

УДК 574.24:57.045:594.1

УРОВЕНЬ ГЛУТАТИОНА И АКТИВНОСТЬ ГЛУТАТИОН S-ТРАНСФЕРАЗЫ В ТКАНЯХ МИДИИ *MYTILUS EDULIS* L. ПРИ ИЗМЕНЕНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ

И. В. Суховская, Е. В. Борвинская, И. Н. Бахмет, Н. Н. Немова, Л. П. Смирнов

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучено влияние изменения температуры на содержание восстановленного глутатиона (GSH) и активность глутатион S-трансферазы (GST) в жабрах и гепатопанкреасе сублиторальных мидий *Mytilus edulis* L. из Белого моря. В ходе эксперимента мидий подвергали воздействию повышенной температуры (+8 °C) в течение 24 часов, с последующим возвратом в исходные лабораторные условия (0...+2 °C) в течение 72 часов. Показано, что как повышение, так и последующее понижение температуры влияет на содержание восстановленного глутатиона и активность глутатион S-трансферазы. При этом тренд изменений совпадает в жабрах и гепатопанкреасе моллюсков, тогда как уровень изученных показателей, а также сила и скорость ответной реакции тканеспецифичны.

К л ю ч е в ы е с л о в а: температурные адаптации, восстановленный глутатион, глутатион S-трансфераза, мидия обыкновенная.

I. V. Sukhovskaya, E. V. Borvinskaya, I. N. Bakhmet, N. N. Nemova, L. P. Smirnov. THE LEVEL OF GLUTATHIONE AND THE ACTIVITY OF GLUTATHIONE S-TRANSFERASE IN MUSSELS *MYTILUS EDULIS* L. UNDER TEMPERATURE VARIATIONS

The effect of temperature alterations on the content of reduced glutathione (GSH) and glutathione S-transferases (GST) activity in the gills and hepatopancreas of sublittoral mussels *Mytilus edulis* L. from the White Sea was studied. During the experiment the mussels were subjected to an increased temperature (+8 °C) for 24 hours with the following 72-hour recovery to the initial conditions (0...+2 °C). It is shown that both the increase, and the subsequent fall of the temperature altered the reduced glutathione content and the activity of glutathione S-transferase. The studied biomarkers in gills and digestive glands changed in a similar manner, whereas the level, force and time of the response were tissue-specific.

Key words: temperature adaptation, glutathione, glutathione S-transferase, *Mytilus edulis*.

Введение

Все аэробные организмы являются субъектами определенного уровня физиологического

окислительного стресса, возникающего в результате редокс-процессов в клетках. Результатом всех видов внешних воздействий, приводящих к стрессу, в том числе и индуцированно-

му температурными вариациями, является рост уровня свободных радикалов в клетках, включая активные формы кислорода (АФК). Кислород стимулирует развитие окислительного стресса, превышающего диапазон физиологических значений, и ответную реакцию системы антиоксидантной защиты, важными компонентами которой являются трипептид глутатион (GSH) и фермент фазы II биотрансформации ксенобиотиков – глутатион S-трансфераза (GST) [Hayes, Strange 1995; Lesser, 2006]. Биологическая роль GSH заключается в следующем: указанное соединение непосредственно или как субстрат GST связывается с различными органическими радикалами и АФК, что приводит к их обезвреживанию и способствует их выведению из организма. Этим обусловлена важная роль данных компонентов метаболизма в формировании резистентности организма к самым различным химическим и физическим воздействиям, в том числе к изменению температурного режима [Meister, Anderson, 1983; Meister, 1994; Gonzalez, 1995].

