

РИММА УЛЬЯНОВНА ВЫСОЦКАЯ

доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)

rimma@bio.krc.karelia.ru

ГАЛИНА АНДРЕЕВНА ШКЛЯРЕВИЧ

доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

gash@psu.karelia.ru

ЕЛИЗАВЕТА АНДРЕЕВНА ВДОВИЧЕНКО

аспирант, младший научный сотрудник, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)

elizaveta.vdovichenko@gmail.com

ВАЛЕНТИНА ЮРЬЕВНА ДИВНЕНКО

магистрант кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

gash@psu.karelia.ru

ЛИЗОСОМАЛЬНЫЕ ФЕРМЕНТЫ В ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЯХ МИДИЙ И АМФИПОД КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ*

Огромное социально-экономическое значение Белого моря и усиливающаяся антропогенная нагрузка на его бассейн определяют актуальность проведения исследований по оценке экологического состояния моря и устойчивости беломорской биоты к загрязнению. В качестве тест-объектов биомониторинга использовали типичных представителей макрозообентоса Беломорского побережья: двустворчатых моллюсков *Mytilus edulis* L. и ракообразных амфипод *Gammaridae sp.*, собранных из разных по степени и типу загрязнения участков лitorали. В мягких тканях мидий и бокоплавов определяли активность ферментов лизосом, играющих важную роль в защитных и приспособительных реакциях организма. Ответная реакция на разные виды поллютантов у мидий выражается снижением активности кислой фосфатазы и нуклеаз и повышением уровня β -глюкозидазы у моллюсков из мест, загрязненных нефтепродуктами. У раков присутствие в среде токсикантов вызывает адаптивное повышение активности большинства ферментов. Особенно заметно повышалась активность РНКазы под влиянием бытовых сточных вод, тяжелых металлов и радионуклидов. При этом активность ДНКазы оставалась стабильной. Результаты исследований показывают, что отличающиеся по биологическим особенностям беспозвоночные используют разную стратегию биохимической адаптации.

Ключевые слова: лизосомальные ферменты, мидии *Mytilus edulis*, амфиоподы *Gammaridae sp.*, антропогенное загрязнение, лitorаль Белого моря

ВВЕДЕНИЕ

С давних времен Белое море играет значительную роль в социально-экономическом развитии Северо-Западного региона России. Многообразные виды хозяйственной деятельности связаны здесь с освоением рыбных и других биоресурсов, добычей полезных ископаемых на территории водосбора, развитием сети транспортных путей, организацией в морских водах марикультуры беспозвоночных, рыб и водорослей. Интенсивное освоение природных богатств края привело к заметным изменениям в экологическом состоянии как речных экосистем бассейна, так и самого Белого моря [3]. Особенно значительные трансформации под влиянием физических и химических антропогенных факторов претерпевают прибрежные морские экосистемы зали-

вов, принимающие с речными стоками большие объемы пресной воды, тепла и разной природы загрязнений. Спектр поллютантов, поступающих в Белое море, довольно широк. Это бытовые сточные воды, нефтепродукты, отходы деревообрабатывающей промышленности, тяжелые металлы и другие ксенобиотики [8].

Северные водные экосистемы, имеющие низкий потенциал самоочищения и восстановления, весьма чувствительны к антропогенному воздействию такого рода. Учитывая ближайшие перспективы по возрождению традиционных отраслей экономики и разработке новых газоконденсатных и других месторождений, можно прогнозировать, что влияние антропогенного фактора в регионе будет усиливаться [3], [7], [12]. Все сказанное определяет актуальность всесто-

ронного изучения изменений, происходящих в экосистемах заливов, эстуариев и Белого моря в целом. Несмотря на богатую историю научных изысканий, проводимых на Белом море специалистами разного профиля, накопленных знаний пока недостаточно для составления его полной характеристики и формирования представлений о закономерных изменениях в функционировании экосистемы моря во времени и с увеличением нагрузки [1]. В частности, слабо изучены физиолого-биохимические аспекты формирования механизмов устойчивости беломорской биоты к загрязнениям. Известно, что лизосомам принадлежит важная роль в ответной реакции организма на воздействие внешних факторов, в том числе на химическое загрязнение среды [6], [15]. Удобными и часто используемыми объектами для изучения адаптаций водных организмов к изменяющимся факторам среды являются представители макрообентоса [11], [14] благодаря их эврибионтности и привязанности к месту обитания [17].

