

УДК 594.124:576.311.344:577.152:[665.61+556.114.5](268.46)

АКТИВНОСТЬ ЛИЗОСОМАЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ В ОРГАНАХ БЕЛОМОРСКИХ МИДИЙ *MYTILUS EDULIS* L. ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ СЫРОЙ НЕФТИ В УСЛОВИЯХ РАЗЛИЧНОЙ СОЛЕННОСТИ

Р. У. Высоцкая*, И. Н. Бахмет, С. А. Мурзина

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*vysotskayaru@gmail.com

В аквариальных экспериментах, имитирующих разлив сырой нефти в приливно-отливной зоне, изучено влияние этого токсиканта на активность лизосомальных гидролаз в разных органах беломорских мидий *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758. Моллюсков выдерживали в течение 1, 5 и 10 суток в трех концентрациях поллютанта (0,05; 0,25 и 2,50 мл/л). Воздействие нефтяного загрязнения изучали в сочетании с нормальной для поверхностных вод Белого моря (25 ‰) и пониженной (15 ‰) соленостью, что соответствует встречающимся в реальности экологическим ситуациям при разливах нефти на морском побережье и в эстуариях. В жабрах и гепатопанкреасе определяли активность шести лизосомальных ферментов (кислой фосфатазы, РНКазы, ДНКазы, β -глюкозидазы, β -галактозидазы, β -глюкуронидазы). Показано, что оба испытанных фактора (распреснение морской воды и воздействие нефти) оказывали существенное влияние на активность кислых гидролаз. Наиболее ярко лизосомальная реакция на нефть проявлялась в жабрах моллюсков в условиях нормальной солености при концентрации 0,25 мл/л и экспозиции 10 суток, о чем свидетельствует возрастание в несколько раз активности кислой фосфатазы, ДНКазы, β -галактозидазы и β -глюкуронидазы по сравнению с контролем. В гепатопанкреасе отмечена та же зависимость в изменении активности ферментов, но на меньшую величину. Влияние распреснения морской воды до 15 ‰ в контрольном варианте в жабрах вызывало небольшое повышение активности ДНКазы, β -галактозидазы и β -глюкуронидазы, в то же время в гепатопанкреасе влияние этого фактора достоверно не проявлялось. Совместное воздействие распреснения и нефтяного загрязнения несколько снижало защитные функции лизосомального аппарата в органах мидий, особенно это было заметно при высоких концентрациях нефти и длительной экспозиции моллюсков в условиях эксперимента. Таким образом, результаты проведенного исследования продемонстрировали активное участие лизосомального аппарата жабр и гепатопанкреаса моллюсков в адаптивных реакциях к комбинированному воздействию нефтяного загрязнения и пониженной солености воды. Компенсаторные изменения в активности ферментного комплекса лизосом направлены на утилизацию, трансформацию и выведение из организма нефтяных компонентов, ликвидацию поврежденных воздействием токсиканта структур и макромолекул, а также обеспечение жизнедеятельности организма в сложившихся неблагоприятных условиях.

Ключевые слова: мидии *Mytilus edulis* L.; влияние нефти; соленость; лизосомальные ферменты; Белое море

Для цитирования: Высоцкая Р. У., Бахмет И. Н., Мурзина С. А. Активность лизосомальных ферментов в органах беломорских мидий *Mytilus edulis* L. под воздействием сырой нефти в условиях различной солености // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 8. С. 50–64. doi: 10.17076/eco1719

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета РФ на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0006, № г.р. 122032100052-8).

R. U. Vysotskaya*, I. N. Bakhmet, S. A. Murzina. THE ACTIVITY OF LYSOSOMAL ENZYMES IN ORGANS OF THE WHITE SEA MUSSEL *MYTILUS EDULIS* L. UNDER CRUDE OIL IMPACT IN DIFFERENT SALINITY CONDITIONS

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *vysotskayaru@gmail.com*

The effect of the toxicant on the activity of lysosomal hydrolases in organs of the White Sea mussels *Mytilus edulis* (Linnaeus 1758) was studied in aquatic experiments simulating a crude oil spill in the tidal zone. The mollusks were exposed for 1, 5 and 10 days to three pollutant concentrations (0.05; 0.25, and 2.50 ml/l). The impact of oil pollution was studied in combination with salinity normal for White Sea surface water (25 ‰) and low (15 ‰), which corresponds to reality during oil spills on the coast and in estuaries. We determined the activity of six lysosomal enzymes (acid phosphatase, RNase, DNase, β -glucosidase, β -galactosidase, and β -glucuronidase) in the gills and hepatopancreas. Both factors (sea water desalination and oil impact) had a significant effect on the activity of acid hydrolases. The most pronounced lysosomal reaction to oil appeared in the gills under normal salinity at 0.25 ml/l concentration and exposure for 10 days, as evidenced by a several-fold increase in the activity of acid phosphatase, DNase, β -galactosidase, and β -glucuronidase compared to the control. In the hepatopancreas, the same dependence in enzyme activity was noted, but to a lesser extent. Seawater desalination to 15 ‰ in the control caused a slight increase in the activity of DNase, β -galactosidase, and β -glucuronidase in the gills, while the effect for the hepatopancreas was insignificant. The combined effect of desalination and oil pollution somewhat reduced the protective functions of the lysosomal apparatus in mussels organs, which was especially noticeable at high oil concentrations and prolonged exposure of mollusks to experimental conditions. Thus, the results of the study demonstrate active participation of the lysosomal apparatus of the gills and hepatopancreas of mollusks in the adaptive responses to the combined effects of oil pollution and low water salinity. Compensatory changes in the activity of the enzyme complex of lysosomes are aimed at the utilization, transformation and excretion of oil components from the body, elimination of the structures and macromolecules damaged by the toxicant, as well as maintaining the vital activity of the organism under adverse conditions.

Keywords: mussels *Mytilus edulis* L.; oil impact; salinity; lysosomal enzymes; White Sea

For citation: Vysotskaya R. U., Bakhmet I. N., Murzina S. A. The activity of lysosomal enzymes in organs of the White Sea mussel *Mytilus edulis* L. under crude oil impact in different salinity conditions. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022. No. 8. P. 50–64. doi: 10.17076/eco1719

Funding. The study was financed from the Russian federal budget through government assignment to KarRC RAS (FMEN-2022-0006, No. 122032100052-8).

Введение

Нефть и нефтепродукты наряду с пестицидами и тяжелыми металлами являются наиболее распространенными загрязняющими ве-

ществами окружающей среды. Особую опасность представляют нефтяные загрязнения для водных экосистем [Коршунова, Логинов, 2019]. Основные источники поступления нефти в воды Мирового океана – аварийные разливы при

добыче, транспортировке, перевалке и хранении нефти, нефтеперерабатывающие предприятия, добыча нефти в море, подводные трубопроводы, судоходство, а также природные поступления нефти из трещин и разломов морского дна [Немировская, 2013; Патин, 2017].

Нефть является сложной смесью, включающей множество органических и неорганических компонентов. Среди них преобладают углеводороды: алканы, фенолы, нафтеновые и ароматические соединения, хлороформенные битумоиды, в том числе такие экологически опасные вещества, как полиароматические углеводороды (ПАУ). Кроме того, в нефти присутствуют серосодержащие соединения, а также металлы – ванадий, никель, кобальт [Воробьев, 2006]. Попадая в воду, нефть и составляющие ее компоненты довольно быстро претерпевают различные преобразования, подвергаясь испарению, эмульгированию, окислению, растворению, сорбированию донными осадками, аккумуляции планктонными и бентосными организмами, деструкции микроорганизмами. Эти процессы зависят как от состава и количества нефти, так и от условий в водоеме (наличия взвешенных частиц, солености, температуры, солнечного освещения и др.) [Воробьев, 2013; Немировская, 2013]. В водной среде нефть распределяется по поверхности и вглубь в толще воды, тяжелые фракции оседают на дно. Таким образом, разные фракции нефтепродуктов оказывают влияние на все группы организмов, обитающих на разных глубинах в водоеме [Коршунова, Логинов, 2019]. Наибольшую опасность для биоты представляют хорошо растворимые, трудноокисляемые нефтяные углеводороды, а также локализуемые в нижних горизонтах медленно окисляемые фракции, содержащие ПАУ [Ващенко, 2000; Воробьев, 2006].

В последнее время наращивание масштабов разведки и добычи углеводородов на акваториях Арктики и Субарктики, интенсификация их перевозки по Северному морскому пути повышают риск возникновения аварийных ситуаций, усиливают опасность неблагоприятных экологических последствий для уязвимых водных экосистем северных морей и побережья [АМАР..., 2007; Патин, 2017]. При изучении воздействия нефти и нефтепродуктов на биоту в системах биомониторинга в качестве стандартных объектов часто используют бентосных моллюсков рода *Mytilus*, и в частности мидию съедобную *Mytilus edulis* L. [Mearns et al., 1999; Cajaravilli et al., 2000; NAS..., 2003; Hylland et al., 2008; Бахмет и др., 2012]. Это определяется рядом особенностей данного вида.

