

УДК 574.4/5

**ВАЛЕНТИНА ВАСИЛЬЕВНА БОГДАН**

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник  
института биологии КарНЦ РАН  
*krupnova@krc.karelia.ru*

**ГАЛИНА АНДРЕЕВНА ШКЛЯРЕВИЧ**

доктор биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии  
эколого-биологического факультета ПетрГУ  
*gash@psu.karelia.ru*

## ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПРИБРЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ БЕЛОГО МОРЯ ПО ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИМ И БИОХИМИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ У АМФИПОД

Исследованы альтерации липидного и жирнокислотного составов; изменение амплитуды размеров тела, возрастного состава и продолжительности жизни литоральных частей популяций трех массовых видов амфипод в ответ на токсическое воздействие комплексного бытового и промышленного загрязнения акватории Кандалакшского залива Белого моря относительно фоновых значений.

Ключевые слова: амфиподы, эколого-биологические показатели, липиды

Проблема изучения и охраны природных ресурсов Белого моря, которое по своему географическому положению и климатическим условиям принадлежит к арктическим морям, возникла в связи с усиливающимся антропогенным воздействием при слабой интенсивности деструкции загрязняющих веществ и низкой устойчивости северных видов (Харламова, Новиков, 1997), что приводит к изменению стабильности его экосистемы.

Хозяйственно-бытовые и промышленные стоки, стоки от нефтебазы и пос. Белое Море (после прохождения биологической и физико-химической очистки) поступают в буферный пруд, а оттуда стекают в Кандалакшский залив в количестве 304–347 тыс. м<sup>3</sup>/год (Корякин, Юрченко, 2007). Сбросы относятся к категории недостаточно очищенных сточных вод, в которых концентрация загрязняющих веществ превышает ПДК по отдельным ингредиентам.

Большая опасность техногенного загрязнения для морских гидробионтов заключается в скрытности процессов воздействия загрязнения на биоту, его аккумуляции в ней с течением вре-

мени, а также в позднем обнаружении конечных результатов этих процессов.

Установлено, что для оценки загрязнения морских экосистем Севера наиболее информативными и удобными объектами являются макробеспозвоночные (Погребов, 2001). Многолетние межгодовые исследования сообществ литорального макрозообентоса в Кандалакшском заливе Белого моря показывают наличие резких флюктуирующих тенденций различных направлений основных количественных показателей (Шкляревич, 1980).

Беломорские амфиподы обладают такими биологическими особенностями, как короткий жизненный цикл, довольно высокая плодовитость, быстрая смена поколений, что при хорошо изученной биологии видов позволяет использовать их для биотестирования Северных морских водоемов. На водоем обычно действует целый комплекс факторов, поэтому натурные исследования эффектов воздействия токсикантов являются более объективными, чем модельные.

Для оценки эффектов загрязнения водных экосистем используются различные методы биологического анализа состояния водных организмов. В последнее время все большее внимание уделяется биохимическим исследованиям, которые позволяют глубже понять механизмы адаптивного ответа организмов на действие различных факторов и наблюдать изменения в обмене веществ в организме, наступающие, как правило, до появления генетических, физиологических, морфологических и других отклонений от нормы.

Липиды в жизнедеятельности организмов играют исключительно важную роль, участвуя в процессах роста, развития, созревания, а также в реализации адаптивных реакций при экологических модуляциях. Кроме того, многие патологические процессы неразрывно связаны с выраженным нарушением обмена липидов в организме. Липидам присущи три основные функции: это важнейшие структурные компоненты клеточных и субклеточных мембран, форма запасаения метаболического топлива, а также важнейшие биоэффекторы, регулирующие внутриклеточные и межклеточные биохимические взаимодействия, и различные физиологические процессы, происходящие в организме. Уже в ранних исследованиях показана важная структурная и функциональная роль липидов в морских организмах и перспективность изучения их липидного состава (Sargent, 1978). Поэтому их качественные или количественные изменения относительно фоновых значений могут служить объективной характеристикой состояния организма, отражая степень воздействия фактора.

Учитывая вышесказанное, авторы изучали альтерации липидного и жирнокислотного составов; изменение амплитуды размеров тела, возрастного состава и продолжительности жизни литоральных частей популяций амфипод в ответ на токсическое воздействие комплексного бытового и промышленного загрязнения акватории Кандалакшского залива Белого моря относительно фоновых значений.

Выполненная работа затрагивает проблематику экологической биохимии и включает в себя анализ и обобщение фактического материала натуральных исследований воздействия целого комплекса токсикантов, содержащихся в природной беломорской среде, на живые организмы на клеточном, организменном и популяционном уровнях.

Исследования проведены на заповедной, беломорской, части акватории Кандалакшского государственного природного заповедника и в кутовой неохраямой части Кандалакшского залива. Суть и цель исследования заповедной части экосистемы и проведения в ней непрерывного долгосрочного биологического мониторинга (Летописи природы) заключаются в сохранении ее как эталона природного комплекса для

всего Белого моря. Отслеживание изменений, происходящих на охраняемых акваториях по сравнению с изменениями в неохраямых частях Белого моря, дает возможность сделать обоснованные выводы о степени антропогенного влияния и современном состоянии беломорских экосистем.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал был собран в 2004 г. на литорали в акватории беломорского отдела Кандалакшского государственного заповедника.

Для исследования липидного состава амфипод при разной степени нефтяного загрязнения гаммарусы были пойманы на литорали Турьего мыса (слабое); о. Ряшкова (среднее) и на нескольких не заповедных островах в кутовой части Кандалакшского залива (сильное).

Все измерения и определения проводились на материале, фиксированном в 4% растворе формалина. В лаборатории проводилась идентификация всех собранных животных с помощью бинокуляра МБИ-2 с использованием монографии Н. Л. Цветковой (1975).

Поскольку самым массовым видом на литорали Кандалакшского залива в 2004 году был *Lagunogammarus oceanicus* (рис. 2), с целью исследования влияния загрязнения на размерно-возрастной состав и биохимический анализ были отобраны особи только этого вида. Для определения липидного состава в чистых зонах кроме *L. oceanicus* были собраны также особи *Gammarus duebeni* и *Marinogammarus obtusatus*.

Каждый гаммарус после обсушивания на фильтровальной бумаге взвешивался на торсионных весах с точностью до 1 мг. Длина каждой особи определялась от переднего края головы (рострума) до основания тельсона с по-



Рис. 1. Картограмма Кандалакшского залива с границами охраняемых территорий и акваторий Кандалакшского государственного природного заповедника и указанием мест сбора материала для работы.

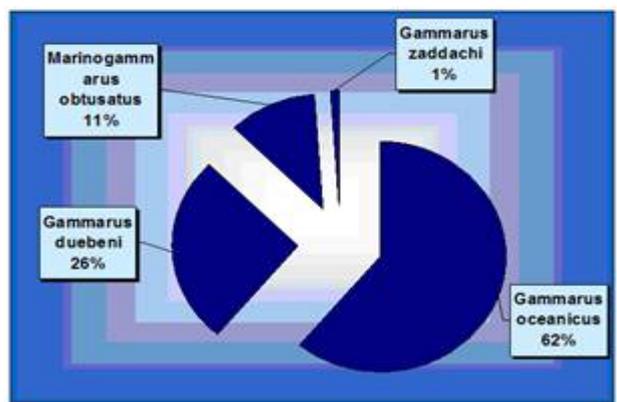


Рис. 2. Соотношение различных видов амфипод на всех исследованных в 2004 году мониторинговых полигонах

мощью штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Экземпляры с длиной тела менее 20 мм измерялись под биноклем с помощью окуляр-микрометра.

