



УДК 594.124:577.125(268.46)

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНОЙ СОЛЕННОСТИ НА ЛИПИДНЫЙ СОСТАВ БЕЛОМОРСКИХ МИДИЙ *MYTILUS EDULIS*

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

Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, ул. Пушкинская 11, 185910
Петрозаводск, Россия; e-mail: fokinann@gmail.com

РЕЗЮМЕ

Исследованы изменения липидного и жирнокислотного состава жабр и краевой части мантии беломорских мидий *Mytilus edulis* при акклимации к различной солености морской воды. Модификации состава липидов в ответ на действие различной солености зависят от исходных условий обитания моллюсков (литораль и подвесные субстраты мариккультуры), а также определяются функциональными особенностями исследуемых органов мидий. Компенсаторная реакция на уровне мембранных липидов в ответ на действие крайне низкой солености – 5‰ имеет некоторые схожие черты у литоральных и субстратных мидий.

Ключевые слова: липиды, жирные кислоты, соленость, *Mytilus edulis*, акклимация

EFFECTS OF VARIOUS SALINITY ON THE WHITE SEA BLUE MUSSELS *MYTILUS EDULIS* LIPID COMPOSITION

N.N. Fokina*, Z.A. Nefedova, N.N. Nemova, T.R. Ruokolainen and I.N. Bakhmet

Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Science, Pushkinskaja St. 11, 185910 Petrozavodsk, Russia; e-mail: fokinann@gmail.com

ABSTRACT

The changes in lipid and fatty acid composition of gills and mantle of the White Sea mussels *Mytilus edulis* during acclimation to various salinity were investigated. Modifications of mussel lipid composition in response to different salinity depend on mollusk habitat (littoral and aquaculture suspended substrates) and the functional characteristics of the studied organs. Compensatory reaction of membrane lipids in response to extremely low salinity (5‰) was similar in intertidal and aquaculture mussels.

Key words: lipids, fatty acids, salinity, blue mussels, *Mytilus edulis*, acclimation

ВВЕДЕНИЕ

Мидии *Mytilus edulis* L. (1758), как и большинство прибрежных обитателей, являются эврибионтами; они способны существовать при сильных колебаниях соленостного, температурного и кислородного режимов (Бергер, 1986; Newell, 1989). Прикрепленный образ жизни способствует

развитию у них набора адаптаций на различных уровнях организации (в том числе молекулярном и биохимическом) к воздействию столь широкого спектра факторов, характерных для прибрежной зоны моря (Громосова, Шапиро, 1984; Бергер, 1989; Немова, Высоцкая, 2004, Бахмет и др., 2005; Бондарева и др., 2006; Высоцкая, Немова, 2008). Клеточная мембрана одна из первых подвергается негативному воздействию внешней среды. Важным механизмом биохимической адаптации

* Автор-корреспондент / Corresponding author

к различным воздействиям окружающей среды служат модификации липидов, входящих в состав клеточных мембран (Хочачка, Сомеро, 1988). Изменения в структурной организации липидного бислоя способствуют стабилизации проницаемости мембран, нормальному функционированию встроенных в нее каналов, ферментов и рецепторов и являются оптимальными для активации и развития регуляторных реакций, которые в дальнейшем приводят к акклимации организма к воздействию факторам окружающей среды (Los, Murata, 2004). В настоящей работе изучались изменения мембранных липидных компонентов жабр и краевой части мантии двух групп беломорских мидий *Mytilus edulis* L., обитающих на литорали и подвесных субстратах марикультуры, в ответ на экспериментальное воздействие солености морской воды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служил двустворчатый моллюск, типичный обитатель прибрежной зоны Белого моря – обыкновенная мидия *Mytilus edulis* L. (1758). Сбор материала и эксперименты были проведены на Беломорской биологической станции «Картеш» Зоологического института РАН. Сбор субстратных мидий (возраст 3+, длина раковины – 35–50 мм) проводили с обрастающих искусственных субстратов экспериментальной марикультуры в бухте Круглая (губа Чупа, Кандалакшский залив) с глубин 1.5–2.5 м. Литоральных животных (возраст 8+, длина раковины – 42–45 мм) собирали со среднего горизонта литорали на естественных мидиевых банках (губа Чупа, Кандалакшский залив). Для акклимации к лабораторным условиям, животных содержали в аквариумах с аэрируемой водой при постоянной температуре (10 °С) и солености 25‰ в течение недели, воду регулярно меняли. Считается, что семи дней достаточно для акклимации беломорских мидий к новым условиям (Bakhmet et al, 2005). В ходе эксперимента две группы мидий в течение 14 суток находились в аквариумах с соленостью воды, равной 5, 15, 25, 35 и 45‰. Концентрация солей 25‰ в эксперименте была принята за контроль, поскольку соленость в местах сбора проб была равной этому значению. Для опреснения морской воды (5 и 15‰) использовали дистиллированную воду,

а для повышения солености – искусственную морскую соль (Instant Ocean, USA).

