

УДК 594.1:577.12:612.22(26)

А. А. Солдатов, И. В. Сысоева, А. А. Сысоев,
Т. И. Андреевко

**АДЕНИЛАТНАЯ СИСТЕМА ТКАНЕЙ
ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА ANADARA
INAEQUIVALVIS В УСЛОВИЯХ
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ АНОКСИИ**

В экспериментальных условиях изучено влияние аноксии на энергетический статус тканей двустворчатого моллюска *Anadara inaequalvis* Br. Аноксия вызывает снижение пула адениловых нуклеотидов и энергетического потенциала тканей в целом. Последнее находит отражение в уменьшении содержания фракций АТФ, АДФ, а также значений аденилатного энергетического заряда (АЭЗ) и фосфорильного потенциала (ФП). При этом величина снижения в условиях 3-суточной аноксии по всем изучаемым показателям не превышает 40—45%. Это позволяет предположить, что наблюдаемые изменения состояния аденилатной системы тканей моллюска носят сбалансированный характер и являются функционально достаточными для поддержания суббазальных скоростей метаболизма.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, аноксия, ткани, аденилатная система, аденилатный энергетический заряд, фосфорильный потенциал.

Гипоксия является широко распространенным явлением в водах Мирового океана, что определяется низкой скоростью диффузии кислорода в водной среде [18]. Особый интерес представляют организмы, постоянно обитающие в зонах экстремально низкого напряжения кислорода и способные длительно выдерживать аноксические условия. Состояние гипоксии для них является функциональной нормой и предполагает принципиальную реорганизацию тканевого метаболизма.

Ферментные системы митохондрий у гидробионтов, устойчивых к гипоксии, могут быть задействованы в анаэробных процессах генерирования энергии. Посредством данного органоида сопрягаются гликолитические реакции с реакциями белкового катаболизма. Показано, что гипоксия, наряду с усилением анаэробного гликолиза, приводит к снижению пула свободных аминокислот и накоплению аланина и сукцината в тканях [2, 5, 15]. Содержание малата, оксалоацетата при этом снижается, а уровень α -кетоглутарата растет, что свидетельствует об усилении распада белков и процессов переаминирования отдельных аминокислот (глутамата и аланина) [12, 14]. Это

© Солдатов А. А., Сысоева И. В., Сысоев А. А., Андреевко Т. И., 2010

позволяет получать дополнительный ресурс макроэргов без накопления токсичных метаболитов в тканях.

Особый интерес представляют организмы, ведущие роющий образ жизни и способные длительный период времени обходиться без кислорода. К ним относятся двустворчатые моллюски р. *Anadara* [11]. Сравнительные исследования показали, что в условиях нормоксии интенсивность потребления кислорода у них 5—6 раз меньше, чем у других массовых видов двустворок [6]. В условиях экспериментальной аноксии у представителя данного рода — *Anadara inaequivalvis* отмечен рост активности малатдегидрогеназы, аланин- и аспаргатаминотрансфераз, что свидетельствует об усилении функционального значения сукцинаттиокиназной и фумаратредуктазной реакций [7]. Одновременно подавляются процессы, приводящие к накоплению лактата в тканях. Эффективность этих процессов в поддержании энергетического статуса тканей можно оценить только по состоянию аденилатной системы. Это и входило в задачу настоящего исследования.

Материал и методика исследований. Работа выполнена на особях двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* Br. (семейство Arcidae L.) (далее анадара): длина створки 30—33 мм, высота 17—22 мм. Моллюсков собирали одновременно с коллекторных установок рыбодобывающего предприятия «Дон-Комп» (бухта Стрелецкая, г. Севастополь). Транспортировку животных осуществляли в пластмассовых контейнерах насыпью без воды в течение 1 ч от момента сбора. Затем животных для снятия стресса выдерживали в стеклянных аквариумах вместимостью 30 л с проточной морской водой в течение 2—3 сут.