Учитывая сказанное выше, целью работы является изучение влияния различных типов загрязнения на активность лизосомальных ферментов двух доминантных групп беспозвоночных Белого моря.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования выполнены на научном оборудовании центра коллективного пользования ИБ КарНЦ РАН.

Объектами исследования были типичные представители макрообентоса Беломорского побережья: двустворчатые моллюски *Mytilus edulis* L. и ракообразные амфиоподы *Gammaridae sp.*, собранные на литорали в разных зонах Кандалакшского залива, отличающихся по степени и типу загрязнения [11]. В качестве контроля служили мидии и бокоплавы, обитающие на литорали Турийского мыса и Порьи губы, расположенных на территории Кандалакшского природного заповедника на значительном удалении от населенных пунктов и промышленных объектов. Акватория о. Ряшков также может быть принята за «условно чистый» район, однако проходящий вблизи него фарватер является причиной нефтяного загрязнения среднего уровня. Остальные места сбора проб располагаются в кутовой части Кандалакшского залива, подверженной сильному воздействию нефтепродуктов, хозяйствственно-бытовых и промышленных стоков (табл. 1).

Для биохимических исследований использовали сборные пробы, гидробионтов брали целиком без разделения на органы, что является общепризнанной практикой при проведении мониторинга состояния водной среды [13]. Это удобно, если сравниваемые объекты значительно отличаются по размерно-весовым характеристикам. В сборных пробах нивелируются

Таблица 1
Характеристика мест сбора проб мидий *M. edulis* и амфиопод *Gammaridae sp.*
в Кандалакшском заливе Белого моря

№	Точка сбора	Близость к источникам загрязнения	Преобладающий тип загрязнения
1	мыс Турий	150 км от г. Кандалакша 30 км от пос. Умба	наиболее чистый район
2	губа Порья	90 км от г. Кандалакша 30 км от пос. Умба	чистый район
3	о. Ряшков	5 км от пос. Умба	бытовые сточные воды, агрохимия, нефтепродукты
4	пос. Лувенъга	побережье пос. Лувенъга	бытовые сточные воды
5	о. Большой Березовый	5 км от г. Кандалакша	бытовые сточные воды, повышенное содержание Са и Р из апатитового концентрата из порта г. Кандалакша
6	о. Еловый	5 км от г. Кандалакша	
7	о. Большой Лупчостров	1 км от г. Кандалакша	
8	о. Большая Половинница	2 км от г. Кандалакша	радионуклиды Sr ⁹⁰ и Y ⁹⁰ , точечное загрязнение
9	о. Малый	1,4 км от г. Кандалакша	
10	о. Олений (губа Коровья)	2,5 км от нефтебазы станции Белое море	нефтепродукты
11	«механический завод»	в городской черте г. Кандалакша	неорганические кислоты, нефтепродукты, отходы лесопиления

