

УДК 577.1,574.24

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ ПО БИОХИМИЧЕСКОМУ СТАТУСУ

Н. Н. Немова, О. В. Мещерякова, Л. А. Лысенко, Н. Н. Фокина

Институт биологии Карельского научного центра РАН

В статье обобщены результаты многолетних исследований влияния некоторых факторов среды (температура, соленость и аноксия, загрязнение водоема) на биохимический статус гидробионтов, обитающих в озерах Республики Карелия, сопредельных регионов и акватории Белого моря. Показана возможность применения различных биохимических параметров для оценки состояния рыб, моллюсков и изучения стратегии и механизмов их адаптаций в зависимости от природы воздействующего фактора или загрязнителя. Рассмотрены особенности изменения активности ферментов и изоферментов энергетического и углеводного обмена, лизосомальных нуклеаз, цистеинзависимых внутриклеточных протеиназ (лизосомальных катепсинов и кальций-активируемых протеиназ цитозоля) липидного и жирнокислотного состава мембран в ответ на воздействие факторов среды.

К л ю ч е в ы е с л о в а: экологическая биохимия, рыбы, моллюски, ферменты, липиды, жирные кислоты, температура, соленость, аноксия, загрязнение, адаптация.

N. N. Nemova, O. V. Meshcheryakova, L. A. Lysenko, N. N. Fokina. THE ASSESSMENT OF THE FITNESS OF AQUATIC ORGANISMS RELYING ON THE BIOCHEMICAL STATUS

The paper summarizes the results of long-term research on the of influence of some environmental factors (temperature, salinity and anoxia, pollution) on the biochemical status of aquatic organisms that inhabit the lakes of the Republic of Karelia, adjacent areas, and the White Sea. The possibility of applying different biochemical parameters for assessing the status of fish, mollusks, as well as for studying their adaptation strategies and mechanisms depending on the nature of the influencing factor or pollutant is shown. The features of change in the activity of enzymes and isozymes of the energy and carbohydrate metabolism, lysosomal nucleases, cysteine-dependent intracellular lysosomal proteinases (lysosomal cathepsins and calcium-activated cytosol proteinases) in the lipid and fatty-acid composition of membranes in response to environmental impacts are considered.

К e y w o r d s: environmental biochemistry, fish, mollusks, enzymes, lipids, fatty acids, temperature, salinity, anoxia, pollution, adaptation.

Введение

Рациональное природопользование невозможно без проведения контроля за состояни-

ем природных сред [Израэль, 2009]. Водные организмы интегрируют неблагоприятные эффекты комплекса различных воздействий, имеют достаточно большие размеры и продолжи-

тельность жизни, обладают резистентностью к сублетальным воздействиям различных веществ и поэтому могут быть использованы для прогноза различного рода воздействий на водные экосистемы и здоровье человека [Лав, 1976; Шатуновский, 1980, 2007; Хлебович, 1981; Сидоров, 1983, 1989, 2000; Немова, 1996, 2005; Shulman, Love, 1999; Сидоров, Немова, 2000; Кашулин и др., 2003, 2008, 2009; Немова, Высоцкая, 2004; Смирнов, Богдан, 2007; Моисеенко, 2009; Мурзина и др., 2010; Алимов, Голубков, 2012].

Биохимические адаптации направлены на сохранение целостности и функциональной активности макромолекул (нуклеиновых кислот, ферментов, структурных и сократительных белков) и надмолекулярных комплексов (мембран, хромосом, рибосом), на обеспечение организма источниками энергии и питательными веществами, используемыми для биосинтеза белков, нуклеиновых кислот, углеводов и липидов, составляющих ткани организма и являющихся запасами питательного материала; на поддержание регуляторных механизмов обмена веществ и его изменений в зависимости от непостоянных условий среды [Somero, 2011]. Каждое вещество может иметь свою специфическую «мишень» в метаболизме гидробионтов, что предполагает поиск важнейших и чувствительных биохимических тестов на различные воздействия. Биохимические методы позволяют наблюдать изменения в обмене веществ в организме, наступающие, как правило, до появления физиологических, морфологических и других отклонений от нормы, дают возможность выявить границы адаптационных способностей, определить фазу воздействия и на основании этого делать выводы о степени устойчивости и чувствительности видов [Немова, Высоцкая, 2004]. Такого рода исследования важны как для выяснения механизмов развития приспособительных реакций у рыб в ответ на воздействие разнообразных факторов среды, так и для прогноза возможных изменений ихтиофауны в водоеме.

Для оценки состояния водных организмов в лаборатории экологической биохимии ИБ КарНЦ РАН используют большой спектр биохимических методов, позволяющих оценить вариабельность примерно 100–150 индивидуальных показателей клеточного метаболизма рыб под влиянием различных, в том числе антропогенных, факторов среды обитания организмов. Эта система апробирована для оценки реакции рыб и беспозвоночных на воздействие различных факторов среды, в том числе токси-

кологических [Сидоров, 1983, 2000; Сидоров, Немова, 2000; Мещерякова и др., 2004; Немова, Высоцкая, 2004; Немова, 2005; Бондарева и др., 2006; Смирнов, Богдан, 2007; Высоцкая, Немова, 2008; Немова и др., 2010, 2012; Фокина и др., 2010; Борвинская и др., 2013]. Основными объектами исследований были рыбы, относящиеся к различным семействам: Лососевые Salmonidae, Сиговые Coregonidae, Карповые Cyprinidae, Щуковые Esocidae, Окуневые Percidae, Тресковые Gadidae. Биохимический статус изучали также у некоторых видов моллюсков, десятиногих ракообразных – амфипод, гельминтов, паразитирующих на разных стадиях жизненного цикла рыб и насекомых. Отлов гидробионтов осуществляли в соответствии с целями эксперимента в озерах и реках Карелии, в акватории Белого моря, на базе карельских рыбозаводов, а также на озерах Кольского п-ова, Вологодской и Ярославской областей. Исследования проводили на разных стадиях онтогенеза рыб: использовали икру, личинок, молодь разных возрастов и половозрелых особей. Общепринятыми ихтиологическими методами определяли длину, массу, коэффициент упитанности рыб, пол, возраст, стадию зрелости гонад, степень зараженности гельминтами. Изучали влияние таких факторов, как температура, pH, соленость, аноксия, изменения в питании, действие промышленных отходов, в том числе различных органических и неорганических соединений, включая тяжелые металлы. В обзорной статье приведены некоторые примеры оценки состояния гидробионтов по биохимическому статусу при влиянии температуры, солености и гипоксии, антропогенных факторов.