В процессе эволюции организмы освоили довольно широкий (в масштабах земных условий) термический диапазон, который достигает 100 °C. Однако температурные границы выживания у конкретного вида, в особенности у эктотермных животных, намного уже и не превышают 20–30 °C [Hochachka, Somero, 2002; Смирнов, Богдан, 2007]. Поэтому среди множества приспособительных свойств, присутствующих живым системам, главным, несомненно, является способность адаптироваться к изменениям термического режима – к критическому фактору выживания всех эктотермных организмов. Для водных пойкилотермов быстрое изменение температуры воды является серьезной нагрузкой на их физиологическое состояние. Если постепенное изменение температуры может быть компенсировано на физиологическом и биохимическом уровне, то быстрое изменение нарушает гомеостаз и вызывает стресс [Kaur et al., 2011].

Некоторые эктотермы, например мидии (*Mytilus edulis* L.) из популяций, сосредоточенных в приливно-отливной зоне Белого моря (животным свойствен малоподвижный образ жизни, что делает их удобными модельными объектами для разного рода исследований), адаптированы к постоянным и достаточно серьезным колебаниям термического режима, которые могут достигать 35 °C в течение короткого промежутка времени. Моллюски сублиторальных популяций обитают в условиях относительно стабильной температуры и поэтому имеют более узкий диапазон термотолеран-

ности [Anestis et al., 2008]. Возникает вопрос: смогут ли мидии сублиторальных популяций выжить, если их перенести в условия температурного шока, и какие биохимические механизмы могут быть задействованы у них при реализации ответных реакций.

В задачу настоящего исследования входило изучение влияния теплового шока на содержание восстановленного глутатиона (GSH) и активность глутатион-S-трансферазы (GST) в тканях сублиторальных мидий *Mytilus edulis* L. Белого моря.

Материалы и методы

Объект исследования

Сбор мидий проводили с обрастаний искусственных субстратов экспериментальной марикультуры в бухте Круглая (губа Чупа Канда-лакшского залива, на базе Беломорской биологической станции «Картеш» ЗИН РАН) с глубины 1,5–2,0 м в марте 2013 г. Перед началом эксперимента животных в течение семи суток акклимировали в аквариумах с аэрируемой водой при постоянной температуре (0...+2 °C) и смене воды с соленостью 25 ‰ (контрольная точка), что считается достаточным для формирования физиологического гомеостаза [Бахмет, 2009]. В ходе 96-часового эксперимента по влиянию последовательно сменяющихся друг друга видов термошока и являющегося частичной имитацией температурного воздействия на мидий, обитающих на литорали, моллюсков сначала подвергли воздействию повышенной температуры (+8 °C) в течение 24 часов (тепловой шок). Через сутки животные были возвращены в исходные условия (0...+2 °C) (холодовой шок). Отбор проб проводили через 1 и 24 часа после воздействия теплового шока, затем через 1, 24 и 72 часа после холодного шока.

Приготовление образца ткани

Исследовали жабры и гепатопанкреас мидий. Образцы тканей замораживали в жидком азоте, хранили при –80 °C до использования. Навеску ткани 0,1–0,2 г гомогенизировали в гомогенизаторе Поттера-Эльвейэма с 1–2 мл 0,05 М трис-НСI буфера и 5мМ этилендиаминтетрауксусной кислоты (ЭДТА) (рН 7,4). Центрифугировали при 105 000 g в течение 1 ч при 4 °C на центрифуге Beckman Coulter 80L.

Определение концентрации растворимого белка в ткани

Полученный после центрифугирования гомогенат разбавляли в 100 раз и измеряли в образце концентрацию белка методом прямого спек-

трометрического определения по величине поглощения раствора гомогената при 205 нм [Noble, Bailey, 2009; Суховская и др., 2010].

Определение концентрации GSH

Растворимые белки гомогената осаждали с помощью 5%-й трихлоруксусной кислоты (ТХУ). Образовавшийся осадок отделяли центрифугированием при 2500 g в течение 15 мин. Концентрацию восстановленного глутатиона в полученном супернатанте определяли, используя модифицированные методики Cohn, Lyle [1966] и Hissin, Hilf [1976].