индивидуальные различия, число определений каждого биохимического показателя составляло не менее трех. Из мягких тканей моллюсков и амфиопод готовили 10 %-ные гомогенаты на 0,25 М растворе сахарозы (рН 7,4), содержащем 0,001 М ЭДТА и 0,1 % тритона X-100. Гомогенаты центрифугировали в течение 30 минут на центрифуге с охлаждением при 12 000 г. В надосадочной жидкости определяли активность лизосомальных ферментов: кислой фосфатазы, β -глюкозидазы, ДНКазы, РНКазы и содержание белка. Активность кислой фосфатазы (КФ 3.1.3.2) выявляли по методу Баррета и Хита, используя в качестве субстрата β -глицерофосфат натрия. Активность фермента выражали в микрограммах неорганического фосфора (P_{in}), образующегося в результате реакции, количество которого рассчитывали после реакции с хромогенным реагентом. Активность β -глюкозидазы (КФ 3.2.1.21) определяли по расщеплению пара-нитрофенил- β -D-глюкопиранозида. Активность кислых нуклеаз: ДНКазы (КФ 3.1.4.6) и РНКазы (КФ 3.1.4.23) выявляли методами А. А. Покровского и А. И. Арчакова и А. П. Левицкого с соавторами соответственно. Содержание белка в пробах определяли методом Лоури. Все использованные методы модифицировали применительно к объектам исследования [6].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Обитатели приливно-отливной зоны моря, живущие в условиях частой смены соленостного, температурного, кислородного режимов и других условий существования, выработали ряд приспособлений, позволяющих им адаптироваться к воздействию неблагоприятных факторов, включая антропогенное загрязнение [10]. На клеточном уровне ответная реакция происходит с участием лизосом. Наиболее ярко защитная роль лизосомальных гидролаз проявляется при воздействии различных токсикантов [16]. Любой ксенобиотик, попадающий в организм, а также поврежденные в результате его воздействия структуры и компоненты захватываются лизосомами, подвергаются трансформации с участием лизосомальных гидролаз и экзоцитируются из клетки [6].

Определение активности кислых гидролаз в тканях мидий и амфиопод из «чистой» зоны выявило их более высокий уровень у бокоплавов (табл. 2). Это можно связать с образом жизни гидробионтов. В отличие от прикрепленных или медленно перемещающихся мидий, амфиоподы являются самыми подвижными из бентосных животных [5], что находит отражение в их более активном метаболизме. Высокий уровень лизосомальных гидролаз свидетельствует о значительном адаптивном потенциале лitorальных раков.

Таблица 2

Активность лизосомальных гидролаз и содержание белка в тканях мидий и амфиопод из «чистого» района Беломорского побережья (мыс Турий)

Показатели, единицы измерения	Мидии <i>Mytilus edulis</i>	Амфиоподы <i>Gammaridae sp.</i>
Кислая фосфатаза, мкг Р / 1 г сырой массы*мин	0,775 ± 0,054	1,05 ± 0,08
В-глюкозидаза, мкМ <i>пара</i> -нитрофенола / 1 г сырой массы*мин	0,026 ± 0,002	0,051 ± 0,008
ДНКаза, ΔD_{260} / 1 г сырой массы*мин	0,566 ± 0,024	0,789 ± 0,027
РНКаза, ΔD_{260} / 1 г сырой массы*мин	0,163 ± 0,004	0,053 ± 0,003
Белок, мг / 1 г сырой массы	22,5 ± 1,8	49,0 ± 0,7

Проведенными исследованиями установлены различия в реакции изученных видов на воздействие одних и тех же факторов. У мидий из мест локального загрязнения акватории наблюдалось снижение активности кислой фосфатазы и ДНКазы (рис. 1, 2). Фермент углеводного обмена – лизосомальная β-глюкозидаза несколько активизировалась у моллюсков, собранных на лitorали о. Ряшков, где имеет место загрязнение нефтепродуктами. В большинстве исследованных вариантов у мидий из загрязненных участков прибрежной акватории активность ферментов была снижена. Особенно значительно угнеталась активность фосфатазы и ДНКазы под воздействием сточных вод у пос. Лувеньга и

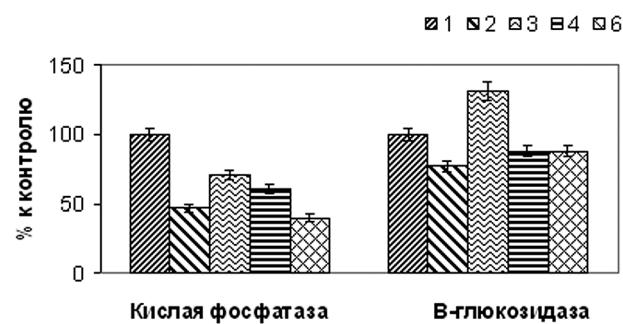


Рис. 1. Активность кислой фосфатазы и β-глюкозидазы в тканях мидий из разных участков лitorали Белого моря (% к контролю, мыс Турий).