Температура

Все стороны жизнедеятельности организма испытывают влияние множества биотических и абиотических факторов. Среди них температура окружающей среды является важнейшим экологическим фактором, оказывающим глубокое влияние на интенсивность большинства проявлений жизнедеятельности, как на отдельные физиологические и биохимические процессы, так и на поведенческие реакции на уровне организмов, популяций и сообществ [Озернюк, 1992, 2003, Somero, 2011; White, 2012]. Температура окружающей среды в значительной степени определяет интенсивность метаболических процессов в организме рыб как пойкилотермных животных, для которых ведущим параметром в поддержании гомеостаза является сохранение жизнедеятельности в ус-

ловиях низких температур. Температурные границы, в пределах которых тот или иной вид проявляет биологическую активность, определяются соответствующими адаптационными механизмами на различных уровнях – посттранскрипционном, молекулярном, биохимическом (метаболическом), клеточном, физиологическом и организменном [Somero, 2004, 2011, 2012; Pörtner, 2006; O'Brien, 2011; White et al., 2012]. На посттранскрипционном уровне температурные адаптации определяются уровнем экспрессии генов ряда белков, в т. ч. субъединиц ферментов и изоферментов [Zakhartsev et al., 2007; Orczewska et al., 2010; Meshcheryakova et al., 2012]. На молекулярном уровне температурные адаптации определяются такими показателями, как свойства внутриклеточной воды, денатурация белков, изменение скорости диффузии кислорода [Somero, 2010]. На биохимическом уровне температурные адаптации осуществляются через модуляцию скорости ферментативных реакций, равновесие тех или иных метаболических процессов, изменение липидного состава мембран [Крепс, 1981; Guderley, 2004; Somero, 2004, 2011, 2012; Kraffe et al., 2007; Dong, Somero, 2009; White, 2012] и др. На клеточном уровне температурные адаптации сопровождаются изменением структуры и функций клеточных органелл, например – количества митохондрий и их структуры [Lucassen et al., 2003; Kraffe et al., 2007; O'Brien, 2011].

Формирование температурных адаптаций рыб имеет ряд специфических особенностей, при этом результаты свидетельствуют о единой биохимической основе модификации обменных процессов у холоднокровных и теплокровных организмов. Вопрос о температурных адаптациях рыб теснейшим образом связан с сезонными колебаниями метаболизма; для пойкилотермных животных именно температура является ведущим фактором, определяющим ритмичность биологических процессов [Шмид-Ниельсен, 1982; Новиков, 2000; Озернюк, 2000]. В течение года температура водоема значительно изменяется. Так, в озерах Карелии температура воды с декабря до конца апреля составляет всего 1,0–1,5 °С. В мае наблюдается резкий скачок – вода прогревается до 20 °С. Начиная с августа происходит постепенное снижение температуры. Эти колебания температуры сказываются и на состоянии кормовой базы рыб, и на их пищевой активности, а следовательно, и на особенностях обмена веществ: происходит изменение скорости и направления реакций метаболизма.

Развитие температурных адаптивных реакций имеет физиологические ограничения, превышение которых приводит к необратимым деструктивным процессам в фосфолипидном матриксе печени и мышц и биоэнергетической дисфункции тканей, что коррелирует с низкой выживаемостью рыб. Несмотря на изменение температуры окружающей среды, основные метаболические функции должны поддерживаться на постоянном уровне, который может колебаться только в определенных пределах. Еще раз следует подчеркнуть, что у многих пойкилотермных организмов хорошо развиты компенсаторные механизмы изменения стандартного метаболизма, сезонная акклимация. Например, уровень макроэргических фосфорных соединений может колебаться в значительных пределах и определяться рядом факторов, в том числе сезоном года. Интенсивность многих катаболических реакций при акклимации к холоду возрастает. Наибольшую степень компенсации температурных эффектов обнаруживают те ферментативные реакции, которые участвуют в генерировании «энергетической валюты» клетки, необходимой в любое время года [Озернюк, 2000; Guderley, 2004; O'Brien, 2011; Somero, 2011, 2012]. Наши исследования показали, что у холодноводной радужной форели и обитающего в теплых водах карпа механизмы адаптации к температуре одинаковы [Немова, Высоцкая, 2004]. Однако существует тканевая специфичность адаптивных перестроек и асинхронность в подключении разных ферментов в реакции, что подтверждено результатами наших исследований по участию лизосом в биохимической адаптации организма рыбы к меняющейся температуре среды. Установлено, что при тепловой акклимации у радужной форели в мышцах наблюдалось изменение седиментационных характеристик лизосом, увеличивалась общая активность ферментов-маркеров этих органелл – кислой фосфатазы, лизосомальных протеиназ – катепсинов Б и Д [Высоцкая, Немова, 2008], которые включаются на определенном этапе адаптивных перестроек в механизмы регуляции ферментативных реакций.

Адаптивные преобразования в клетке осуществляются как за счет количественных изменений содержания ферментов, так и за счет регуляции качественного состава их изоформ. Присутствие в клетке изоферментов, различающихся по своим кинетическим свойствам, – один из механизмов быстрой регуляции ответной реакции на изменение температуры. Большое разнообразие изоферментов

наблюдается у рыб, что связано прежде всего с различными условиями их существования и принадлежностью к группе эктотермных животных. Компенсация влияния температуры сводится в первую очередь к изменению эффективности функционирования ферментов [Озернюк, 1992, 2003; Somero, 2011], и одним из таких механизмов является изменение сродства фермента к субстрату. Например, изоферменты лактатдегидрогеназы (КФ 1.1.1.27) осуществляют взаимопревращения лактата и пирувата, участвуя в регуляции направления и интенсивности, путей аэробного и анаэробного синтеза АТФ. Все изоферменты ЛДГ при одной и той же температуре различаются по величине константы Михаэлиса-Ментен (K_m) для лактата, и исходя из этой величины можно судить о степени фермент-субстратного сродства и направлении катализируемой ими реакции. На примере леща *Abramis brama* L. в наших исследованиях [Meshcheryakova et al., 2012] было показано, что при понижении температуры наблюдается уменьшение величины K_m всех изоферментов ЛДГ сердечной мышцы леща, то есть увеличение фермент-субстратного сродства, позволяющее повысить эффективность функционирования фермента при низкой температуре. При высокой температуре наблюдается обратный эффект – снижение фермент-субстратного сродства изоферментов, позволяющее понизить активность фермента при данной температуре. Изменения кинетических характеристик фермент-субстратного сродства и максимальной скорости реакции при различных температурах свидетельствуют о настройке биохимических свойств изоферментов ЛДГ на определенный уровень, направление и интенсивность метаболизма лактата и пирувата. Это хорошо согласуется с известными представлениями об изменении уровня аэробно-анаэробного метаболизма у рыб при изменении температуры водоема и содержания растворенного кислорода. Обнаружены компенсаторные изменения кинетических свойств K_m для лактата и максимальной скорости реакции (V_{max}) в реакции лактат→пируват для цитоплазматических и митохондриальных изоферментов лактатдегидрогеназы радужной форели *Parasalmo mykiss* L. При повышении и понижении температуры воды [Meshcheryakova et al., 2012].