Полученный супернатант нейтрализовали до pH 8,5, добавляли 0,4 М трис-HCl буфер (pH 8,5), содержащий 5мМ ЭДТА, и вносили 0,01%-й раствор орто-фталового альдегида (OPT) (Sigma-Aldrich, Австрия) на метаноле, приготовленный непосредственно перед использованием. После перемешивания инкубировали при комнатной температуре в течение 15 мин и проводили измерения на спектрофлуориметре CM 2203 (Беларусь) при Em – 420 нм, Ex – 350 нм.

Концентрацию глутатиона определяли с помощью калибровочного графика, построенного по результатам измерений серии растворов GSH (Sigma-Aldrich) с концентрацией от 0,5 до 20 мкг/мл на 0,4 М трис-HCl буфере (pH 8,5) 5мМ ЭДТА. Для нивелировки различий с условиями эксперимента в калибровочные растворы добавляли ТХУ и щелочь.

Относительную концентрацию глутатиона выражали в мкг GSH на мг белка в ткани.

Определение активности GST

Активность GST определяли по скорости связывания восстановленного глутатиона с субстратом 1-хлор-2,4-динитробензолом (CDNB) [Habig et al., 1974]. В кварцевую кювету (длина оптического пути 1 см) вносили 0,9 мл реакционной смеси, содержавшей 1 мМ CDNB и 1 мМ GSH в 0,125 М фосфатном буфере (pH 6,5). Реакцию начинали добавлением 0,1 мл раствора гомогената и в непрерывном режиме фиксировали нарастание оптической плотности раствора в течение пяти минут при 20 °C при постоянном перемешивании на спектрофлуориметре CM 2203 (Белоруссия). Относительную активность фермента в тканях рыб выражали в единицах активности фермента в пересчете на мг белка в ткани (ед. акт./мг белка), где 1 единица активности равна количеству нМ продукта реакции, образовавшихся за минуту.

Математический анализ полученных результатов производили с помощью непараметрических критериев: Манна-Уитни и рангового ко-

эффициента корреляции Спирмена. Порог доверительной вероятности при оценке достоверности различий принят равным 0,95.

Результаты и обсуждение

Проведенные исследования показали, что в жабрах акклимированных моллюсков (начальная точка отсчета) содержалось в 14 раз больше GSH, чем в гепатопанкреасе (рис. 1). Эта разница в процессе эксперимента возрастала до 100-кратной величины. Данный факт можно объяснить тем, что в жабрах, как органе, непосредственно связанном с дыханием и наиболее чувствительном к воздействиям разного рода [Ivanina et al., 2008; Trevisan et al., 2012; McCarthy et al., 2013], выше, чем в гепатопанкреасе уровень окислительного стресса и, соответственно, интенсивность образования АФК, для нейтрализации которых требуются значительные концентрации GSH.

Аналогичная закономерность показана и для активности GST, которая в жабрах в 6 раз превышала таковую в гепатопанкреасе, а максимальные различия, выявленные в ходе эксперимента, достигали 16-кратных значений (рис. 2). Такое распределение активности фермента по органам у этого вида мидий, а также у черноморской мидии (*M. galoprovincialis*) показано и другими исследователями [Sheehan, Power, 1999; Bebianno et al., 2007]. Стоит отметить, что для подавляющего большинства видов животных максимальное содержание глутатион S-трансфераз обнаруживается в тканях, выполняющих функцию печени как основного органа биотрансформации ксенобиотиков. Вероятно, у фильтрующих организмов, таких как двустворчатые моллюски, жабры, кроме дыхательных функций, играют также, наряду с гепатопанкреасом, существенную роль в защите животного от повреждающего действия разнообразных стресс-факторов.

Через 1 час после начала воздействия теплового шока уровень GSH в жабрах возрос почти в два раза, что может являться компенсаторной реакцией на рост уровня АФК в результате стресса, вызванного резким изменением температуры воды (см. рис. 1). Через 24 часа у мидий начался процесс акклимации к новой температуре, уровень окислительного стресса соответственно снизился, поэтому содержание GSH в жабрах вернулось к контрольным значениям.