Обозначения, здесь и на рис. 2–4: 1 – мыс Турий, 2 – губа Поря, 3 – о. Ряшков, 4 – пос. Лувеньга, 6 – о. Еловый

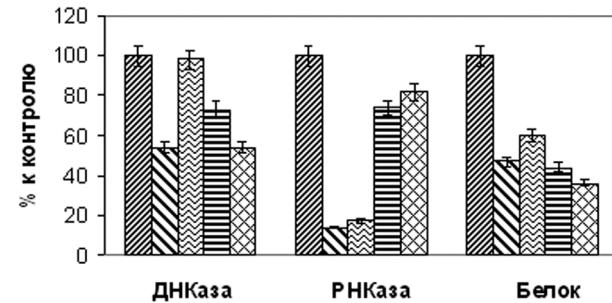


Рис. 2. Активность нуклеаз и содержание белка в тканях мидий из разных участков лitorали Белого моря (% к контролю, мыс Турий)

в районе о. Еловый. Здесь основные загрязняющие вещества представлены стоками морского порта с повышенным содержанием кальция и фосфора из состава перевозимого апатитового концентрата. В целом в данных исследованиях подтвержден сделанный нами ранее вывод о снижении интенсивности метаболизма мидиями под влиянием неблагоприятных факторов среды [2]. В пользу этого предположения свидетельствует более низкий уровень содержания белка в тканях моллюсков по сравнению с соответствующими показателями у мидий, обитающих на лitorали мыса Турий (см. рис. 2). Известно, что основной адаптивной стратегией лitorальных мидий является пережидание неблагоприятного воздействия и перевод метаболизма на сниженный уровень с экономией энергетических и пластических ресурсов. При данной стратегии невыраженные биохимические изменения компенсируются адаптивным поведением, направленным на избегание или минимизацию влияния неблагоприятного фактора [10]. У двустворчатых моллюсков такой поведенческой реакцией является изоляция от окружающей среды путем рефлекторного смыкания створок раковины [9]. В этих условиях обеспечение энергией происходит за счет анаэробного расщепления углеводов, что подтверждают полученные нами данные о повышении активности ферментов углеводного обмена, в частности

β-глюкозидазы у мидий в регионе, загрязненном нефтепродуктами.

Обращают на себя внимание существенные различия изученных биохимических показателей у моллюсков из двух «чистых» участков Беломорского побережья. У обитателей губы Поряя активность всех лизосомальных ферментов и содержание белка были намного ниже по сравнению с моллюсками, собранными в районе Турийского мыса. Возможной причиной наблюдаемых различий являются уникальные гидродинамические процессы данного участка Белого моря. В районе Поряй губы происходит интенсивное поднятие глубинных холодных вод, что в сочетании со сложным рельефом дна обуславливает своеобразный температурно-солевой режим этой части моря и отражается на видовом составе, размерно-возрастной и половой структуре популяций массовых видов и адаптивных реакциях гидробионтов [5]. Основным действующим фактором в этом районе, видимо, является низкая температура. И в этом случае, как и при воздействии различных загрязняющих веществ, основной реакцией является снижение метаболизма. Заметим, что у амфиопод из Поряй губы, как и у мидий, активность нуклеаз была пониженной, а все другие показатели близки к контролю (мыс Турий).

Реакция ферментных систем амфиопод на загрязнение водной среды была иной. В ответ на присутствие в среде токсикантов у гаммарусов в ряде случаев отмечено довольно значительное адаптивное повышение активности β-глюкозидазы и кислой фосфатазы (рис. 3). Активность ДНКазы была довольно стабильной, а РНКазы в несколько раз повышалась под влиянием бытовых сточных вод (пос. Лувенъга), загрязнения тяжелыми металлами и радионуклидами (о. Б. Половинница), комплексного загрязнения промышленных предприятий («механический завод», г. Кандалакша) (рис. 4). Содержание белка в тканях гаммарусов из загрязняемых акваторий было выше, чем в чистых зонах. Анализ результатов позволяет заключить, что адаптивные реакции данной группы беспозвоночных к токсическим воздействиям отличаются более высокой специфичностью по сравнению с двустворчатыми моллюсками. Повышение рибонуклеазной активности при относительной стабильности активности ДНКазы свидетельствует об интенсификации биосинтетических процессов, вызванных влиянием определенных поллютантов. Исходя из полученных данных, можно сделать вывод, что приспособительные реакции амфиопод на присутствие в среде обитания чужеродных соединений происходят на более глубоком уровне, чем у двустворчатых моллюсков. Эти реакции включают синтез различных макромолекул, в том числе новых для клеток, которые отсутствуют у обитателей чистой зоны. Это могут быть ферменты,