Результаты проведенных нами многочисленных исследований биохимического статуса водных организмов при изменении температуры свидетельствуют о важной роли липидов и белков в становлении биохимических адапта-

ций у животных. Для животных, вне зависимости от физиологической организации – холоднокровные или теплокровные, эволюционно характерен общий план строения липидной компоненты клеток [Крепс, 1981]. Изменение регуляции липидного обмена рыб при низких температурах обуславливает модификацию структурной организации клеток в основном за счет уменьшения содержания фосфолипидов и связанных с ними полиненасыщенных жирных кислот, преимущественно докозагексановой [Смирнов, Богдан, 2007]. При этом развитие адаптивных реакций к гипотермии имеет физиологические ограничения, превышение которых приводит к необратимым деструктивным процессам в фосфолипидном матриксе и биоэнергетической дисфункции тканей, что коррелирует с низкой выживаемостью рыб. Обнаружено, что жирнокислотный состав половых продуктов рыб соответствует не реальным температурным условиям, окружающим рыбу в данный момент, а термическому диапазону размножения, т. е. преадаптирован к нему эволюционно [Смирнов, Богдан, 2007].

Исследования изменений параметров теплоустойчивости интактных эритроцитов, а также термоиндуцированных структурных переходов белков мембраны и цитоскелета красных клеток крови и денатурация гемоглобинов при сезонных акклиматизациях форели свидетельствуют о том, что терморезистентность эритроцитов претерпевает выраженные сезонные изменения, согласующиеся с изменениями температуры воды [Горюнов и др., 1999; Рипатти, Рабинович, 1999]. При низких температурах воды отмечено повышение содержания насыщенных и моноеновых жирных кислот, сопровождающееся уменьшением терморезистентности эритроцитов. В летние месяцы в мембранах выявлена более высокая доля полиненасыщенных жирных кислот, что коррелировало с возрастанием теплоустойчивости клеток. По-видимому, инициация термогемолита эритроцитов связана не столько с тепловыми превращениями белков, сколько с реорганизацией в системе «белковый каркас – фосфолипиды», поскольку аннулярный слой интегральных белков обогащен липидами с полиненасыщенными жирнокислотными цепями. Предполагается, что структурной предпосылкой обнаруженных взаимосвязей является также упаковка жирнокислотных цепей, которая определяет структурную прочность бислоя и лежит в основе как устойчивости мембраны в целом, так и функциональной способности извлечения кислорода эритроцитами [Рабинович и др., 2007].

Соленость и аноксия

Мидии *Mytilus edulis* L., как большинство обитателей приливно-отливной (литоральной) территории моря, способны существовать при значительных изменениях солености. Являясь осмоконформерами (т. е. пойкилосмотическими организмами), эти моллюски не способны регулировать осмотическую концентрацию полостной жидкости и поддерживают состояние, близкое к изотонии, в широком диапазоне солености внешней среды [Бергер, 1986]. Кроме того, мидии являются типичными факультативными анаэробами, способными существовать как в нормальных (кислородных), так и в аноксических условиях [Larade, Storey, 2002; Алякринская, 2004]. Таким образом, этот моллюск может использоваться для изучения влияния таких основных абиотических факторов среды обитания, как соленость и аноксия. В связи с этим было изучено влияние различной солености и краткосрочной аноксии на биохимический статус мидий *Mytilus edulis* L., собранных в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря. Исследования были проведены на моллюсках, обитающих в различных условиях, а именно – в прибрежной зоне моря (на литорали), периодически подвергающейся воздействию приливно-отливных циклов, и на искусственных субстратах марикультуры, для которых не характерны частые перепады факторов среды. Аквариальные эксперименты были поставлены на Беломорской биологической станции «Картеш» Зоологического института РАН. Мидии содержались в аквариумах в течение 14 сут. при температуре +10 °С с соленостью воды 5, 15, 25, 35 и 45 ‰ при постоянной продувке и частичной смене воды. В природных условиях соленость морской воды в Белом море составляет 25 ‰, поэтому данная концентрация солей была принята за контроль. При постановке экспериментов учитывалась стадия репродуктивного цикла моллюсков, в частности этап нереста (стадия 3 гаметогенеза): 3В (вымет гамет, конец июня) и 3С (резорбция остаточных половых продуктов, конец июля – начало августа). Для создания аноксических условий обитания литоральные и сублиторальные мидии содержались на воздухе в течение 24 ч., контрольные мидии находились в аквариуме (в аэрируемой воде).

У мидий изучали содержание белка, состав липидов (общие липиды, фосфолипиды, триацилглицерина, холестерин и его эфиры, жирные кислоты), активность ферментов энергетического обмена (ЛДГ, МДГ, ГФДГ, альдолазы, ЦО), активность гидролитических ферментов

лизосом (ДНКазы, РНКазы, β-глюкозидазы, ксилослой фосфатазы, катепсина В, катепсина D), активность кальцийактивируемых протеиназ цитозоля и их специфического эндогенного ингибитора кальпастина. Воздействие различной солености морской воды и влияние краткосрочной аноксии на литоральных и сублиторальных мидий отразилось на содержании холестерина (ХС), коэффициента Дьердии (холестерин/фосфолипиды, ХС/ФЛ) и соотношении доминирующих фосфолипидов мембран фосфатидилхолин/фосфатидилэтаноламин (ФХ/ФЭА). Модификации в составе данных мембранных компонентов были отмечены в различных органах-мишенях и зависели от стадии нереста моллюсков, а также от степени влияния факторов (в частности, критические или умеренные значения солености) [Фокина и др., 2007, 2010, 2011; Nemova et al., 2013]. Известно, что колебания в соотношениях ХС/ФЛ и ФХ/ФЭА являются одним из параметров состояния вязкости биологических мембран и, как следствие, изменения ионной проницаемости и активности встроенных в мембрану белков [Крепс, 1981; Gillis, Ballantyne, 1999; Смирнов, Богдан, 2007]. В связи с этим отмеченные колебания данных мембранных липидов, а также повышенное содержание фосфатидилсерина у мидий при влиянии различной солености и краткосрочной аноксии указывают на модификацию активности ферментов, ионных каналов и насосов, а также осмо- и натриорецепторов, встроенных в мембраны жабр и мантийной ткани и ответственных за регуляцию клеточного объема и протекания большинства метаболических процессов [Бергер, 1986]. Более того, изменения концентрации фосфатидилинозитола и сфингомиелина, которые служат предшественниками для образования вторичных мессенджеров, осуществляющих контроль над многими клеточными функциями, такими как дифференциация, пролиферация, метаболизм и апоптоз [Ткачук, 1998; Цюпко и др., 2001; Di Paolo De Camilli, 2006], свидетельствуют об участии различных сигнальных метаболических путей в процессе акклимации моллюсков к указанным абиотическим факторам среды. Характерной особенностью ответной реакции литоральных мидий на действие различной солености и краткосрочной аноксии служила обратная корреляция в содержании неметиленразделенных жирных кислот (НМРЖК) и полиеновых кислот n-3 семейства. В частности, недостаток n-3 ПНЖК у прибрежных мидий компенсировался повышенными концентрациями НМРЖК, которые содержат изолированные двойные связи при нечетных атомах углерода и благодаря этому имеют низ-

кую скорость автоокисления. Этот эффект делает мембраны устойчивыми к окислению, тогда как необходимый уровень мембранной жидкости сохраняется. Колебания в содержании триацилглицеринов указывают на использование их в качестве источников метаболической энергии, необходимой для процессов акклимации литоральных и сублиторальных мидий к исследуемым абиотическим факторам, причем они отражают энергетические потребности моллюсков в зависимости от стадии их нереста.