Возраст амфипод в природе исследуют с помощью косвенных методов, основанных на сопоставлении различных размерных групп особей изучаемой части популяции. Такой способ определения возраста этих беспозвоночных существует потому, что для большинства из них структуры, регистрирующие возраст, в настоящее время неизвестны (Луппова, 2003). Возраст литоральных амфипод с длиной тела до 10 мм определяется до 2–3 месяцев; от 5 до 19 мм – сеголетки; от 20 до 30 мм – годовики; более 30 мм – двухгодовики (Луппова, 2003).

Для определения липидного состава пробы амфипод (20–30 экз.) фиксировали 96%-м этанолом. Липиды экстрагировали смесью хлороформа с метанолом (2:1) (Кейтс, 1975). Фракционирование липидов проводили методом тонкослойной хроматографии на пластинках Силуфол в системе растворителей: петролейный эфир – серный эфир – уксусная кислота (90 : 10 : 1). Количественно липидные фракции определяли гидроксаматным методом (Сидоров и др., 1972). Разделение основных классов фосфолипидов осуществляли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (Arduini et al., 1996). Метилловые эфиры жирных кислот липидов получали прямым метилированием (Цыганов, 1971) и анализировали методом газожидкостной хроматографии на приборе Хроматэк Кристалл-5000.1.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### 1. Особенности биологии разных видов амфипод и их липидного статуса

Гаммариды (Amphipoda, Gammaridea) – одна из наиболее массовых групп литоральных беспозвоночных животных Белого моря, дости-

гающие в нем значительной биомассы – свыше 1 кг/м<sup>2</sup> (Кузнецов, 1964) и играющие большую роль в формировании прибрежных экосистем.

Для сравнения экологических условий обитания и биологических характеристик различных видов амфипод были использованы материалы публикаций Т. А. Бек (1972а, 1972б, 1977), Р. Я. Маргулис, (1962), О. Г. Кусакина (1963), Н. Л. Цветковой (1968, 1975, 1985), М. И. Соколовой (1963), Е. Н. Лупповой (2003).

*Lagunogammarus oceanicus* Segestråle, 1947. Бореальный широко распространенный атлантический вид. *L. oceanicus* – наиболее массовый из всех видов гаммарусов в пределах литорали и верхней сублиторали. Как правило, он занимает первое место в таксоценозе амфипод по биомассе и плотности. Обитает на разнообразных типах грунтов: от скалистых и каменистых до песчаных и илистых. Для *L. oceanicus* нехарактерны приливно-отливные миграции, этот вид бокоплавов придерживается в прилив тех же горизонтов, что и в отлив. В отлив этот вид предпочитает прятаться под камнями во влажном грунте и водорослями, избегая глубоких литоральных луж, но образуя большие скопления в мелких лужах, заполненных детритом. Может образовывать массовые скопления особей одного размера.

*L. oceanicus* – морской эвригалинный вид, выдерживающий значительные колебания солености (от 1 до 34‰). В лабораторных условиях выживаемость в пресной воде составляет около двух суток, в природе в пресной воде может оказаться лишь случайно в период таяния льдов. Эвритермный вид, выдерживает колебания температуры от -1,8°C до +21°C. По отношению к кислороду – эвриоксибионтен, рН мест обитания 6,8.

Период размножения *L. oceanicus* в Белом море – с марта по сентябрь. Самка откладывает до 177 яиц размером 0,55–0,85 мм. Продолжительность инкубационного периода составляет 20–21 день.

Продолжительность жизни *L. oceanicus* варьирует в разных местах обитания до 2–3 лет. Максимальные размеры тела особей в центральной части Белого моря для самок составляют 22 мм, для самцов – 35 мм.

*Gammarus duebeni* Lilljeborg, 1861. Широко распространенный бореально-арктический вид. Обитает на литорали и в сублиторали защищенных бухт до глубины 0,5–1 м с грунтами различных типов – каменистые, песчаные и илистые, часто с большим количеством гниющей растительности и запахом сероводорода. На открытых прибрежных участках встречается крайне редко. Этот вид можно встретить в русле рек и ручьев, в литоральных ваннах и лужах, где гаммарусы образуют большие скопления, а также в лагунах, где они, как правило, образуют чистые поселения.

Для *G. duebeni* характерны вертикальные сезонные миграции. Летом и осенью особи

населяют супралитораль и верхний и средний горизонты литорали, зимой встречаются в нижнем этаже среднего горизонта и в нижнем горизонте литорали и верхней сублиторали. Весной вновь заселяют средний и верхний горизонты литорали.

Следует отметить, что из всех видов бокоплавов *G. duebeni* обладает самым большим экологическим и физиологическим потенциалом толерантности, выдерживая широкий диапазон колебаний температуры, солености и кислородного режима.

*G. duebeni* – солоноватоводный вид, терпимо относится к резким колебаниям соленостного режима. Предпочитает диапазон солености от 3 до 12‰. Может выдерживать диапазон солености от полного опреснения до 28–30‰. В лабораторных условиях выживаемость в пресной воде составляет около недели.

Это эвритермный вид, выдерживающий колебания температуры от  $-3^{\circ}\text{C}$  до  $+32^{\circ}\text{C}$ . Имеются данные о вмерзании бокоплавов в лед, при этом жизнеспособность особи сохраняется в течение суток. Из всех видов гаммарид *G. duebeni* более вынослив к пониженному содержанию кислорода и низким значениям рН. Эта особенность дает ему возможность легко приспосабливаться к самым разнообразным условиям среды, осваивая биотопы, мало пригодные для других видов бокоплавов.

Продолжительность жизни *G. duebeni* для Белого моря – 12 месяцев; максимальная длина тела – 21 мм. Первый приплод для этого вида в Белом море отмечается в начале мая. Минимальные размеры самок с икрой составляют около 10–11 мм, наибольшее количество яиц для этого вида – 65, диаметр яиц 0,6–0,85 мм. Продолжительность инкубационного периода составляет 21–27 дней.

*Marinogammarus obtusatus* Dahl, 1938. Борейный, широко распространенный атлантический вид. Обитает, главным образом, в среднем и нижнем горизонтах литорали и в сублиторали до глубины 9 метров на скалистых, каменистых или песчаных грунтах, а также в литоральных ваннах. *M. obtusatus* характерен для биоценозов мидий на скалистой литорали, также встречается на скалистых участках, характеризующихся значительной прибойностью.

В Белом море *M. obtusatus* никогда не образует чистых популяций. Он обитает совместно с *G. setosus*, *G. duebeni*, *L. oceanicus*. Для *M. obtusatus* нехарактерны сезонные вертикальные миграции, осенью, зимой и весной этот вид амфипод остается в пределах верхнего и среднего горизонта литорали.