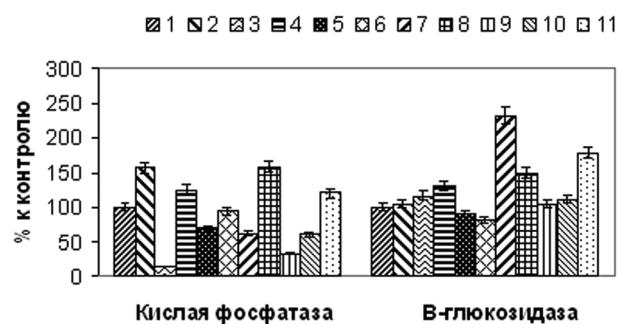


Рис. 3. Активность кислой фосфатазы и β-глюкозидазы в тканях амфиопод *Gammaridae* sp. из разных участков лitorали Белого моря (% к контролю).

Здесь и на рис. 4: 5 – о. Большой березовый, 7 – о. Лупчостров, 8 – луда Малая Половинница, 9 – о. Малый, 10 – о. Олений, 11 – «механический завод» (г. Кандалакша)

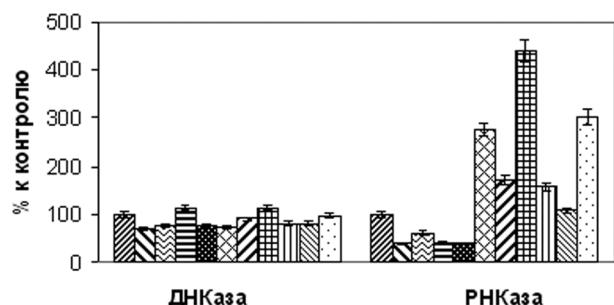


Рис. 4. Активность нуклеаз в тканях амфиопод *Gammaridae* sp. из разных участков лitorали Белого моря (% к контролю)

участвующие в метаболизме или детоксикации ксенобиотиков, регуляторные, структурные и катализитические белки, более приспособленные к функционированию в измененной микросреде [10]. Роль лизосомальных нуклеаз, и в особенности РНКазы, при этом состоит в реутилизации выполнивших свою функцию или измененных рибонуклеиновых кислот (мРНК, рРНК) с целью обеспечения процессов биосинтеза белков, необходимых в данный момент организму. О значительных перестройках белкового обмена у *Gammaridae* под влиянием антропогенной нагрузки свидетельствуют также данные Л. А. Бондаревой [4], показавшей значительное изменение активности протеолитических ферментов лизосом в условиях интоксикации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что беспозвоночные лitorаль зоны Белого моря проявляют высокую устойчивость к антропогенному загрязнению морской среды. Жизнь в условиях часто и резко меняющихся условий сформировала у представителей изученных групп макрообентоса способность адаптироваться к воздействию неблагоприятных факторов, в том числе к различным поллютантам. На клеточном уровне важными участниками приспособительных реакций являются ферментные системы лизосом.