Изменение активности лизосомальных нуклеаз, цистеинзависимых внутриклеточных протеиназ (лизосомального катепсина В и кальцийактивируемых протеиназ цитозоля), ферментов углеводного обмена в тканях мидий при изменении солености среды свидетельствует об участии этих ферментов в адаптивном ответе клетки [Высоцкая и др., 2009; Канцорова и др., 2009]. Адаптация мидий к опресненной воде сопровождается увеличением активности ферментов, участвующих в аэробных метаболических процессах, что, вероятно, обусловлено необходимостью усиления синтеза АТФ для обеспечения процессов осморегуляции. Изменения в активности ферментов, наблюдаемые у сублиторальных мидий, свидетельствуют об активизации анаэробного гликолиза и пентозофосфатного пути [Васильева, Мещерякова, 2003]. Выявлено снижение активности большинства лизосомальных ферментов в тканях мидий даже при небольших изменениях солености, что вполне согласуется с характерной для этих животных способностью снижать интенсивность метаболизма в десятки раз в ответ на воздействие неблагоприятных факторов среды. Прямым доказательством использования такого механизма адаптации в данном случае являются результаты, свидетельствующие о нарушении биосинтеза коллагена, и данные об активности коллагеназы. Так, у литоральных и сублиторальных мидий снижается активность коллагеназы в два раза как при увеличении, так и при снижении количества соли в среде их содержания. Значение солености 5 ‰, вероятно, превышает адаптивный порог мидий и вызывает негативные перестройки в тканях. Мидии литоральной зоны более адаптированы к возможному анаэробнобиозу, чем сублиторальные, о чем свидетельствуют данные по изменению параметров липидного и энергетического обмена [Васильева, Мещерякова, 2003]. Преадаптированность литоральной группы мидий к обитанию в прибрежной зоне с неустойчивым температурным, соленостным и кислородным режимом выражается в повышенной устойчивости к гипоксии и факультативному анаэробнобиозу, сопровождающих ответную реакцию на резкие колебания факторов среды. Показано, что значительное опреснение среды угрожает стабильности обменных процессов на клеточном уровне, а следовательно, и благополучию организма в целом, в большей степени, чем повышенная соленость. При этом адаптивные возможности клеточного метаболизма снижаются и возможны патологические изменения в организме, связанные с нарушением процессов осморегуляции.

тивному анаэробнобиозу, сопровождающих ответную реакцию на резкие колебания факторов среды. Показано, что значительное опреснение среды угрожает стабильности обменных процессов на клеточном уровне, а следовательно, и благополучию организма в целом, в большей степени, чем повышенная соленость. При этом адаптивные возможности клеточного метаболизма снижаются и возможны патологические изменения в организме, связанные с нарушением процессов осморегуляции.

Антропогенные факторы

В нашей лаборатории проведены многочисленные исследования влияния острых и хронических воздействий поллютантов различной природы на биохимический статус гидробионтов, обитающих в природных водоемах и в условиях аквариальных экспериментов. Изучали воздействие стоков горно-обогатительного производства, металлургических предприятий, комплексного загрязнения Белого моря, в том числе тяжелыми металлами и компонентами нефти [Bakhmet et al., 2012; Канцорова и др., 2012; Fokina et al., 2013]. Исследования проводили на водоемах Северо-Запада России (озерах Республики Карелия, Вологодской области, Кольского п-ова, в Белом море), характеризующихся разной степенью загрязнения бытовыми и промышленными стоками, включающими тяжелые металлы (ртуть, стронций, кадмий, медь, никель), нефтепродукты, компоненты буровых растворов, мелкодисперсную взвесь и др.

Показано, что устойчивость и чувствительность исследованных видов гидробионтов к воздействию различного рода токсических веществ зависит как от степени функционирования ферментов биотрансформации ксенобиотиков, так и от состояния других биохимических систем клетки (лизосомы, мембраны, регуляторные ферменты), участвующих в реализации защитных реакций организма, в развитии «ответа» клетки на уровне биохимических изменений [Немова, Высоцкая, 2004; Нефедова и др., 2007; Высоцкая, Немова, 2008; Биота..., 2012]. Так, например, установлена видоспецифичная реакция у плотвы, щуки и сига к минеральному загрязнению в озере Костомукшском, испытывающем воздействие стоков Костомукшского ГОК [Борвинская и др., 2011а, б; Крупнова и др., 20011; Чурова и др., 2011; Немова и др., 2012; Биота..., 2012; Вдовиченко, Высоцкая, 2013]. Показано, что окунь адаптирован к жизни в кислых гумифицированных озерах [Мещерякова и др., 2004; Немова, 2005; Вы-

соцкая, Немова, 2008] и не встречается в водоемах, характеризующихся высоким содержанием калия и щелочной реакцией среды. Значительные адаптационные возможности обнаружены у щуки в водоемах Мурманской области, подвергающихся действию промышленных стоков, содержащих такие тяжелые металлы, как стронций, никель и медь [Морозов и др., 2007]. Ряпушка оказалась весьма пластичным видом, который может приспособиваться к техногенным загрязнениям, но проявляет высокую чувствительность к биотическим воздействиям [Высоцкая и др., 2006; Морозов и др., 2006, 2007]. Установлено, что комплексное загрязнение, включающее вещества органической и неорганической природы и механические взвеси, индуцирует неспецифические ответные реакции, при «умеренном» действии имеющие компенсаторный характер, а при превышении определенного порога чувствительности вызывает тканевую патологию.

Для тестирования состояния рыб при токсических воздействиях предложен «биохимический интегральный индекс» (БИИ), как важный показатель при определении предельно-допустимых концентраций токсикантов. БИИ – число показателей, близких к крайним границам их естественной вариабельности или выходящих за ее пределы, то есть уже патологичных, выраженное в % к общему числу изученных признаков (минимум 30–35) [Немова, Высоцкая, 2004].

