организме на клеточном уровне, поскольку это интегральный показатель. Для понимания тонких механизмов реакции организма животных необходимо применение биохимических методов. Изменения биохимических показателей отражают состояние обмена веществ и зачастую свидетельствуют о развитии компенсаторного ответа организма на воздействие загрязняющих веществ [Немова, Высоцкая, 2004]. Важную роль в адаптациях организма к изменяющимся факторам среды обитания играют липиды клеточных мембран [Крепс, 1981]. Стрессовые воздействия влияют на состав мембранных липидов, что вызывает изменения в физических свойствах мембран (главным образом микровязкости), направленные на поддержание их оптимальной структуры [Nechev et al., 2006]. У двустворчатых моллюсков показано изменение некоторых липидных показателей при влиянии загрязняющих веществ, однако такие работы выполнены на уровне целого организма [Capuzzo, Leavitt, 1988; Leavitt et al., 1990]. Ответ целого организма на различные виды загрязнений является интегральным и состоит из совокупного ответа различных органов. В то же время стратегии реакции на загрязнение клеток каждого отдельного органа могут отличаться между собой.

В связи с вышеизложенными фактами был проведен эксперимент по исследованию реакции мидий на водорастворенные нефтяные продукты. В работе оценивалось изменение сердечного ритма моллюсков и качественный и количественный липидный состав разных органов. Следует отдельно остановиться на объекте исследования – беломорской мидии. Нахождение в высоких широтах привело к развитию уникальных адаптивных возможностей моллюсков данной популяции. В частности, даже в зимних условиях при температуре воды $-1,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ животные не впадают в анабиоз и продолжают активно питаться. Об этом свидетельствует

относительно высокий уровень сердечной активности – 6–8 сердечных сокращений в минуту (сс/мин) [Бахмет, Здоровенов, 2010]. Таким образом, мидии именно беломорской популяции могут являться организмом-биоиндикатором в условиях Крайнего Севера.

Материал и методы

Для проведения опытов была выбрана Беломорская биологическая станция «Картеш» ЗИН РАН, расположенная на Карельском берегу Белого моря. Размер мидий, выбранных для эксперимента, варьировал от 60 до 70 мм. Для акклимации к лабораторным условиям моллюски были помещены на 7 дней в аквариумы с морской водой с постоянной продувкой при температуре 10 °С. Ежедневно осуществлялась частичная смена воды. Кормление мидий не производилось, чтобы избежать специфического динамического действия пищи. За один день до эксперимента к раковинам моллюсков были приклеены оптические сенсоры CNY-70, после чего мидии были помещены в 5 аквариумов (по 20 экземпляров). Регистрация сердечной активности проводилась каждые 2 часа в течение первых суток перед добавлением нефтепродуктов и далее в течение 6 суток. Использовалась модифицированная методика, описанная в работе М. Н. Depledge, В. В. Andersen [1990]. Обработка данных по сердечной активности производилась при помощи программы FlukeView 3.0 [Santini et al., 2000]. Рассчитывались количество сокращений сердца в одну минуту и средняя арифметическая ошибка. При сравнении использовали непараметрический метод Колмогорова-Смирнова, поскольку распределение значений ЧСС не подчинялось нормальному закону. Для построения графиков средние значения сердечной активности моллюсков, подвергшихся воздействию нефтепродуктов, были стандартизованы по отношению к ЧСС контрольных моллюсков. Сердечная ритмика контрольных индивидуумов была взята за 100 %.

В качестве нефтепродуктов использовалось тяжелое дизельное топливо. Для исключения гравитационного расслоения к 900 мл морской воды предварительно добавляли 100 мл дизельного топлива и затем энергично перемешивали в течение 10 мин, после чего в три аквариума добавляли по 15, 50 и 150 полученной смеси. Таким образом, получали три различных концентрации топлива (табл. 1). Концентрации нефтепродуктов были выбраны с учетом всего спектра – от минимальной до сублетальной. Добавление дизельного топлива про-

изводилось ежедневно сразу после смены воды. Использовали два контроля: четвертый аквариум – без добавления нефтепродуктов; пятый аквариум – также без добавления нефтепродуктов, но расположенный в отдельном помещении, с целью исключения возможной адсорбции нефтепродуктов из окружающего воздуха. Часть нефтепродуктов после добавления испарялась, часть – оседала на стенках аквариума и раковинах мидий и часть – поглощалась моллюсками. В связи с этим перед каждой сменой воды брались пробы для определения истинной концентрации дизельного топлива. Использовался эксирационно-фотометрический метод с колоночной хроматографией на Al_2O_3 с последующей спектрометрией (РД 52.24.476-95).