При проведении экспериментальной части работы использовали специально изготовленный стенд. Он позволял поддерживать заданную температуру и концентрацию кислорода в воде в течение неограниченного промежутка времени. В рабочую камеру стенда вместимостью 15 л помещали 30 особей анадары. Содержание кислорода в воде снижали в течение 2,5—3,0 ч с 8,5—8,7 до 0 мг·л⁻¹ прокачиванием N₂. Контроль за величиной PO₂ осуществляли потенциометрически. В работе применяли оксиметр ELWRO N 5221 (Польша). Температуру воды поддерживали на уровне 20 ± 1°С. Соленость воды составляла 17—18‰. Фотопериод — 12 ч день : 12 ч ночь. Экспозиция — 3 сут. Контрольную группу моллюсков содержали в аналогичных условиях при концентрации кислорода в воде 8,5—8,7 мг·л⁻¹ (95—97% насыщения). Ежедневно полностью заменяли воду в емкостях с опытными и контрольными животными для удаления метаболитов.

Препарирование моллюсков и подготовку тканей к хранению осуществляли при температуре 0—4°С с использованием ледяной бани. Образцы тканей гепатопанкреаса, жабр и ноги упаковывали в пищевую фольгу и хранили в жидком азоте. Непосредственно перед проведением лабораторных исследований замороженные ткани взвешивали. Навеску ткани гомогенизировали. В качестве трансформирующей среды применяли 1,15% раствор KCl. Полученные гомогенаты подвергали центрифугированию при 6000 об·мин⁻¹ в течение 15 мин на рефрижераторной центрифуге K-23D

(Германия). Надосадочную жидкость использовали для определения содержания метаболитов. Все процедуры выполняли на холоде (0—4°C).

В пробах определяли содержание АТФ, АДФ, АМФ и неорганического фосфата. Рассчитывали пул аденилатов, аденилатный энергетический заряд (АЭЗ), фосфорильный потенциал (ФП). Содержание АТФ, АМФ, АДФ в тканях определяли хемилюминесцентным методом с применением АТР-Luminometer (LKB-1250, Швеция). Количество неорганического фосфора (Φ_n) в супернатантах оценивали по методу, приведенному в литературе [3] с использованием стандартного набора реактивов «Lachema» (Чехия). Результаты представлены в виде $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$. Достоверность различий оценивали при помощи *t*-критерия Стьюдента [4]. О нормальности распределения судили по сопоставлению абсолютных величин средней арифметической и моды.

Результаты исследований

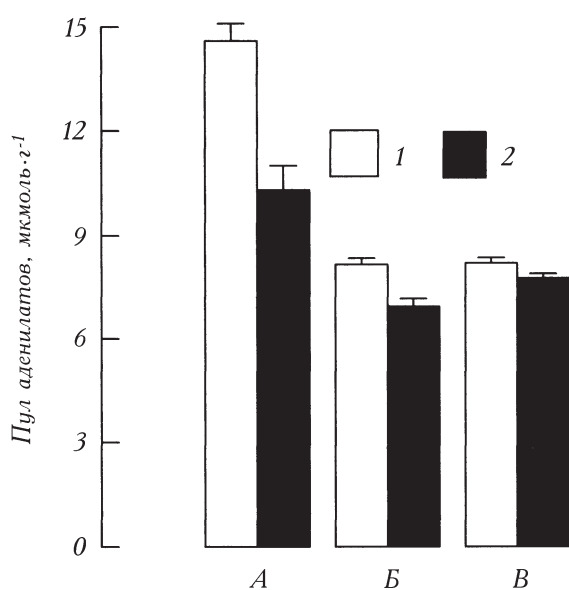
Контрольная группа моллюсков. Максимальный пул адениловых нуклеотидов отмечали в ноге моллюска (рис. 1). Он был на 43—44% ($p < 0,001$) выше, чем в жабрах и гепатопанкреасе. Между двумя последними тканями различия не были статистически выражены. Сходная картина наблюдалась и в отношении отдельных видов аденилатов.

Во всех типах тканей анадары преобладала фракция АДФ — 37—40% общего пула аденилатов (рис. 2). Доля АТФ составляла 33—37%. Остальное приходилось на фракцию АМФ — 25—27%. Из этих данных следует, что соотношение отдельных видов адениловых нуклеотидов совпадало во всех типах тканей. При этом абсолютное содержание АТФ, АДФ и АМФ было явно выше в ноге моллюска ($p < 0,001$). Сравнительная оценка содержания Φ_n дала обратные результаты. В гепатопанкреасе уровень данного соединения был выше. Различия составляли 35,0% ($p < 0,001$) и 65,4% ($p < 0,001$) соответственно по отношению к ноге и жабрам анадары.