Ответная реакция метаболизма зависит от концентрации поллютанта, его природы, времени воздействия, что определяет специфичность его действия, динамику аккумуляции и перераспределения в организме. Например, при оценке эффектов накопления ртути в рыбах использовали широкий спектр ферментов (кислая фосфатаза, РНКаза, ДНКаза, β -глюкозидазы, β -галактозидазы, катепсины В и D, щелочная фосфатаза, альдолаза, кальпаины), липидов, пептидов, позволяющих проследить изменения ключевых обменных процессов в тканях рыб (печени, жабрах, мышцах и гонадах) [Мещерякова и др., 2004; Немова, 2005; Кяйвярайнен и др., 2009]. Было показано, что ответная реакция организма на накопление ртути зависит не только от концентрации ее в органах и тканях, но и от таких сопутствующих факторов, как pH и гумифицированность водоема.

Заключение

Таким образом, результаты исследований состояния водных организмов (рыб и беспозвоночных) на основании биохимического

статуса свидетельствуют о разнообразных и разнонаправленных изменениях в обмене основных компонентов клетки и регуляторов метаболизма и дают основания сделать ряд выводов и заключений.

Ответная реакция организма реализуется за счет изменения основных метаболических путей: *обмена запасных и мембранных липидов*, включая те, что отвечают за поддержание функционального статуса и регуляторные свойства биологических мембран, прежде всего жирных кислот, холестерина, фосфолипидов и их отдельных фракций; *белкового метаболизма*, о чем свидетельствует модуляция активности ферментов внутриклеточного протеолиза и соотношения молекулярных форм протеиназ, благодаря которым изменяется содержание их белковых субстратов и фракционный состав образующихся пептидов с различным молекулярным весом, а также *энергопродукции* – синтеза важнейшей энергетической валюты клетки АТФ, интенсивность которого определяется активностью ферментов энергетического метаболизма. Несомненно, энергетический обмен может рассматриваться как связующее звено всех вышеперечисленных метаболических путей.

Реакция метаболических процессов у водных организмов на изменение исследуемых природных и антропогенных факторов различается в зависимости от таксономической и половой принадлежности организма, его физиологического состояния, стадии развития, природы и силы воздействующего фактора. Наряду с общими, выработанными в ходе эволюции механизмами биохимических адаптаций, которые позволяют водным организмам в условиях изменения факторов среды поддерживать гомеостаз с минимальными потерями, имеются и некоторые специфические особенности адаптивного ответа на уровне метаболизма. Они определяются их принадлежностью к эктотермным организмам, возрастом, стадией жизненного цикла, особенностями экологии и т. д. Особенности адаптаций у водных организмов связаны прежде всего с полной зависимостью от среды и принадлежностью к группе эктотермных животных, а также с особенностями цикла развития. Для них показана некая «растянутость» (во времени) адаптивных перестроек по сравнению с теплокровными, характерен более широкий набор изоферментов, большая степень ненасыщенности жирных кислот. Соотношение структурных липидов и жирных кислот в мембранах соответствует физическим или химическим особенностям среды. Биохимические адаптации у обитателей

северных водоемов (стенобионтных организмов), развитие и становление которых происходит при сравнительно низкой температуре, слабой минерализации, олиготрофности, более разнообразны.

Биохимические адаптации к изменению факторов среды на уровне клеточного метаболизма обычно носят компенсаторный характер, за исключением экстремальных случаев. Изменяется интенсивность метаболизма и соотношение между отдельными его путями. Модуляции активности ферментов (функциональная активность, сродство фермента субстрату, изоферментный состав и т. д.), уже функционирующих в клетке, создают возможность быстрой адаптации. Большое значение имеют адаптации на уровне микросреды, прежде всего липидного окружения, в котором функционируют мембраносвязанные ферменты. Адаптивные изменения липидных систем во многом сходны с адаптивными изменениями белков. В обоих случаях для обратимых перестроек необходима «полустабильность» структуры. Приспособительные изменения структуры крупных молекул – белков, липидов и нуклеиновых кислот – дополняются адаптивными сдвигами той микросреды, в которой эти молекулы функционируют.

Долговременные эволюционные изменения часто сходны с кратковременными акклиматизационными сдвигами. В этом отношении показательны адаптивные изменения липидов: поддержание нужной микровязкости достигается сравнимыми способами как у видов, приспособленных к разным температурам, так и у популяции одного и того же вида, акклиматизированных к разным условиям.

Следует особо подчеркнуть, что при анализе материалов, полученных при исследовании влияния факторов среды на состояние водных организмов, необходимо использовать комплексный подход. Методология изучения эколого-биохимического состояния водных организмов, позволяющая делать выводы о состоянии водных экосистем, включает в себя использование различных биохимических методов оценки состояния клеточного метаболизма рыб и водных беспозвоночных, а также методы ихтиологических наблюдений и статистического анализа. Такой подход включает в себя учет тех принципов, которые предложены и неоднократно апробированы в наших исследованиях. Комплексная биохимическая система может быть использована для выявления различных отклонений физиологического состояния рыб, возникающих под влиянием разнообразных экологических факторов, в том числе имеющих и антропогенный характер. Результаты таких

исследований важны как для выяснения механизмов развития приспособительных реакций у живых организмов, стоящих на различных ступенях эволюционного развития, в ответ на воздействие разнообразных факторов среды, так и для разработки критериев оценки стабильности водных экосистем и прогнозирования их возможных изменений.

Следует отметить, что природа адаптивных изменений высококонсервативна ввиду необходимости сохранения биохимического единства перед лицом разнообразия адаптивных задач. Для достижения этой консервативной цели требуются не только соответствующие генные продукты, например ферменты с характеристиками, подходящими для их термальной ниши, но также и генные регуляторные механизмы, которые обеспечивают соответствующие типы генов, вызывающих адаптивные изменения [Somero, 2011, 2012]. Имеющиеся в организме механизмы всех видов адаптаций, направленные на выживание особи, находятся в сложном взаимодействии, а сам организм является целью и средством продления жизни [Хочачка, Сомеро, 1980; Hochachka, Somero, 2002; Somero, 2011, 2012].

Исследования выполнялись с использованием приборной базы Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН и поддержаны грантами: Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-3731.2010.4, НШ-1642.2012.4 и НШ-1410.2014.4; РФФИ 14-04-00473-а; Программ фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие» 2009–2011 гг. и «Живая природа» 2012–2014 гг., а также Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биоресурсы» 2009–2011 гг. и 2012–2014 гг.; Проектов ФЦП «Кадры» (г. к. № 02.740.11.0700 и согл. № 8050).