Концентрация нефтепродуктов в аквариумах

	1	2	3	4	Контроль
Рассчитанные, мл/л	1,0	0,3	0,1	0	0
Рассчитанные, мг/л	700	210	70	0	0
Действительные, мг/л	38,0	8,0	1,9	0,4	0,02

Для биохимического анализа после шестидневного постоянного воздействия нефтепродуктов на мидий отбирались следующие органы моллюсков: дистальная и сагиттальная части мантии, нога. Экстракцию липидов проводили в смеси хлороформ : метанол (соотношение по объему 2 : 1) по методу J. Folch et al. [1957]. Разделение общих липидов выполняли на пластинках «Silufol». Количественное содержание общих липидов, отдельных фракций фосфолипидов и жирнокислотный спектр определяли методами хроматографии (ТСХ, ВЭЖХ и ГЖХ) и спектрофотометрии [Сидоров и др., 1972; Endelbrecht, 1974; Arduini et al., 1996]. Изменения в липидном составе оценивались с помощью непараметрического критерия Уилкоксона-Манна-Уитни [Гублер, Генкин, 1969].

Результаты и обсуждения

ЧСС моллюсков до воздействия составила в среднем $11,5 \pm 0,4$ сс/мин и достоверно не различалась между экспериментальными группами.

После добавления нефтепродуктов в высокой концентрации (38,0 мг/л) ЧСС мидий резко возрастала (рис. 1). На 2-й день эксперимента сердечная активность падала и снова возрастала на 4-е сутки. Далее до конца опыта ЧСС моллюсков оставалась достоверно выше контрольного уровня (рис. 1). Таким образом, наблюдались циклические изменения сердечной активности с периодом в 2 суток. При добавлении нефтепродуктов в концентрации 8,0 мг/л были получены сходные флуктуации ЧСС (рис. 1).

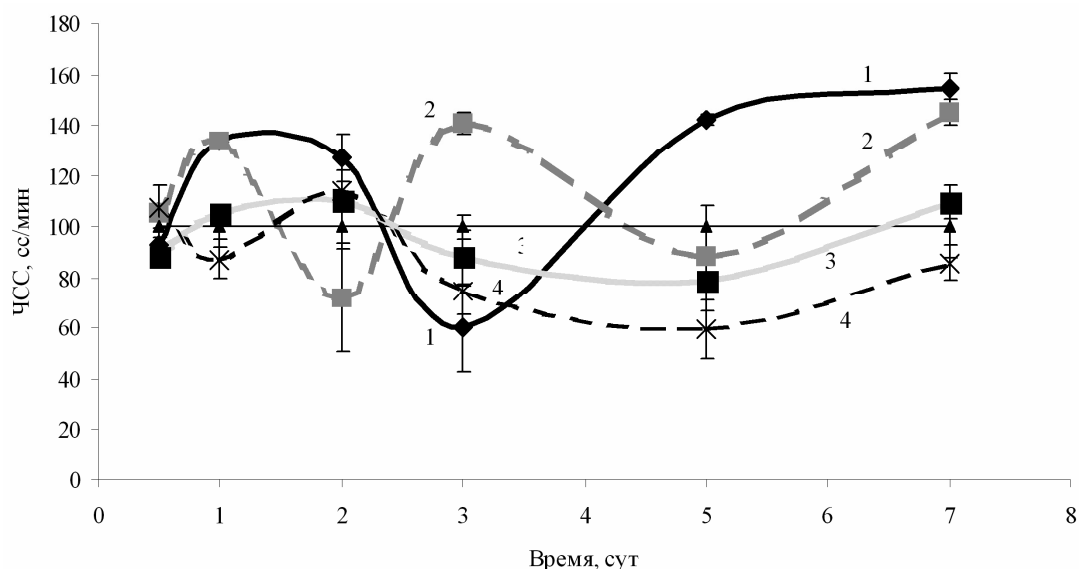


Рис. 1. Относительное изменение ЧСС мидий при воздействии растворенных нефтепродуктов (контроль принят за 100 %):

1 – концентрация 38,0 мг/л; 2 – концентрация 8,0 мг/л; 3 – концентрация 1,9 мг/л; 4 – концентрация 0,4 мг/л; тонкая прямая линия – контроль

При более низких концентрациях нефтепродуктов (0,4 и 1,9 мг/л) только на 4-е сутки опыта было обнаружено достоверное понижение ЧСС мидий. К концу эксперимента сердечная активность мидий в данных группах возвращалась к контрольным значениям (рис. 1). Флуктуации ЧСС, регистрируемые у мидий, находящихся в условиях влияния низкой концентрации нефтепродуктов, были сходны с изменениями сердечной активности у моллюсков из аквариумов с высокими концентрациями нефтепродуктов (8,0 и 38,0 мг/л).