Как и другие представители бентоса, мидия проявляет большую выносливость к нефтяному загрязнению по сравнению с планктонными организмами [Воробьев, 2006]. Являясь седентарным видом и фильтратором по способу питания, мидия прокачивает огромные объемы воды и может накапливать содержащиеся в воде загрязняющие вещества, что позволяет составить представление об экологическом статусе водной экосистемы. Кроме того, обитающие в приливно-отливной зоне моллюски данного вида подвергаются частой и резкой смене условий обитания, поэтому у них хорошо развиты различные механизмы адаптаций, позволяющие поддерживать функционирование организма при неблагоприятных внешних воздействиях [Бергер, 1986; Bakhmet et al., 2005; Фокина и др., 2010; Fokina et al., 2018]. Адаптации проявляются на всех уровнях биологической организации живых систем – от молекулярного до биоценотического [Немова, Высоцкая, 2004; Vorja et al., 2011]. На уровне клетки адаптивные реакции осуществляются с участием ферментных систем, выступающих катализаторами и регуляторами биохимических процессов, и в частности, комплекса кислых гидролитических ферментов, заключенных в особых внутриклеточных органеллах – лизосомах [Moore et al., 2006; Высоцкая, Немова, 2008].

Исследований, посвященных биохимическим адаптациям у обитателей северных морей в ответ на сочетанное воздействие сырой нефти и меняющихся природных условий, до настоящего времени проведено недостаточно [Turja et al., 2013; Lysenko et al., 2015; Фокина и др., 2016; Bakhmet et al., 2021]. Учитывая это, задачей настоящей работы было изучение влияния сырой нефти на активность лизосомальных ферментов в органах беломорских мидий при разной солености воды.

Материалы и методы

Схема эксперимента. Эксперименты по влиянию сырой нефти на моллюсков проведены на Беломорской биологической станции «Картеш» им. О. А. Скарлато Зоологического института РАН. Мидий *Mytilus edulis* L. (1758) собирали с установок для выращивания моллюсков с глубины 2 м в бухте Круглая, губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря. Температура и соленость воды во время отбора проб составляли 8 °С и 24,2 ‰ соответственно. Место взятия моллюсков находится вдалеке от источников нефтяного загрязнения и считается относительно чистой зоной.

Мидий для экспериментов отбирали по размеру и возрасту. Использовали моллюсков с длиной раковины $60,2 \pm 2,9$ мм и возрастом 6–7 лет. Опыты проводили в период полового покоя, поэтому пол определить было невозможно. Моллюсков содержали в аквариумах из оргстекла (объем 20 л) с аэрируемой морской водой по 25 экземпляров в каждом аквариуме. Перед началом эксперимента по воздействию нефти мидий разделяли на две группы и акклиматизировали одну из них к морской воде соленостью 25 ‰ (обычная для поверхностных вод Белого моря), вторую – к солености 15 ‰. Акклиматизацию проводили в течение 10 суток, при световом режиме 12 : 12 час (свет / темнота) и температуре воды 10 °С. Воду с более низкой соленостью (15 ‰) готовили, разбавляя природную морскую воду дистиллированной водой. Ежедневно проводили частичную (10 л) смену воды.

Для имитации разлива нефти в приливно-отливной зоне проведен следующий эксперимент. В качестве действующего вещества использовали сургутскую нефть, добываемую в ХМАО, которая в дальнейшем входит в состав Siberian Light нефти. Это сравнительно легкая нефть, плотность ее составляет 845–850 кг/м³, содержание серы около 0,57 % [Сираева, Ляпина, 2011]. Для получения нефтяной эмульсии и избегания расслоения 100 мл нефти разбавляли в 900 мл морской воды и тщательно взбалтывали в течение 10 мин. В шесть аквариумов, наполненных гравием, добавляли смесь из расчета 1, 5 и 50 мл нефти на аквариум. Затем в три аквариума добавляли морскую воду соленостью 25 ‰, а в три других – морскую воду соленостью 15 ‰. Таким образом, получали три расчетные концентрации нефти – 0,05; 0,25 и 2,5 мл/л (0,02; 0,09 и 0,85 мг/л) при солености 25 и 15 ‰. Через 24 часа по 10 л воды из каждого аквариума, содержащих нефть, добавляли в аквариумы, в которых были размещены подопытные моллюски. После чего в аквариумы с гравием добавляли чистую морскую воду, что должно имитировать приливную волну. Указанную операцию повторяли ежедневно в течение всего эксперимента. Пробы мягких тканей мидий (гепатопанкреас и жабры) брали за сутки до добавления нефти (контроль) и далее через 1, 3 и 10 суток экспозиции в содержащей нефть воде разной солености. Взятые для биохимического анализа образцы гепатопанкреаса и жабр подвергали быстрой заморозке, доставляли в лабораторию и хранили до анализа в морозильной камере (UF 240-86 E, Snijders Scientific, Нидерланды) при температуре –80 °С.

Определение биохимических показателей. Исследования выполнены с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук». Из навесок тканей гепатопанкреаса и жабр мидий готовили 10%-е гомогенаты на 0,25 М растворе сахарозы (pH 7,4), содержащем 0,001 М ЭДТА и 0,1 % неионного детергента тритона X-100, разрушающего внутриклеточные мембраны и высвобождающего содержащиеся в лизосомах ферменты. Гомогенаты осветляли центрифугированием при 10 000 g на центрифуге с охлаждением Allegra 64R (Beckman Coulter, США). В надосадочной жидкости определяли активность шести лизосомальных ферментов (кислой фосфатазы, ДНКазы, РНКазы, β-глюкозидазы, β-галактозидазы, β-глюкуронидазы) и содержание белка.

При определении активности кислой фосфатазы (КФ 3.1.3.2) в качестве субстрата использовали раствор β-глицерофосфата натрия на ацетатном буфере (pH 4, 8) [Баррет, Хит, 1980]. Активность фермента выражали в микрограммах неорганического фосфора, образующегося в результате гидролиза, количество которого рассчитывали по реакции с хромогенным реактивом [Каховцова, Одавич, 1969]. Активность кислых нуклеаз – ДНКазы (КФ 3.1.4.6) и РНКазы (КФ 3.1.4.23) – определяли методами Покровского и Арчакова [1968] и Левицкого с соавторами [1973] соответственно. Субстратами служили растворы дезоксирибонуклеиновой кислоты (pH 5) и рибонуклеиновой кислоты (pH 5,2) в ацетатном буфере. Количество продуктов реакции гидролиза определяли спектрофотометрически при 260 нм (спектрофотометр СФ-2000, «ОКБ Спектр», Россия). Активность ферментов выражали в условных единицах ΔD_{260} . Определение активности кислой β-глюкозидазы (КФ 3.2.1.21) основано на фотометрическом определении количества освободившегося в результате реакции *пара*-нитрофенола [Покровский и др., 1971]. Субстратом служил раствор *пара*-нитрофенил-β, D-глюкопиранозид в цитратном буфере (pH 5). Активность β-галактозидазы (КФ 3.2.1.23) и β-глюкуронидазы (КФ 3.2.1.31) выявляли методом, предложенным Барретом и Хитом [1980]. Субстратами были *пара*-нитрофенил-β, D-галактопиранозид натрия (pH 4) и *пара*-нитрофенил-β, D-глюкуронид (pH 5) в цитратном буфере. Активность гликозидаз выражали в микромолях *пара*-нитрофенола, образующегося в ходе реакции, на мг белка в час. Содержание растворимого белка в гомогенатах определяли по Лоури.

Полученные данные обработаны методами вариационной статистики и представлены в работе в виде средних значений и их ошибок. Сравнение биохимических показателей в группах исследованных моллюсков проводили с применением непараметрического критерия U Вилкоксона – Манна – Уитни [Гублер, Генкин, 1969]. Различия считали достоверными при уровне значимости $p \leq 0,05$.

Результаты

Результаты исследований представлены в таблицах 1–6. Хорошо видно, что оба испытанных фактора (распреснение морской воды и воздействие нефти) оказывали существенное влияние на активность лизосомальных гидролаз. При этом и в жабрах, и в гепатопанкреасе комплекс изученных ферментов проявлял высокую чувствительность к влиянию поллютанта. Так, для активности фермента-маркера лизосом – кислой фосфатазы показано значительное возрастание

этого фермента в жабрах по мере увеличения концентрации нефти и времени выдерживания моллюсков в условиях эксперимента (табл. 1). При экспозиции 10 суток и концентрации нефти 0,25 и 2,5 мл/л (соленость 25 ‰) активность кислой фосфатазы в 9 и более раз превышала контрольные значения. Аналогичная зависимость в изменении активности наблюдалась в гепатопанкреасе, но на меньшую величину. Влияние распреснения (до 15 ‰) по сравнению с нормальной соленостью (в таблице обозначено ^b) сказывалось увеличением активности кислой фосфатазы до варианта с концентрацией нефти 2,5 мл/л и экспозицией 3 суток, а затем происходило снижение. В гепатопанкреасе снижение солености воды практически не вызывало резких отличий, и чаще при высокой концентрации нефти это было понижение активности фермента.