Это стеногалинный вид, обитает в местах с соленостью от 22 до 32–34‰. Значение температуры, при которой обитает данный вид, колеблется от 0 до  $22^{\circ}\text{C}$ .

Максимальная длина тела самцов *M. obtusatus* в Белом море достигает 18 мм, длина

тела самок до 16 мм. Размножение в Белом море происходит с мая по август. Минимальные размеры самок с яйцами – 8,8 мм. Самки этого вида бокоплавов откладывают до 24 яиц диаметром 0,6–0,88 мм, однако максимальное число эмбрионов, обнаруженных для этого вида, составляет 6 шт. Таким образом, для *M. obtusatus* характерен низкий биологический потенциал вследствие малого числа генераций и низкой плодовитости вида.

Указанные массовые виды амфипод с хорошо изученной биологией представляют интерес как удобные и информативные тест-объекты при биомониторинге прибрежных экосистем. Начальный этап биохимических исследований включает определение нормы отдельных показателей метаболизма у разных видов. Следует отметить, что литературные данные по биохимическому составу амфипод фрагментарны. При этом сведения о содержании суммарных липидов у бокоплавов Северных морей малочисленны, а по фракционному составу практически отсутствуют.

Проведено сравнительное изучение липидного состава у массовых видов литоральных амфипод в Кандалакшском заливе Белого моря: *Lagunogammarus oceanicus*, *Gammarus duebeni*, *Marinogammarus obtusatus* (табл. 1).

Результаты показали, что суммарные липиды составляли у летних амфипод в среднем 6,6, 8,4 и 10,3% от сухой массы соответственно. При этом количественно превалировала фракция мембранных фосфолипидов (ФЛ), наибольшая у *M. obtusatus*, где она достигала 70% от суммы липидных фракций. Уровень доминирующего фосфолипида – фосфатидилхолина и его лизоформы был одинаковым у *L. oceanicus* и *M. obtusatus*, но оказался выше у *G. duebeni*. Близкие концентрации фосфатидилэтаноламина отмечены у всех исследованных видов амфипод. Содержание запасных липидов – триацилглицеринов составило у *L. oceanicus*, *M. obtusatus* и *G. duebeni* 20, 11 и 13% от суммы липидов соответственно. Концентрация стеридов у *G. duebeni* была наибольшей за счет эфиров холестерина.

В общих липидах амфипод идентифицировано 24 жирных кислоты с длиной алифатической цепи от 14 до 22 углеродных атомов. Отмечена видовая специфичность жирнокислотных составов. Однако более информативными являются данные по жирным кислотам в мембранных липидах, сгруппированным по степени насыщенности (см. табл. 1). Как видно, наибольшая концентрация насыщенных кислот и наименьшая полиненасыщенных кислот характерна для фосфолипидов *G. duebeni*. Более высокое содержание моноеновых и полиеновых кислот отмечено у *M. obtusatus*. При этом по сравнению с другими видами у *M. obtusatus* наблюдался самый высокий уровень длинноцепочечных ненасыщенных кислот: арахидоновой (АК), докозагексаеновой (ДГК) и особенно эйкозапентаено-

Таблица 1

Липидный и жирнокислотный состав разных видов амфипод  
(липиды – % к сухой массе, жирные кислоты – % от суммы)

Показатели	Lagunogammarus oceanicus	Marinogammarus obtusatus	Gammarus Duebeni
Общие липиды	6,6±0,3	8,4±0,4	10,3±0,6
Фосфолипиды	3,8±0,1	5,7±0,2	4,9±0,3
<b>Жирные кислоты ФЛ</b>			
Насыщенные	31,0±1,4	17,3±0,6	32,8±1,9
Моноеновые	17,1±1,1	21,4±1,2	18,7±1,4
Полиеновые	51,9±1,7	62,3±2,5	48,5±3,1

вой (ЭПК), которые в значительной мере определяют степень лабильности и функциональной активности мембран. Доля этих кислот в мембранных липидах *G. duebeni* была наименьшей.

Отмеченные различия в липидном и жирнокислотном составе у исследованных амфипод обусловлены видовой специфичностью, а также экологическими особенностями обитания (соленость, температура, характер питания и др.).

## 2. Физиолого-биохимические особенности липидного состава амфипод в разные сезоны года

Сезонные изменения липидного состава изучали у *Lagunogammarus oceanicus*, отобранных с литорали Белого моря летом (июль) и осенью (сентябрь). При сравнении результатов найдены различия в содержании суммарных липидов, отдельных липидных фракций и соотношениях связанных жирных кислот (табл. 2). У амфипод количество общих липидов в июле было в 1,5 раза больше, чем в сентябре (в расчете от сухой массы). Концентрация фосфолипидов и холестерина – компонентов мембран была выше в летний период. Это характерно и для других беспозвоночных в период роста и развития. У *L. oceanicus* наиболее интенсивный соматический рост происходит в июле, в сентябре наблюдается снижение темпов роста. Максимальный прирост находится в прямой зависимости от температуры воды. Показано, что при повышении температуры рачки обгоняли по длине и массе особей, выращиваемых при более низких температурах (Луппова, 2003). Температура считается также важнейшим фактором, влияющим на липидный обмен гидробионтов. При более низких температурах на Шпицбергене (максимальная летняя температура 2–4°) уровень общих липидов у амфипод был значительно ниже (4,3%), чем в Белом море (Wolowicz, Szaniawska, 1986). Самая высокая температура наблюдается в Белом море в июле (средняя 15°C). В этот период усиливался синтез фосфолипидов и холестерина по сравнению с осенью, когда температура воды не превышала 10°. Увеличение этих мембранных компонентов

клеточных и субклеточных структур обеспечивало прирост линейных размеров амфипод. По составу индивидуальных фосфолипидов также наблюдались различия у летних и осенних амфипод. Осенью отмечалось повышение содержания фосфатидилхолина при снижении уровня фосфатидилэтаноламина. На фоне увеличения уровня ЛФХ можно говорить о повышенном синтезе фосфолипидов у осенних амфипод, на что указывают литературные данные, полученные для других видов водных беспозвоночных. Предполагается, что ФХ может накапливаться в организме некоторых ракообразных в качестве резервного вещества (Hagen, Kattner, 1998).

Исследование запасных липидов у *L. oceanicus* в разные сезоны показало их повышенный уровень в осенний период (при расчете от суммы липидных фракций). В сентябре у кукумари также оказалось больше триацилглицеринов, чем в июне, – 22,8 и 14,5% соответственно (Лебская, 2000). Такой характер изменчивости запасных липидов у амфипод летом и осенью может быть обусловлен высокой разнородностью популяции по размерно-весовому, возрастному и половому составу (Луппова, 2003). Так, в июле во время интенсивного размножения наблюдается преобладание самок, которые меньше самцов по массе. В сентябре в пробах преобладают более крупные самцы.

В то же время летом в популяции много молодки и неполовозрелых мелких особей. Как известно, крупные особи и старшие возрастные группы гидробионтов содержат больше запасных липидов.