Через час после возвращения животных к исходной температуре (0 °C), то есть когда мидий фактически ввели в состояние холодного шока, уровень GSH несколько снизился, а через 24 часа его содержание увеличилось

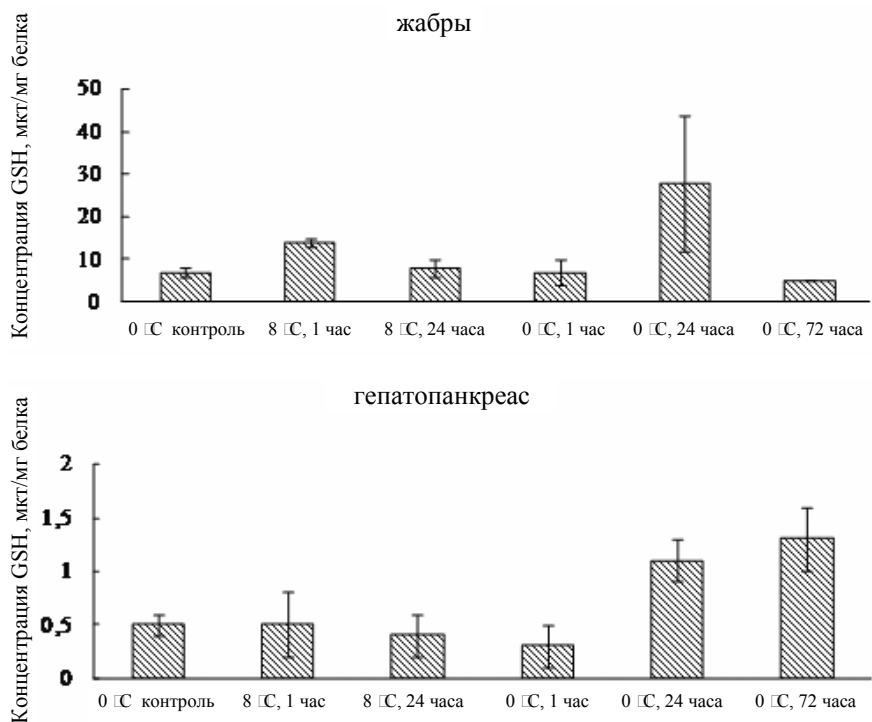


Рис. 1. Изменение уровня GSH в жабрах и гепатопанкреасе мидий при термошоке

в 4 раза относительно контрольных значений. Через 72 часа концентрация GSH вернулась к контрольным значениям.

В гепатопанкреасе в течение первых 25 часов эксперимента (см. рис. 1) наблюдалось не-

значительное снижение концентрации GSH, вне зависимости от типа термошока, через 48 часов она увеличилась в 2 раза по сравнению с контролем и продолжала расти, достигнув максимальных значений на третьи сутки.