В местах локального загрязнения прибрежной акватории адаптивные перестройки метаболизма выражаются изменением активности ферментов. При этом отличающиеся по биологическим характеристикам беспозвоночные используют разную стратегию биохимической адаптации. У малоподвижных мидий, способных изолироваться от вредного воздействия, присутствие в среде токсикантов вызывает снижение метаболизма и переход на анаэробные пути обеспечения энергией, в том числе с участием лизосомальных гликазидаз. Адаптивные реакции амфипод к воздействию поллютантов отличаются более выраженной специфичностью по сравнению с

моллюсками. У гаммарусов в ответ на разные типы загрязнения наблюдается разнонаправленное изменение активности ферментов. Особенно заметно повышается активность РНКазы под влиянием сточных бытовых вод, загрязнения тяжелыми металлами и радионуклидами. Стабильный уровень ДНКазы при этом свидетельствует о слабой вовлеченности генома в процессы адаптации. На основании полученных результатов можно заключить, что высокий адаптивный потенциал беломорских беспозвоночных позволяет им успешно выживать при современном уровне загрязнения моря поллютантами.

* Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания по теме № 0221-2014-0003 и гранта Президента РФ для поддержки исследований, проводимых ведущими научными школами (проект НШ-1410.2014.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алисов А. Ф., Алексеев А. П., Бергер В. Я., Кулакова В. Г. Итоги и направления исследований Белого моря в 2002–2004 гг. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Петрозаводск: Издательский дом ПИН, 2005. С. 14–26.
- Амелина В. С., Высоцкая Р. У., Ломаева Т. А. Две стратегии адаптаций беспозвоночных к различным типам антропогенного загрязнения // Вестник молодых ученых. Приложение к серии Науки о жизни. Физиология и медицина: Материалы конф. молодых исследователей. 2005. С. 7.
- Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов / Н. Н. Филатов, А. Ю. Тержевик, ред. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 335 с.
- Бондарева Л. А. Влияние некоторых факторов среды на внутриклеточный протеолиз гидробионтов: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. 23 с.
- Брагин В. Ф., Шкляревич Г. А., Рazonovskaya С. В. Crustacea мелководий Порьей губы Кандалакшского залива Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря: Материалы IX Междунар. конф. Петрозаводск: Издательский дом ПИН, 2005. С. 67–71.
- Высоцкая Р. У., Немова Н. Н. Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб. М.: Наука, 2008. 284 с.
- Корякин А. С., Юрченко С. В. Сбросы загрязняющих веществ Беломорской нефтебазой в Кандалакшский залив в 2004–2006 гг. // Экологические исследования беломорских организмов: Материалы 2-й междунар. конф. СПб., 2007. С. 59–60.
- Наумов А. Д., Оленев А. В. Зоологические экскурсии на Белом море: Пособие для летней практики по зоологии беспозвоночных / Под ред. А. А. Стрелкова. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1981. 176 с.
- Хлебович В. В. Акклимация водных животных. Л.: Наука, 1981. 136 с.
- Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. М.: Мир, 1988. 568 с.
- Шкляревич Г. А., Кершинский А. О. Состояние литоральных поселений *Mytilus edulis* L. в Кандалакшском заливе Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря: Материалы IX Междунар. конф. Петрозаводск: Издательский дом ПИН, 2005. С. 333–337.
- Bryazgin V., Klimov A. Evaluation of the present state of the Pomor and Karelian coast and the Onega Bay of the White Sea // Projects of the Investment Programs developed for the Republic of Karelia by NEFCO/AMAP. Information Paper. Petrozavodsk, 1995. P. 6.
- Fung C. N., Lam J. C. W., Zheng G. J. et al. Mussel-based monitoring of trace metal and organic contaminants along the east coast of China using *Perna viridis* and *Mytilus edulis* // Environ. Poll. 2004. Vol. 127. P. 203–216.
- Goldberg E. D. The mussel watch concept // Environ. Monit. Assess. 1986. Vol. 7. P. 101–125.
- Mraigómez I., Baybay-Villacorta L. Pollutant-specific and general lysosomal responses in digestive cells of mussels exposed to model organic chemicals // Aquat. Toxicol. 2003. Vol. 64. P. 235–257.
- Moore M. N., Viarengo A., Donkin P., Hawkins A. J. S. Autophagic and lysosomal reactions to stress in the hepatopancreas of blue mussels // Aquat. Toxicol. 2007. Vol. 84. Issue 1. P. 80–91.
- Riba I., Del Vallès T. A., Forja J. M., Gómez-Parraga A. The influence of pH and salinity on the toxicity of heavy metals in sediment to the estuarine clam *Ruditapes philippinarum* // Environ. Toxicol. Chem. 2004. Vol. 23 (5). P. 1100–1107.