Показано, что в июле амфиподы содержали значительно больше холестерина, чем в сентябре, но меньше его эстерифицированной формы. Изменения уровня стероидов характеризуют сезонные особенности генеративного роста. В Белом море размножение наиболее интенсивное в весенне-летний период. Усиленный гидролиз эфиров холестерина обеспечивал повышенный уровень холестерина, необходимого летом в период созревания гонад.

Жирнокислотные спектры общих липидов осенних амфипод отличались от летних повышен-

Таблица 2

Липидный состав *L. oceanicus* в разные сезоны

Показатели	Лето	Осень
Липидные фракции, % к сухой массе:		
Фосфолипиды	7,6	6,0
Триацилглицерины	1,5	1,7
Стерины	2,4	1,1
Индивидуальные ФЛ, % от суммы:		
Фосфатидилхолин	42,5	53,4
Лизофосфатидилхолин	21,3	29,4
Фосфатидилэтаноламин	17,6	10,7
Сфингомиелин	1,3	1,0
Жирные кислоты, % от суммы:		
Насыщенные	18,1	24,2
Моноеновые	43,2	28,5
Полиеновые	38,7	47,5

ной концентрацией насыщенных кислот за счет пальмитиновой и стеариновой и низким уровнем моноеновых кислот. Суммарный уровень полиеновых кислот в сентябре оказался выше, чем в июле. У кукумарии в ноябре также обнаружено больше полиненасыщенных жирных кислот в мускуле (на 10%), чем в июне (Лебская, 2000). Многочисленными литературными данными показано, что включение в мембраны высоконенасыщенных жирных кислот представляет один из основных способов реагирования на изменения температуры окружающей среды. Наблюдаемое нами у осенних амфипод повышение уровня полиеновых кислот может являться приспособительной реакцией организма, обеспечивающей сохранение функциональной активности клеток при более низкой температуре воды. Ненасыщенные жирные кислоты липидов обеспечивают как тканевую, так и иммунологическую реактивность организмов. При этом для высших ракообразных показана повышенная естественная устойчивость в осенний период по сравнению с летом (Ивановский и др., 1997). Можно полагать, что осенью у амфипод уровень естественной резистентности повышается за счет более высокого содержания полиеновых жирных кислот в липидах.

### 3. Влияние опреснения

Соленость в разных районах Белого моря может колебаться в широких пределах, достигая иногда 5-8‰, критических для жизни гидробионтов (Хлебович, 1981). При этом беспозвоночные, в отличие от рыб, вынуждены в течение длительного времени испытывать негативное влияние сильного опреснения. Изменения на биохимическом уровне обеспечивают возможность морским организмам приспособиться к некомфортным условиям. При этом при повышении солености отмечались изменения как в липидном составе, так и в жирнокислотных

спектрах липидов в тканях гидробионтов (Lerau et al., 1984).

Нами был изучен липидный состав амфипод из районов Белого моря при сильном опреснении (8‰ по сравнению с 25‰) (табл. 3). Показано, что у амфипод в условиях низкой солености происходило существенное повышение количества общих липидов. При этом значительно увеличился уровень фосфолипидов, а также холестерина по сравнению с 25‰. Величина X/ФЛ составила 0,03 и 0,015 соответственно. Увеличение этого коэффициента приводит к повышению микровязкости и снижению ионной проницаемости клеточной мембраны. Повышение содержания запасных липидов происходило в основном за счет эфиров холестерина.

В соотношениях индивидуальных фосфолипидов при сильном опреснении обнаружено снижение ФХ и его лизоформы при повышении фосфатидилэтаноламина (ФЭА). При этом величина фосфатидилхолина/фосфатидилэтаноламина (ФХ/ФЭА) составила 4,4 и 2,6 при 25 и 5‰, соответственно, а сфингомиелин/фосфатидилхолина (СФМ/ФХ) практически не менялась.

Следует отметить увеличение в 1,5 раза уровня кислых фосфолипидов за счет фосфатидилинозитола (ФИ), а также его предшественника – фосфатидной кислоты (ФК). В структуре липидов также наблюдалось значительное снижение уровня насыщенных кислот (на 10%) и полиеновых (на 6%) при соответствующем повышении доли моноеновых кислот (16:1 и 18:1). Известна важная структурная и функциональная роль полиненасыщенных длинноцепочечных кислот, особенно ДГК, в клеточном и организменном метаболизме эктотермов. Уменьшение степени ненасыщенности липидов амфипод в условиях опреснения было связано в основном с уменьшением концентрации ДГК и АК.

Смена солености вызывает необходимость перестройки в первую очередь водно-солевого обмена для поддержания гомеостаза. Так, при

**Таблица 3**  
Липидный состав амфипод  
при разной солености

Показатели	Соленость 25‰	Соленость 5‰
Общие липиды	6,7	13,5
Фосфолипиды	3,3	7,0
Холестерин	0,05	0,2
Запасные липиды	3,3	6,3
Жирные кислоты:		
Полиеновые	38,3	18,8
Моноеновые	33,5	48,7
Насыщенные	28,2	32,2

повышении солености наблюдался рост уровня ПНЖК в фосфолипидах рыб, в основном за счет ДГК (Шульман, Юнева, 1990), что должно приводить к увеличению проницаемости мембран. В пресной воде происходят обессоливание и гипергидратация организма. Этим физико-химическим процессам противостоят физиологические механизмы, требующие затрат энергии, которые обеспечивают транспорт солей из внешней среды, удаление избыточной воды из организма и регуляцию проницаемости покровов. Возможность приспособляться к изменению концентрации растворенных солей может обеспечиваться в первую очередь за счет функционирования мембранных структур клеток и тканей. У амфипод в условиях сильной опреснения происходят модификации в липидной компоненте: уменьшение доли связанных полиеновых кислот, повышение уровня холестерина, снижение концентрации лизофосфолипидов, обуславливали повышение микровязкости, что определило снижение пассивной проницаемости клеточных мембран. Однако ключевую роль в поддержании гомеостаза при изменении солености играет Na, K-АТФ-аза, и действие стрессовых гормонов направлено в первую очередь на регуляцию активности этого мембраносвязанного фермента (Mc Cornick, 1995). Известно, что активность Na, K-АТФ-азы зависит от содержания кислых фосфолипидов (Хочачка, Сомеро, 1977). Отмеченное у амфипод в условиях низкой солености увеличение ФИ и его предшественника – фосфатидной кислоты обусловило повышение активного транспорта ионов. Ведущая роль активного транспорта ионов при поддержании осмотического гомеостаза отмечалась и у низших ракообразных кладоцера (Клерман, 1989).

Поддержание механизмов, обеспечивающих стабильность внутренней среды организма, вызывает необходимость повышения энергетических трат, но в данном случае не отмечено гидролиза запасных липидов на энергетические нужды. Снижение уровня полиеновых кислот, участвующих в регуляции активности ферментов

энергетического обмена, также приводит к нарушению энергообеспечения организма в условиях критически низкой солености.

Отмеченные нами изменения в липидном составе при 8‰ отражают ухудшение состояния литоральных амфипод. О негативном влиянии низкой солености на беспозвоночных в зонах сброса пресных вод свидетельствуют и литературные данные об уменьшении численности некоторых видов (Корякин, Шкляревич, 2001).