Изменение активности кислой РНКазы под влиянием нефти в жабрах при нормальной солености носило менее выраженный характер, и ее повышение было достоверным ($p \leq 0,05$) только

Таблица 1. Активность кислой фосфатазы (мкг P_{in} / мг белка в час) в органах мидий *M. edulis* под воздействием сырой нефти в условиях разной солености ($M \pm m$, $n = 4$)

Table 1. Acid phosphatase activity ($\mu g P_{in}$ / mg protein per hour) in organs of mussel *M. edulis* exposed to crude oil under conditions of different salinity ($M \pm m$, $n = 4$)

Органы Organs	Экспозиция, сут Exposure, days	Количество внесенной нефти, мл (мл/л) The amount of oil applied, ml (ml/L)	Соленость, ‰ Salinity, ‰		
			15	25	
Жабры Gills	Контроль Control	0	2,81 ± 0,63	2,26 ± 0,31	
	1	1 (0,05)	2,38 ± 0,14	3,60 ± 0,67	
		5 (0,25)	3,77 ± 0,05 ^c	2,92 ± 0,15 ^b	
		50 (2,50)	6,03 ± 0,44 ^{a,c}	3,50 ± 0,30 ^{a,b}	
	3	1 (0,05)	5,51 ± 0,58 ^{a,d}	5,56 ± 0,74 ^{a,d}	
		5 (0,25)	8,32 ± 0,37 ^{a,c,d}	4,53 ± 0,50 ^{a,b,d}	
		50 (2,50)	5,73 ± 0,31 ^{a,c}	3,87 ± 0,33 ^{a,b,c}	
	10	1 (0,05)	3,81 ± 0,39 ^d	6,34 ± 0,21 ^{a,b,d}	
		5 (0,25)	7,29 ± 1,61 ^{a,c,d}	22,05 ± 0,84 ^{a,b,c,d}	
		50 (2,50)	5,17 ± 0,19 ^{a,c,d}	19,54 ± 0,16 ^{a,b,c,d}	
	Гепато- панкреас Hepato- pancreas	Контроль Control	0	1,24 ± 0,09	1,44 ± 0,08
		1	1 (0,05)	2,44 ± 0,03	2,29 ± 0,12 ^a
5 (0,25)			2,42 ± 0,14	4,30 ± 0,09 ^{a,b,c}	
50 (2,50)			2,78 ± 0,79	4,16 ± 0,38 ^{a,c}	
3		1 (0,05)	1,78 ± 0,01 ^d	2,89 ± 0,29 ^b	
		5 (0,25)	2,42 ± 0,18 ^{a,c}	2,47 ± 0,25 ^{a,d}	
		50 (2,50)	2,74 ± 0,26 ^{a,c}	3,87 ± 0,10 ^{a,b,c}	
10		1 (0,05)	2,75 ± 0,39 ^{a,d}	2,68 ± 0,40 ^a	
		5 (0,25)	2,36 ± 0,37 ^a	3,74 ± 0,27	
		50 (2,50)	2,69 ± 0,17 ^a	3,45 ± 0,12 ^{a,b,c,d}	

Примечание. Здесь и далее различия достоверны: ^a по сравнению с контролем; ^b в условиях различной солености; ^c в зависимости от концентрации нефти; ^d в зависимости от времени воздействия нефти; при $p \leq 0,05$.

Note. Hereinafter differences are significant: ^a compared to the control; ^b under conditions of different salinity; ^c depending on the concentration of oil; ^d depending on the time of exposure to oil; at $p \leq 0.05$.

при высоких концентрациях токсиканта и длительной экспозиции (табл. 2). При минимальной концентрации нефти (0,05 мл/л) в условиях пониженной солености происходило снижение активности этого фермента. В гепатопанкреасе наблюдалось заметное возрастание активности РНКазы под воздействием нефти по сравнению с контролем, как при нормальной солености, так и при низкой солености воды.

В отличие от этого изменения активности другой нуклеазы – ДНКазы отмечались в большем числе вариантов эксперимента (табл. 3). Самый высокий уровень активности ДНКазы выявлен в жабрах при концентрации нефти 0,25 мл/л и экспозиции 10 суток. В гепатопанкреасе присутствие нефти в среде обитания моллюсков вызывало повышение активности этого фермента в 1,5–2 раза по сравнению с контролем.

Из трех исследованных лизосомальных гликозидаз наибольшим своеобразием реакции на воздействующие факторы выделяется β-глюкозидаза (табл. 4). В жабрах при нормальной солености только в двух случаях отмечено повышение активности фермента: при минимальной концентрации нефти и экспозиции 1 сутки, а также при концентрации 0,25 мл/л и длительном сроке выдерживания мидий в

условиях нефтяного загрязнения. При распределении повышенный в 2 раза и более уровень β-глюкозидазы в жабрах выявлен в первые сутки эксперимента ($p \leq 0,05$), в большинстве других вариантов это либо небольшое повышение, либо снижение по сравнению с контролем. Та же зависимость характерна и для вариабельности активности β-глюкозидазы в гепатопанкреасе моллюсков.

Другая картина наблюдалась по изменению активности β-галактозидазы (табл. 5). Четко прослеживалась прямая зависимость возрастания активности данного фермента в жабрах по мере увеличения количества экотоксиканта и экспозиции мидий в условиях опыта. При снижении солености до 15 ‰ на ранних сроках эксперимента и небольших концентрациях нефти отмечено снижение активности β-галактозидазы в жабрах, и ее повышение начиналось с третьих суток опыта и при высоких дозах сырой нефти. Однако абсолютные величины активности фермента были значительно ниже, чем при нормальной солености. На активности фермента в гепатопанкреасе распределение так заметно не сказывалось. В этом органе можно отметить влияние концентрации и времени поступления загрязняющего вещества в организм моллюска.

Таблица 2. Активность РНКазы (ΔD_{260} / мг белка в час) в органах мидий *M. edulis* под воздействием сырой нефти в условиях разной солености ($M \pm m$, $n = 4$)

Table 2. RNase activity (ΔD_{260} / mg protein per hour) in the organs of *M. edulis* mussels under the influence of crude oil in conditions of different salinity ($M \pm m$, $n = 4$)

Органы Organs	Экспозиция, сут Exposure, days	Количество внесенной нефти, мл (мл/л) The amount of oil applied, ml (ml/L)	Соленость, ‰ Salinity, ‰		
			15	25	
Жабры Gills	Контроль Control	0	0,783 ± 0,134	0,976 ± 0,116	
	1	1 (0,05)	0,388 ± 0,048 ^a	0,641 ± 0,080 ^b	
		5 (0,25)	0,668 ± 0,079 ^c	0,639 ± 0,076	
		50 (2,50)	0,667 ± 0,067 ^c	1,248 ± 0,073 ^{b,c}	
	3	1 (0,05)	0,757 ± 0,148 ^d	0,565 ± 0,117 ^a	
		5 (0,25)	0,834 ± 0,211	0,856 ± 0,127	
		50 (2,50)	0,984 ± 0,085 ^d	1,373 ± 0,147 ^{b,c}	
	10	1 (0,05)	0,776 ± 0,072 ^d	1,145 ± 0,105 ^{b,d}	
		5 (0,25)	1,020 ± 0,213	2,576 ± 0,201 ^{a,b,c,d}	
		50 (2,50)	1,219 ± 0,031 ^{a,c,d}	2,625 ± 0,270 ^{a,b,c,d}	
	Гепато- панкреас Hepato- pancreas	Контроль Control	0	0,462 ± 0,093	0,497 ± 0,085
		1	1 (0,05)	0,544 ± 0,102	0,479 ± 0,016
5 (0,25)			0,536 ± 0,070	1,268 ± 0,255 ^{a,b,c}	
50 (2,50)			0,813 ± 0,028 ^{a,c}	3,060 ± 0,309 ^{a,b,c}	
3		1 (0,05)	0,467 ± 0,049	0,644 ± 0,120 ^d	
		5 (0,25)	0,416 ± 0,043	0,873 ± 0,082 ^{a,b}	
		50 (2,50)	0,803 ± 0,041 ^{a,c}	0,978 ± 0,101 ^{a,b,c,d}	
10		1 (0,05)	1,068 ± 0,165 ^{a,d}	1,064 ± 0,181 ^{a,d}	
		5 (0,25)	1,619 ± 0,250 ^{a,c,d}	2,164 ± 0,037 ^{a,c,d}	
		50 (2,50)	1,649 ± 0,099 ^{a,c,d}	1,818 ± 0,058 ^{a,c,d}	

Таблица 3. Активность ДНКазы (ΔD_{260} / мг белка в час) в органах мидий *M. edulis* под воздействием сырой нефти в условиях разной солености ($M \pm m$, $n = 4$)

Table 3. DNase activity (ΔD_{260} / mg protein per hour) in the organs of *M. edulis* mussels under the influence of crude oil in conditions of different salinity ($M \pm m$, $n = 4$)

Органы Organs	Экспозиция, сут Exposure, days	Количество внесенной нефти, мл (мл/л) The amount of oil applied, ml (ml/L)	Соленость, ‰ Salinity, ‰		
			15	25	
Жабры Gills	Контроль Control	0	1,000 ± 0,199	0,675 ± 0,119 ^b	
	1	1 (0,05)	0,467 ± 0,015 ^a	1,640 ± 0,04 ^{a,b}	
		5 (0,25)	2,309 ± 0,368 ^c	0,441 ± 0,025 ^{a,b,c}	
		50 (2,50)	2,408 ± 0,299 ^c	0,659 ± 0,107 ^{b,c}	
	3	1 (0,05)	0,743 ± 0,080 ^{a,d}	0,997 ± 0,083 ^d	
		5 (0,25)	0,798 ± 0,213 ^d	0,641 ± 0,093 ^{c,d}	
		50 (2,50)	1,771 ± 0,076 ^{a,d}	1,158 ± 0,190 ^{a,b,d}	
	10	1 (0,05)	1,172 ± 0,088 ^d	1,528 ± 0,045 ^{a,b,d}	
		5 (0,25)	1,966 ± 0,375 ^{a,d}	6,533 ± 1,122 ^{a,d}	
		50 (2,50)	0,913 ± 0,053 ^{c,d}	2,235 ± 0,325 ^{a,b,c,d}	
	Гепато- панкреас Hepato- pancreas	Контроль Control	0	0,222 ± 0,046	0,245 ± 0,015
		1	1 (0,05)	0,424 ± 0,020	0,320 ± 0,031 ^b
5 (0,25)			0,303 ± 0,020 ^c	0,856 ± 0,199 ^{a,b,c}	
50 (2,50)			0,441 ± 0,104	0,708 ± 0,179 ^{a,c}	
3		1 (0,05)	0,295 ± 0,059	0,219 ± 0,025 ^d	
		5 (0,25)	0,311 ± 0,033	0,357 ± 0,079 ^d	
		50 (2,50)	0,528 ± 0,065 ^{a,c}	0,297 ± 0,006 ^{a,b,c,d}	
10		1 (0,05)	0,300 ± 0,019 ^d	0,402 ± 0,030 ^{a,b,d}	
		5 (0,25)	0,358 ± 0,025 ^{a,c}	0,583 ± 0,026 ^a	
		50 (2,50)	0,476 ± 0,028 ^{a,c}	0,529 ± 0,021 ^{a,c,d}	