Vysotskaya R. U., Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

Shklyarevich G. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Vdovichenko E. A., Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

Divnenko V. Yu., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

LYSOSOMAL ENZYMES IN ECOLOGICAL AND BIOCHEMICAL ADAPTATIONS OF MUSSELS AND AMPHIPODS INHABITING KANDALAKSHA BAY OF THE WHITE SEA

The great social and economic importance of the White Sea and the increasing anthropogenic impact on its basin speak of the significant role of the research aimed at the assessment of the sea's ecological status and at the stability of the White Sea biota to

pollution. Bivalves *Mytilus edulis* L. and crustacean amphipods *Gammaridae sp.* collected from the littoral zones differed in the level and type of contamination. They were used as test objects in biomonitoring as they represent the White Sea coast macrozoobenthos. The activity of lysosomal enzymes playing an important role in protective and adaptive reactions of the organism was determined in the soft tissues of mussels and amphipods. The mussels' response to different types of pollutants was shown in the decreasing activity of acid phosphatase and nucleases. However, the activity of β -glucosidase increased in mollusks collected from the sites contaminated by petroleum products. The presence of toxicants induced an increase in adaptation in the majority of enzymes in crustaceans. Particularly, the increase of RNase activity was noticed under the influence of domestic sewage, heavy metals, and radionuclides. At the same time, the DNase activity was stable. The results show that invertebrates variable in biological features use different strategies of biochemical adaptation.

Key words: lysosomal enzymes, mussels *Mytilus edulis*, amphipods *Gammaridae sp.*, anthropogenic contamination, littoral zone of the White Sea