#### 4. Липидный состав амфипод в условиях комплексного загрязнения Белого моря

Изучали изменения липидного и жирнокислотного составов амфипод при воздействии различных типов бытового и промышленного загрязнения кутовой части Кандалакшского залива Белого моря. Объектом исследования служили в основном представители вида *Lagunogammarus oceanicus*, выловленные летом в кутовой части Кандалакшского залива. В качестве контроля использовались особи из сравнительно чистой зоны Белого моря в районе Турьего мыса (см. рис.1).

Результаты анализа липидов амфипод показали определенные различия в составе общих липидов и отдельных липидных фракций. Амфиподы из зоны загрязнения по сравнению с особями из чистой зоны содержали в 1,4 раза больше общих липидов. Опытные амфиподы отличались более высоким уровнем триацилглицеринов. Накопление триацилглицеринов является характерной реакцией организма животных при длительном стрессовом воздействии. При этом содержание другой формы запасных липидов – эфиров холестерина значительно снизилось. Что касается мембранных липидов, то при загрязнении воды у амфипод наблюдали существенное повышение уровня фосфолипидов и холестерина по сравнению с чистой зоной. Подобная адаптивная реакция, связанная с увеличением содержания мембранных липидов, отмечалась и у пресноводных беспозвоночных при загрязнении воды веществами различной природы (Регеранд, 2001). В то же время гидролиз эфиров холестерина создает резерв холестерина, необходимого при стрессе для перестройки мембран и обмена веществ в целом (Сидоров, 1983).

Чтобы оценить степень воздействия ксенобиотиков на структуру мембран, было проведено сравнение состава индивидуальных фосфолипидов. У амфипод из грязной зоны наблюдалось повышенное содержание фосфатидилхолина, фосфатидилсерина, сфингомиелина и кардиолипина относительно контроля. Содержание фосфатидилэтаноламина несколько уменьшилось. Концентрация лизофосфатидилхолина у опытных амфипод оказалась несколько ниже, чем у особей из чистой зоны. Между тем в большинстве аквариальных токсикологических экспериментов у гидробионтов мы отмечали увеличение количества

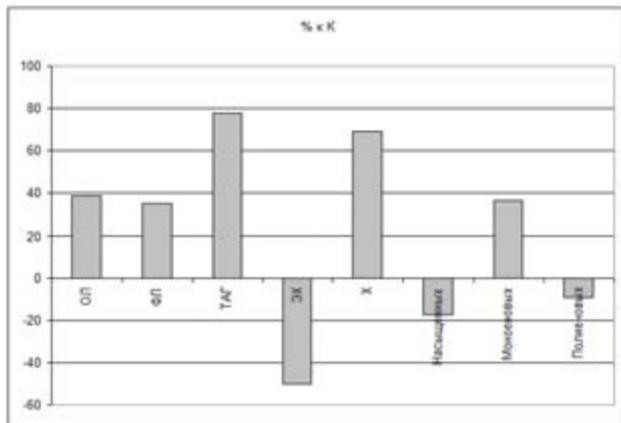


Рис. 3. Изменение липидного и жирнокислотного состава амфипод при загрязнении (в % к контролю)

лизифосфолипидов при снижении уровня фосфатидилхолина (Богдан и др., 2001). Вследствие указанных изменений у опытных особей оказался выше суммарный уровень легкоокисляемых фосфолипидных фракций. У амфипод в условиях загрязнения по сравнению с контрольными оказалась выше величина Х/ФЛ и ФХ/ФЭА (0,29 и 0,23 и 1,66 и 2,41 соответственно), что характеризует снижение степени проницаемости мембран.

Результаты исследования жирнокислотного состава фосфолипидов у амфипод из разных районов Белого моря показали определенные различия по относительному содержанию как доминирующих, так и минорных жирных кислот. При этом амфиподы из загрязненной зоны содержали меньше суммарных насыщенных кислот, чем контрольные (рис. 3). Уровень моноеновых кислот у них был значительно выше. Сумма полиеновых кислот в опыте оказалась ниже, чем в контроле. При этом наибольшие изменения обнаружены в уровне арахидоновой, эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот. Как известно, ненасыщенные жирные кислоты влияют на физические свойства мембраны, ее проницаемость, транспортные свойства и активность многих мембраносвязанных ферментов (Крепс, 1983). Поэтому уменьшение доли полиеновых ацилов в фосфолипидах бокоплавов из грязной зоны можно рассматривать как снижение адаптивного потенциала организма вследствие длительного токсического воздействия. Следует отметить, что при непродолжительном действии тяжелых металлов на моллюсков различий в концентрациях жирных кислот мембранных структур относительно контроля не обнаружено (Бельчева, Челомин, 1988).

При оценке обнаруженных изменений в липидном составе следует учитывать, что липиды являются специфическими регуляторами различных звеньев клеточного метаболизма (Бурлакова, 1977). Так, активность как мембраносвязанных, так и водорастворимых дегидрогеназ, участвующих в процессах энергообеспечения организма, может модулироваться измене-

нием состава фосфолипидов и их жирнокислотных радикалов. Обнаруженное нами уменьшение доли полиеновых жирных кислот в фосфолипидах амфипод при комплексном действии загрязнителей свидетельствует о снижении активности ферментных систем, определяющих состояние энергетического обмена в клетках, что характерно при длительном стрессовом состоянии организмов.

Таким образом, комплексное загрязнение Белого моря веществами неорганической и органической природы оказывало существенное влияние на липидный обмен у литоральных амфипод. Обнаруженные изменения в структурной организации клеток у особей из загрязненных районов, а именно накопление триацилглицеринов, увеличение уровня фосфолипидов, уменьшение доли высоконасыщенных длинноцепочечных жирных кислот в мембранных липидах, может приводить к снижению функциональной активности различных органов и тканей, участвующих, в частности, в процессах детоксикации ксенобиотиков.

##### 5. Влияние уровня нефтяного загрязнения на липиды амфипод

Нефтяное загрязнение можно отнести к наиболее сильным антропогенным воздействиям, приводящим к трансформации водных экосистем. Предполагается, что даже малые концентрации нефтепродуктов оказывают негативное влияние на организм гидробионтов. Особенности их действия на физиолого-биохимические процессы связаны с длительным сохранением в липидах. При этом из компонентов нефти наибольшее токсическое действие оказывают ароматические углеводороды, обладающие максимальной растворимостью (Миронов и др., 1990).

Нами изучены биохимические показатели у литоральных амфипод при разном уровне нефтяного загрязнения Белого моря. Район о. Олений наиболее подвержен сильному нефтяному загрязнению. Содержание в воде нефтепродуктов составляло в среднем 63 мкг/л, что превосходит ПДК для рыбохозяйственных целей, составляющую 50 мкг/л (Контроль..., 1998). Значительное загрязнение, но ниже ПДК, отмечено в районе Малого острова. Акватория о. Ряшков считается относительно чистой зоной, однако вблизи проходит фарватер, поэтому определенное загрязнение нефтью имеет место.