Рост ЧСС при действии высоких концентраций нефтепродуктов (8,0 и 38,0 мг/л) позволяет сделать вывод о повышении потребления кислорода и, соответственно, уровня метаболизма. Эти данные согласуются с отмеченной тахикардией у мидий при кратковременном воздействии бензопирена (основной повреждающий элемент нефти) [Halldorsson et al., 2008].

Необходимо учитывать, что мидия является активным фильтратором, поэтому более высокий уровень потребления кислорода может быть связан с активным выведением нефтепродуктов из организма моллюсков. Кроме того, дополнительное количество кислорода необходимо для окисления загрязняющего агента. Ранее было показано окисление полиароматических углеводородов (ПАУ) в различных тканях мидии с последующим выведением [Dyrynda et al., 2000]. Следует отметить, что мидии и другие представители *Bivalvia* сравнительно устойчивы к действию нефтепродуктов и выживают в условиях, когда остальные виды

погибают [Goldberg, 1986]. Высокая адаптивная способность мидий была показана при оценке реакции этих животных на тяжелые металлы [Nechev et al., 2006], липофильное загрязнение [McDowell et al., 1999] и на воздействии ПАУ.

Дополнительная интерпретация изменений ЧСС может быть обнаружена в связи с влиянием некоторых нейротрансмиттеров. Возможно, что в нашем случае может иметь место выброс таких нейротрансмиттеров, как 5-ГТ, ФМРФ-амидов и/или кардиоактивных пептидов [McMahon et al., 1997]. Особенно следует обратить внимание на такой нейромедиатор, как ФМРФ-амид, поскольку его концентрация растет под воздействием стрессовых факторов [Yamagishi et al., 2004]. Также нельзя исключить участие в регуляции сердечной активности ацетилхолина как одного из основных тормозных агентов [Deaton et al., 2001]. Было показано, что тяжелые металлы влияют на внешний холинэргический контроль сердечной активности, в результате чего понижается циркуляция гемолимфы [Bini et al., 2006].

Общепризнанно, что процесс адаптации имеет колебательный характер, что связано с определенной инерцией адаптационных механизмов [Бергер, 1986; Berger, Kharazova, 1997]. Возможно, колебательный характер сердечной ритмики, отмеченный в настоящей работе у сублитеральных мидий при влиянии различных концентраций нефтепродуктов, свидетельствует об акклимации моллюсков к данному воздействию.

В исследуемых органах беломорских мидий (край мантии, мантия и нога) при влиянии нефтепродуктов в высоких концентрациях (38,0 мг/л) наблюдалось значительное падение концентрации холестерина (ХС) – основного структурного компонента мембран (рис. 2). Наряду с этим происходило повышение содержания общих фосфолипидов (ФЛ) и их отдельных фракций (фосфатидилэтаноламина (ФЭА), фосфатидилхолина (ФХ), фосфатидилсерина (ФС) и фосфатидилинозитола (ФИ)), что, в свою очередь, отразилось на соотношении ХС/ФЛ. Этот показатель является одним из основных параметров, характеризующих физическое состояние биологических мембран, которое определяет проницаемость липидного бислоя для ионов, а также активность встроенных в него ферментов и рецепторов [Еляков, Стоник, 1988; Hall et al., 2002]. Кроме того, ХС является предшественником для синтеза гормонов [Кандюк, 2006; Lavado et al., 2006]. Значительное снижение концентрации данного стерина может быть вызвано ингибирующим действием высоких доз нефтепродуктов на активность ферментов, участвующих в его синтезе. Низкий уровень ХС, в свою очередь, может не только изменить вязкость и проницаемость клеточных мембран, но и повлиять на гормональный статус мидий.