По истечении времени экспозиции эксперимента жабры и дистальную часть мантии (край мантии) мидий измельчали и фиксировали в 96% этаноле для проведения дальнейшего анализа. Липиды из зафиксированных проб экстрагировали по методу Folch et al. (1957). Количественное содержание общих фосфолипидов определяли гидроксаматным методом (Сидоров и др., 1972), холестерин – по реакции с окрашивающим реагентом (Engelbrecht et al., 1974). Выделенные липиды подвергали прямому метанолизу (Цыганов, 1971). Полученные смеси метиловых эфиров жирных кислот разделяли методом газожидкостной хроматографии на приборе «Хроматэк Кристалл-5000.1» (Россия). Фракционный анализ отдельных фракций фосфолипидов осуществляли с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии на приборе «Стайер» (Россия) по методу Arduini et al. (1996).

Достоверность различий оценивали с помощью непараметрического критерия Вилкоксона-Манна-Уитни. Различия считались достоверными при $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В настоящем исследовании рассмотрены изменения липидного состава некоторых органов мидий, наиболее подверженных воздействию факторов внешней среды (жабры и краевая часть мантии), в ответ на экспериментальное влияние различной солености морской воды. Сравнительный анализ липидного состава данных органов в контрольной группе беломорских мидий (соленость 25‰) показал значительные различия в содержании мембранных липидов и жирных кислот общих липидов в зависимости от исходных местообитаний моллюсков, а также от функциональных особенностей исследуемых органов. В частности, в жабрах литоральных мидий, которые в отличие от субстратных моллюсков обитают в постоянно изменяющихся условиях окружающей среды, выявлено повышенное содержание полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) $n-3$ и $n-6$ семейств (рис. 1), а также некоторых минорных фосфолипидов мембран: фосфатидилсерина (ФС) и фосфатидилинозитола (ФИ) (рис. 2). В обоих исследованных органах у литоральных ми-

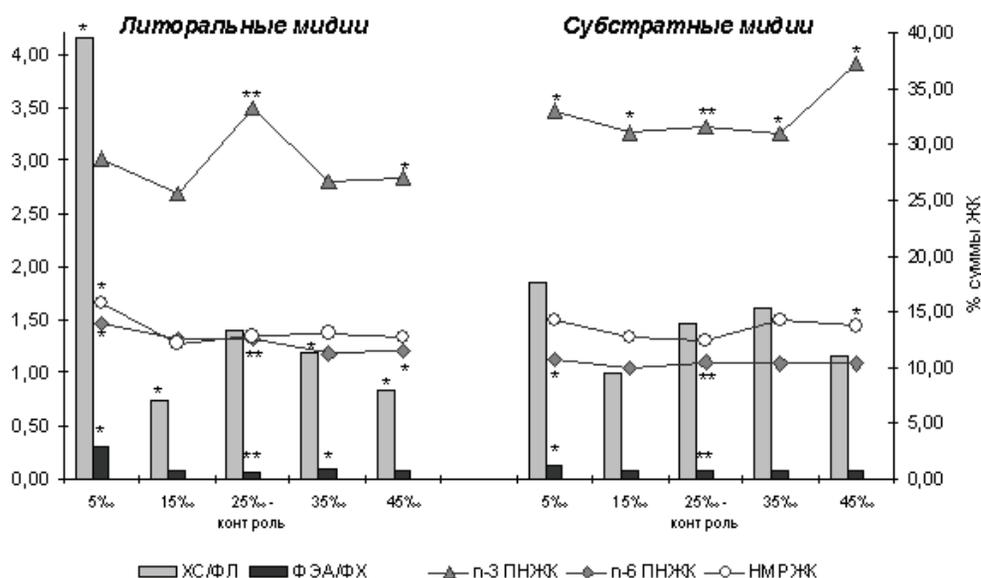


Рис. 1. Изменение соотношений ХС/ФЛ и ФЭА/ФХ, а также концентраций *n-3* и *n-6* полиненасыщенных жирных кислот в жабрах литоральных и субстратных мидий при акклимации к различной солености. * – различия достоверны при сравнении экспериментальной группы с контролем – 25‰ (критерий U – Вилкоксона-Манна-Уитни, $P < 0.05$). ** – различия достоверны при сравнении контрольных групп мидий из разных исходных мест обитаний (критерий U – Вилкоксона-Манна-Уитни, $P < 0.05$).