Таблица 4. Активность β -глюкозидазы (мкМ пара-нитрофенола / мг белка в час) в органах мидий *M. edulis* под воздействием сырой нефти в условиях разной солености ($M \pm m$, $n = 4$)

Table 4. β -glucosidase activity (μ Mol *para*-nitrophenol / mg protein per hour) in the organs of *M. edulis* mussels in conditions of different salinity ($M \pm m$, $n = 4$)

Органы Organs	Экспозиция, сут Exposure, days	Количество внесенной нефти, мл (мл/л) The amount of oil applied, ml (ml/L)	Соленость, ‰ Salinity, ‰		
			15	25	
Жабры Gills	Контроль Control	0	0,048 ± 0,004	0,073 ± 0,012 ^b	
	1	1 (0,05)	0,066 ± 0,009 ^a	0,173 ± 0,034 ^{a,b}	
		5 (0,25)	0,133 ± 0,036 ^a	0,099 ± 0,012 ^c	
		50 (2,50)	0,121 ± 0,024 ^{a,c}	0,043 ± 0,010 ^{b,c}	
	3	1 (0,05)	0,047 ± 0,006	0,037 ± 0,013 ^d	
		5 (0,25)	0,032 ± 0,005 ^{a,c,d}	0,052 ± 0,011 ^{b,d}	
		50 (2,50)	0,072 ± 0,006 ^{a,c,d}	0,045 ± 0,006 ^{a,b}	
	10	1 (0,05)	0,051 ± 0,006	0,062 ± 0,008 ^d	
		5 (0,25)	0,103 ± 0,027 ^{a,c,d}	0,211 ± 0,012 ^{a,b,d}	
		50 (2,50)	0,037 ± 0,005 ^{c,d}	0,050 ± 0,016 ^{a,d}	
	Гепато- панкреас Hepato- pancreas	Контроль Control	0	0,307 ± 0,031	0,298 ± 0,012
		1	1 (0,05)	0,460 ± 0,035 ^a	0,311 ± 0,016 ^b
5 (0,25)			0,303 ± 0,009 ^c	0,473 ± 0,030 ^{a,b,c}	
50 (2,50)			0,271 ± 0,022 ^c	0,440 ± 0,054 ^{a,b}	
3		1 (0,05)	0,276 ± 0,045 ^d	0,223 ± 0,027 ^{a,d}	
		5 (0,25)	0,192 ± 0,020 ^d	0,253 ± 0,026 ^d	
		50 (2,50)	0,375 ± 0,023 ^{c,d}	0,430 ± 0,015 ^{a,b,c}	
10		1 (0,05)	0,278 ± 0,023 ^d	0,303 ± 0,025 ^d	
		5 (0,25)	0,366 ± 0,028 ^{c,d}	0,249 ± 0,017 ^{a,b,d}	
		50 (2,50)	0,180 ± 0,025 ^{c,d}	0,179 ± 0,006 ^{a,c,d}	

Таблица 5. Активность β-галактозидазы (мкМ пара-нитрофенола / мг белка в час) в органах мидий *M. edulis* под воздействием сырой нефти в условиях разной солености ($M \pm m$, $n = 4$)

Table 5. B-galactosidase activity (μMol para-nitrophenol / mg protein per hour) in the organs of *M. edulis* mussels in conditions of different salinity ($M \pm m$, $n = 4$)

Органы Organs	Экспозиция, сут Exposure, days	Количество внесенной нефти, мл (мл/л) The amount of oil applied, ml (ml/L)	Соленость, ‰ Salinity, ‰		
			15	25	
Жабры Gills	Контроль Control	0	0,210 ± 0,014	0,174 ± 0,033 ^b	
	1	1 (0,05)	0,199 ± 0,022 ^a	0,315 ± 0,053 ^{a,b}	
		5 (0,25)	0,188 ± 0,007 ^a	0,201 ± 0,036	
		50 (2,50)	0,295 ± 0,029 ^c	0,249 ± 0,005 ^a	
	3	1 (0,05)	0,221 ± 0,032	0,260 ± 0,007 ^a	
		5 (0,25)	0,373 ± 0,050 ^{a,c,d}	0,257 ± 0,049	
		50 (2,50)	0,632 ± 0,062 ^{a,c,d}	0,291 ± 0,049 ^b	
	10	1 (0,05)	0,498 ± 0,044 ^{a,d}	0,523 ± 0,036 ^{a,d}	
		5 (0,25)	0,584 ± 0,139 ^{a,d}	1,296 ± 0,055 ^{a,d}	
		50 (2,50)	0,326 ± 0,021 ^{a,c,d}	0,905 ± 0,141 ^{a,b,c,d}	
	Гепато- панкреас Hepato- pancreas	Контроль Control	0	0,412 ± 0,021	0,447 ± 0,027
		1	1 (0,05)	0,552 ± 0,032	0,343 ± 0,016 ^{a,b}
5 (0,25)			0,267 ± 0,018 ^{a,c}	0,619 ± 0,048 ^{a,b,c}	
50 (2,50)			0,668 ± 0,035 ^c	1,223 ± 0,041 ^{a,b,c}	
3		1 (0,05)	0,643 ± 0,092	0,793 ± 0,049 ^{a,d}	
		5 (0,25)	0,397 ± 0,059 ^{c,d}	0,645 ± 0,065 ^{a,b}	
		50 (2,50)	0,847 ± 0,073 ^{a,c}	0,993 ± 0,020 ^{a,b,c,d}	
10		1 (0,05)	0,926 ± 0,060 ^{a,d}	0,823 ± 0,095 ^{a,d}	
		5 (0,25)	0,816 ± 0,076 ^{a,d}	0,921 ± 0,047 ^{a,d}	
		50 (2,50)	0,598 ± 0,103 ^{c,d}	0,697 ± 0,063 ^{a,c,d}	

Та же зависимость от дозы действующего вещества и времени его воздействия прослеживалась и в активности β-глюкуронидазы при нормальной солености в обоих органах (табл. 6). При этом в жабрах происходила 12-кратная по сравнению с контролем активизация фермента при концентрации нефти 0,25 мл/л и 10-суточной экспозиции. В гепатопанкреасе по мере накопления нефти в организме моллюсков отмечалось повышение активности этой гликозидазы лишь в 3–4 раза. Снижение солености в жабрах вызывало угнетение активности β-глюкуронидазы на ранних сроках эксперимента, а затем ее уровень мало отличался от контроля. В гепатопанкреасе достоверное увеличение активности этого фермента наблюдалось при высокой концентрации нефти и экспозиции 3 суток.

Обсуждение

Согласно современным представлениям, ответная реакция организма на множество воздействующих на него экстремальных и субэкстремальных факторов, как правило, однотипна, то есть неспецифична. На клеточном уровне эта реакция проявляется определенными физико-химическими и биохимическими изменениями, которые обозначаются как неспецифи-

ческий адаптационный синдром [Панин, 1983, цит. по: Немова, Высоцкая, 2004]. Неспецифические реакции в ответ на действие раздражителя направлены на адаптацию организма к меняющимся условиям существования. В многочисленных исследованиях было продемонстрировано, что, несмотря на значительное сходство, каждая стрессовая реакция имеет свое лицо. Необходимость иметь развернутую картину физиолого-биохимических изменений ответной реакции организмов на действие природных и токсикогенных факторов привела к созданию различных интегральных индексов и систем эколого-биохимического тестирования и мониторинга водоемов [Немова, Высоцкая, 2004; Viarengo et al., 2007; Marigómez et al., 2013]. Указанные индексы и системы включают биомаркеры, чувствительные к стрессу на молекулярном, клеточном, тканевом и организменном уровне, и характеризуются разными профилями в ходе развития реакции. Весьма чувствительными и часто используемыми показателями являются лабильность лизосомальных мембран и активность ферментов лизосом [Cajaraville et al., 2000; Высоцкая, Немова, 2008; Vorja et al., 2011; Turja et al., 2013]. Лизосомы выполняют в организме множество важных функций, в основе которых лежит процесс

Таблица 6. Активность β -глюкуронидазы (μM пара-нитрофенола / мг белка в час) в органах мидий *M. edulis* под воздействием сырой нефти в условиях разной солености ($M \pm m$, $n = 4$)

Table 6. B-glucuronidase activity (μMol para-nitrophenol / mg protein per hour) in the organs of *M. edulis* mussels in conditions of different salinity ($M \pm m$, $n = 4$)