Обращает на себя внимание значительное повышение концентрации фосфатидилинозитола (ФИ) в краевой части мантии и ноге в результате воздействия высокой концентрации нефтепродуктов (38,0 мг/л) на беломорских

мидий. Данный фосфолипид является минорным компонентом клеточных мембран, участвующим в таких важных физиологических процессах, как сигнальная трансдукция на поверхности клетки, регуляция мембранного транспорта, проницаемость мембран [Кучеренко, Блюм, 1986; Di Paolo, de Camilli, 2006]. Повышение его количества в краевой части мантии и ноге, вероятно, свидетельствует об участии данного фосфолипида в компенсаторной реакции мидий на действие высоких доз нефтепродуктов.

В жирнокислотном спектре беломорских мидий, подверженных влиянию нефтяного загрязнения, были отмечены модификации (рис. 3), свидетельствующие о развитии компенсаторных перестроек на уровне метаболизма жирных кислот в ответ на данное негативное влияние. Особенностью ответной реакции мантийной ткани (краевой части и собственно мантии) на действие высоких концентраций нефтепродуктов (38,0 мг/л) явилось повышение уровня n-3 полиеновых жирных кислот, главным образом, эйкозапентаеновой 20:5n-3 (ЭПК) и докозагексаеновой 22:6n-3 кислот (ДГК). Выявленный эффект возможен в результате либо активации ферментов синтеза данных жирных кислот (в частности, десатураз и элонгаз) у моллюсков при неблагоприятном воздействии нефтепродуктов, либо активного потребления фитопланктона, богатого данными кислотами. Отмеченный у моллюсков рост ЧСС при воздействии высоких концентраций нефтепродуктов (38,0 мг/л) свидетельствует