Литература

- Алимов А. Ф., Голубков С. М. (ред.) Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов. СПб.: Наука, 2012. 369 с.
- Алякринская И. О. Устойчивость к обсыханию водных моллюсков // Известия РАН. Серия биологическая. 2004. № 3. С. 362–374.
- Бергер В. Я. Адаптации морских моллюсков к изменениям солёности среды. Л.: Наука, 1986. 214 с.
- Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия (ихтиологические, паразитологические и биохимические аспекты) / Кол. моногр. под общ. ред. Н. Н. Немовой. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. 228 с.
- Бондарева Л. А., Немова Н. Н., Кяйвяряйнен Е. И. Внутриклеточная Ca^{2+} -зависимая протеолитическая система животных. М.: Наука, 2006. 294 с.

Борвинская Е. В., Смирнов Л. П., Суховская И. В., Немова Н. Н. Влияние минерализации на активность глутатион S-трансферазы у некоторых видов пресноводных рыб северных водоемов // Труды КарНЦ РАН. 2011а. № 3. С. 16–28.

Борвинская Е. В., Немова Н. Н., Смирнов Л. П. Глутатион-S-трансфераза у рыб северных водоемов: влияние минерализации водной среды // Доклады Академии наук. Серия Биология. 2011б. Т. 436, № 4. С. 566–568.

Борвинская Е. В., Немова Н. Н., Смирнов Л. П. Глутатион S-трансфераза из печени щуки: выделение и свойства // Доклады Академии наук. Серия Биология. 2013. Т. 448, № 2. С. 236–238.

Васильева О. Б., Мещерякова О. В. Некоторые особенности липидного и углеводного обменов мидий *Mytilus edulis* Белого моря в условиях краткосрочной гипоксии // Материалы докладов Десятой молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии», 15–17 апреля 2003 г. 2003. С. 45–47.

Вдовиченко Е. А., Высоцкая Р. У. Сравнительная характеристика активности лизосомальных гликозидаз у щук, обитающих в водоемах с разным уровнем антропогенной нагрузки // Фундаментальные исследования. 2013. № 4 (часть 5). С. 1134–1138.

Высоцкая Р. У., Каймина Н. В., Сидоров В. С. Влияние различных солей калия на активность некоторых ферментов развивающейся икры радужной форели // Гидробиол. журн. 2000. Т. 36, № 6. С. 82–91.

Высоцкая Р. У., Немова Н. Н. Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб. М.: Наука, 2008. 284 с.

Высоцкая Р. У., Амелина В. С., Бахмет И. Н. Влияние нефтепродуктов на активность лизосомальных ферментов мидий в аквариальных экспериментах // Материалы XXVIII междунар. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 123–126.

Высоцкая Р. У., Такшеев С. А., Немова Н. Н., Амелина В. С., Морозов Д. Н. О видоспецифичности биохимических реакций рыб на разные типы антропогенного воздействия // Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика: материалы междунар. конф., посвященной 60-летию КарНЦ РАН (24–27 октября 2006 г.). Секция «Биологические науки». Секция «Науки о Земле». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. С. 75–77.

Горюнов А. С., Борисова А. Г., Суханова Г. А. Соотношение параметров терморезистентности и структурно-функциональных свойств мембран эритроцитов и гемоглобинов // II Съезд биофизиков России: тезисы докладов. Москва, 23–27 августа 1999 г. 1999. С. 485–486.

Израэль Ю. А. Проблемы антропогенной экологии // Научные аспекты экологических проблем России. М.: Наука, 2009. Т. 1. 221 с.

Канцерова Н. П., Лысенко Л. А., Немова Н. Н., Осташкова В. В. Влияние ионов тяжелых металлов на внутриклеточные Ca^{2+} -зависимые протеиназы *Mytilus edulis* L. в экспериментах *in vitro* и *in vivo* // Материалы XXVIII междунар. конф. «Биологические

ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». 5–8 окт. 2009 г. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 257–261.

Канцерова Н. П., Фокина Н. Н., Лысенко Л. А., Немова Н. Н. Взаимосвязь активности Ca^{2+} -зависимых протеиназ с содержанием липидных компонентов мембран в органах мидии *Mytilus edulis* при накоплении тяжелых металлов // Биоорганическая химия. 2012. Т. 38, № 1. С. 86–91.

Кашулин Н. А., Лукин А. А., Амундсен П. А. Рыбы пресных вод Субарктики как биоиндикаторы техногенного загрязнения. Апатиты: КНЦ РАН, 1999. 142 с.

Кашулин Н. А., Денисов Д. Б., Сандимиров С. С., Даувальтер В. А., Кашулина Т. Г., Малиновский Д. Н., Вандыш О. И., Ильяшук Б. П., Кудрявцева Л. П. Антропогенные изменения водных систем Хибинского горного массива (Мурманская область). Апатиты, 2008. Т. 1. 244 с.

Кашулин Н. А., Петров В. Н., Певзнер С. Л. Об оценке биологических ресурсов Мурманской области // Кольский полуостров на пороге третьего тысячелетия: экологические проблемы. Апатиты, 2003. С. 23–36.

Кашулин Н. А., Сандимиров С. С., Даувальтер В. А., Терентьев П. М., Денисов Д. Б. Экологический каталог озер Мурманской области. Апатиты, 2009. Ч. 1. 226 с.

Комаровский Ф. Я., Полищук Л. Р. Ртуть и другие тяжелые металлы в водной среде: миграции, накопление, токсичность для гидробионтов (обзор) // Гидробиологический журнал. 1981. Т. 17, № 5. С. 71–82

Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. СПб.: Наука, 1981. 339 с.

Крупнова М. Ю., Ильмаст Н. В., Немова Н. Н. Активность лизосомальных протеиназ в органах щук (*Esox lucius* L.), отловленных из озер с различной антропогенной нагрузкой // Труды КарНЦ РАН. Сер. Экспер. биология. 2011. № 3. С. 69–72.

Кяйвярйянен Е. И., Борвинская Е. В., Немова Н. Н., Комов В. Т. Влияние аккумуляции ртути на активность Ca^{2+} -активируемых протеиназ в тканях окуней (*Perca fluviatilis*) из озер вблизи биостанции Картеш (Белое море) // Материалы XXVIII междунар. конф. 5–8 окт. 2009 г. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 324–329.

Лав М. Химическая биология рыб. М., 1976. 349 с.

Мещерякова О. В., Груздев А. И., Немова Н. Н. Сравнительная оценка углеводного обмена окуней (*Perca fluviatilis* L.) из водоемов с различным уровнем содержания гуминовых кислот // Известия РАН. Серия биологическая, № 1, 2004. С. 21–26.

Моисеев Т. И. Водная экотоксикология. М.: Наука, 2009. 400 с.

Морозов Д. Н., Высоцкая Р. У., Ряжки И. В. Изучение гидроксилазной активности цитохрома P-450 у ряпушки *Coregonus albula* L. при загрязнении промышленными отходами горно-обогатительного комбината // Материалы междунар. конф. «Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика. Секция «Биологические науки». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. С. 151–153.

