

# ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ И ГИСТОХИМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ОБОЛОЧЕК И ЭМБРИОНОВ ЯИЦ АРТЕМИЙ

*Л.А. ВОЛЬФ,*

*преподаватель, Павлодарский государственный  
университет им. С. Торайгырова*

**Ключевые слова:** артемия, яйца, эмбрион, хитозан.

Галофильные рачки рода *Artemia* (Crustacea, Anostraca) проявляют замечательную способность противостоять многим неблагоприятным условиям, что связано с формированием адаптаций к среде обитания на экологическом, физиологическом и биохимическом уровне. Артемия существует в солёной воде с широким диапазоном минерализации (от 10 до 340‰), не подходящей для большинства организмов, с низким содержанием кислорода, высокой температурой, изменчивой кормовой базой, различным гидрологическим режимом водоёмов (включая полное пересыхание), зависящим от климатических колебаний.

Артемии было бы трудно выжить без определённых адаптивных стратегий, в том числе на стадии яйца. Рачку свойственна длительная эмбриональная диапауза (до нескольких лет) с предельно низкой интенсивностью основных метаболических процессов и способностью возобновлять развитие при благоприятных условиях [1].

Существенную роль в формировании адаптаций яиц как пропативной стадии артемии играет оболочка, а также запас-

ные питательные вещества, обеспечивающие эмбриона от неблагоприятных внешних условий. Наиболее информативным для исследования экологических адаптаций *Artemia parthenogenetica* является изучение строения яиц рачков на гистологическом и биохимическом уровне, причём именно на базе материала, взятого из солёных озёр северо-восточных регионов Казахстана с наиболее суровыми климатическими условиями.

Изучение строения оболочки яиц артемии на микроморфологическом уровне имеет и непосредственное прикладное значение, поскольку оболочки яиц ракообразных служат сырьём для получения хитина и хитозана в промышленных масштабах. До недавнего времени основным сырьём для получения хитозана служили хитиновые оболочки грибов и панцири морских ракообразных. Однако грибное сырьё требует трудоёмких технологий переработки, а панцири морских ракообразных являются дорогостоящим материалом (в плане себестоимости добычи) и к тому же не всегда экологически чистым ввиду про-



140008, Республика Казахстан,  
г. Павлодар, ул. Ломова, 64;  
тел. 8 (3182) 67-36-76;  
e-mail: [alena18er@bk.ru](mailto:alena18er@bk.ru)

грессирующего загрязнения Мирового океана неорганическими и органическими поллютантами.

А таким странам, как Казахстан, которые имеют континентальное географическое положение, но значительное количество солёных озёр на своей территории, необходимо осваивать местные ресурсы в виде панцирей мелких галофильных ракообразных, обитающих в этих озёрах в большом количестве. Многие сопредельные с Северным и Восточным Казахстаном регионы России имеют сходные ландшафты и гидрогеографические условия, а значит, могут и должны использовать свои солёные озёра в качестве сырьевой базы для производства хитозана.

Для объективной оценки оболочек яиц артемии в качестве промышленного сырья для получения хитина и хитозана необходимо, во-первых, детальное

**Brine shrimp, egg,  
embryo, chitozan.**

изучение строения оболочек яиц на биохимическом и гистологическом уровне у вида *Artemia parthenogenetica*, обитающего в Казахстане, который ранее не подвергался такому исследованию, в которых, оценка запасов яиц артемии в солёных озёрах на территории юга Западно-Сибирской равнины.

#### Материал и методика исследований

Яйца *Artemia parthenogenetica*, собранные на озёрах Борлы, Сейтен, Маралды (Прииртышский бассейн солёных озёр), были фиксированы в 10%-ном нейтральном формалине. Материал был залит в парафин по общепринятым методикам. Гистоморфологические структуры выявлялись при окрашивании методом Маллори и гематоксилин-эозином Эрлиха. Химический состав тканей определяли различными реактивами, нуклеиновые кислоты – реакцией Фельгена с холодным гидролизом. Суммарные белки выявляли бромфеноловым синим по Бонхеу; основные белки – прочным зелёным при pH 2,2; кислые белки – прочным зелёным при pH 8,0-8,5. Сульфгидрильные группы протеинов – ферри-феррицианидным методом Швермона-Фредерика; аминокислоты, связанные с белками, нингидрином – реактивом Шиффа; кислые мукополисахариды – альциановым синим по Сидмену [2]. Приготовленные препараты изучали на микроскопе PZO (PZO Warszawa, Poland).