Близкие соотношения содержания адениловых нуклеотидов в органах анадары определили и сходные значения АЭЗ (рис. 3). Абсолютные значения АЭЗ находились в пределах 0,53—0,56, то есть не превышали 0,75, что отражает умеренную депрессию физиологических процессов в органах моллюска. Вместе с тем, величина ФП имела явные отличия. В ноге анадары значения данного показателя были на 18,5 и 46,8% ($p < 0,001$) выше, чем в жабрах и гепатопанкреасе соответственно. Это определялось более низким содержанием Φ_n в ноге моллюска.

Влияние экспериментальной аноксии. Двигательная активность животных в условиях аноксии полностью подавлялась. Большую часть времени моллюски находились с широко открытыми створками. Нога выбрасывалась за пределы раковины. Периодически створки закрывались на короткий промежуток времени (20—30 мин). В течение 3 сут наблюдений ни одно из животных не погибло.

Аноксия вызывала близкие изменения энергетического статуса тканей моллюска, влияя как на пул адениловых нуклеотидов, так и на содержание



1. Пул адениловых нуклеотидов в тканях анадары в условиях экспериментальной аноксии. Здесь и на рис. 2, 3: 1 — контроль; 2 — эксперимент; А — нога; В — жабры; В — гепатопанкреас.

отдельных их фракций. В условиях аноксии суммарный уровень аденилатов во всех типах тканей понижался (см. рис. 1). Наиболее выраженные изменения отмечали в ноге моллюска. Они составили 29,5% ($p < 0,001$). В жабрах и гепатопанкреасе по сравнению с контрольной группой различия были не столь существенны — 15,1% ($p < 0,001$) и 5,4% ($p < 0,05$) соответственно.

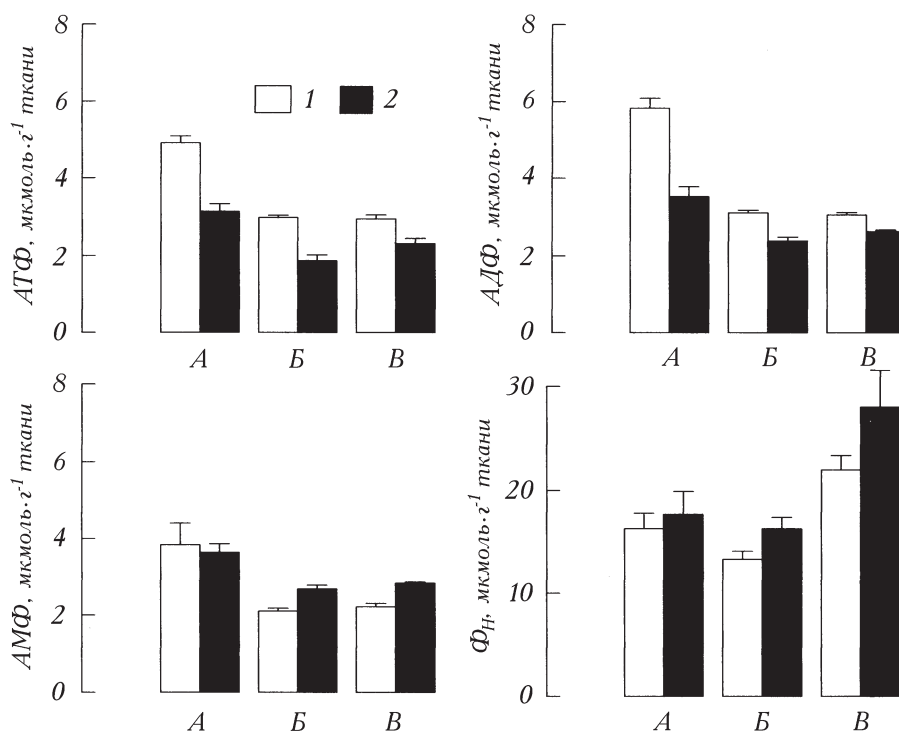
Изменения коснулись в основном фракций АТФ и АДФ (см. рис. 2). Уменьшение уровня этих видов аденилатов составляло соответственно 21—36%

($p < 0,01—0,001$) и 14—39% ($p < 0,05—0,001$). При этом максимальное понижение отмечали в ноге моллюска, а минимальное — в гепатопанкреасе. Содержание же фракции АМФ, напротив, либо повышалось на 27—28% ($p < 0,001$) (жабры, гепатопанкреас), либо сохранялось в пределах контрольных величин (нога). Уровень Φ_n во всех типах тканей имел тенденцию роста, однако различия не были статистически выражены.