По мере усиления загрязнения нефтью у амфипод наблюдалось прогрессирующее уменьшение содержания общих липидов за счет снижения как структурных, так и запасных фракций (табл. 4). Уменьшение содержания фосфолипидов отражает деструктивные процессы в мембранах клеток и субклеточных структур. С дефицитом этих компонентов клетки может быть связано снижение линейных размеров амфипод, показанное при действии нефти (Михайлова,

2002). Следует отметить, что обнаруженные изменения касаются не только соматических, но и генеративных тканей.

Фосфолипиды определяют как структурную организацию клеток, так и регуляцию многих обменных процессов в организме. Отдельные фосфолипиды могут выступать в качестве эффекторов и кофакторов различных биохимических процессов и отклонение их уровня от нормы отражает специфические изменения в различных звеньях метаболизма в клетках при нефтяном воздействии. В частности, кислые фосфолипиды (фосфатидилсерин и фосфатидилинозитол) участвуют в регуляции водно-солевого обмена, резкое нарушение которого обнаружено при критических концентрациях нефти (Миронов и др., 1990). Что касается другой фракции мембранных липидов – холестерина, то при усилении степени нефтяного загрязнения наблюдалось монотонное повышение его концентрации. Содержание триацилглицеринов у амфипод при сильном загрязнении оказалось в 2 раза меньше, чем в других вариантах. Уменьшение запасных липидов при сильной стрессовой нагрузке может свидетельствовать о дефиците энергоемких соединений и снижении адаптивного потенциала амфипод в условиях вероятной гипоксии, вызванной действием токсических нефтяных компонентов (Головина, Бочко, 2005).

При анализе жирнокислотных спектров липидов установлены различия в соотношениях отдельных жирных кислот у амфипод в изученных локальных их местообитаниях. При этом отмечено уменьшение доли ненасыщенных длинноцепочечных кислот в липидах по мере усиления нефтяного воздействия. Степенью ненасыщенности, зависящей от уровня полиеновых кислот (ПНЖК), в значительной степени определяются физико-химические характеристики липидного бислоя, в частности, вязкостные свойства. Параметры микровязкости зависят также и от соотношения Х/ФЛ, величина которого повышалась. Как видно, характер изменений обуславливал повышение микровязкости липидов по мере нарастания нефтяного воздействия.

Таблица 4

Липидный состав амфипод при разной степени нефтяного воздействия (липиды – в % к сухой массе, жирные кислоты – в % от суммы)

Показатели	Слабое	Среднее	Сильное
Общие липиды	6,0	5,7	4,8
Фосфолипиды	3,7	2,8	2,5
Холестерин	0,02	0,1	0,2
Триацилглицерины	1,2	1,2	0,6
ПНЖК	46,3	44,9	39,6

Обнаруженные нарушения в липидном и жирнокислотном составе мембран у амфипод при усилении нефтяного загрязнения могут приводить к уменьшению проницаемости, изменению активного транспорта ионов, модуляции активности ферментов энергетического обмена и усилению других негативных эффектов, сопровождающих деструктивные процессы в клетке.

Следовательно, сильное нефтяное загрязнение ухудшает состояние литоральных амфипод. О серьезных нарушениях в функционировании прибрежных экосистем свидетельствуют и исследования (Отчет..., 2003), показавшие, что литоральное сообщество в районе острова Олений находится в угнетенном состоянии и структура его значительно изменена под действием нефтеорганического загрязнения.

Нарушения в липидном обмене у амфипод при воздействии даже невысоких концентраций нефтепродуктов обуславливают необходимость постоянных исследований в различных районах Белого моря, учитывая прогрессирующее загрязнение его акватории при ежегодном сбрасывании в воду до 40 тонн нефтепродуктов.

Сравнительный анализ размерного и возрастного состава амфипод также показал значительные отличия в характеристиках особей в загрязненных и чистых районах Белого моря (рис. 4)

Так, следует отметить, что на большей части островов, расположенных в кутовой части Кандалакшского залива, – о. Большой Березовый, о. Еловый, о. Малый, а также на литорали у города Кандалакша в 2004 году резко преобладали мелкие амфиподы в возрасте 0+. На островах Большая Половинница и Овечий годовики вообще отсутствовали. Возможно, это является результатом воздействия значительного комплексного (в том числе и нефтяного) загрязнения морских вод, особенно кутовой части Кандалакшского залива, на берегах которой располагаются город с морским торговым портом и перевалочная нефтебаза Витино. Предположение о снижении темпов соматического роста литоральных амфипод в условиях нефтяного загрязнения в результате возникающего фосфолипидного и белкового дефицита было обосновано в результате изучения биохимического состава литоральных бокоплавов Кандалакшского залива Белого моря (Богдан и др., 2005). С возрастом амфипод ксенобиотики (в том числе и нефтеуглеводороды) накапливаются в их тканях, вызывая отклонения от нормы в протекании различных биохимических процессов. Далее происходят генетические нарушения, а затем следует изменение физиологических реакций организмов, которые вызывают изменение функционального состояния особей и целых размерно-возрастных группировок видовых популяций. В исследованной нами части популяции литоральных *Lagunogammarus oceanicus* происходит преждевременная элиминация, свидетельствующая о том, что степень