Fig. 1. Changes of cholesterol/phospholipids and phosphatidylethanolamine/phosphatidylcholine (PE/PC) ratios; *n-3* and *n-6* polyunsaturated fatty acid and non-methylene interrupted fatty acid concentrations in gills of intertidal and cultured mussels under different salinity acclimation. * – statistical differences between the control (25 ppt) and experimental groups (5, 15, 35 and 45 ppt) were determined by the Mann-Whitney U-test. Statistical significance was accepted at $P < 0.05$. ** – statistical differences between two control mussel groups from different habitats (intertidal zone and aquaculture) (Mann-Whitney U-test, $P < 0.05$).

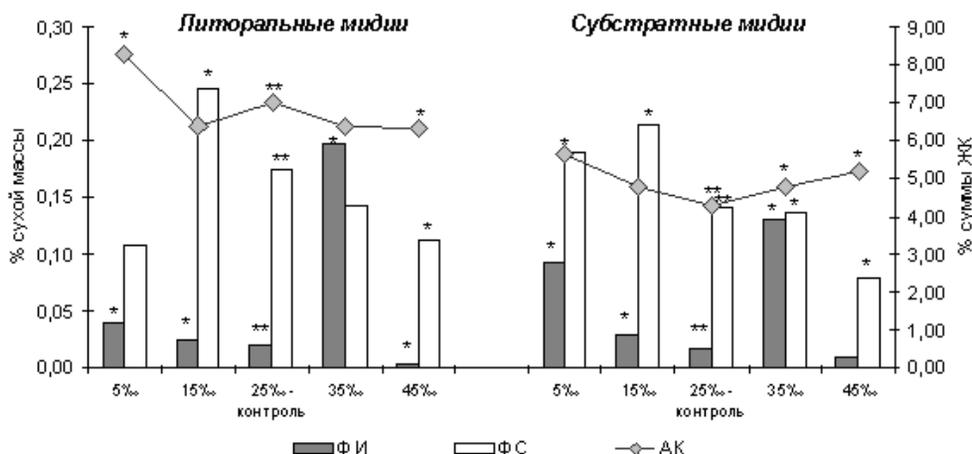


Рис. 2. Изменение содержания фосфатидилинозитола (ФИ), фосфатидилсерина (ФС) и арахидоновой кислоты (20:4n-6, АК) в жабрах литоральных и субстратных мидий при акклимации к различной солености. * – различия достоверны при сравнении экспериментальной группы с контролем – 25‰ (критерий U – Вилкоксона-Манна-Уитни, $P < 0.05$). ** – различия достоверны при сравнении контрольных групп мидий из разных исходных мест обитаний (критерий U – Вилкоксона-Манна-Уитни, $P < 0.05$).

Fig. 2. Changes of phosphatidylinositol (PI), phosphatidylserine (PS) and arachidonic acid (20:4n-6, AA) in gills of intertidal and cultured mussels under different salinity acclimation. * – statistical differences between the control (25 ppt) and experimental groups (5, 15, 35 and 45 ppt) were determined by the Mann-Whitney U-test. Statistical significance was accepted at $P < 0.05$. ** – statistical differences between two control mussel groups from different habitats (intertidal zone and aquaculture) (Mann-Whitney U-test, $P < 0.05$).