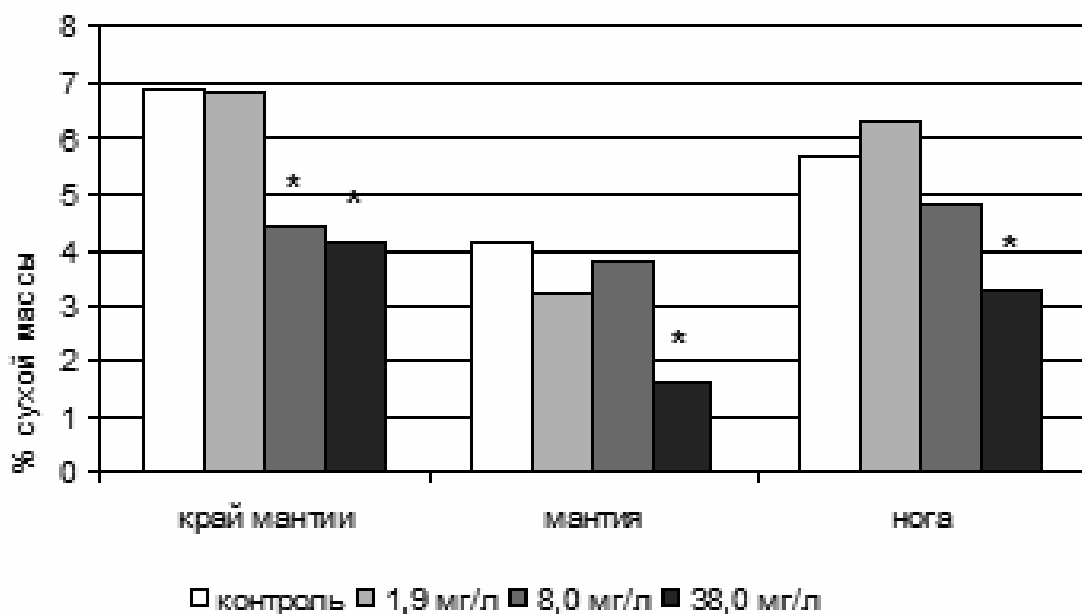


Рис. 2. Содержание холестерина (ХС, % сухой массы) в органах *Mytilus edulis*

* – различия достоверны при сравнении с контролем (0,4 мг/л), $p < 0,05$

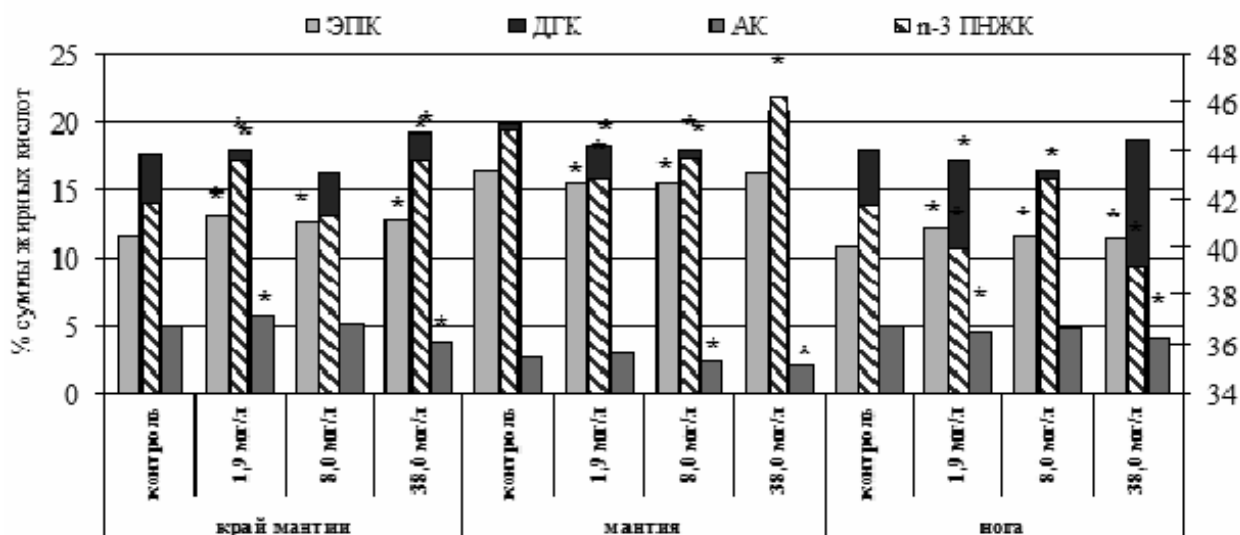


Рис. 3. Содержание некоторых полиеновых жирных кислот (% суммы жирных кислот) в исследуемых органах *Mytilus edulis* при влиянии различных концентраций нефтепродуктов:

ЭПК – эйкозапентаеновая 20:5n-3 кислота; ДГК – докозагексаеновая 22:6n-3 кислота; АК – арахидоновая 20:4n-6 кислота; ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты. * – различия достоверны при сравнении с контролем (0,4 мг/л), $p < 0,05$

об активации процессов фильтрации. Повышенные концентрации данных полиеновых кислот обеспечивают защиту клеточных мембран мантийной ткани от окислительного разрушения, поскольку известно, что увеличение уровня ненасыщенности жирных кислот возникает в случае повышенного риска окислительного повреждения [Abele, Puntarulo, 2004]. Необходимо отметить, что при влиянии данной концентрации нефтепродуктов (38,0 мг/л) во всех исследуемых органах мидий наблюдалось снижение содержания арахидоновой 20:4n-6 кислоты (АК), при этом повышался уровень ее метаболитического предшественника – линолевой 18:2n-6 кислоты. Это, вероятно, указывает на угнетение процессов синтеза АК в результате воздействия высоких концентраций нефтепродуктов на мидий. Однако при влиянии нефтепродуктов в низкой концентрации (1,9 мг/л) в краевой части мантии, наоборот, наблюдался рост уровня данной жирной кислоты. Вероятно, участие АК в процессах адаптации моллюска к нефтяному загрязнению зависит от концентрации нефтепродуктов в морской воде. Известно, что АК является предшественником для синтеза эйкозаноидов (простагландинов, лейкотриенов и др.) – биологически активных веществ, способствующих развитию приспособительных реакций организма с участием иммунной системы [Stanley-Samuelson, 1987].

В мантии и ноге при воздействии нефтепродуктов в концентрации 1,9 и 8,0 мг/л наблюдалось пониженное содержание n-3 полиеновых

кислот (в основном, ЭПК и ДГК), что указывает на недостаточное поступление этих кислот извне или на угнетение процессов их синтеза. Отмеченные модификации в количестве данных жирных кислот возможны в результате снижения физиологических функций моллюска: ЧСС, потребления кислорода и фильтрации.