Органы Organs	Экспозиция, сут Exposure, days	Количество внесенной нефти, мл (мл/л) The amount of oil applied, ml (ml/L)	Соленость, ‰ Salinity, ‰		
			15	25	
Жабры Gills	Контроль Control	0	$0,103 \pm 0,020$	$0,041 \pm 0,004^b$	
	1	1 (0,05)	$0,061 \pm 0,009^a$	$0,059 \pm 0,011$	
		5 (0,25)	$0,051 \pm 0,012^a$	$0,064 \pm 0,013$	
		50 (2,50)	$0,122 \pm 0,026$	$0,124 \pm 0,008^{a,c}$	
	3	1 (0,05)	$0,092 \pm 0,006^{a,d}$	$0,160 \pm 0,032^{a,b,d}$	
		5 (0,25)	$0,152 \pm 0,048^d$	$0,133 \pm 0,008^{a,d}$	
		50 (2,50)	$0,115 \pm 0,010$	$0,149 \pm 0,029^a$	
	10	1 (0,05)	$0,099 \pm 0,008^d$	$0,154 \pm 0,030^{a,d}$	
		5 (0,25)	$0,143 \pm 0,035^d$	$0,492 \pm 0,052^{a,d}$	
		50 (2,50)	$0,130 \pm 0,018$	$0,275 \pm 0,044^{a,b,c,d}$	
	Гепато- панкреас Hepato- pancreas	Контроль Control	0	$0,097 \pm 0,023$	$0,094 \pm 0,023^b$
		1	1 (0,05)	$0,157 \pm 0,003$	$0,106 \pm 0,008^b$
5 (0,25)			$0,057 \pm 0,010^{a,c}$	$0,144 \pm 0,002^{a,b,c}$	
50 (2,50)			$0,161 \pm 0,028^c$	$0,244 \pm 0,026^{a,b,c}$	
3		1 (0,05)	$0,149 \pm 0,014$	$0,167 \pm 0,024$	
		5 (0,25)	$0,090 \pm 0,004^{c,d}$	$0,224 \pm 0,030^{a,b,d}$	
		50 (2,50)	$0,220 \pm 0,031^{a,c}$	$0,407 \pm 0,012^{a,b,c,d}$	
10		1 (0,05)	$0,143 \pm 0,017$	$0,256 \pm 0,017^{a,d}$	
		5 (0,25)	$0,120 \pm 0,024^d$	$0,290 \pm 0,016^{a,d}$	
		50 (2,50)	$0,081 \pm 0,013^{c,d}$	$0,078 \pm 0,006^{c,d}$	

гидролитического расщепления практически всех компонентов, из которых построена живая материя. У мидий лизосомы участвуют во внутриклеточном и внеклеточном пищеварении, защите от патогенов и ксенобиотиков [Cajaraville, Pal, 1995; Burgos-Aceves, Faggio, 2017]. Лизосомальная ферментная система представляет «вторую линию защиты» после ферментов детоксикации и трансформации различных токсикантов [Moore et al., 2007; Moore, 2008; Lysenko et al., 2015; Turja et al., 2020].

Выявленный в настоящей работе высокий уровень активности кислой фосфатазы в жабрах и гепатопанкреасе мидий под влиянием сырой нефти свидетельствует о значительном повышении процессов образования лизосомальных структур в органах экспериментальных групп моллюсков. При этом показана зависимость активации лизосомальных гидролаз от концентрации токсиканта и времени его воздействия. Это хорошо согласуется с известными фактами о значительном накоплении нефти и нефтепродуктов в органах мидий и длительном сохранении их в теле двустворчатых моллюсков [Щека-турина, Миронов, 1987; Vaussant et al., 2001]. Дестабилизация лизосомальных мембран и другие нарушения лизосомальных структур обнаруживались у представителей биоты морско-

го побережья в Бискайском заливе в течение нескольких лет после разлива нефтепродуктов, произошедшего в результате масштабной катастрофы с танкером «Prestige» в этой акватории [Izagirre, Marigómez, 2009; Garmendia et al., 2011]. Следует отметить, что двустворчатые моллюски обладают обширным набором защитных механизмов от воздействия патогенных и агрессивных факторов среды [De la Ballina et al., 2022]. Определяющая роль в защитных реакциях организма моллюсков принадлежит циркулирующим клеткам гемолимфы – гемоцитам. Мидии, как и другие двустворчатые моллюски, имеют незамкнутую систему кровообращения. Гемолимфа, выходя из открытых концов артерии, омывает все органы и, прежде чем вернуться к сердцу, проходит через жабры. Гемоциты содержат большое число различных ферментов, в том числе лизосомальных гидролаз, основной функцией этих клеток является фагоцитоз [Cajaraville, Pal, 1995]. Жабры двустворчатых моллюсков кроме дыхательной функции выполняют определенную роль в сортировке пищевых веществ, поступающих вместе с несъедобными компонентами в процессе фильтрации. Таким образом, в жабрах аккумулируются различные загрязнители, в том числе нефтяные углеводороды [Livingstone, Pipe, 1992].

Показано, что жабры мидий обладают высокой чувствительностью к действию экотоксикантов. Экспериментально установлено, что негативная реакция жаберных тканей на нефтяные углеводороды в 3 раза выше, чем гепатопанкреаса [Дивавин и др., 1989]. Это объясняется тем, что жабры моллюсков обладают тонкой полифункциональной структурой и первыми вступают в непосредственный контакт с загрязнителями, которые оказывают повреждающее воздействие на ткани жаберного аппарата и тем самым препятствуют их полноценному функционированию. Выше отмечалось, что в состав сырой нефти входят сотни органических и неорганических компонентов, то есть нефть – это сложный групповой токсикант переменного состава [Патин, 2017]. Проходя через организм мидий, нефтяные углеводороды претерпевают гораздо более глубокие изменения, чем те трансформации, которые происходят с ними в морской воде [Dyrynda et al., 2000; Воробьев, 2006; Turja et al., 2013]. Содержащиеся в нефти компоненты вызывают у водных организмов многочисленные нарушения газового и фильтрационного процессов, изменения дыхательного и сердечного ритмов. Под влиянием нефти отмечены нарушения в строении эпителиальной ткани жабр, кишечника и почечного мешка, наблюдаются очаги некроза в этих тканях [Клишин и др., 2016; Bakhmet et al., 2021]. Продукты окисления нефтепродуктов оказывают дестабилизирующее воздействие на внутриклеточные мембранные структуры, вызывают макромолекулярные повреждения белков и ДНК [Hylland et al., 2008; Fokina et al., 2014; Lysenko et al., 2015; Turja et al., 2020].

В ликвидации очагов повреждения активное участие принимают лизосомы и содержащиеся в них кислые гидролазы [Высоцкая, Немова, 2008]. В процессе индуцированной нефтью и нефтепродуктами аутофагии образуются продукты гидролиза поврежденных тканей, оргanelл и макромолекул, которые могут быть использованы для синтеза новых, необходимых для восстановления организму соединений и структур [Moore et al., 2006, 2007]. Не поддающиеся расщеплению остатки экзоцитируются из клетки и выводятся из организма или откладываются в виде остаточных телец. О включении данного защитного механизма под воздействием сырой нефти у мидий свидетельствуют результаты настоящей работы о значительном повышении активности кислой ДНКазы в жабрах и гепатопанкреасе, особенно в вариантах опыта с высоким содержанием нефти в среде обитания и длительной экспозицией. Аналогичные данные получены ранее при изучении влияния

дизельного топлива на активность ДНКазы в тканях моллюсков [Скидченко и др., 2012], а также в работе Лысенко с соавторами [Lysenko et al., 2015] о гиперактивации лизосомальных протеолитических ферментов в органах мидий *M. edulis* под влиянием сырой нефти.

Другой защитный механизм у моллюсков, подвергшихся воздействию сырой нефти, проявлялся в ярко выраженной реакции лизосомальных гликозидаз. Активность β -глюкуронидазы и β -галактозидазы многократно возрастала при высоких концентрациях токсиканта и в гепатопанкреасе, и в жабрах. Как и другие гликозидазы, β -глюкуронидаза, кроме реакций гидролиза осуществляет процесс трансгликозилирования. Основным субстратом β -глюкуронидазы являются гликозаминогликаны клеточных мембран и межклеточного матрикса. Образующаяся в результате реакции глюкуроновая кислота переносится на гидрофобные ксенобиотики и эндобиотики, накапливающиеся в органах и тканях. Продукты конъюгации переходят в растворимую форму, становятся менее токсичными и выводятся из организма. Можно предположить, что такой путь используется для удаления из организма мидий некоторых компонентов нефтяного загрязнения, а также возникших в тканях материалов в результате повреждающего воздействия экотоксиканта. Основной ролью лизосомальной β -галактозидазы является ее участие в метаболизме регуляторных галактозосодержащих гликолипидов и протеогликанов, в том числе при адаптациях к изменяющейся экологической обстановке [Winchester, 2005; Naz et al., 2013].

Распреснение более существенно сказывалось на активности лизосомального аппарата в жабрах, чем в гепатопанкреасе. Наиболее заметно снижалась активность кислой фосфатазы в жабрах при высокой концентрации нефти и экспозиции 10 суток. Активность РНКазы в жабрах в условиях пониженной солености почти во всех вариантах опыта была ниже, чем при нормальной солености, что свидетельствует о снижении биосинтетических процессов в данном органе. Это подтверждает полученные ранее данные об обратимом угнетении синтеза белка и РНК в клетках жабр и гепатопанкреаса при снижении солености [Berger, Kharazova, 1997]. Испытанное в настоящем исследовании понижение солености до 15 ‰ не является критичным для *M. edulis*, поскольку они обладают особыми механизмами поддержания объема клетки при изменении солености в интервале от 12–14 до 40 ‰ [Бергер, 1986; Фокина и др., 2010]. При выходе за указанные пределы включаются другие механизмы

адаптации, такие как изолирующий рефлекс. Было показано, что снижение солености до 5 ‰ у беломорских мидий вызывало значительное повышение активности РНКазы и кислой фосфатазы [Высоцкая, Немова, 2008].