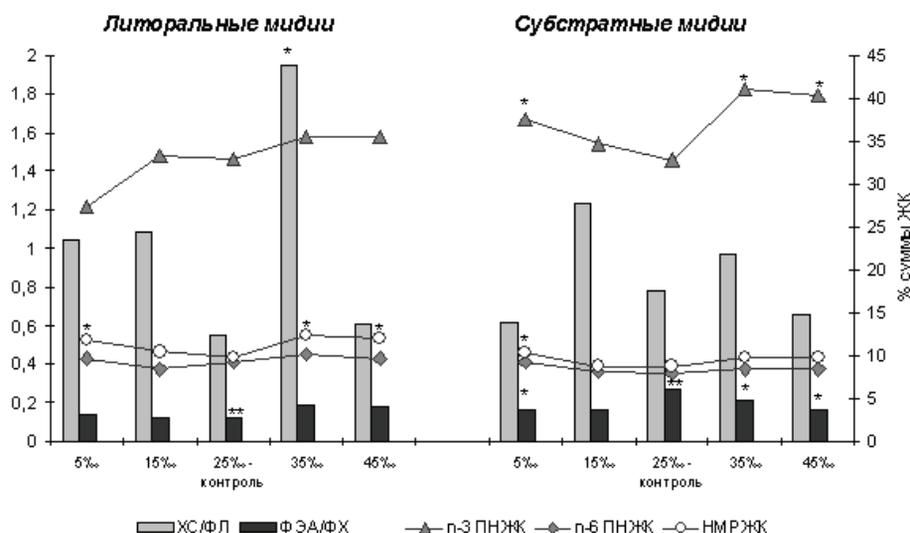


Рис. 3. Изменение соотношений ХС/ФЛ и ФЭА/ФХ, а также концентраций *n*-3 и *n*-6 полиеновых кислот и неметиленразделенных жирных кислот в краевой части мантии литоральных и субстратных мидий при акклимации к различной солености. * – различия достоверны при сравнении экспериментальной группы с контролем – 25‰ (критерий U – Вилкоксона-Манна-Уитни, $P < 0.05$). ** – различия достоверны при сравнении контрольных групп мидий из разных исходных мест обитаний (критерий U – Вилкоксона-Манна-Уитни, $P < 0.05$).

Fig. 3. Changes of cholesterol/phospholipids and phosphatidylethanolamine/phosphatidylcholine (PE/PC) ratios; *n*-3 and *n*-6 polyunsaturated fatty acid and non-methylene interrupted fatty acid concentrations in distal part of mantle of intertidal and cultured mussels under different salinity acclimation. * – statistical differences between the control (25 ppt) and experimental groups (5, 15, 35 and 45 ppt) were determined by the Mann-Whitney U-test. Statistical significance was accepted at $P < 0.05$. ** – statistical differences between two control mussel groups from different habitats (intertidal zone and aquaculture) (Mann-Whitney U-test, $P < 0.05$).

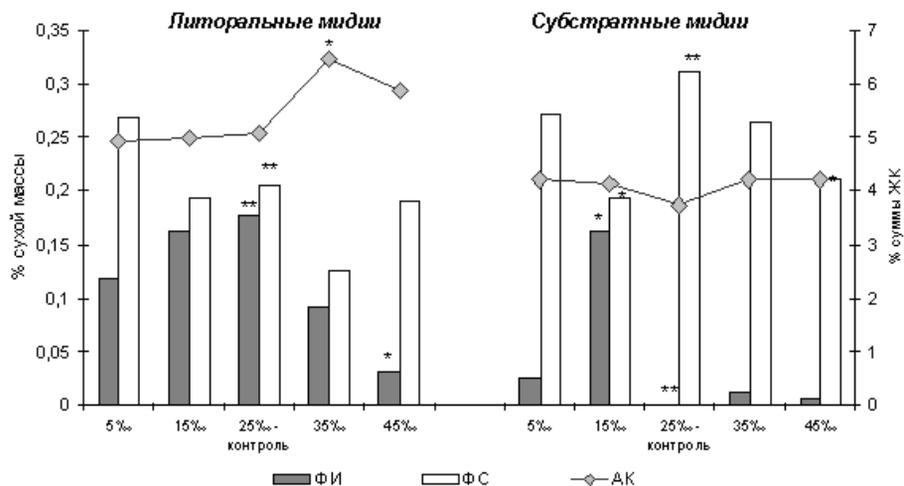


Рис. 4. Изменение содержания фосфатидилинозитола (ФИ), фосфатидилсерина (ФС) и арахидоновой кислоты (20:4*n*-6, АК) в краевой части мантии литоральных и субстратных мидий при акклимации к различной солености. * – различия достоверны при сравнении экспериментальной группы с контролем – 25‰ (критерий U – Вилкоксона-Манна-Уитни, $P < 0.05$). ** – различия достоверны при сравнении контрольных групп мидий из разных исходных мест обитаний (критерий U – Вилкоксона-Манна-Уитни, $P < 0.05$).

Fig. 4. Changes of phosphatidylinositol (PI), phosphatidylserine (PS) and arachidonic acid (20:4*n*-6, AA) in distal part of mantle of intertidal and cultured mussels under different salinity acclimation. * – statistical differences between the control (25 ppt) and experimental groups (5, 15, 35 and 45 ppt) were determined by the Mann-Whitney U-test. Statistical significance was accepted at $P < 0.05$. ** – statistical differences between two control mussel groups from different habitats (intertidal zone and aquaculture) (Mann-Whitney U-test, $P < 0.05$).