#### Микроморфологическая и гистохимическая характеристика яиц *Artemia parthenogenetica*

Яйца *A. parthenogenetica* богаты желтком. Желточные гранулы равномерно заполняют всё внутреннее пространство яйца (рис. 1, 2).

Физиологическая роль отдельных структур зародыша выявляется при изучении эмбрионального развития, которое описано в ряде литературных источников. В результате полного и равномерного дробления яйца устанавливается спиральное расположение бластомеров. Образующаяся в результате дробления целобластула состоит из 512 бластомеров.

Фазы созревания и дробления, формирования желточной оболочки происходят в матке. О.М. Иванова-Казас [3] отмечает, что у артемии гастрюляция протекает как двухфазный процесс: вначале на будущем заднем конце зародыша происходит миграция мезодермы, а потом на брюшной стороне, ближе к переднему концу, инвагинирует эктодерма; вслед за эктодермой на том же месте уходят внутрь эктодермальные клетки, образующие впоследствии стомодеум. Таким образом, у артемии имеется два бластопора, находящихся на некотором расстоянии один от другого – 120° по дуге. О.М. Иванова-Казас [3] первую фазу мезодермы характеризует как фазу формирования симметрии зародыша, который исходит из мезодермы – на поперечных срезах симметрия

выражена только в мезодерме. К концу этой фазы устанавливается проспективная вентральная сторона зародыша.

Вторая фаза гастрюляции характеризуется формированием зародышевых листков: энтодермы, эктодермы и мезодермы, которые чётко отделяются друг от друга. Причём у артемии энтодерма образуется путём впячивания, а мезодерма – путём иммиграции, и материал энтодермы лежит ближе к переднему концу, чем материал мезодермы. В результате двух фаз гастрюляции бластопор у рачка состоит из двух частей: на месте инвагинаций энтодермы образуется рот, на месте иммиграции мезодермы – анус.

Яйца артемии покрыты оболочкой, состоящей из трёх слоев: тонкий наружный слой, образующий слоистую структуру, имеет толщину до 1,5 мкм; средний слой – рыхло-губчатый, наиболее толстый слой имеет толщину 7,5-8,5 мкм; внутренний слой (желточная оболочка) – студенистый, прозрачный, имеет толщину около 3 мкм (рис. 2).

Последняя оболочка – результат образования бластулы, то есть дополнительная эмбриональная оболочка очень ранней линьки. Свидетельством этого является сохранение вплоть до стадии науплиуса отпечатков бластомеров по-

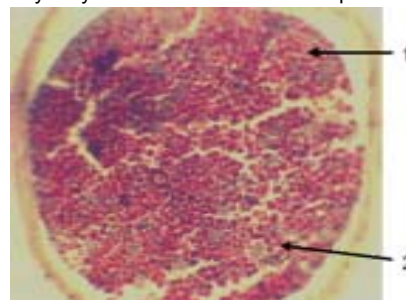


Рисунок 1. Срез яйца *A. parthenogenetica*. Окрашен методом Маллори (x600): 1 – желточные клетки; 2 – ядра клеток дыхательной пластинки

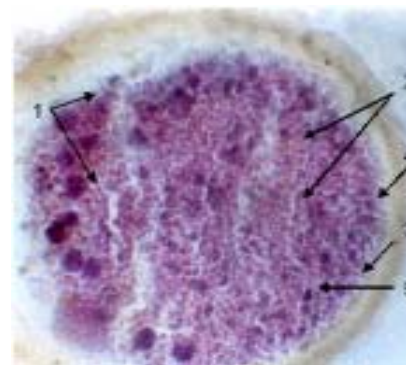


Рисунок 3. Срез яйца *A. parthenogenetica*. Окрашивание гематоксилин-эозином (по Эрлиху) (x600): 1 – ядра клеток дыхательной пластинки; 2 – желточные клетки; 3 – наружная оболочка; 4 – хитиновая оболочка; 5 – эмбриональная оболочка

лигональной формы. Внутри развивающегося яйца обнаруживаются два типа клеток, отличающихся друг от друга как по размерам клеток, так и по размерам ядер. Распределение этих клеток внутри развивающегося яйца неравномерное: крупные клетки с диаметром ядра 10-11 мкм в количестве 6-8 шт. расположены в один ряд, всегда на одном полюсе яйца (рис. 3). Расположены они на дорсальной стороне задней части головы; их характеризуют как будущий спинной щит (карапакс), который у жаброногих раков отсутствует.