При пониженной солености (15 ‰) в жабрах активность ДНКазы, β-галактозидазы и β-глюкуронидазы была более низкой, чем при солености 25 ‰. Это позволяет сделать вывод о снижении защитной и регуляторной функций лизосомальной ферментной системы при совместном воздействии низкой солености и сырой нефти. В гепатопанкреасе отмечена меньшая зависимость защитной функции лизосом от снижения солености, более выраженным в этом органе был эффект концентрации и времени воздействия экотоксиканта.

Заключение

Проведенные исследования подтвердили ключевую роль лизосомального аппарата в поддержании клеточного гомеостаза и осуществлении адаптивных реакций мидий при воздействии изменяющихся факторов среды и экотоксикантов. Показана высокая чувствительность жаберных структур и гепатопанкреаса *M. edulis* к наличию сырой нефти в среде обитания. Активность лизосомальных гидролаз значительно возрастала по мере накопления токсикантов в органах моллюсков. В жабрах при нормальной солености (25 ‰) особенно заметно повышалась активность кислой фосфатазы, ДНКазы, β-галактозидазы и β-глюкуронидазы. В гепатопанкреасе отмечена та же зависимость в изменении активности ферментов, но на меньшую величину. Это свидетельствует о появлении большого числа лизосом в местах накопления нефти и нефтепродуктов, что позволяет гепатопанкреасу и жабрам осуществлять специфичные для них функции по пищеварению, иммунитету и другие, а также по реутилизации поврежденных токсикантом органелл, тканей и макромолекул, включая ДНК, путем аутофагии. Значительное повышение активности β-глюкуронидазы в ответ на нефтяное загрязнение позволяет предположить участие этого фермента в детоксикации некоторых компонентов нефти посредством реакции конъюгации с глюкуроновой кислотой и выведении их из организма в виде глюкуронидов. Совместное воздействие распреснения (до 15 ‰) и нефтяного загрязнения несколько снижало защитные функции лизосомального аппарата мидий, что было особенно заметно при высоких концентрациях нефти и длительной экспозиции в условиях интоксикации.

Таким образом, в настоящем исследовании продемонстрировано активное участие ферментного комплекса лизосом жабр и гепатопанкреаса беломорских мидий в адаптивных реакциях к совместному влиянию нефтяного загрязнения и пониженной солености морской воды. Компенсаторные изменения в активности лизосомальных гидролаз направлены на утилизацию, трансформацию и выведение из организма нефтяных компонентов, ликвидацию поврежденных воздействием токсиканта структур и макромолекул, а также обеспечение жизнедеятельности организма в сложившихся условиях экологического стресса.

Авторы благодарят руководство и сотрудников Беломорской биологической станции «Картеш» ЗИН РАН за предоставленную возможность проводить исследования и за помощь в постановке экспериментов, а также искренне признательны Е. А. Буэй за помощь в проведении аналитических работ.

Литература

- Баррет А. Дж., Хит М. Ф. Лизосомальные ферменты // Лизосомы. Методы исследования. М.: Мир, 1980. С. 25–56.
- Бахмет И. Н., Фокина Н. Н., Нефедова З. А., Руоколайнен Т. Р., Немова Н. Н. Мидия *Mytilus edulis* L. Белого моря как биоиндикатор при воздействии растворенных нефтепродуктов // Труды Карельского научного центра РАН. 2012. № 2. С. 38–46.
- Бергер В. Я. Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды. Л.: Наука, 1986. 214 с.
- Ващенко М. А. Загрязнение залива Петра Великого Японского моря и его биологические последствия // Биология моря. 2000. Т. 26, № 3. С. 149–159.
- Воробьев Д. С. Влияние нефти и нефтепродуктов на макрозообентос // Известия Томского политехнического университета. 2006. Т. 309, № 3. С. 42–45.
- Воробьев Д. С. Биологические основы очистки донных отложений водных объектов от нефти и нефтепродуктов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск, 2013. 46 с.
- Высоцкая Р. У., Немова Н. Н. Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб. М.: Наука, 2008. 284 с.
- Гублер Е. В., Генкин А. А. Применение критериев непараметрической статистики для оценки различий двух групп наблюдений в медико-биологических исследованиях. М.: Медицина, 1969. 29 с.
- Дивавин И. А., Копытов Ю. П., Белойваненко В. Н. Обменные процессы в тканях мидий в период адаптации к углеводородной интоксикации и изменениям условий среды обитания // Известия АН СССР. Серия биологическая. 1989. № 2. С. 204–214.
- Клишин А. Ю., Каниева Н. А., Баджаева О. В., Федорова Н. А. Нарушения органов и тканей моллюсков рода *Unio* под воздействием нефти // Труды ВНИРО. 2016. Т. 162. С. 82–86.

Коршунова Т. Ю., Логинов О. Н. Нефтяное загрязнение водной среды: особенности, влияние на различные объекты гидросферы, основные методы очистки // Экобиотех. 2019. Т. 2, № 2. С. 157–174. doi: 10.31163/2618-964X-2019-2-2-157-174

Левицкий А. П., Барабаш Р. Д., Коновец В. М. Сезонные особенности активности рибонуклеазы и α -амилазы слюны и слюнных желез у крыс линии Вистар // Биохимическая эволюция. Л.: Наука, 1973. С. 192–195.

Немировская И. А. Нефть в океане (загрязнение и природные потоки). М.: Научный мир, 2013. 432 с.

Немова Н. Н., Высоцкая Р. У. Биохимическая индикация состояния рыб. М.: Наука, 2004. 216 с.

Патин С. А. Нефть и экология континентального шельфа. В 2-х томах. Т. 1. Морской нефтегазовый комплекс: состояние, перспективы, факторы воздействия. М.: Изд-во ВНИРО, 2017. 326 с.

Покровский А. А., Арчаков А. И. Методы разделения и ферментной идентификации субклеточных фракций // Современные методы в биохимии. М.: Медицина, 1968. С. 5–59.

Покровский А. А., Кравченко Л. В., Тутельян В. А. Исследование активности ферментов лизосом при действии афлатоксина и митомицина С // Биохимия. 1971. Т. 36, вып. 4. С. 690–696.

Сираева И. Н., Ляпина Н. К. Сернистые соединения нефтей различного типа // Башкирский химический журнал. 2011. Т. 18, № 1. С. 135–139.

Скидченко В. С., Высоцкая Р. У., Немова Н. Н. Спектр изоформ кислой дезоксирибонуклеазы в тканях мидий *Mytilus edulis* в условиях модельной интоксикации нефтепродуктами // Труды Карельского научного центра РАН. 2012. № 2. С. 131–138.

Фокина Н. Н., Бахмет И. Н., Немова Н. Н. Совместное влияние нефти и пониженной солёности морской воды на липидный состав гепатопанкреаса беломорских мидий *Mytilus edulis* // Труды Зоологического института РАН. 2016. Т. 320, № 3. С. 357–366.

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

Щекатурина Т. Л., Миронов О. Г. Аккумуляция углеводородов нефти двустворчатыми моллюсками *Mytilus galloprovincialis* L. // Гидробиологический журнал. 1987. Т. 23, № 2. С. 71–76.

AMAP (Arctic Monitoring and Assessment Programme). Arctic Oil and Gas. Oslo: Norway, 2007. 57 p.

Bakhmet I. N., Berger V. Ja., Khalaman V. V. The effect of salinity change on the heart rate of *Mytilus edulis* specimens from different ecological zones // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2005. Vol. 318, no. 2. P. 121–126. doi: 10.1016/j.jembe.2004.11.23

Bakhmet I. N., Fokina N. N., Ruokolainen T. R. Changes of heart rate and lipid composition in *Mytilus edulis* and *Modiolus modiolus* caused by crude oil pollution and low salinity effects // Xenobiotics. 2021. Vol. 11. P. 46–60. doi: 10.3390/jox11020004

Baessant T., Sanni S., Jonsson G., Skadsheim A., Børseth J. F. Bioaccumulation of polycyclic aromatic compounds: 1. Bioconcentration in two marine species and in semipermeable membrane devices during chronic

exposure to dispersed crude oil // Environ. Toxicol. Chem. 2001. Vol. 20, no. 6. P. 1175–1184.

Berger V. Ja., Kharazova A. D. Mechanisms of salinity adaptations in marine mollusks // Hydrobiol. 1997. Vol. 305. P. 115–126. doi: 10.1023/A:1003023322263

Borja A., Belzunce M. E., Garmendia J. M., Rodriguez J. G., Solaun O., Zorita I. Impact of pollutants on coastal and benthic marine communities // Ecological impacts of toxic chemicals. 2011. Bentham Science Publisher Ltd. P. 165–186. doi: 10.2174/978160805121211101010165

Burgos-Aceves M. A., Faggio C. An approach to the study of the immunity functions of bivalve haemocytes: Physiology and molecular aspects // Fish and Shellfish Immunology. 2017. Vol. 67. P. 513–517. doi: 10.1016/j.fsi.2017.06.042

Cajaraville M. P., Pal S. G. Morphofunctional study of the haemocytes of the bivalve mollusc *Mytilus galloprovincialis* emphasis on the endolysosomal compartment // Cell Struct. Funct. 1995. Vol. 20, no. 5. P. 355–367. doi: 10.1247/csf.20.355

Cajaraville M. P., Bebianno M. J., Blasco J., Porte C., Sarasquete C., Viarengo A. The use of biomarkers to assess the impact of pollution in coastal environments of the Iberian Peninsula: a practical approach // Sci. Total Environ. 2000. Vol. 247, no. 2–3. P. 295–311. doi: 10.1016/S0048-9697(99)00499-4

De la Ballina N. R., Maresca F., Cao A., Villalba A. Bivalve haemocyte subpopulations: a review // Front. Immunol. 2022. Vol. 13: 826255. doi: 10.3389/fimmu.2022.826255

Dyrynda E. A., Law R. J., Dyrynda P. E. J., Kelly C. A., Pipe R. K., Ratcliffe N. A. Changes in immune parameters of natural mussel *Mytilus edulis* populations following a major oil spill (“Sea Empress”, Wales, UK) // Marine Ecology Progress Series. 2000. Vol. 206. P. 155–170. doi: 10.3354/meps206155

Fokina N. N., Ruokolainen T. R., Nemova N. N. The effect of intertidal habitat on seasonal lipid composition changes in blue mussels, *Mytilus edulis* L., from the White Sea // Polar Record. 2018. Vol. 54, iss. 2. P. 133–151. doi: 10.1017/S0032247418000293

Fokina N. N., Bakhmet I. N., Shklyarevich G. A., Nemova N. N. Effect of seawater desalination and oil pollution on the lipid composition of blue mussels *Mytilus edulis* L. from the White Sea // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2014. Vol. 110. P. 103–109. doi: 10.1016/j.ecoenv.2014.08.010

Garmendia L., Izagirre U., Cajaraville M. P., Marigómez I. Application of a battery of biomarkers in mussel digestive gland to assess long-term effects of the Prestige oil spill in Galicia and Bay of Biscay: lysosomal responses // J. Environ. Monit. 2011. Vol. 13. P. 901–914.