дий, по сравнению с субстратными моллюсками, отмечалось пониженное соотношение основных мембранных фосфолипидов фосфатидилэтаноламин/фосфатидилхолин (ФЭА/ФХ). В краевой части мантии литоральных мидий отмечена повышенная концентрация ФИ (рис. 4). В тоже время у субстратных моллюсков, которые в отличие от литоральных мидий обитают в относительно стабильных условиях окружающей среды, край мантии характеризовался повышенным содержанием ФС (рис. 4).

Действие умеренно опресненной морской воды (15‰) в большей степени отразилось на липидном составе жабр как литоральных, так и субстратных моллюсков: снижение ХС/ФЛ у прибрежных моллюсков (см. рис. 1) и значительный рост концентрации ФИ и ФС у обеих исследованных групп мидий (см. рис. 2). В краевой части мантии субстратных мидий наблюдалось увеличение концентрации ФИ с одновременным снижением уровня ФС (рис. 4).

Повышение солености до 35‰ способствовало увеличению уровня ФЭА и ФИ в жабрах литоральных мидий, тогда как у субстратных моллюсков в данном органе, наряду с повышением концентрации ФИ и арахидоновой 20:4*n*-6 кислоты, наблюдалось снижение уровня *n*-3 ПНЖК и ФС (см. рис. 1 и 2). В краевой части мантии литоральных мидий отмечалось повышение содержания ХС, неметиленразделенных жирных кислот (НМРЖК) и арахидоновой кислоты (АК), в тоже время в мантии у субстратных моллюсков наблюдалось повышение концентрации *n*-3 ПНЖК и снижение соотношения ФЭА/ФХ (рис. 3 и 4).

Действие крайне низкого значения солености (5‰) на литоральных мидий способствовало повышению уровня ХС, ФИ, НМРЖК и *n*-6 ПНЖК (в частности, АК) и значительному снижению содержания ФХ в составе мембран жабр (см. рис. 1 и 2). Схожие изменения в составе липидов жабр наблюдались у субстратных моллюсков: снижение уровня ФХ, рост содержания АК, ФИ и *n*-3 ПНЖК. В краевой части мантии у литоральных мидий отмечалось повышение доли НМРЖК, тогда как у субстратных моллюсков наблюдалось снижение соотношения ФЭА/ФХ и повышение концентрации *n*-3 ПНЖК и НМРЖК (см. рис. 3 и 4).

Значительное увеличение солености морской воды до 45‰ способствовало снижению концен-

трации *n*-3 и *n*-6 ПНЖК, показателя ХС/ФЛ и уровня минорных мембранных фосфолипидов ФИ и ФС в жабрах литоральных мидий. У субстратных мидий, наоборот, наблюдалось повышение полиеновых кислот *n*-3 и *n*-6 семейств, концентрации НМРЖК и снижение доли ФС (см. рис. 1 и 2). В краевой части мантии у литоральных мидий установлено повышение уровня НМРЖК и снижение концентрации ФИ, тогда как у субстратных моллюсков, наряду с пониженными концентрациями ФС, отмечалось снижение показателя ФЭА/ФХ и повышение доли *n*-3 ПНЖК (см. рис. 3 и 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Липидный состав жабр и краевой части мантии значительно отличается у мидий в зависимости от исходных мест обитаний (литораль и подвесные субстраты марикультуры). Жабры литоральных моллюсков характеризуются повышенными концентрациями полиненасыщенных жирных кислот *n*-3 и *n*-6 семейств, а также минорного фосфолипида мембран – фосфатидилсерина (ФС), что, по-видимому, обеспечивает повышенную проницаемость липидного бислоя для ионов, а также нормальное функционирование встроенных в мембрану ферментов, каналов и рецепторов в условиях нестабильной среды обитания моллюсков. Край мантии и жабры литоральных мидий отличаются повышенным содержанием фосфатидилинозитола (ФИ), что указывает на его физиологическую значимость и высокую метаболическую активность в этих органах у прибрежных моллюсков. ФИ, как и другие кислые фосфолипиды (в том числе ФС), принимают участие в функционировании такого ферментного комплекса, как Na,K-АТФ-аза, связанного с регулицией клеточного объема в условиях осмотического стресса (Болдырев, 1998). Более того, при распаде ФИ образуются диацилглицеролы (ДАГ), арахидоновая 20:4*n*-6 кислота и инозитфосфаты, в частности ИФ₃, которые выполняют основные регуляторные функции в клетках (Vance, Vance, 2002; Di Paolo, De Camilli, 2006), можно предположить их важную адаптивную роль у литоральных моллюсков в изменяющихся условиях среды обитания. Различия в содержании ФС в краевой части мантии у двух исследуемых групп беломорских мидий объясняются особенностями условий

обитания моллюсков, при которых необходим определенный уровень данного фосфолипида.