Величина АЭЗ в условиях аноксии также понижалась. Снижение в жабрах и гепатопанкреасе было соизмеримо и составляло 15—20% ($p < 0,001$) (см. рис. 3). В ноге оно было менее выражено — 11,7% ($p < 0,01$). При этом абсолютные значения данного показателя оказывались ниже 0,5: 0,44—0,48, то есть попадали в зону сублетальных величин. Существенные изменения претерпевал и ФП. В условиях отсутствия кислорода в среде его значения понижались на 34—45% ($p < 0,001$). По сравнению с другими органами самое значительное понижение отмечали в жабрах моллюска.

Обсуждение результатов исследований

Ткани анадары изначально имеют низкий энергетический статус, что отражает пониженный уровень АТФ и невысокие значения аденилатного энергетического заряда и фосфорильного потенциала. Это хорошо коррелирует со сниженными кислородными потребностями данного вида в условиях нормоксии, которые были описаны ранее. Известно, что величина АЭЗ для большинства тканей и клеток находится в пределах 0,80—0,95 единиц [8]. Так, для других представителей р. *Anadara* были получены значения 0,83

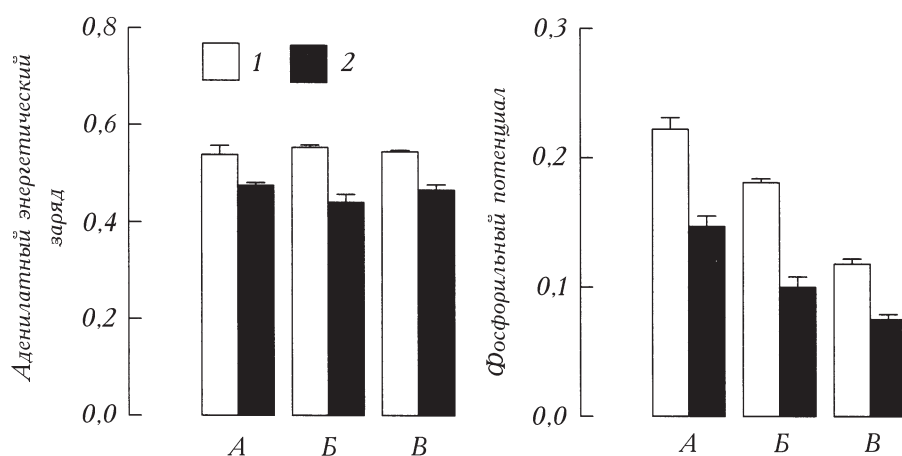


2. Содержание отдельных видов адениловых нуклеотидов и неорганического фосфата в тканях анада-ры в условиях экспериментальной аноксии.

[23]. В нашем случае они не превышали 0,56 (контрольная группа), что отражает умеренную депрессию физиологических процессов в органах данного вида. Преобладание фракции АДФ среди других видов адениловых нуклеотидов также указывает на низкие энергетические потребности тканей *A. inaequalvis*. Можно рассмотреть несколько причин, определяющих это состояние тканей моллюска.

Способность моллюсков многократно подавлять энергетические потребности тканей, особенно их аэробную составляющую, отмечена во многих работах [10, 17, 23, 25]. Это отражает крайне низкий уровень базального обмена у данной группы организмов и их способность адаптироваться к неблагоприятным условиям среды, в частности к экстремальным формам гипоксии, аноксии, длительному пребыванию на воздухе, значительным градиентам солености и температуры [10, 22]. Интенсивность обменных процессов при этом может подавляться в 20 раз и более [19].

Черноморские популяции *A. inaequalvis* в основном приурочены к донным илистым грунтам, а также гипоксическим акваториям северо-западного шельфа Черного моря, то есть к условиям среды с выраженным дефицитом кислорода [11]. Исследования, выполненные нами на *A. inaequalvis* ранее, показали, что у особей данного вида даже в условиях внешней нормок-



3. Аденилатный энергетический заряд и фосфорильный потенциал тканей анадары в условиях экспериментальной аноксии.

сии в тканях активно протекают анаэробные процессы [6]. Потребление кислорода крайне незначительно. Такой тип организации метаболизма, вероятно, и является функциональной основой пониженного энергетического статуса тканей.