Hylland K., Tollefsen K., Ruus A., Jonsson G., Sundt R. C., Sanni S., Utvik T. I. R., Johnsen S., Nilsen I., Pinturier L., Balk L., Barsiene J., Marigomez I., Feist S. W., Børseth J. F. Water column monitoring near oil installations in the North Sea 2001–2004 // Mar. Pollut. Bull. 2008. Vol. 56, iss. 3. P. 414–429. doi: 10.1016/j.marpolbul.2007.11.004

Izagirre U., Marigómez I. Lysosomal enlargement and lysosomal membrane destabilisation in mussel

digestive cells measured by an integrative index // *Environ. Pollut.* 2009. Vol. 157. P. 1544–1553.

Kahovcova J., Odavic R. A simple method of the quantitative analysis of phospholipids separated by thin layer chromatography // *J. Chromatogr.* 1969. Vol. 40. P. 90–96.

Livingstone D. R., Pipe R. K. Mussel and environmental contaminants: molecular and cellular aspects / Ed. E. Gosling. The mussel *Mytilus*: ecology, physiology, genetics and culture. Amsterdam; New York: Elsevier, 1992. P. 425–456.

Lysenko L., Sukhovskaya I., Borvinskaya E., Krupnova M., Kantserova N., Bakhmet I., Nemova N. Detoxication and protein quality control markers in the mussel *Mytilus edulis* (Linnaeus) exposed to crude oil: salinity-induced modulation // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2015. doi: 10.1016/j.ecss.2015.10.006

Marigómez I., Garmendia L., Soto M., Orbea A., Izagirre U., Cajaraville M. P. Marine ecosystem health status assessment through integrative biomarker indices: a comparative study after the Prestige oil spill “Mussel Watch” // *Ecotoxicology*. 2013. Vol. 22. P. 486–505. doi: 10.1007/s10646-013-1042-4

Mearns A. J., O'Connor Th. P., Lauenstein G. G. Relevance of the National “Mussel Watch” program to seafood fisheries management tissues during oil spill response // *Proceedings of the 1999 International Oil Spill Conference*. Washington, D.C.: API, 1999.

Moore M. N. Autophagy as second level protective process in conferring resistance to environmentally induced oxidative stress // *Autophagy*. 2008. Vol. 4, no. 2. P. 254–256. doi: 10.4161/auto.5528

Moore M. N., Allen J. I., Sommerfield P. J. Autophagy: Role in surviving environmental stress // *Mar. Environ. Res.* 2006. Vol. 62. P. S420–425.

Moore M. N., Viarengo A., Donkin P., Hawkins A. J. Autophagic and lysosomal reactions to stress in the hepatopancreas of blue mussels // *Aquat. Toxicol.* 2007. Vol. 84. P. 80–91. doi: 10.1016/j.aquatox.2007.06.007

NAS (National Academy of Sciences). Oil in the sea III: Inputs fates and effects. National Research Council. Washington, D.C.: The National Academies Press, 2003. 265 p.

Naz H., Islam A., Waheed A., Sly W. S., Ahmad F., Hassan I. Human β -glucuronidase: structure, function, and application in enzyme replacement therapy // *Rejuvenation Res.* 2013. Vol. 16, iss. 5. P. 352–363.

Turja R., Sanni S., Stankevičiūtė M., Butrimavičienė L., Devier M.-H., Budzinski H., Lehtonen K. K. Biomarker responses and accumulation of polycyclic aromatic hydrocarbons in *Mytilus trossulus* and *Gammarus oceanicus* during exposure to crude oil // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2020. Vol. 27. P. 15498–15514. doi: 10.1007/s11356-020-07946-7

Turja R., Sourinsuo A., Budzinski H., Devier M. H., Lehtonen K. K. Biomarker responses and accumulation of hazardous substances in mussels (*Mytilus trossulus*) transplanted along a pollution gradient close to an oil terminal in Gulf of Finland (Baltic Sea) // *Compar. Biochem. Physiol. Part C. Toxicology and Pharmacology*. 2013. Vol. 157, iss. 1. P. 80–92.

Viarengo A., Lowe D., Bolognesi C., Fabbri E., Köehler A. The use of biomarkers in biomonitoring: a

2-tier approach assessing the level of pollutant-induced stress syndrome in sentinel organisms // *Comp. Biochem. Physiol.* 2007. Vol. 146. P. 281–300.

Winchester B. Lysosomal metabolism of glycoproteins // *Glycobiol.* 2005. Vol. 15, no. 6. P. 1R–15R. doi: 10.1093/glycob/cwi041

References

AMAP (Arctic Monitoring and Assessment Programme). Arctic Oil and Gas. Oslo: Norway; 2007. 57 p.

Bakhmet I. N., Berger V. Ja., Khalaman V. V. The effect of salinity change on the heart rate of *Mytilus edulis* specimens from different ecological zones. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2005;318(2):121–126. doi: 10.1016/j.jembe.2004.11.23

Bakhmet I. N., Fokina N. N., Ruokolainen T. R. Changes of heart rate and lipid composition in *Mytilus edulis* and *Modiolus modiolus* caused by crude oil pollution and low salinity effects. *Xenobiotics*. 2021;11: 46–60. doi: 10.3390/jox11020004

Bakhmet I. N., Fokina N. N., Nefyodova Z. A., Ruokolainen T. R., Nemova N. N. Blue mussels *Mytilus edulis* L. in the White Sea as bioindicators under diluted oil impact. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2012;2:38–46. (In Russ.)

Barrett A. J., Heat M. F. Lysosomal enzymes. *J. T. Dingle (ed.)*. Lysosomes, a Laboratory Handbook. Amsterdam, New York, Oxford: North-Holland Publ. Comp.; 1977.

Baussant T., Sanni S., Jonsson G., Skadsheim A., Børseth J. F. Bioaccumulation of polycyclic aromatic compounds: 1. Bioconcentration in two marine species and in semipermeable membrane devices during chronic exposure to dispersed crude oil. *Environ. Toxicol. Chem.* 2001;20(6):1175–1184.

Berger V. Ya. Adaptations of marine mollusks to changes in the salinity of the environment. Leningrad: Nauka; 1986. 214 p. (In Russ.)

Berger V. Ya., Kharazova A. D. Mechanisms of salinity adaptations in marine mollusks. *Hydrobiol.* 1997;305:115–126. doi: 10.1023/A:1003023322263

Borja A., Belzunce M. E., Garmendia J. M., Rodriguez J. G., Solaun O., Zorita I. Impact of pollutants on coastal and benthic marine communities. *Ecological Impacts of Toxic Chemicals*. Bentham Science Publ. Ltd.; 2011. P. 165–186. doi: 10.2174/978160805121211101010165

Burgos-Aceves M. A., Faggio C. An approach to the study of the immunity functions of bivalve haemocytes: Physiology and molecular aspects. *Fish and Shellfish Immunology*. 2017;67:513–517. doi: 10.1016/j.fsi.2017.06.042

Cajaraville M. P., Pal S. G. Morphofunctional study of the haemocytes of the bivalve mollusc *Mytilus galloprovincialis* emphasis on the endolysosomal compartment. *Cell Struct. Funct.* 1995;20(5):355–367. doi: 10.1247/csf.20.355

Cajaraville M. P., Bebianno M. J., Blasco J., Porte C., Sarasquete C., Viarengo A. The use of biomarkers to assess the impact of pollution in coastal environments of the Iberian Peninsula: a practical approach. *Sci.*

Total Environ. 2000;247(2–3):295–311. doi: 10.1016/s0048-9697(99)00499-4

De la Ballina N. R., Maresca F., Cao A., Villalba A. Bivalve haemocyte subpopulations: a review. *Front. Immunol.* 2022;13:826255. doi: 10.3389/fimmu.2022.826255

Divavin I. A., Kopytov Yu. P., Beloivanenko V. N. Metabolic processes in mussel tissues during adaptation to hydrocarbon intoxication and changes in environmental conditions. *Izvestiya AN SSSR. Biological series.* 1989;2:204–214. (In Russ.)

Dyrynda E. A., Law R. J., Dyrynda P. E. J., Kelly C. A., Pipe R. K., Ratcliffe N. A. Changes in immune parameters of natural mussel *Mytilus edulis* populations following a major oil spill ('Sea Empress', Wales, UK). *Marine Ecology Progress Series.* 2000;206:155–170. doi: 10.3354/meps206155

Fokina N. N., Bakhmet I. N., Nemova N. N. Cooperative effect of crude oil and low salinity on the digestive glands lipid composition of the White Sea blue mussels *Mytilus edulis*. *Proc. Zool. Inst. RAS.* 2016;320(3):357–366. (In Russ.)