Воздействие различных факторов окружающей среды приводит к изменениям в физическом состоянии мембран, которые, в свою очередь, отражаются на проницаемости липидного бислоя, функционировании встроенных в нее каналов, ферментов и рецепторов. Показано, что модификации липидного состава возвращают физическое состояние мембран к тому уровню, который был до стрессового воздействия (Thompson, 1986; Los Murata, 2004). Первичными компенсаторными ответами на стресс являются изменения в степени ненасыщенности жирных кислот фосфолипидов. Количественные изменения основных классов липидов, таких как холестерин и доминирующие фосфолипиды мембран: фосфатидилэтанолламин (ФЭА) и фосфатидилхолин (ФХ), представляют собой вторичное регулирование при воздействии различных факторов окружающей среды (Thompson, 1986).

В результате действия различной солености морской воды на литоральных и субстратных мидий происходят альтерации в количестве структурных липидных компонентов, которые, как известно, влияют на фазовое состояние биологических мембран. Изменения в содержании холестерина (ХС) – основного структурного компонента мембран, стабилизирующего липидный бислой, характерны только для литоральных мидий. Повышение его концентрации наблюдалось в жабрах и краевой части мантии при влиянии солености 5‰ и 35‰ соответственно. Причем при влиянии критической солености смещение соотношения ХС/ФЛ в сторону преобладания холестерина в составе мембран жабр происходило за счет значительного снижения концентрации основного фосфолипида мембран – ФХ, одним из структурных компонентов которого является холин. При окислении холин превращается в бетаин – один из основных органических осмолитов у двустворчатых моллюсков (Seibel, Walsh, 2002; Strange, 2004). В краевой части мантии повышение концентрации ХС происходило, по-видимому, за счет его дополнительного синтеза. При акклимации к 15 и 45‰ солености в жабрах отмечалось снижение содержания ХС, причем оно сопровождалось разнонаправленными модификациями в составе структурных липидных компонентов мембран. Акклимация литоральных мидий к

опреснению до 15‰ сопровождалась повышением в жабрах уровня минорных фосфолипидов мембран – ФИ и ФС, а при повышении солености до 45‰ – снижением их концентрации. Данные мембранные липиды (ФС и ФИ) необходимы для создания оптимальной структурной организации липидного бислоя (Болдырев, 1998), обеспечивающей нормальную работу мембранно-связанных ферментов и ионных каналов, в частности Na,K-АТФ-азы, в условиях гипо- и гиперосмотического стрессов. В тоже время в жабрах при воздействии 45‰ отмечалось снижение уровня полиеновых жирных кислот *n-3* и *n-6* семейств. Очевидно, крайне высокое значение солености (45‰), способствующее угнетению скорости потребления кислорода и ряда других физиологических параметров беломорских двустворчатых моллюсков (Бергер, 1986), вызывает замедление метаболизма мидий, в результате чего происходит снижение содержания основных липидных фракций у литоральных мидий.

У субстратных мидий при акклимации к критической (5‰) солености в жабрах отмечалось значительное снижение концентрации ФХ, сопровождающееся повышенным содержанием ФИ и АК, схожее с таковыми у литоральных мидий. Необходимо отметить, что в натурных исследованиях также наблюдалось повышенное содержание АК в жабрах у литоральных мидий, обитающих в акваториях Белого моря, подверженных частым опреснениям ввиду близкого источника пресной воды (Фокина и др., 2011). Однако для моллюсков, обитающих в относительно стабильных условиях среды обитания, в жабрах и краевой части мантии характерно повышенное содержание *n-3* ПНЖК, как при воздействии 5‰, так и 45‰ солености, что указывает на возможный дополнительный синтез данных полиеновых кислот в условиях анаэробного метаболизма мидий. Ранее было установлено, что при солености ниже 10‰ и около 40‰ у беломорских мидий значительно снижается интенсивность дыхания, вследствие смыкания створок раковины и перехода их на анаэробный метаболизм (Бергер, 1986). Более того, показано значительное снижение активности большинства ферментов у мидий при акклимации к солености, близкой к этим значениям, что также объясняется характерной для этих животных способностью снижать интенсивность метаболизма в ответ на действие неблагоприятных факторов

среды обитания (Бондарева, 2004; Высоцкая и др., 2005; Амелина, 2006; Бондарева и др., 2006; Высоцкая, Немова, 2008). Необходимо отметить, что повышение концентрации ПНЖК было отмечено у беломорских мидий в условиях краткосрочной (суточной) аноксии (Фокина и др. 2006; Fokina et al., 2007).