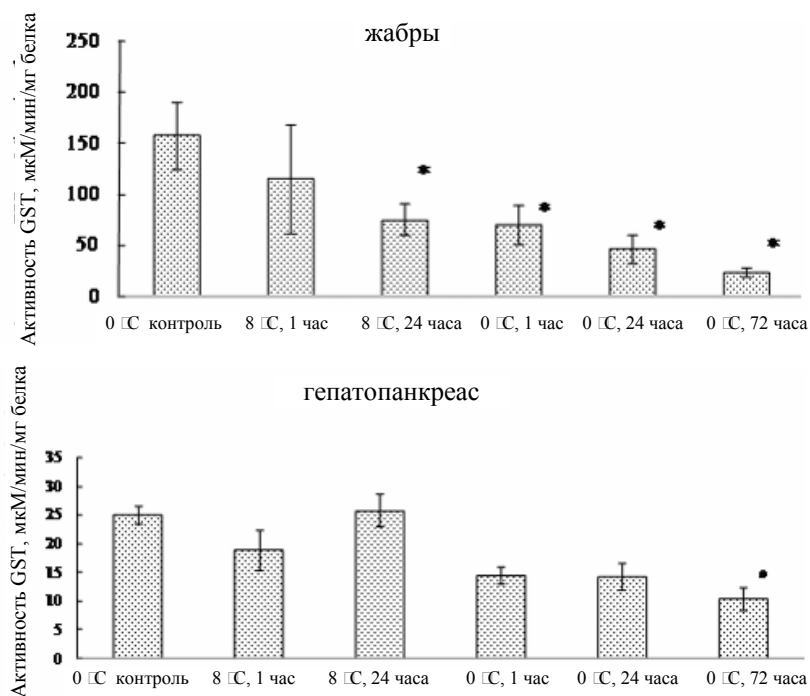


Рис. 2. Активность GST в жабрах и гепатопанкреасе мидий при термошоке

* – различия статистически значимы по сравнению с контрольной точкой ($p \leq 0,05$)

Активность GST в жабрах мидий (см. рис. 2) через час после начала теплового воздействия уменьшилась по сравнению с контролем, снижение продолжилось и через 24 часа. После стимуляции у моллюсков холодого шока падение активности фермента прекратилось, но через час активность GST снова начала снижаться и достигла минимальных значений к концу эксперимента.

В гепатопанкреасе общий тренд изменений активности был сходен с таковым в жабрах, тем не менее имелись некоторые отличия. Так, уровень активности фермента при тепловом шоке через час несколько снизился, а через сутки вернулся на исходный уровень. После возвращения мидий в условия исходного температурного режима началось падение активности фермента, которое продолжилось до конца эксперимента, но было менее выраженным, чем в жабрах.

При анализе полученных результатов необходимо иметь в виду, что для этого модельного эксперимента были использованы моллюски из сублиторальных популяций, адаптированные к среде с достаточно стабильным температурным режимом, то есть, по существу, – это stenotherмные организмы с узким диапазоном термотолерантности. У таких мидий резкое изменение условий обитания на 6–8 °C должно вызывать более сильный стресс по сравнению эвритермными особями из литоральных популяций.

Глутатион и глутатион S-трансфераза являются составной частью системы антиоксидантной защиты и биотрансформации ксенобиотиков, тем не менее их метаболические пути пересекаются в основном при детоксикации ферментом, использующим GSH как субстрат, нуклеофильных многоатомных соединений в фазе II, например, высоко цитотоксичного 4-гидрокси-2-ноненаля, продукта перекисного окисления липидов. Глутатион, как самостоятельная единица клеточной защиты, непосредственно участвует в перехвате разнообразных активных радикалов, в том числе АФК, поэтому тренд изменений исследованных показателей, несмотря на некоторые общие черты, имеет различия.

Показано, что у разных организмов реакция на температурный стресс на уровне количественных изменений GSH может различаться. Так, при холодого стрессе концентрация GSH в бактериях *E. coli* снижается [Smirnova et al., 2001], а у крыс, эндотермных животных, напротив, растет [Dede et al., 2002; Yuksel et al., 2008]. При физической нагрузке в различных температурных режимах (+5 и +21 °C) у спортсменов, работающих в более холодных условиях, отмечено увеличение уровня GSH в эритроцитах [Hong et al., 2008]. Из-

вестно также, что GSH принимает участие в реакциях устойчивости растений к холодого стрессу [Ohno и др., 1991; Kocsy et al., 2001]. Представляется вероятным, что варибельность уровня глутатиона в тканях при колебаниях температуры окружающей среды может быть связана с изменением интенсивности окислительно-восстановительных процессов и, соответственно, с количеством АФК.