Морозов Д. Н., Высоцкая Р. У., Немова Н. Н., Кашулин Н. А. Активность цитохрома P-450 у сига *Coregonus lavaretus* и щуки *Esox lucius* из водоемов Субарктики при воздействии сточных вод горно-перерабатывающих предприятий // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47, № 1. С. 101–106.

Морозов Д. Н., Высоцкая Р. У. Сравнительное изучение желчно-кислотного состава желчи европейской ряпушки *Coregonus albula* и сига *Coregonus lavaretus* в условиях техногенного загрязнения водоема // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2007. Т. 43, № 5. С. 410–413.

Мурзина С. А., Немова Н. Н., Нефедова З. А., Фальк-Петерсен С. Влияние экологических условий обитания люмпена пятнистого *Leptoclinius maculatus* на липидный состав печени и мышц // Экология. 2010. Т. 41, № 1. С. 51–54.

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

Немова Н. Н. Биохимические эффекты накопления ртути у рыб. М.: Наука, 2005. 165 с.

Немова Н. Н., Иешко Е. П., Мещерякова О. В., Ильмаст Н. В., Аникиева Л. В., Лебедева Д. И., Чурова М. В., Стерлигова О. П., Кучко Я. А. Сиг *Coregonus lavaretus* (L.) костомукшского хвостохранилища в условиях техногенного загрязнения // Экология. 2012. № 4. С. 1–6.

Немова Н. Н., Лысенко Л. А., Канцерова Н. П. Протеиназы семейства кальпаинов. Структура и функции // Онтогенез. 2010. Т. 41, № 5. С. 381–389.

Немова Н. Н. Внутриклеточные протеолитические ферменты у рыб. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1996. 121 с.

Нефедова З. А., Руоколайнен Т. Р., Васильева О. Б., Немова Н. Н., Шарова Н. П. Особенности состава тканевых липидов сегов (*Coregonus lavaretus* L.), обитающих в водоемах с разной антропогенной нагрузкой // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47, № 1. С. 107–112.

Новиков Г. Г. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 296 с.

Озернюк Н. Д. Биоэнергетика онтогенеза. 2000. М.: Изд-во МГУ. 259 с.

Озернюк Н. Д. Механизмы адаптаций. М.: Наука, 1992. 272 с.

Озернюк Н. Д. Феноменология и механизмы адаптационных процессов. М.: Изд-во МГУ. 2003. 215 с.

Рабинович А. Л., Корнилов В. В., Балабаев Н. К., Леермакерс Ф. А. М., Филиппов Ф. В. Свойства бислоев ненасыщенных фосфолипидов: влияние холестерина // Биологические мембраны. 2007. Т. 24, вып. 6. С. 490–505.

Рипатти П. О., Феклов Ю. А., Руоколайнен Т. Р., Маркова Л. В. и др. Липиды печени и мышц камбалы *Platichthys flesus* L. при воздействии компонентов буровых растворов в аквариальных опытах // Современные проблемы физиологии и экологии морских животных: сб. науч. трудов. Апатиты: ММБИ КНЦ РАН, 2003. С. 157–168.

Рипатти П. О., Рабинович А. Л. Изучение температурной зависимости характеристик липидных молекул: имитационное моделирование (метод Монте-Карло) // II Съезд биофизиков России. 23–27 августа 1999 г. Москва. Тезисы докладов. 1999. С. 554–555.

Сидоров В. С., Немова Н. Н., Высоцкая Р. У., Феклов Ю. А. Использование интегрального биохимического индекса при определении предельно допустимых концентраций промышленных токсикантов // Прикладная биохимия и микробиология. 2002. Т. 38, № 3. С. 345–350.

Сидоров В. С. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л.: Наука, 1983. 240 с.

Сидоров В. С., Высоцкая Р. У., Смирнов Л. П., Гурьянова С. Д. Сравнительная биохимия гельминтов рыб // Аминокислоты, белки, липиды. Л.: Наука, 1989. 152 с.

Сидоров В. С., Немова Н. Н. Принципы и методы эколого-биохимического тестирования и мониторинга природных сред // Финно-угорский мир: состояние природы и региональная стратегия защиты окружающей среды, Сыктывкар, 2000. С. 134–140.

Сидоров В. С. Проблемы антропогенной экологии // Научные аспекты экологических проблем России. М.: Наука, 2000. Т. 1. С. 9–21.

Смирнов Л. П., Богдан В. В. Липиды в физиолого-биохимических адаптациях экотермных организмов к абиотическим и биотическим факторам среды. М.: Наука, 2007. 184 с.

Ткачук В. А. Фосфоинозитидный обмен и осцилляция ионов Ca²⁺ (обзор) // Биохимия. 1998. Т. 63, вып. 1. С. 47–56.

Фокина Н. Н., Нефедова З. А., Немова Н. Н. Липидный состав мидий *Mytilus edulis* L. Белого моря. Влияние некоторых факторов среды обитания. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 243 с.

Фокина Н. Н., Нефедова З. А., Немова Н. Н., Халаман В. В. Модулирующая роль липидов и их жирных кислот в адаптивной функции мидий *Mytilus edulis* L. Белого моря при изменении солёности // Журн. эволюц. биохим. и физиол. 2007. Т. 43. С. 379–387.

Фокина Н. Н., Нефедова З. А., Немова Н. Н. Биохимические адаптации морских двустворчатых моллюсков к аноксии (обзор) // Труды КарНЦ РАН. Сер. Экспериментальная биология. 2011. № 3. С. 121–130.

Хлебович В. В. Аклимация животных организмов. Л., 1981. 135 с.

Хлебович В. В. Критическая солёность биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 203 с.

Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимические адаптации. М.: Мир, 1980. 568 с.

Цюпка А. Н., Дудник Л. Б., Евстигнеева Р. П., Алесенко А. В. Влияние восстановленной и окисленной форм глутатиона на активность сфингомиелиназы и содержание сфингомиелина и продуктов пероксидного окисления липидов в печени мышей // Биохимия. 2001. Т. 66, вып. 9. С. 1263–1270.

Чурова М. В., Мещерякова О. В., Ильмаст Н. В., Немова Н. Н. Оценка состояния сегов *Coregonus lavaretus* L., обитающих в хвостохранилище горно-обогатительного комбината, по некоторым биохимическим и молекулярно-генетическим показателям // Труды КарНЦ РАН. Сер. Экспериментальная биология. 2011. № 3. С. 137–145.

Шатуновский М. И., Рубан Г. И., Акимова Н. В. О популяционных и онтогенетических механизмах регуляции воспроизводства рыб. Успехи современной биологии. 2007. Т. 127, № 1. С. 87–96.