Fokina N. N., Nefedova Z. A., Nemova N. N. Lipid composition of mussels *Mytilus edulis* L. in the White Sea. Impact of some environmental factors. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2010. 243 p.

Fokina N. N., Ruokolainen T. R., Nemova N. N. The effect of intertidal habitat on seasonal lipid composition changes in blue mussels, *Mytilus edulis* L., from the White Sea. *Polar Record.* 2018;54(2):133–151. doi: 10.1017/s0032247418000293

Fokina N. N., Bakhmet I. N., Shklyarevich G. A., Nemova N. N. Effect of seawater desalination and oil pollution on the lipid composition of blue mussels *Mytilus edulis* L. from the White Sea. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2014;110:103–109. doi: 10.1016/j.ecoenv.2014.08.010

Garmendia L., Izagirre U., Cajaraville M. P., Marigómez I. Application of a battery of biomarkers in mussel digestive gland to assess long-term effects of the Prestige oil spill in Galicia and Bay of Biscay: Lysosomal responses. *J. Environ. Monit.* 2011;13:901–914.

Gubler E. V., Genkin A. A. Application of criteria of nonparametric statistics for assessing differences between two study groups in biomedical research. Moscow: Meditsina; 1969. 29 p. (In Russ.)

Hylland K., Tollefsen K., Ruus A., Jonsson G., Sundt R. C., Sanni S., Utvik T. I. R., Johnsen S., Nilssen I., Pinturier L., Balk L., Barsiene J., Marigómez I., Feist S. W., Borseth J. F. Water column monitoring near oil installations in the North Sea 2001–2004. *Mar. Pollut. Bull.* 2008;56(3):414–429. doi: 10.1016/j.marpolbul.2007.11.004

Izagirre U., Marigómez I. Lysosomal enlargement and lysosomal membrane destabilisation in mussel digestive cells measured by an integrative index. *Environ. Pollut.* 2009;157:1544–1553.

Kahovcova J., Odavic R. A simple method of the quantitative analysis of phospholipids separated by thin layer chromatography. *J. Chromatogr.* 1969;40:90–96.

Klishin A. Yu., Kanieva N. A., Bazhaeva O. V., Fedorova N. A. Violations of organs and tissues of mollusks of the genus *Unio* under the influence of oil. *Proceedings of VNIRO.* 2016;162:82–86.

Korshunova T. Yu., Loginov O. N. Oil pollution of water environment: features, influence on various objects of hydrosphere, main methods for cleaning. *Ecobiotech.* 2019;2(2):157–174. doi: 10.31163/2618-964X-2019-2-2-157-174 (In Russ.)

Levitskii A. P., Barabash R. D., Konovets V. M. Seasonal features of ribonuclease and α -amylase activity of saliva and salivary glands in Wistar rats. Leningrad: Nauka; 1973. P. 192–195. (In Russ.)

Livingstone D. R., Pipe R. K. Mussel and environmental contaminants: molecular and cellular aspects. Gosling E. (ed.). *The mussel Mytilus: Ecology, physiology, genetics and culture.* Amsterdam; New York: Elsevier; 1992. P. 425–456.

Lysenko L., Sukhovskaya I., Borvinskaya E., Krupnova M., Kantserova N., Bakhmet I., Nemova N. Detoxication and protein quality control markers in the mussel *Mytilus edulis* (Linnaeus) exposed to crude oil: Salinity-induced modulation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* 2015. doi: 10.1016/j.ecss.2015.10.006

Marigómez I., Garmendia L., Soto M., Orbea A., Izagirre U., Cajaraville M. P. Marine ecosystem health status assessment through integrative biomarker indices: a comparative study after the Prestige oil spill 'Mussel Watch'. *Ecotoxicology.* 2013;22:486–505. doi: 10.1007/s10646-013-1042-4

Mearns A. J., O'Connor Th. P., Lauenstein G. G. Relevance of the National Mussel Watch program to seafood fisheries management tissues during oil spill response. *Proceedings of the 1999 International Oil Spill Conference.* Washington, D.C.: API; 1999.

Moore M. N. Autophagy as second level protective process in conferring resistance environmentally induced oxidative stress. *Autophagy.* 2008;4(2):254–256. doi: 10.4161/auto.5528

Moore M. N., Allen J. I., Sommerfield P. J. Autophagy: Role in surviving environmental stress. *Mar. Environ. Res.* 2006;62:S420–425.

Moore M. N., Viarengo A., Donkin P., Hawkins A. J. Autophagic and lysosomal reactions to stress in the hepatopancreas of blue mussels. *Aquat. Toxicol.* 2007;84:80–91. doi: 10.1016/j.aquatox.2007.06.007

NAS (National Academy of Sciences). Oil in the sea III: Inputs fates and effects. National Research Council. Washington, D.C.: The National Academies Press; 2003. 265 p.

Naz H., Islam A., Waheed A., Sly W. S., Ahmad F., Hassan I. Human β -glucuronidase: structure, function, and application in enzyme replacement therapy. *Rejuvenation Res.* 2013;16(5):352–363.

Nemirovskaya I. A. Oil in the ocean (pollution and natural flows). Moscow: Nauchnyy mir; 2013. 432 p. (In Russ.)

Nemova N. N., Vysotskaya R. U. Biochemical indication of fish state. Moscow: Nauka; 2004. 216 p. (In Russ.)

Patin S. A. Oil and continental shelf ecology. In two volumes. Vol. 1. Offshore oil and gas industry: actual situation, prospects, factors of impact. Moscow: VNIRO; 2017. 326 p. (In Russ.)

Pokrovskii A. A., Archakov A. I. Methods of separation and enzymatic identification of subcellular fractions. *Sovremennyye metody v biokhimi* = *Modern methods in biochemistry.* Moscow: Meditsina; 1968. P. 5–59. (In Russ.)

Pokrovskii A. A., Kravchenko L. V., Tutelyan V. A. Study of the activity of lysosomal enzymes under the action of aflatoxin and mitomycin C. *Biokhimiya = Biochemistry*. 1971;36(4):690–696. (In Russ.)

Shchekaturina T. L., Mironov O. G. Accumulation of oil hydrocarbons by bivalves *Mytilus galloprovincialis* L. *Hydrobiological Journal*. 1987;23(2):71–76. (In Russ.)

Siraeva I. N., Lyapina N. K. Sulfur compounds of oils of various types. *Bashkir Chemical Journal*. 2011;18(1):135–139. (In Russ.)

Skidchenko V. S., Vysotskaya R. U., Nemova N. N. The range of acid deoxyribonuclease isoforms in the tissues of *Mytilus edulis* mussels in model experiments with petroleum hydrocarbon poisoning. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2012;2:131–138. (In Russ.)

Turja R., Sanni S., Stankevičiūtė M., Butrimavičienė L., Devier M.-H., Budzinski H., Lehtonen K. K. Biomarker responses and accumulation of polycyclic aromatic hydrocarbons in *Mytilus trossulus* and *Gammarus oceanicus* during exposure to crude oil. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2020;27:15498–15514.

Turja R., Sourinsuo A., Budzinski H., Devier M. H., Lehtonen K. K. Biomarker responses and accumulation of hazardous substances in mussels (*Mytilus trossulus*)

transplanted along a pollution gradient close to an oil terminal in Gulf of Finland (Baltic Sea). *Compar. Biochem. Physiol. Part C. Toxicology and Pharmacology*. 2013;157(1):80–92.

Vashchenko M. A. Pollution of the Peter the Great Bay of the Sea of Japan and its biological consequences. *Russian Journal of Marine Biology*. 2000;26(3):149–159. (In Russ.)

Viarengo A., Lowe D., Bolognesi C., Fabbri E., Köehler A. The use of biomarkers in biomonitoring: a 2-tier approach assessing the level of pollutant-induced stress syndrome in sentinel organisms. *Comp. Biochem. Physiol.* 2007;146:281–300.

Vorob'ev D. S. Influence of oil and oil products on macrozoobenthos. *Izvestiya Tomskogo politekhnicheskogo universiteta = Bulletin of Tomsk Polytechnic University*. 2006;309(3):42–45. (In Russ.)

Vorob'ev D. S. Biological bases for cleaning bottom sediments of water bodies from oil and oil products: DSc. (Dr. of Biol.) thesis. Tomsk; 2013. 46 p. (In Russ.)

Vysotskaya R. U., Nemova N. N. Fish lysosomes and lysosomal enzymes. Moscow: Nauka; 2008. 284 p. (In Russ.)

Winchester B. Lysosomal metabolism of glycoproteins. *Glycobiol.* 2005;15(6):1R–15R. doi: 10.1093/glycob/cwi041

Поступила в редакцию / received: 03.11.2022; принята к публикации / accepted: 29.11.2022.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Высоцкая Римма Ульяновна

д-р биол. наук, профессор, ведущий научный сотрудник
e-mail: vysotskayaru@gmail.com

Бахмет Игорь Николаевич

канд. биол. наук, старший научный сотрудник
e-mail: igor.bakhmet@gmail.com

Мурзина Светлана Александровна

д-р биол. наук, заведующая лабораторией экологической биохимии
e-mail: murzina.svetlana@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Vysotskaya, Rimma

Dr. Sci. (Biol.), Professor, Leading Researcher

Bakhmet, Igor

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Murzina, Svetlana

Dr. Sci. (Biol.), Head of Laboratory