В краевой части мантии у субстратных мидий при влиянии всех исследуемых значений солености, за исключением 15‰, наблюдалось снижение содержания ФЭА и повышение концентрации *n*-3 ПНЖК, что, очевидно, оказывает влияние на динамическое состояние липидного бислоя и активность мембранно-связанных белков и рецепторов. В тоже время в данном органе наблюдались разнонаправленные модификации в содержании минорных фосфолипидов мембран: у субстратных мидий отмечалось повышение уровня ФИ при 15‰ и снижение концентрации ФС при 15 и 45‰, тогда как у литоральных мидий при влиянии 45‰ наблюдалось понижение уровня ФИ.

Важным структурным компонентом фосфолипидов мембран у морских двустворчатых моллюсков служат неметиленразделенные жирные кислоты (НМРЖК), которые, благодаря особенностям своей структуры, выполняют защитные функции, предохраняя мембраны от окислительного повреждения (Zhukova, 1991; Barnathan, 2009). В жабрах и краевой части мантии литоральных и субстратных мидий отмечалось повышение концентрации НМРЖК, главным образом при воздействии критических значений солености (5 и 45‰), что указывает на возможный дополнительный синтез данных кислот в условиях анаэробного метаболизма.

Таким образом, рассмотренные модификации состава липидов жабр и краевой части мантии при акклимации беломорских мидий к различной солености затронули доминирующие и минорные структурные липидные компоненты мембран, которые, как известно, влияют на структурно-динамическое состояние липидного бислоя. Считается, что колебания в микровязкости мембран являются достаточными для активации и развития регуляторных реакций, которые в дальнейшем приводят к акклимации организма. Компенсаторные модификации на уровне мембранных липидов жабр и краевой части мантии мидий при изменении солености морской воды направлены на создание оптимальной жидкост-

ности биологических мембран, что обеспечивает нормальную работу мембранных белков и рецепторов, а также метаболизм клетки в целом. При этом схожие черты модификаций липидного и жирнокислотного состава при действии критических значений солености (5 и 45‰) указывают на развитие неспецифической адаптивной реакции двустворчатых моллюсков – смыкание створок раковины и переход на анаэробный метаболизм. При акклимации моллюсков к солености близкой к физиологическим значениям характер изменений мембранных липидов зависит от исходных природных условий местообитания моллюсков (литораль и подвесные субстраты марикультуры) и определяется функциональными особенностями исследуемых органов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность руководству и сотрудникам Беломорской биологической станции «Картеш» ЗИН РАН за предоставленную возможность проводить исследования на станции и за помощь в постановке экспериментов. Работа выполнена при поддержке гранта Президента РФ «Ведущие научные школы РФ» НШ-1642.2012.4, гранта РФФИ № 11-04-00167, программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» и программы ОБН РАН «Биологические ресурсы».

ЛИТЕРАТУРА

- Амелина В.С. 2006. Кислые нуклеазы и их роль в приспособительных реакциях водных организмов. Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Петрозаводск: Карельский научный центр, 26 с.
- Бахмет И.Н., Бергер В.Я., Халаман В.В. 2005. Сердечный ритм у мидии *Mytilus edulis* (Bivalvia) при изменении солености. *Биология моря*. 31(5): 363–366.
- Бергер В.Я. 1986. Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды. Ленинград: Наука, 214 с.
- Болдырев А.А. 1998. Na/K-АТФаза – свойства и биологическая роль. *Соросовский образовательный журнал*. 4: 2–9.
- Бондарева Л.А. 2004. Активность внутриклеточных протеолитических ферментов в мантии мидии *Mytilus edulis* при изменении солености среды. *Вестник молодых ученых. Серия: Науки о жизни*. 2: 83–87.
- Бондарева Л.А., Немова Н.Н., Кяйвярайнен Е.И. 2006. Внутриклеточная Ca²⁺-зависимая протеолитическая система животных. Москва: Наука, 294 с.