У многих Anostraca и Cladocera зачаток спинного щита (овальный участок гиподермы на спинной стороне головы) избирательно окрашивается прижизненными красителями, которые выявляют места интенсивных окислительно-восстановительных процессов. Из этих наблюдений О.М. Иванова-Казас [3] сделала вывод, что зачаточный карапакс играет роль провизорного органа дыхания (дыхательная пластинка). Влево от дыхательной пластинки расположены дорсальные группы ганглиозных клеток протоцеребрума, вглубь от которых расположены ганглиозные клетки дейтоцеребрума. На сделанных нами снимках хорошо заметна развитая дыхательная пластинка, выполняющая функции кислородного обмена у эмбриона; а у взрослой артемии, как и у других жаброногих раков, карапакс редуцируется.

Эктодерма представлена крупными клетками; средняя кишка хорошо выражена, но ещё не соединена с проктодеу-

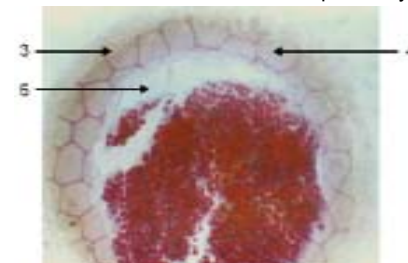


Рисунок 2. Срез яйца *A. parthenogenetica*. Окрашен методом Маллори (x600): 3 – наружная оболочка; 4 – хитиновая оболочка; 5 – эмбриональная оболочка

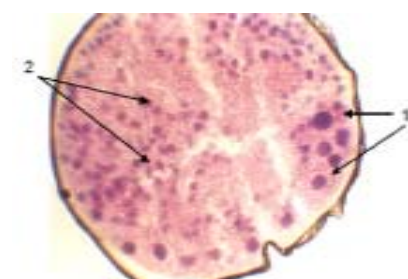


Рисунок 4. Срез яйца *A. parthenogenetica*. Окрашивание гематоксилин-эозином (по Эрлиху) (x600): 1 – ядра клеток дыхательной пластинки; 2 – желточные клетки

мом. Клетки эктодермы низкие, маленькие, наблюдается появление засечек между конечностями.

Толщина оболочки составляет 9-11 мкм. Оболочка состоит из трёх хорошо выраженных слоёв, клетки имеют крупные и мелкие ядра, плазмы в яйце не очень много. В исследованных нами пробах обнаружены две группы яиц. Одна группа характеризуется тем, что она богата желтком. Эта группа яиц находится в стадии бластулы. Во второй группе яйца находятся в стадии гастрюлы, её первой фазе, и они составляют большинство.

При окрашивании срезов методом Фельгена выявлена наибольшая активность окраски в ядрах клеток дыхательной пластинки и ядрах желточных клеток, которые содержат большое количество нуклеиновых кислот. Цитоплазма же этих клеток слабее воспринимает краситель. Это является свидетельством интенсивного деления клеток эмбриона (часто идут процессы митоза и кариокинеза).

Высокое содержание гликогена отмечено в желточных клетках; он рассеян по цитоплазме этих клеток в виде гранул. Скопление гликогена в желточных клетках подтверждает его роль как основного питательного вещества, необходимого при эмбриогенезе. Нейтральные мукополисахариды, являющиеся компонентом цитоплазмы желточных клеток, содержатся также и в эмбриональной оболочке.

Преобладание углеводов в качестве основных питательных веществ целесообразно по ряду причин:

- быстрый гидролиз сложных углеводов до моносахаридов, непосредственно участвующих в энергетическом обмене;
- требуют минимум кислорода, будучи уже частично окисленными органическими веществами (а это актуально при обитании в солёных водоёмах, довольно бедных кислородом) [4];
- возможность быстрого получения энергии при гликолизе (что актуально для быстро движущейся личинки) [5];
- высокая энергетическая эффективность цикла трикарбоновых кислот (цикла Кребса), в котором продукты анаэробной фазы обмена глюкозы окисляют-

ся до конечных продуктов метаболизма (углекислого газа и воды) [5].

Ядра клеток дыхательной пластинки активно воспринимают прочный зелёный при pH 2,2, следовательно, в их составе преобладают кислые белки (рис. 5). Содержание кислых белков в цитоплазме желточных клеток не столь значительно. В эмбриональной оболочке кислые и основные белки выявлены суммарно. Высокое содержание кислых белков и общая кислая реакция в органе провизорного дыхания вполне объяснимы активно происходящими там реакциями электрон-транспортной цепи, при которых происходят изменения мембранного потенциала и перенос протонов [5].

При окрашивании препаратов методом сулема – бромфеноловый синий была отмечена слабая реакция в цитоплазме желточных клеток. Это говорит о незначительном содержании суммарных белков в данном участке яйца. Проведённые тесты на выявление кислых мукополисахаридов дали отрицательный результат.