Следует также остановиться на тканевой специфике состояния аденилатной системы анадары. Для ноги моллюска был отмечен самый высокий пул адениловых нуклеотидов. Это хорошо согласуется с функциональной активностью данного органа. Моллюск активно использует его при перемещении по субстрату и зарывании в грунт. Ранее было показано, что в отличие от других органов (жабры, гепатопанкреас) здесь протекают преимущественно аэробные процессы, что, очевидно, и является следствием различий в функциональной активности этих структур [6]. В условиях аноксии аэробная составляющая метаболизма в ноге подавляется. В этом, по-видимому, и следует усматривать более высокий эффект аноксии на аденилатный статус данного органа по сравнению с жабрами и гепатопанкреасом, где изначально более выражены анаэробные процессы [6].

Трехдневная экспериментальная аноксия оказывала негативное влияние на энергетический статус тканей анадары. Об этом свидетельствует следующая группа фактов: снижение уровня АТФ и АДФ, уменьшение значений АЭЗ и ФП, падение пула аденилатов в целом.

Сведения о влиянии гипоксии и аноксии на энергетический статус тканей моллюсков противоречивы. В некоторых работах отмечается, что гипоксия вызывает существенный (до 70%) рост содержания АТФ в тканевых структурах пресноводных моллюсков и других беспозвоночных (олигохет и хиромид) [1]. Это связывается со способностью организмов этих систематических групп переходить к крайне низкой скорости суббазального метаболизма, при которых анаэробные метаболические процессы не только

обеспечивают потребности тканей в энергии, но и позволяют повышать значения АЭЗ и ФП тканей.

В ряде работ отмечается, что в условиях острого дефицита кислорода вначале (первые часы) происходит понижение уровня макроэргов на 30—50% при одновременном уменьшении АЭЗ до уровня 0,4 единиц. Однако затем данные изменения сохраняются на протяжении многих суток существования в условиях гипоксии (аноксии) [13, 24]. Начальное снижение энергетического статуса тканей связывают либо с развитием компенсационных процессов, направленных на поддержание аэробных процессов, либо с периодом переключения на анаэробные пути метаболизма. По-видимому, именно эта совокупность процессов и реализовалась в тканях анадары в условиях экспериментальной аноксии.

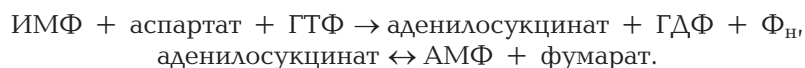
Одним из следствий аноксии явилось снижение пула АДФ в тканях анадары. Данный вид аденилатов является акцептором Φ_n , в отличие от АМФ. Поэтому поддержание ресурса АДФ в тканях — необходимое условие быстрого восстановления АТФ. Снижение уровня АДФ может происходить путем гидролиза фосфата или посредством аденилаткиназной реакции.

Обе реакции необратимы ввиду неспособности АМФ связывать Φ_n . Более целесообразной считается аденилаткиназная реакция, позволяющая поддерживать ресурс АТФ. Она протекает с относительно постоянной незначительной скоростью [8], но может иметь функциональное значение для клетки и тканей в условиях суббазальных скоростей метаболизма, характерных для внешней аноксии. Реакция контролируется миокиназой (аденилаткиназой), активность которой у гидробионтов существенно повышается в условиях дефицита кислорода [21].

Гидролиз АДФ и аденилаткиназная реакция должны сопровождаться повышением содержания АМФ в тканях. Это действительно имело место в условиях аноксии в жабрах и гепатопанкреасе анадары. Известно, что рост уровня АМФ увеличивает активность фосфофруктокиназы и активизирует гликолитические процессы в целом, что важно в условиях анаэробной перероляции метаболизма [8].

Значительное накопление АМФ в тканях невозможно, так как это соединение не способно выступить в роли акцептора Φ_n и восстановить ресурс АДФ. Оно подвергается дезаминированию с образованием инозиновой кислоты (ИМФ). Реакция необратима и катализируется АМФ-дезаминазой, чрезвычайно активной в тканях гидробионтов, в частности у рыб [21]. Этот процесс должен сопровождаться снижением пула адениловых нуклеотидов в тканях, что в условиях аноксии и было отмечено для анадары, прежде всего в ноге моллюска, где ресурс этих соединений был наиболее высок. В условиях нормоксии содержание АМФ находится в динамическом равновесии с АДФ и АТФ благодаря активности АТФазы и миокиназы [9]. Острая гипоксия и аноксия нарушают это равновесие, приводя к описанному выше состоянию аденилатной системы клетки.