REFERENCES

1. A lim o v A. F., A lek s e e v A. P., B e r g e r V. Ya., K u l a c h k o v a V. G. Results and trends of the White Sea investigations in 2002–2004 [Itogi i napravleniya issledovanii Belogo morya v 2002–2004 gg.]. *Problemy izucheniya, ratsional'nogo ispol'zovaniya i okhrany resursov Belogo morya. Materialy IX mezdunarodnoy konferentsii* [Proc. IXth Int. Conf. "The study, sustainable use and conservation of natural resources of the White Sea"]. Petrozavodsk, 2005. P. 14–26.
2. A m e l i n a V. S., V y s o t s k a y a R. U., L o m a e v a T. A. The two strategies of invertebrates' adaptations to different types of anthropogenic pollution [Dve strategii adaptatsii bespozvonochnykh razlichnym tipam antropogennoego zagrazneniya]. *Vestnik molodykh uchenykh. Prilozhenie k serii Nauki o zhizni. Fiziologiya i meditsina: Materialy konferentsii molodykh uchenykh* [Journal of Young Scientists. Life sciences. Physiology and medicine]. 2005. P. 7.
3. B eloe more i ego vodosbor pod vliyaniem klimaticeskikh i antropogennykh faktorov [The White Sea and its watershed under the influence of climate and anthropogenic factors] / N. N. Filatov, A. Yu. Terzhevsk, ed. Petrozavodsk, Karelian Research Centre of RAS Publ., 2007. 335 p.
4. B onda r e v a L. A. Vliyanie nekotorykh faktorov sredy na vnutrikletchnyy proteoliz gidrobiontov: Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk [The influence of some environmental factors on intracellular proteolysis of hydrobionts. Author's abst. PhD biol. sci. diss.]. Petrozavodsk, KRC RAS Publ., 2004. 23 p.
5. B r y a z g i n V. F., S h k l y a r e v i c h G. A., R a z n o v s k a y a S. V. Crustacea from shallow water of Por'ya inlet, Kandalaksha Bay of the White Sea [Crustacea melkovodiy Por'ey guby Kandalakshskogo zaliva Belogo moray]. *Problemy izucheniya, ratsional'nogo ispol'zovaniya i okhrany resursov Belogo morya: Materialy IX Mezdunarodnoy konferentsii* [Proc. IXth Int. Conf. "The study, sustainable use and conservation of natural resources of the White Sea"]. Petrozavodsk, 2005. P. 67–71.
6. V y s o t s k a y a R. U., N e m o v a N. N. *Lizosomy i lizosomal'nye fermenty ryb* [Fish lysosomes and lysosomal enzymes]. Moscow, Nauka Publ., 2008. 284 p.
7. K o r y a k i n A. S., Y u r c h e n k o S. V. The pollutant discharges from the White Sea oil distribution centre into Kandalaksha bay in 2004–2006 [Sbrosy zagraznyayushchikh veshchestv Belomorskoy neftebazoy v Kandalakshskiy zaliv v 2004–2006 gg.]. *Ekologicheskie issledovaniya belomorskikh organizmov: Materialy 2-iy mezdunarodnoy konferentsii* [Proc. 2nd Int. Conf. Ecological studies of the White Sea organisms]. St. Petersburg, 2007. P. 59–60.
8. N a u m o v A. D., O l e n e v A. V. *Zoologicheskie ekskursii na Belom more: Posobie dlya letney praktiki po zoologii bespozvonochnykh* [Zoological excursions on the White Sea: handbook for summer practice on invertebrate zoology] / A. A. Strelkov, ed. Leningrad, Leningrad University Press, 1981. 176 p.
9. K h l e b o v i c h V. V. *Akklimatsiya vodnykh zhivotnykh* [The acclimation of aquatic animals]. Leningrad, Nauka Publ., 1981. 136 p.
10. K h o c h a c h k a P., S o m e r o D z h . *Biokhimicheskaya adaptatsiya* [Biochemical adaptation]. Moscow, Mir Publ., 1988. 568 p.
11. S h k l y a r e v i c h G. A., K e r s h i n s k i y A. O. Condition of littoral settlements of *Mytilis edulis* L. in Kandalaksha bay of the White Sea [Sostoyanie litoral'nykh poselenii *Mytilis edulis* L. v Kandalakshskom zalive Belogo moray]. *Problemy izucheniya, ratsional'nogo ispol'zovaniya i okhrany resursov Belogo morya: Materialy IX mezdunarodnoy konferentsii* [Proc. IXth Int. Conf. "The study, sustainable use and conservation of natural resources of the White Sea"]. Petrozavodsk, 2005. P. 333–337.
12. B r y a z g i n V., K l i m o v A. Evaluation of the present state of the Pomor and Karelian coast and the Onega Bay of the White Sea // Projects of the Investment Programs developed for the Republic of Karelia by NEFCO/AMAP. Information Paper. Petrozavodsk, 1995. P. 6.
13. F u n g C. N., L a m J. C. W., Z h e n g G. J. et al. Mussel-based monitoring of trace metal and organic contaminants along the east coast of China using *Perna viridis* and *Mytilus edulis* // Environ. Poll. 2004. Vol. 127. P. 203–216.
14. G o l d b e r g E. D. The mussel watch concept // Environ. Monit. Assess. 1986. Vol. 7. P. 101–125.
15. M a r i g ó m e z I., B a y b a y - V i l l a c o r t a L. Pollutant-specific and general lysosomal responses in digestive cells of mussels exposed to model organic chemicals // Aquat. Toxicol. 2003. Vol. 64. P. 235–257.
16. M o o r e M. N., V i a r e n g o A., D o n k i n P., H a w k i n s A. J. S. Autophagic and lysosomal reactions to stress in the hepatopancreas of blue mussels // Aquat. Toxicol. 2007. Vol. 84. Issue 1. P. 80–91.
17. R i b a I., D e l V a l l s T. A., F o r j a J. M., G o m e z - P a r r a A. The influence of pH and salinity on the toxicity of heavy metals in sediment to the estuarine clam *Ruditapes philippinarium* // Environ. Toxicol. Chem. 2004. Vol. 23 (5). P. 1100–1107.

Поступила в редакцию 19.08.2015