У исследованных мидий концентрация глутатиона в жабрах выше, чем в гепатопанкреасе, и по этому показателю ответная реакция на термошок была выражена сильнее. Интересно отметить, что как при тепловом, так и при холодого воздействии уровень глутатиона в жабрах сначала возрастал, а потом возвращался к исходному значению в течение 24 и 48 часов соответственно. По-видимому, у мидий и, вероятно, у других двустворчатых моллюсков жаберный аппарат выполняет роль авангардного барьерного органа, осуществляющего активную биохимическую защиту в условиях активации окислительного стресса при воздействиях разного рода, и, следовательно, эволюционно приспособлен к более быстрой адаптации к изменившимся условиям среды обитания по сравнению с гепатопанкреасом. Тем не менее в условиях проведенного эксперимента более продолжительное разворачивание во времени ответной реакции в гепатопанкреасе стоит рассматривать как положительный и необходимый момент для организма, поскольку в этом органе происходит обезвреживание АФК, поступающих и из других органов, в том числе жабр.

Следует отметить, что все эти рассуждения касаются только изменений концентрации глутатиона, проявление активности GST имеет несколько иной характер. Воздействие на мидий последовательной резкой смены температуры привело к непрерывному снижению активности фермента в тканях, которое к концу эксперимента было в 2,5 (гепатопанкреас) – 6,6 (жабры) раза ниже, чем в контроле. Следствием термошока, по нашему мнению, могут быть нарушения в функционировании системы биотрансформации (фаза II), что может привести к развитию серьезных патологий в тканях и даже к гибели особи в результате накопления токсических продуктов, обычно нейтрализуемых GST при участии глутатиона [Fitzpatrick et al., 1995], из-за низкой активности этого фермента. Глутатион S-трансферазы косвенно участвуют в ликвидации последствий термошока и связанного с ним окислительного стресса через детоксикацию соединений, возникших в результате реакции с АФК, и не принимают прямого участия в адаптации беспозвоночных гидро-

бионтов к изменению температуры окружающей среды, как показано на черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* [Roméo et al., 2003; Vebiano et al., 2007] и некоторых видах рачков [Menezes et al., 2006]. Кроме того, у мидий обнаружена сезонная вариабельность активности этого фермента, ведущий вклад в которую вносит доступность пищи и насыщение воды кислородом, а не температура среды [Power, Sheehan, 1996; Sheehan, Power, 1999; Filho et al., 2001; Leinio, Lehtonen, 2005].

Полученные результаты свидетельствуют о том, что резкая смена температуры вызывает у мидий определенные изменения в антиоксидантной системе на уровне GSH и GST. Количественные характеристики и вариабельность показателей имеют тканеспецифичную основу. Уровень GSH увеличивался, указывая на адаптивный характер изменений, тогда как активность GST постепенно снижалась в обоих органах, что, на наш взгляд, отражает патологическое действие резкой смены температуры на систему биотрансформации, которая теряет способность к адекватной детоксикации эндогенных перекисей, продуктов реакции соединений с АФК. Очевидно, что для сублиторальных мидий, обитающих в среде с достаточно стабильным термическим режимом водной среды, колебание температуры в рамках проведенного эксперимента, без сомнения, выходит за границы термотолерантности и является очень сильным стрессом, который может привести животных к гибели, причем вероятность этого события весьма высока.

Работа выполнена при поддержке гранта Президента РФ НШ–1410.2014.4, Программы фундаментальных исследований Президиума РАН на 2012–2014 гг. «Живая природа», проекта ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 гг. (согл. № 8050).

Литература

Бахмет И. Н. Оценка влияния нефтепродуктов на сердечный ритм мидий // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. XXII, 2009. С. 267–277.

Смирнов Л. П., Богдан В. В. Липиды в физиолого-биохимических адаптациях экотермных организмов к абиотическим и биотическим факторам среды. М.: Наука, 2007. 182 с.

Суховская И. В., Борвинская Е. В., Смирнов Л. П., Немова Н. Н. Сравнительный анализ методов определения концентрации белка – спектрофотометрии в диапазоне 200–220 нм и по Бредфорд // Труды КарНЦ РАН. Сер. Экспериментальная биология. 2010. № 2. С. 68–71.