Слід відзначити, що при відновленні кислородного режиму тканин відбувається швидка регенерація пула АМФ і інших видів аденилатів [16]. Це відбувається в реакціях пуриннуклеотидного циклу (цикл Ловенштейна) за рахунок ресурсу вільних амінокислот, переважно аспартату [19]:



Ферменти даного циклу були виявлені у морських риб [16], що не виключає їх наявності і в тканинах молюсків.

Висновок

Ткани анадари вихідно мають низький енергетичний статус, що відображає знижений рівень АТФ, кількісне переобладнання серед аденилатів фракції АДФ і невисокі значення АЕЗ і ФП. Це добре корелює з зниженими кислородними потребами даного виду молюска в умовах нормоксії, які були показані раніше.

Аноксія викликає зниження пулу аденилових нуклеотидів і енергетичного потенціалу тканин в цілому. Останнє знаходить відображення в зменшенні вмісту АТФ, АДФ, а також значень АЕЗ і ФП. При цьому зниження всіх досліджуваних показників в умовах 3-суточної аноксії не перевищує 40—45%. Це дозволяє передположити, що спостережувані зміни стану аденилатної системи тканин молюска носять збалансований характер і є функціонально достатніми для підтримки суббазальної швидкості метаболізму.

**

*В експериментальних умовах вивчено вплив аноксії на енергетичний статус тканин двостулкового молюска *Anadara inaequalis* Br. Тривалість експерименту — 3 доби. Температура води утримувалася на рівні $20 \pm 1^\circ\text{C}$, солоність становила 17—18‰, фотоперіод — 12 год день : 12 год ніч. Тканини анадари мають низький енергетичний статус, що зумовлює знижений рівень АТФ і невисокі значення аденилатного енергетичного заряду (АЕЗ) і фосфорильного потенціалу (ФП). Це добре корелює зі зниженими кисневими потребами цього виду в умовах нормоксії, що були описані раніше. Загибелі тварин протягом експерименту не спостерігали. Аноксія викликає зниження пулу аденилових нуклеотидів і енергетичного потенціалу тканин у цілому. Останнє знаходить відображення у зменшенні вмісту фракцій АТФ, АДФ, а також значень АЕЗ і ФП. При цьому зниження всіх досліджуваних показників в умовах 3-добової аноксії не перевищує 40—45%. Це дозволяє припустити, що зміни стану аденилатної системи тканин молюска, що спостерігаються, мають збалансований характер і є функціонально достатніми для підтримки суббазальної швидкості метаболізму.*

**

*Influence of an anoxia on the energy status of tissues of bivalvia mollusc *Anadara inaequalis* Br. was investigated under experimental conditions. The experiment exposition was 3 days. The temperature of water was kept up at a level of $20 \pm 1^\circ\text{C}$. Salinity was 17—18‰. The photoperiod — 12 hours day : 12 hours night. Initially *A. inaequalis* tissues have the low energy status that shows lowered ATP level and low values of adenylate*

energy charge (AEC) and phosphorylating potential (PhP). It correlates well with the reduced oxygen requirements of this species under normoxia conditions, which have been described earlier. Animal death was not observed during experiment. The anoxia causes decrease of adenylate nucleotides pool and an energy potential of tissues in a whole. The last reveals in reduction of the ATP, ADP contents and also values AEC and PhP. Under conditions of 3 days anoxia the value of decrease in all investigated parameters does not exceed 40–45%. It allows to assume, that observed changes of a adenylate system state have balanced character of mollusc tissues and are functionally sufficient for maintenance of metabolism subbasic rate.