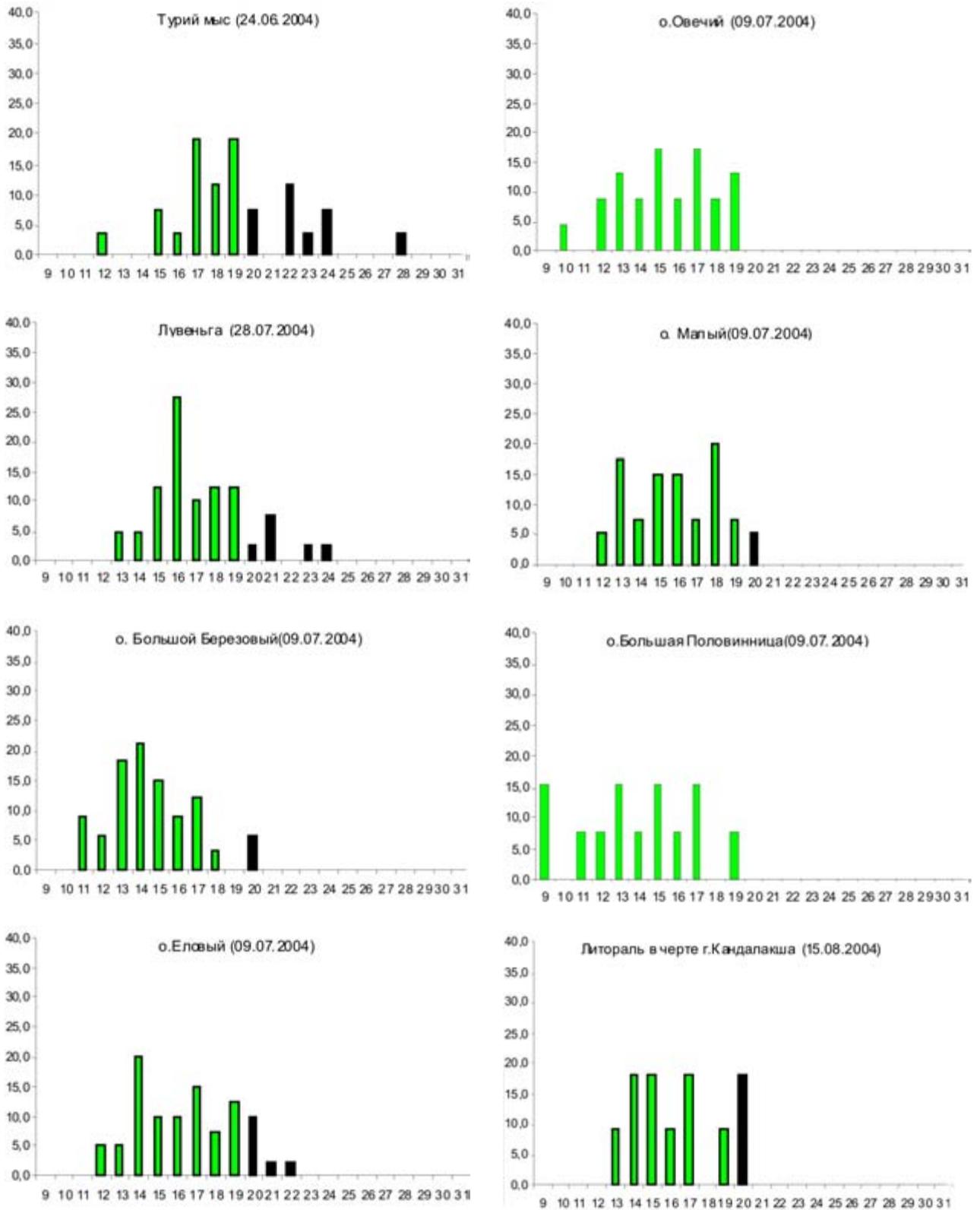


Рис. 4. Частота встречаемости размерно-возрастных групп *Lagunogammarus oceanicus* в различных точках в 2004 году. По оси абсцисс – размерные классы, мм; по оси ординат – частоты встречаемости, %; серым цветом отмечены размерные классы от 9 до 19 мм (0+), черным – размерные классы от 20 мм до 31 мм (1+)

антропогенного воздействия превышает физиологическую норму. Эта часть популяции, обитающей в загрязненной акватории, находится в процессе становления адаптации к сокращенному жизненному циклу.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние годы изучение биологических ресурсов Белого моря особенно актуально в связи с нарушением стабильности функционирования прибрежных экосистем вследствие интенсивной антропогенной нагрузки. Акватория Кандалакшского залива испытывает значительный прессинг от ежегодного ливневого стока более чем 2 тысяч тонн загрязняющих веществ различной природы (нефтяные углеводороды, органические вещества, фенолы и тяжелые металлы). В качестве тест-объектов биомониторинга использованы литоральные амфиподы.

Поскольку проводить мониторинг имеет смысл только в случае знания норм естественной изменчивости эталонной системы, проведено исследование видовой специфичности липидного статуса у массовых видов амфипод и сезонных альтераций липидного и жирнокислотного состава у *Lagunogammarus oceanicus*, составляющих в пробах более 60%.

Весной в кутовой части Кандалакшского залива происходит распреснение в результате массивированных холостых сбросов воды из водохранилища (оз. Имандра) каскада Нивских ГЭС по руслу реки Нива. В результате могут возникать триггерные эффекты (эффект спускового крючка). Фактор нарушенного человеком естественного сезонного колебания объема пресного стока в море может служить как непосредственной причиной, так и пусковым устройством целой

цепи негативных разрушительных событий в экосистеме. Например, в 2000 году такое распреснение имело катастрофический характер для обитателей литорали и верхней сублиторали – самой продуктивной зоны мелководий этой части залива. В этот период в связи с повышением температуры усиливается накопление ксенобиотиков в организме амфипод, также отрицательно воздействуя на биохимический статус беспозвоночных. В результате этих процессов негативный эффект может суммироваться. Летний период характеризуется наивысшей степенью аккумуляции различных загрязняющих веществ тканями гидробионтов. Как показано, в кутовой части Кандалакшского залива это сопровождалось повышением степени негативного воздействия на структуру клеток амфипод на уровне липидов. При этом нефтеуглеводороды приводили к наиболее выраженным деструктивным процессам в клеточных мембранах.

Отмеченные биохимические нарушения у особей в условиях загрязнения могут приводить и к изменениям в структуре популяций амфипод. Биометрический анализ литоральной части популяции *Lagunogammarus oceanicus* кутовой части Кандалакшского залива по сравнению с таковой из более мористой и чистой его части показал, что происходят уменьшение размеров тела и сокращение жизненного цикла амфипод, обитающих в условиях хронического комплексного загрязнения.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность администрации Кандалакшского государственного природного заповедника за предоставленную возможность сбора материалов для настоящей работы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бек Т. А. Количественное распределение массовых видов гаммарусов (*Amphipoda*, *Gammaridae*) на литорали Ругозерской губы Кандалакшского залива // Зоологический журнал. 1972а Т. 51. Вып. 7. С. 975–981.
2. Бек Т. А. Зимние наблюдения над литоральными гаммарусами. // Вестник Московского университета. 1972б. Серия VI, № 4. С. 100–103.
3. Бек Т. А. Биология литоральных гаммарусов *Gammarus (Lagunogammarus) oceanicus*, *Gammarus (Rivulogammarus) duebeni* Lilljeborg и *Marinogammarus obtusatus* Dahl Белого моря: Автореф. канд. дис. М., 1977. 20 с.
4. Бельчева Н. Н., Челомин В. П. Влияние сублетальных доз тяжелых металлов на обмен гидрофобного матрикса мембранных структур клеток жабр морского двустворчатого моллюска. Владивосток, ДСП ВИНТИ 15.12.88. № 8781–1388. М., 1988.
5. Богдан В. В., Крупнова М. Ю., Шкляревич Г. А. Влияние нефти на липидный и белковый обмен у амфипод Белого моря // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Мат. IV (XXM11) междунар. конф. Вологда, 2005. С. 59–60.
6. Богдан В. В., Сидоров В. С., Зекина Л. М. Липиды рыб при адаптации к различным экологическим условиям // Экологические проблемы онтогенеза рыб: физиолого-биохимические аспекты. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 188–202.
7. Бурлакова Е. Б. Влияние липидов мембран на ферментативную активность // Липиды. Структура, биосинтез, превращения и функции. М.: Наука. 1977. С. 16–27.
8. Головина И. В., Бочко О. Ю. Влияние полихлорбифенилов на активность ферментов в тканях мидии *Mutilus Galloprovincialis* // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Петрозаводск, 2005. С. 43.
9. Ивановский В. С., Болотников И. А., Новосельцев Г. Е. Цитотоксическая активность гемолимфы и гепатопанкреаса длиннопалого рака (*Astiscus leptodactylus*) в условиях Северных водоемов // Биоиндикация и оценка повреждения организмов и экосистем. Петрозаводск, 1997. С. 68–70.
10. Кейтс М. Техника липидологии. М.: Мир, 1975. 322 с.