Anestis A., Pörtner H. O., Lazou A., Michaelidis B. J. Metabolic and molecular stress responses of sublittoral bearded horse mussel *Modiolus barbatus* to warming sea water: implications for vertical zonation // Exp. Biol. 2008. Vol. 211. P. 2889–2898.

Bebiano M. J., Lopes B., Guerra L., Hoarau P., Ferreira A. M. Glutathione S-transferases and cytochrome P450 activities in *Mytilus galloprovincialis* from the South coast of Portugal: Effect of abiotic factors // Environment International. 2007. Vol. 33. P. 550–558.

Cohn V. H., Lyle J. A. Fluorometric assay for glutathione // Analytical biochemistry. 1966. Vol. 14. P. 434–440.

Dede S., Deger Y., Meral I. Effect of short-term hypothermia on lipid peroxidation and antioxidant enzyme activity in rats // J. Vet. Med. A Physiol. Pathol. Clin. Med. 2002. Vol. 49, N 6. P. 286–288.

Filho D. W., Torres M. A., Tribess T. B., Pedrosa R. C., Soares C. H. L. Influence of season and pollution on the antioxidant defenses of the cichlid fish acará (*Geophagus brasiliensis*) // Braz. J. Med. Biol. Res. 2001. Vol. 34. P. 719–726.

Fitzpatrick P. J., Krag T. O. B., Højrup P., Sheehan D. Characterization of a glutathione S-transferase and a related glutathione-binding protein from gill of the blue mussel, *Mytilus edulis* // Biochem. J. 1995. Vol. 305. P. 145–150.

Gonzalez F. J. Role of xenobiotic-metabolizing enzymes in cancer susceptibility: Keystone Symp. Mol. and Cell Biol. "Mol. Toxicol.", Copper Mountain, Colo, Jan. 9–15, 1995 // J. Cell. Biochem. 1995. Suppl. 19A. P. 187.

Habig W. H., Pabst M. J., Jakoby W. B. Glutathione S-transferases. The first enzymatic step in mercapturic acid formation // J. Biol. Chem. 1974. Vol. 249, N 22. P. 7130–7139.

Hayes J. D., Strange R. C. Invited commentary potential contribution of the glutathione S-transferase supergene family to resistance to oxidative stress // Free Rad. Res. 1995. Vol. 22. N 3. P. 193–207.

Hissin P. J., Hilf R. A fluorometric method for determination of oxidized and reduced glutathione in tissues // Analytical Biochemistry. 1976. Vol. 74. P. 214–226.

Hochachka P. V., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. 2002. Oxford University Press, Oxford. 478 p.

Hong J. H., Kim K. J., Suzuki K., Lee I. S. Effect of cold acclimation on antioxidant status in cold acclimated skaters // J. Physiol. Anthropol. 2008. Vol. 27, N 5. P. 255–262.

Ivanina A. V., Cherkasov A. S., Sokolova I. M. Effects of cadmium on cellular protein and glutathione synthesis and expression of stress proteins in eastern oysters, *Crassostrea virginica* Gmelin // J. Exp. Biol. 2008. Vol. 211. P. 577–586.

Kaur M., Atif F., Ansari R. A., Ahmad F., Raisuddin S. The interactive effect of elevated temperature on deltamethrin-induced biochemical stress responses in *Channa punctata* Bloch. // Chem. Biol. Interact. 2011. Vol. 193, N 3. P. 216–224.

Kocsy G., Galiba G., Brunold C. Role of glutathione in adaptation and signalling during chilling and cold acclimation in plants // Physiologia Plantarum. 2001. Vol. 113. P. 158–164.

Leinio S., Lehtonen K. K. Seasonal variability in biomarkers in the bivalves *Mytilus edulis* and *Macoma balthica* from the northern Baltic Sea // *Comp. Biochem. Physiol., Part C, Comp. Pharmacol. Toxicol.* 2005. Vol. 140. P. 408–421.

Lesser M. P. Oxidative stress in marine environments: Biochemistry and Physiological Ecology // *Annu. Rev. Physiol.* 2006. Vol. 68. P. 253–278.