Таким образом, при влиянии различных концентраций нефтепродуктов (1,9, 8,0 и 38,0 мг/л) у беломорских мидий установлена ответная реакция на уровне структурных липидов (ФЭА, ФХ, ФИ и ХС) и полиеновых жирных кислот во всех исследуемых органах. Липидный состав *Mytilus edulis* характеризовался пониженными концентрациями холестерина и арахидоновой кислоты, что, по-видимому, является специфическим компенсаторным ответом моллюсков на действие высоких концентраций (38,0 мг/л) нефтепродуктов в морской воде. Кроме того, колебания в содержании n-3 ПНЖК у мидий, подвергнутых воздействию нефтяного загрязнения, свидетельствуют о перераспределении метаболизма данных жирных кислот между исследуемыми органами, а именно: краевой частью мантии, мантией и ногой. Изменения в количественном составе структурных липидов и жирных кислот у беломорских мидий могут оказывать влияние на активность мембранно-связанных ферментов, а также на метаболизм всего организма, что позволяет им адаптироваться к различным концентрациям нефтепродуктов в морской воде.

Заключение

В заключение необходимо подчеркнуть ряд выводов, которые следуют из результатов наших исследований:

1. Мидии Белого моря обладают высокой чувствительностью к присутствию нефтепродуктов, что доказывается изменением сердечной активности при концентрациях поллютанта ниже ПДК;

2. Моллюски способны адаптироваться к воздействию нефтепродуктов;

3. Липидный состав мидий менее чувствителен к данному воздействию, однако изменения соотношения структурных липидов и модификации жирнокислотного спектра беломорских моллюсков, подверженных влиянию нефтяного загрязнения, помогают понять механизм реагирования животных на клеточном уровне.

По-видимому, необходимы дальнейшие исследования для установления механизмов развития компенсаторных реакций у мидий в ответ на действие нефтепродуктов. На следующем этапе предполагается оценить не только изменения липидного состава, но и реакцию активности ферментов углеводного и белкового обмена. По изменению активности ферментов можно судить о возникающих перестройках в клеточном метаболизме, которые направлены на компенсацию неблагоприятного влияния окружающей среды, в том числе действия нефтепродуктов.

Авторы выражают признательность ведущему гидрохимической лабораторией Института водных проблем Севера д. х. н. П. А. Лозовику и сотруднику данной лаборатории С. В. Басовой. Авторы благодарны сотрудникам Беломорской биологической станции ЗИН РАН и особенно д. б. н. В. Я. Бергеру и д. б. н. В. В. Халаману за предоставленную возможность проводить исследования на станции.

Работа была выполнена при поддержке гранта Президента РФ «Ведущие научные школы РФ» № 1642.2012.4 и программы Президиума РАН «Биоразнообразия».

Литература

Бахмет И. Н., Здоровенов Р. Э. Вариабельность сердечной активности у двустворчатых моллюсков *Mytilus edulis* и *Modiolus modiolus* // Биол. моря. 2010. Т. 36, № 3. С. 228–232.

Бергер В. Я. Адаптации морских моллюсков к изменению солёности. Л.: Наука, 1986. 214 с.

Гублер Е. В., Генкин А. А. Применение непараметрического статистического критерия для определения разницы двух групп в медико-биологических исследованиях. М.: Медицина, 1969. 29 с.

Еляков Г. Б., Стоник В. А. Стероиды морских организмов. М.: Наука, 1988. 207 с.

Кандюк Р. П. Стерины моллюсков и их функциональная роль (Обзор) // Гидробиол. журн. 2006. Т. 42, № 1. С. 62–74.

Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационные функции липидов. Л., 1981. 365 с.

Кучеренко Н. Е., Блюм Я. Б. Роль мембранных фосфоинозитидов в регуляции гормональных эффектов // Укр. биохим. 1986. Т. 58, № 1. С. 86–101.

Немова Н. Н., Высоцкая Р. У. Биохимическая индикация состояния рыб. М.: Наука, 2004. 215 с.

РД 52.24.476-95. Методическая инструкция. Метод выполнения измерений массы нефти ИК-фотометрическим методом / Гидрохимический институт. Ростов-на-Дону, 1995. 14 с.

Сидоров В. С., Лысенко Е. И., Болгова О. М., Нефедова П. Ф. Липиды рыб. I. Методы анализа. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1972. С. 150–162.

Abele D., Puntarulo S. Formation of reactive species and induction of antioxidant defence systems in polar and temperate marine invertebrates and fish // Comp. Biochem. Physiol. 2004. Vol. 138A. P. 405–415.

ACIA (Arctic Climate Impact Assessment). Impacts of a warming Arctic. Cambridge University Press, 2004. 1042 p.

Albaigés J., Morales-Nin B., Vilas F. The Prestige oil spill: a scientific response // Mar. Pollut. Bull. 2006. Vol. 53. P. 205–207.