- Шатуновский М. И.* Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 283 с.
- Шмид-Ниельсен К.* Физиология животных: приспособление и среда. М.: Мир, 1982. 416 с.
- Bakhmet I. N., Fokina N. N., Nefedova Z. A., Nemova N. N.* Physiological-biochemical properties of blue mussel *Mytilus edulis* adaptation to oil contamination // *Environmental Monitoring and Assessment*. 2009. Vol. 155. P. 581–591.
- Bakhmet I. N., Kantserova N. P., Lysenko L. A., Nemova N. N.* Effect of copper and cadmium ions on heart function and calpain activity in blue mussel *Mytilus edulis* // *J. Environ. Sci. Health A. Tox. Hazard. Subst. Environ. Eng.* 2012. Vol. 47., № 11 P. 1528–1535.
- Di Paolo G. P. de Camilli.* Phosphoinositides in cell regulation and membrane dynamics // *Nature*. 2006. Vol. 443 (7112). P. 651–657.
- Dong Y., Somero G.* Temperature adaptation of cytosolic malate dehydrogenase of limpets: differences in stability and function due to minor changes in sequences correlate with biogeography and vertical distribution // *J. Exper. Biology*. 2009. Vol. 212. P. 169–177.
- Fokina N. N., Ruokolainen T. R., Nemova N. N., Bakhmet I. N.* Changes of blue mussels *Mytilus edulis* L. lipid composition under cadmium and copper toxic effect // *Biological Trace Element Research*. 2013. Vol. 154, N 2. P. 217–225.
- Gillis T. E., Ballantyne J. S.* Influences of subzero thermal acclimation on mitochondrial membrane composition of temperate zone marine bivalve mollusks // *Lipids*. 1999. Vol. 34, N 1. P. 59–66.
- Guderley H.* Locomotor performance and muscle metabolic capacities: impact of temperature and energetic status // *Comp. Biochem. Physiol. B: Biochem. Mol. Biol.* 2004. Vol. 139. P. 371–382.
- Hochachka P. W., Somero G. N.* Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. New York: Oxford University press, 2002. 466 p.
- Kraffe E., Marty Y., Guderley H.* Changes in mitochondrial oxidative capacity during thermal acclimation of rainbow trout: roles of membrane proteins, phospholipids and its fatty acid composition // *J. Exper. Biology*. 2007. Vol. 210. P. 149–165.
- Larade K., Storey K. B.* A profile of the metabolic responses to anoxia in marine invertebrates. In: *Cell and molecular responses to stress*. 2002. Vol. 3. Sensing, signaling and cell adaptation. 346 p.
- Lucassen M., Schmidt A., Eckerle L. G., Pörtner H. O.* Mitochondrial proliferation in the permanent vs. temporary cold: enzyme activities and mRNA levels in Antarctic and temperate zoarcid fish // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2003. Vol. 285. P. 1410–1420.
- Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Nemova N. N.* Mitochondrial lactate oxidation: mechanism and importance at the temperature adaptation. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2012. Vol. 163 A, N 1. Supplement. P. 5–6.
- Moiseenko T., Kudryavtseva L.* Trace metal accumulation and fish pathologies in areas affected by mining and metallurgical enterprises in Kola region, Russia // *Environmental Pollution*. 2002. Vol. 114. P. 285–297.
- Nemova N. N., Fokina N. N., Nefedova Z. A., Ruokolainen T. R., Bakhmet I. N.* Modifications of gill lipid composition in littoral and cultured blue mussels *Mytilus edulis* L. under the influence of ambient salinity // *Polar Record*. 2013. Vol. 49(03). P. 272–277.
- O'Brien K. M.* Mitochondrial biogenesis in cold-bodied fishes // *J. Exp. Biol.* 2011. Vol. 214. P. 275–285.
- Orczewska J. I., Hartleben G., O'Brien K. M.* The molecular basis of aerobic metabolic remodeling differs between oxidative muscle and liver of threespine sticklebacks in response to cold acclimation // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2010. Vol. 299. P. 352–364.
- Pörtner H. O., Bennett A. F., Bozinovic F., Clarke A., Lardies M. A., Lucassen M., Pelster B., Schiemer F., Stillman J. H.* Trade-offs in thermal adaptation: the need for a molecular to ecological integration. *Physiol. Biochem. Zool.* 2006. Vol. 79(2). P. 295–313.
- Rabinovich A. L., Balabaev N. K., Alinchenko M. G., Voloshin V. P., Medvedev N. N., Jedlovszky P.* Computer simulation study of intermolecular voids in unsaturated phosphatidylcholine lipid bilayers // *J. Chem. Phys.* 2005. Vol. 122. P. 084906_1–084906_12.
- Shulman G. E., Love R. M.* Advances in marine biology. Vol. 36. *The Biochemical Ecology of Marine Fishes*. In: *Advances in Marine Biology*. N.Y.: Academic Press. 1999. 361 p.
- Somero G. N.* Adaptation of enzymes to temperature: searching for basic "strategies". *Comp. Biochem. Physiol. B: Biochem. Mol. Biol.* 2004. Vol. 139, N 3. P. 321–333.
- Somero G. N.* Temperature Relationships: From Molecules to Biogeography. *Comprehensive Physiology*, 2011. N 1. Published Online: 2011.
- Somero G. N.* The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine 'winners' and 'losers' // *J. Exp. Biol.* 2010. Vol. 213(6). P. 912–920.
- Somero G. N.* The physiology of global change: linking patterns to mechanisms. // *Ann. Rev. Marine Science*. 2012. N 4. P. 39–61.
- White C. R., Alton L. A., Frappell P. B.* Metabolic cold adaptation in fishes occurs at the level of whole animal, mitochondria and enzyme // *Proc. Biol. Sci.* 2012. Vol. 279, № 1734. P. 1740–1747.
- Zakharov M., Lucassen L., Kulishova L., Deigweier K., Smirnova Y. A., Zinov'eva R. D., Muge N., Baklushinskaya I., Pörtner H. O., Ozernyuk N. D.* Differential expression of duplicated LDH-A genes during temperature acclimation of weatherfish *Misgurnus fossilis*. Functional consequences for the enzyme // *FEBS J.* 2007. Vol. 274. P. 1503–1513.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Немова Нина Николаевна

директор, 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) 783615

Мещерякова Ольга Владимировна

и.о. зав. лаб. экологической биохимии, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: mesch@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 571879

Лысенко Людмила Александровна

ведущий научный сотрудник лаб. экологической биохимии,
к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: l-lysenko@yandex.ru
тел.: (8142) 571879

Фокина Наталья Николаевна

старший научный сотрудник лаб. экологической биохимии,
к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: fokinann@gmail.com
тел.: (8142) 571879

Nemova, Nina

Institute of Biology, Karelian Research Center,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: nemova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 783615

Meshcheriakova, Olga

Institute of Biology, Karelian Research Center,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: mesch@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 571879

Lysenko, Lyudmila

Institute of Biology, Karelian Research Center,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: l-lysenko@yandex.ru
tel.: (8142) 571879

Fokina, Natalia

Institute of Biology, Karelian Research Center,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: fokinann@gmail.com
tel.: (8142) 571879