**

1. Биргер Т.И. Метаболизм водных беспозвоночных в токсической среде. — Киев: Наука, 1979. — 189 с.
2. Горомосова С.А., Шапиро А.З. Основные черты биохимии энергетического обмена мидий. — М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1984. — 120 с.
3. Камышников В.С. Справочник по клинико-биохимическим исследованиям и лабораторной диагностике. — М.: МЕДпресс-информ, 2004. — 501 с.
4. Ребров О.Ю. Статистический анализ медицинских данных. Применение пакета прикладных программ STATISTIKA. — М.: МедиаСфера, 2002. — 305 с.
5. Савина М.В. Механизмы адаптации тканевого дыхания в эволюции позвоночных. — СПб.: Наука, 1992. — 200 с.
6. Солгатов А.А., Ангреенко Т.И., Головина И.В. Особенности организации тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara inaequalvis* Bruguiere // Доп. НАН України. — 2008. — № 4. — С. 161—165.
7. Солгатов А.А., Ангреенко Т.И., Сысоева И.В., Сысоев А.А. Тканевая специфика метаболизма у двустворчатого моллюска *Anadara inaequalvis* Вг. в условиях экспериментальной аноксии // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. — 2009. — Т. 45, № 3. — С. 284—289.
8. Страйер Л. Биохимия. — М.: Мир, 1984. — 232 с.
9. Atkinson D.E. Cellular energy metabolism and its regulation. — New York: Acad. press, 1977. — P. 201—224.
10. Boutilier R.G., West T.G., Pogson G.H. et al. Nautilus and the art of metabolic maintenance // Nature. — 1996. — Vol. 382, N 591. — P. 534—536.
11. Brenko M., Legac M. A review of bivalve species in the eastern Adriatic Sea. 2. Pteromorphia (*Arcidae* and *Noetidae*) // Nat. Croat. — 1996. — Vol. 5, N 3. — P. 221—247.
12. Carpena E., Zurburg W., Cortesi P. et al. Biochemical effects of anaerobiosis in *Venus gallina* L. and *Scapharca inaequalvis* (Bruguiere) // Bollettino Soc. Ital. Biol. Sperimentale. — 1985. — Vol. 61, N 5. — P. 707—714.
13. Carroll J.L. Strategies of anaerobiosis in New Zealand infaunal bivalves: adaptations to environmental and functional hypoxia // New Zeal. J. Mar. Fresh. Res. — 1995. — Vol. 29. — P. 137—146.
14. De Zwaan A., Babarro J.M.F., Monari M., Cattani O. Anoxic survival potential of bivalves: (arte)facts // Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol. — 2002 — Vol. 131, N 3. — P. 615—624.

15. De Zwaan A., Cortesi P., Van den Thillart G. et al. Differential sensitivities to hypoxia by two anoxia-tolerant marine molluscs: a biochemical analysis // Mar. Biol. — 1991. — Vol. 111. — P. 343—341.
16. Driedzic W.R., Hochachka P.W. Metabolism in fish during exercise // Fish physiology. — London: Acad. press, 1978. — Vol. 7. — P. 503—536.
17. Hochachka P. W. Defense strategies against hypoxia and hypothermia // Science. — 1986. — Vol. 231. — P. 234—241.
18. Joyce S. The dead zones: oxygen-starved coastal waters // Environ. Health Perspective. — 2000. — Vol. 108, N 3. — P. 120—125.
19. Larade K., Storey K. Arrest of transcription following anoxic exposure in a marine mollusc // Mol. Cell Biochem. — 2007. — Vol. 15. — P. 17—35.
20. Lowenstein J.M. Ammonia production in muscle and other tissues: the purine nucleotide cycle // Physiol. Rev. — 1972. — Vol. 52. — P. 382—414.
21. Lushchak V.I., Smirnova Y.D., Storey K.B. AMP-deaminase from sea scorpion white muscle: properties and redistribution under hypoxia // Comp. Biochem. Physiol. — 1998. — Vol. 119. — P. 611—618.
22. Storey K. B. Suspended animation: the molecular basis of metabolic depression // Can. J. Zool. — 1988. — Vol. 66. — P. 124—131.
23. Watanabe T., Shibata K., Kera Y. et al. Effects of hypoxic and osmotic stress on the free D-aspartate level in the muscle of blood shell *Scapharca broughtonii* // Amino Acids. — 2005. — Vol. 28, N 3. — P. 291—296.
24. Wijsman T.C.M. Adenosine phosphates and energy charge in different tissues of *Mytilus edulis* under aerobic and anaerobic conditions // J. Comp. Physiol. — 1976. — Vol. 107, N 1. — P. 129—140.
25. Wu R.S.S. Hypoxia: from molecular responses to ecosystem responses // Mar. Poll. Bull. — 2002. — Vol. 45, N 1. — P. 35—45.