- Высоцкая Р.У., Ломаева Т.А., Такшеев С.А., Амелина В.С., Бахмет И.Н. 2005.** Активность лизосомальных и некоторых других ферментов в тканях мидий при разном уровне солености. // Материалы IX международной конференции «Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря» (11–14 октября 2004, Петрозаводск). Петрозаводск: Издательский дом ПИН, с. 72–75.
- Высоцкая Р.У., Немова Н.Н. 2008.** Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб. Москва: Наука, 284 с.
- Громосова С.А., Шапиро А.З. 1984.** Основные черты биохимии энергетического обмена мидий. Москва: Легкая и пищевая промышленность, 120 с.
- Немова Н.Н., Высоцкая Р.У. 2004.** Биохимическая индикация состояния рыб. Москва: Наука, 215 с.
- Сидоров В.С., Лизенко Е.И., Болгова О.М., Нефедова З.А. 1972.** Липиды рыб. 1. Метода анализа. // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Вып. 1. Экология. Паразитофауна. Биохимия. Петрозаводск: КФАН СССР, с. 50–163.
- Фокина Н.Н., Нефедова З.А., Рипатти П.О., Немова Н.Н. 2006.** Влияние суточной гипоксии на уровень (n-3) и (n-6) жирных кислот у мидий *Mytilus edulis* L. Белого моря. Сборник тезисов 10-й Пушкинской школы-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (17–21 апреля 2006, Пушкино). Пушкино: 98.
- Фокина Н.Н., Руоколайнен Т.Р., Фомина О.В., Лесонен Н.В., Шкляревич Г.А., Немова Н.Н. 2011.** Липидный состав литоральных мидий *Mytilus edulis* L. из различных биотопов Кандалакшского залива Белого моря. *Ученые записки Петрозаводского государственного университета*. 8(121): 7–13.
- Хочачка П., Сомеро Дж. 1988.** Стратегия биохимической адаптации. Мир, Москва, 586с.
- Цыганов Э.П. 1971.** Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагелем. *Лабораторное дело*. 8: 490–493.
- Arduini A., Pescechera A., Dottori S., Sciarroli A.F., Serafini F., Calvani M. 1996.** High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies. *Journal of Lipid Research*. 37: 684–689.
- Bakhmet I.N., Berger V.Ja., Khalaman V.V. 2005.** The effect of salinity change on the heart rate of *Mytilus edulis* specimens from different ecological zones. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 318(2): 121–126.
- Barnathan G. 2009** Non-methylene-interrupted fatty acids from marine invertebrates: Occurrence, characterization and biological properties. *Biochimie*. 91(6): 671–678.
- Di Paolo G., de Camilli P. 2006.** Phosphoinositides in cell regulation and membrane dynamics. *Nature*. 443 (7112): 651–657.
- Engelbrecht F.M., Mari F., Anderson J.T. 1974.** Cholesterol determination in serum. A rapid direction method. *S. A. Med. J.* 48(7): 250–256.
- Fokina N., Nemova N., Nefedova Z. 2007.** Fatty acid composition of mussels *Mytilus edulis* under short-term anoxia. *Chemistry and physics of lipids*. Abstracts from 48th International Conference on the Bioscience of Lipids (4–8 sept. 2007, Turku, Finland). 149: 60.
- Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G.H. 1957.** A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle). *J. Biol. Chem.* 226: 497–509.
- Los D.A., Murata N. 2004.** Membrane fluidity and its role in the perception of environmental signals. *Biochim Biophys Acta*. 1666(1–2): 142–157.
- Newell R.I.E. 1989.** Species profiles: Life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (North and Mid-Atlantic). Blue mussel. *Biological Report 82 (11.102) TR EL-82-4*. 27 p.
- Seibel B.A., Walsh P.J. 2002.** Trimethylamine oxide accumulation in marine animals: relationship to acylglycerol storage. *J. Exp. Biol.* 205: 297–306.
- Strange K. 2004.** Cellular volume homeostasis. *Adv. Physiol. Educ.* 28: 155–159.
- Thompson G.A.Jr. 1986.** Metabolism and control of lipid structure modification. *Biochem Cell Biol.* 64(1): 66–69.
- Vance D.E., Vance J.E. (eds) 2002.** Biochemistry of Lipids, Lipoproteins and Membranes. 4th ed: Elsevier. 624.
- Zhukova N.V. 1991.** The pathway of the biosynthesis of non-methylene-interrupted dienoic fatty acids in mollusks. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*. 100(4): 801–804.