11. Клерман А. К. Влияние минерализации воды и голодания на выживаемость *Eocyclus orientalis* Dad. (Crustacea, Conchostraca) в связи с осмотической регуляцией ракообразных // Биология внутренних вод. Информ. бюл. № 82. 1989. С. 52–54.
12. 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 международной конференции. СПб., 2007. С. 59–60.
13. Контроль химических и биологических параметров окружающей среды. СПб. Эколого-аналитический информационный центр «Союз», 1998. 896 с.
14. Корякин А. С., Шкляревич Г. А. Влияние опреснения на литоральные сообщества в кутовом участке Кандалакшского залива // Проблемы изучения рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: VIII региональная научно-практическая конференция. Архангельск; Беломорск, 2001. С. 81–83.
15. Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Л.: Наука, 1981. 339 с.
16. Кузнецов В. В. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей. М.; Л.: Наука, 1964. 342 с.
17. Кусакин О. Г. материалы к количественной характеристике растительного и животного мира литорали Баренцевоморских островов Кандалакшского государственного заповедника. // Тр. Беломорской биол. станции МГУ, 1963. Т. 2. С. 183–233.
18. Лебская Т. К., Двинин Ю. Ф., Константинова Л. Л. Химический состав и биохимические свойства гидробионтов прибрежной зоны Баренцева и Белого морей. Мурманск: ПИНРО, 1998. 185 с.
19. Лебская Т. К. Биохимические особенности и аспекты технологии Баренцевоморского огурца *Cucumaria frondosa*. Мурманск: ПИНРО, 2000. 111 с.
20. Луппова Е. Н. Особенности экологии литоральных бокоплавов *Lagunogammarus oceanicus* (Segestråle, 1974) и *Gammarus duebeni duebeni* (Lilljeborg, 1851) в Баренцевом и Белом морях. // Фауна беспозвоночных Карского, Баренцева и Белого морей (информатика, экология, биогеография), Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003. С. 240–325.
21. Маргулис Р. Я. Биология размножения видов рода *Gammarus* в Великой Салме // Тр. Беломорской биол. ст. МГУ, 1962. Т. 1, С. 231–247.
22. Миронов О. Г., Писарева Н. А., Щекатурина Т. Л., Лапин Б. П. Исследование состава аренов в черноморских мидиях методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26. № 4. С. 59–62.
23. Мискевич И. В., Чугайнова В. А. Характеристика загрязнения вод Белого моря в период весна-осень 2000 г. // Проблема изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск: Правда Севера, 2001. С. 48–49.
24. Михайлова Л. В. Регламентация нефти в донных отложениях пресноводных водоемов // Совр. проблемы водной токсикологии. Борок, 2002. С. 117.
25. Отчет о работе в 2003 г. по договору между АО «ПС БАЛТ» и Беломорской станцией Зоологического института РАН. СПб., 2004. 26 с.
26. Погребов В. Б. Биоиндикационные возможности бентоса в отношении антропогенного загрязнения морей Российской Арктики и Севера // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга. Сыктывкар, 2001. С. 150–151.
27. Регеранд Т. И. Изменение липидного обмена некоторых представителей зообентоса р. Кенти под влиянием инфильтрационных вод // Влияние техногенных вод горно-обогатительного комбината на водоемы системы реки Кенти ИВПС КНЦ РАН. Петрозаводск, 1995. С. 25–33.
28. Сидоров В. С., Лизенко Е. И., Болгова О. М., Нефедова З. А. Липиды рыб. I. Методы анализа // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск, 1972. С. 152–163.
29. Сидоров В. С. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л.: Наука, 1983. 240 с.
30. Соколова М. И. Условия существования и биоценотические связи массовых видов беспозвоночных эпифауны литорали Кандалакшского залива Белого моря. // Труды Кандалакшского государственного заповедника. Вып. IV; Труды Беломорской биологической станции МГУ, Т. II, под ред. В. А. Свешникова, 1963. С. 69–113.
31. Харламова М. А., Новиков М. А. К вопросу об уточнении понятий чувствительности, устойчивости и стабильности экосистем // Биоиндикация и оценка повреждения организмов и экосистем. Петрозаводск, 1997. С. 163–167.
32. Хлебович В. В. Акклимация животных организмов. Л.: Наука, 1981. 136 с.
33. Хочачка П., Сомеро Д. Биохимическая адаптация. М.: Мир, 1977. 568 с.
34. Цветкова Н. Л. К экологии литоральных гаммарид Белого моря // Шестая сессия Ученого совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Карелии»: Тез. докл. Петрозаводск, 1966. С. 150–151.
35. Цветкова Н. Л. Об экологии, распределении и теплоустойчивости литоральных гаммарид (Amphipoda, Gammaridae) Кандалакшского залива // Зоолог. журнал. 1968. Т. 47. Вып. 11. С. 1639–1647.
36. Цветкова Н. Л. Прибрежные гаммариды северных и дальневосточных морей СССР и сопредельных вод. Л.: Наука, 1975. 257 с.
37. Цветкова Н. Л. Фауна, экология, сезонная динамика численности и роль в биоценозах бокоплавов (Amphipoda, Gammaridea) губы Чупа (Белое море) // Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. Исследования фауны морей: Сб. научных трудов. 31 (39). Л.: Наука, 1985. С. 120–160.
38. Цыганов Э. П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагеля // Лабораторное дело. 1871. № 8. С. 490–493.
39. Шкляревич Г. А. Межгодовая динамика массовых видов бентоса на литорали островов Кандалакшского залива Белого моря // Ж. Биология моря. 1980. № 5. С. 26–32.
40. Шильман Г. Е., Юнева Т. В. Роль докозагексаеновой кислоты в адаптациях рыб (Обзор) // Гидробиологический журнал. 1990. Т. 26, № 4. С. 43–51.
41. Arduini A., Peschiera A., Dottori S., Sciarroni A., Serafini F., Calvani M. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // J. of Lipid Research, 1996. V. 37. P. 684–689.
42. Engelbrecht F. M., Mori F., Anderson I. T. Cholesterol determination in serum/A rapid direct method // S. A. Med. J. 1974. Vol. 48. P. 250–256.

43. Hagen W, Kattner G. Lipid metabolism of the Atlantic euphausiid *Thysanoessa macrura* and its ecological implications // *Limnol. and Oceanogr.* 1998. Vol. 39. P. 1894–1901.
44. Leray C., Chapelle S., Duportail G., Florentz A. Changes in fluidity and 22:6 (n-3) content in phospholipids of trout in testinal brush-border membrane as related to environmental salinity // *Biochim. et biophys. Acta: Biomembranes*. 1984. Vol. 778 (M124). № 2. P. 233–238.
46. Mc Cornic. Hormonal control of gill Na, K, ATP-ase and chloride cell function // *Approaches to Fish Ionic Regulation*. Academic Press New York, 1995. P. 285–315.
47. Sargent J. R. The structure, metabolism and function of lipids in marine organisms // *Biochemical and Biophysical perspective in marine biology*. Eds. D. C. Malins a J. R. Sargent. A. P. London. 1978. V. 3. P. 149–212.
48. Wolowicz, Szaniawska. Calorific value, lipid content and radioactivity of common species from Hornsund, South-west Spitsbergen. *Polar Reserch* 4 n.s. 1986. P. 79–84.