AMAP (Arctic Monitoring and Assessment Programme). Arctic pollution 2002. Oslo: Norway, 2002. 112 p.

Arduini A., Pescechiera A., Dottori S. et al. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // J. of Lipid Res. 1996. Vol. 37. P. 684–689.

Bakhmet I. N., Berger V. Ja., Khalaman V. V. The effect of salinity change on the heart rate of *Mytilus edulis* specimens from different ecological zones // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2005. Vol. 318, N 2. P. 121–126.

Bayne B. L. Responses to environmental stress: tolerance, resistance and adaptation // Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms. J. S. Gray, Christiansen, M. E. Wiley, Chichester, UK 1985. P. 331–349.

Berger V. J., Kharazova A. D. Mechanisms of salinity adaptations in marine mollusks // Hydrobiol. 1997. Vol. 355. P. 115–126.

Bini G., Williams G. A., Chelazzi G. Neuronal cholinergic control is involved in the modification of cardiac activity and circulation induced by waterborne copper in the chiton *Acanthopleura japonica* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2006. Vol. 338, N 1. P. 43–49.

Bloxham M. J., Worsfold P. J., Depledge M. H. Integrated biological and chemical monitoring: in situ physiological responses of freshwater crayfish to fluctuations in environmental ammonia concentrations // Ecotoxicol. 1999. Vol. 8, N 3. P. 225–237.

Capuzzo J. M., Leavitt D. F. Lipid composition of the digestive glands of *Mytilus edulis* and *Carcinus maenas*