McCarthy M. P., Carroll D. L., Ringwood A. H. Tissue specific responses of oysters, *Crassostrea virginica*, to silver nanoparticles // *Aquat. Toxicol.* 2013. Vol. 15. P. 138–139.

Meister A. Glutathione-ascorbic acid antioxidant system in animals // *J. Biol. Chem.* 1994. 269. P. 9397–9400.

Meister A., Anderson M. E. Glutathione // *Ann. Rev. Biochem.* 1983. Vol. 52. P. 711–760.

Menezes S., Soares A. M. V. M., Guilhermino L., Peck M. R. Biomarker responses of the estuarine brown shrimp *Crangon crangon* L. to non-toxic stressors: Temperature, salinity and handling stress effects // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* 2006. Vol. 335. P. 114–122.

Noble J. E., Bailey M. J. A. Quantitation of proteins // *Methods in enzymology.* 2009. Vol. 463. P. 73–95.

Ohno H., Kondo T., Fujiwara Y., Tagami S., Kuroshima A., Kawakami Y. Effects of cold stress on glutathione and related enzymes in rat erythrocytes // *Int. J. Biometeorol.* 1991. Vol. 35, N 2. P. 111–113.

Power A., Sheehan D. Seasonal variation in the antioxidant defence systems of gill and digestive gland of the blue mussel, *Mytilus edulis* // *Comp. Biochem. Physiol.* 1996. Vol. 114. P. 99–103.

Roméo M., Hoarau P., Garello G., Gnassia-Barelli M., Girard J. P. Mussel transplantation and biomarkers as useful tools for assessing water quality in the NW Mediterranean // *Environ. Pollut.* 2003. Vol. 122. P. 369–378.

Sheehan D., Power A. Effects of seasonality on xenobiotic and antioxidant defense mechanisms of bivalve mollusks // *Comp. Biochem. Physiol., Part C, Comp. Pharmacol. Toxicol.* 1999, Vol. 123. P. 193–199.

Smirnova G. V., Krasnykh T. A., Oktyabrsky O. N. Role of glutathione in the response of *Escherichia coli* to osmotic stress // *Biochemistry (Mosc).* 2001. Vol. 66. P. 973–978.

Trevisan R., Arl M., Sacchet C., Engel C., Danielli N. M., Mello D. F., Brocardo C., Maris A. F., Dafre A. L. Antioxidant deficit in gills of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) exposed to chlorodinitrobenzene increases menadione toxicity // *Aquat Toxicol.* 2012. Vol. 108. P. 85–93.

Yuksel S., Asma D., Yesilada O. Antioxidative and metabolic responses to extended cold exposure in rats // *Acta. Biol. Hung.* 2008. Vol. 59, N 1. P. 57–66.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Суховская Ирина Викторовна

научный сотрудник лаб. экологической биохимии, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, г. Петрозаводск, Россия, 185910
эл. адрес: sukhovskaya@inbox.ru
тел.: 89052996049

Борвинская Екатерина Витальевна

научный сотрудник лаб. экологической биохимии, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, г. Петрозаводск, Россия, 185910
эл. адрес: katsu@inbox.ru

Бахмет Игорь Николаевич

старший научный сотрудник лаб. экологии рыб
и водных беспозвоночных, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, г. Петрозаводск, Россия, 185910
эл. адрес: igor.bakhmet@gmail.com

Немова Нина Николаевна

директор, член-корр. РАН, д. б. н., проф.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, г. Петрозаводск, Россия, 185910
эл. адрес: nemova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 783615

Смирнов Лев Павлович

ведущий научный сотрудник лаб.
экологической биохимии, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, г. Петрозаводск, Россия, 185910
e-mail: levps@rambler.ru

Sukhovskaya, Irina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: sukhovskaya@inbox.ru
tel.: 89052996049

Borvinskaya, Ekaterina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: katsu@inbox.ru

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

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) 783615

Smirnov, Lev

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: levps@rambler.ru