- in response to pollutant gradients // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1988. Vol. 46. P. 139–145.
- Choiseul V., Wilson J. G., Nixon E. The distribution of hydrocarbons on the east and south-west Irish coasts and in the Liffe estuary // *Biol. Env. Proc. RIA.* 1998. Vol. 98B, N 2. P. 75–86.
- Curtis T. M., Williamson R., Depledge M. H. Simultaneous, long-term monitoring of valve and cardiac activity in the blue mussel *Mytilus edulis* exposed to copper // *Mar. Biol.* 2000. Vol. 136, N 5. P. 0837–0846.
- Deaton L. E., Felgenhauer B. E., Duhon D. W. Bulbus arteriosus of the bivalve mollusc *Mercenaria mercenaria*: Morphology and pharmacology // *J. Morph.* 2001. Vol. 250, N 2. P. 185–195.
- Depledge M. H., Andersen B. B. A computer-aided physiological monitoring system for continuous, long-term recording of cardiac activity in selected invertebrates // *Comp. Biochem. Physiol.* 1990. Vol. 96. P. 474–477.
- Depledge M. H., Amaral-Mendes J. J., Daniel B. et al. The conceptual basis of the biomarker approach // D. B. Peakall, L. R. Shugart (eds.). *Biomarkers: Research and application in the assessment of the environmental health.* NATO ASI Series H: Cell Biology. 1992. 86. P. 15–29.
- Di Paolo G., de Camilli P. Phosphoinositides in cell regulation and membrane dynamics // *Nature.* 2006. Vol. 443, N 7112. P. 651–657.
- Dyrynda E. A., Law R. J., Dyrynda P. E. J. et al. Changes in immune parameters of natural mussel *Mytilus edulis* populations following a major oil spill ('Sea Em-press', Wales, UK) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2000. Vol. 206. P. 155–170.
- El Nemr A., El-Sikaily A., Khaled A. et al. Determination of hydrocarbons in mussels from the Egyptian Red Sea coast // *Env. Monit. Assess.* 2004. Vol. 96. P. 251–261.
- Endelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // *SA Med. J.* 1974. Vol. 48, N 7. P. 250–256.
- Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle) // *J. Biol. Chem.* 1957. Vol. 226. P. 497–509.
- Goldberg E. D. The mussel watch concept // *Environ. Monitor. Assess.* 1986. Vol. 7. P. 91–103.
- Hall J. M., Parrish C. C., Thompson R. J. Eicosapentaenoic acid regulates scallop (*Placopecten magellanicus*) membrane fluidity in response to cold // *Biol. Bull.* 2002. Vol. 202. P. 201–203.
- Halldorsson H. P., De Pirro M., Romano C. et al. Immediate biomarker responses to benzo[a]pyrene in polluted and unpolluted populations of blue mussels (*Mytilus edulis* L.) at high-latitudes // *Environ. Int.* 2008. Vol. 34. P. 483–489.
- Handy R. D., Galloway T. S., Depledge M. H. A proposal for the use of biomarkers for the assessment of chronic pollution and in regulatory toxicology // *Ecotox.* 2003. Vol. 12. P. 331–343.
- Lavado R., Janer G., Porte C. Steroid levels and steroid metabolism in the mussel *Mytilus edulis*: the modulating effect of dispersed crude oil and alkylphenols // *Aquatic Toxicology.* 2006. Vol. 78S. P. S65–S72.
- Leavitt D. F., Lancaster A. S., Capuzzo J. M. Changes in the biochemical composition of a subtropical bivalve, *Arca zebra*, in response to contaminant gradient in Bermuda // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1990. Vol. 138. P. 85–98.
- Loureiro M. L., Ribas A., Lypez E., Elena O. Estimated costs and admissible claims linked to the Prestige oil spill // *Ecol. Econ.* 2006. Vol. 59. P. 48–63.
- Marchan S., Davies M. S., Fleming S., Jones H. D. Effect of copper and zinc on the heart rate of the limpet *Patella vulgata* L. // *J. Comp. Biochem. Physiol.* 1999. A. 123, 89–93.
- Marshall D. J., McQuaid C. D. Effects of hypoxia and hyposalinity on the heart beat of the in-tertidal limpets *Patella granularis* (Prosobranchia) and *Siphonaria capensis* (Pulmonata) // *Comp. Biochem. Physiol.* 1993. A. Vol. 106. P. 65–68.
- Marshall D. J., McQuaid C. D. Seasonal and dial variations of in situ heart rate of the intertidal limpet *Siphonaria oculus* Kr. (Pulmonata) // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1994. Vol. 179, N 1. P. 1–9.
- McDowell J. E., Lancaster B. A., Leavitt D. F. et al. The effects of lipophilic organic contaminants on reproductive physiology and disease processes in marine bivalve mollusks // *Limnol. Oceanogr.* 1999. Vol. 44, N 3. P. 903–909.
- McMahon B. R., Wilkens J. L., Smith P. J. S. Invertebrate circulatory systems. Section 13 // *Handbook of Physiology, Comparative Physiology*, 1997. Vol. II. NY, Oxford. P. 931–1008.
- Nechev J., Stefanov K., Popov S. Effect of cobalt ions on lipid and sterol metabolism in the marine invertebrates *Mytilus galloprovincialis* and *Actinia equine* // *Comp. Biochem. Physiol. A.* 2006. Vol. 144, N 1. P. 112–118.
- Santini G., Williams G. A., Chelazzi G. Assessment of factors affecting heart rate of the limpet *Patella vulgata* on the natural shore // *Mar. Biol.* 2000. Vol. 137, N 2. P. 291–296.
- Segal E. Acclimation in mollusks // *Amer. Zoologist.* 1961. Vol. 1, N 2. P. 235–244.
- Stanley-Samuelson D. W. Physiological roles of prostaglandins and other eicosanoids in invertebrates // *Biol. Bull.* 1987. Vol. 173. P. 92–109.
- Taylor L. N., McGeer J. C., Wood C. M., McDonald D. G. Physiological effects of chronic cooper exposure to rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in hard and soft water: evaluation of chronic indicators // *Environ. Toxicol. Chem.* 2000. Vol. 19. P. 2298–2308.
- Yamagishi H., Takano S., Tanaka K. Dual effects of dopamine on the adult heart of the isopod crustacean *Ligia exotica* // *Zool. Sci.* 2004. Vol. 21. P. 15–21.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Бахмет Игорь Николаевич

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: igor.bakhmet@gmail.com
тел.: (8142) 769810

Фокина Наталья Николаевна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: fokinann@gmail.com
тел.: (8142) 769810

Нефедова Зинаида Анатольевна

ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
тел.: (8142) 769810

Руоколайнен Татьяна Рудольфовна

ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
тел.: (8142) 769810

Немова Нина Николаевна

директор ИБ КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: nemova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Bakhmet, Igor

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: igor.bakhmet@gmail.com
tel.: (8142) 769810

Fokina, Natalia

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: fokinann@gmail.com
tel.: (8142) 769810

Nefyodova, Zinaida

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
tel.: (8142) 769810

Ruolokainen, Tatiana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
tel.: (8142) 769810

Nemova, Nina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: nemova@krc.karelia.ru
tel. (8142) 769810