При использовании ферри-феррицианидного метода сульфгидрильные группы белков выявлены в клетках дыхательной пластинки (рис. 6), причём распределение -SH групп в клетках этого типа различно: в некоторых клетках -SH группы гомогенны и находятся в центре клетки, а в других располагаются в виде гранул по цитоплазме.

Это может быть обусловлено различным уровнем физиологической активности клеток. Наружная, хитиновая и эмбриональная оболочки не имеют в своем составе сульфгидрильных групп протеинов, что может быть обусловлено малой биохимической активностью белков и их преимущественно структурно-защитной ролью.

Более того, реакционноспособные сульфгидрильные группы в составе белков оболочки, особенно наружной, были бы нецелесообразны по ряду причин. Во-первых, они сделали бы оболочку уязвимой для окислителей ввиду восстановительного характера – степень окисления серы в сульфгидрильной группе равна 2 [6]. Во-вторых, они бы кумулировали двухвалентные тяжёлые металлы (с образованием сульфидов), что

могло бы нарушить структуру, функции и защитные свойства белков и привести к интоксикации зародыша. В-третьих, эти группы (по причине опять-таки восстановительного характера) нарушали бы доступ кислорода к эмбриону (а солёные водоёмы и так довольно бедны кислородом). Тот факт, что оболочки яиц артемии почти не содержат сульфгидрильных групп белков, является позитивным фактором для их использования в качестве сырья для получения хитина, хитозана, липидного концентрата: исключено загрязнение этих продуктов тяжёлыми металлами даже при значительном содержании двухвалентных катионов в среде обитания рачков.

На гистохимическом уровне не изучались липидные субстанции в структуре оболочек артемии, а использовались литературные данные, свидетельствующие о том, что хорин (твёрдый внешний слой оболочки яйца) состоит из липопротеинов, пропитанных хитином и продуктом распада гемоглобина – гематином. Дублённые белки наряду с хитином повышают механическую прочность оболочки (в том числе её устойчивость к абразивному действию песчаных и глинистых частиц), а также обеспечивают противостояние агрессивным химическим воздействиям (в том числе сохраняют яйца жизнеспособными в желудочно-кишечном тракте птиц, питающихся взрослыми самками артемий). Жиры могут выполнять функции дополнительного запаса вещества и энергии, терморегуляции, кумуляции экзогенных и эндогенных токсинов, защиты яиц от преждевременной активации кислорода, а также обеспечивают влагонепроницаемость оболочки (эту функцию липиды выполняют в различных структурах у разных видов животных; например, у паукообразных липопротеиновый комплекс наружного слоя кутикулы полностью непроницаем для воды).

Кроме того, оболочка яиц артемии содержит также значительные включения каротиноидов, придающие ей оранжевую окраску. Также имеется информация, что многие животные-галлофилы, обитающие в условиях экстремального уровня засоленности, накапливают или синтезируют каротиноиды, за счёт чего приобретают ярко-оранжевую окраску. По нашим наблюдениям, артемии, обитающие в озёрах Прииртышского бассейна солёных озёр, имеют различную окраску: от прозрачной и зеленоватой до жёлто-оранжевой и даже ярко-красной, причём интенсивная оранжевая или алая окраска характерна для рачков, обитающих в наиболее солёных водоёмах – 250-300 г/л (озёра Маралды, Калатуз, Казы, Туз). Артемии из водоёмов с относительно низким содержанием солей обычно зеленоватые или прозрачные.

По-видимому, накопление каротиноидов является одной из физиологических и биохимических адаптаций рачков

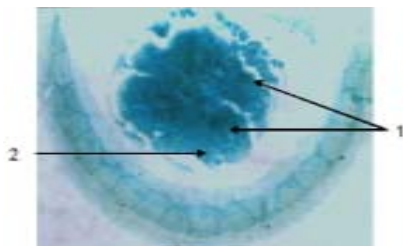


Рисунок 5. Срез яйца *A. parthenogenetica*. Окраска прочным зелёным при pH 2,2 (x600): 1 – ядра клеток дыхательной пластинки; 2 – желточные клетки

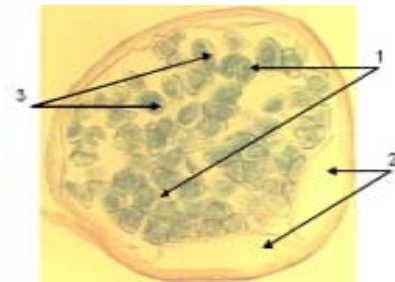


Рисунок 6. Феррицианидный метод окрашивания Швермона-Фредерика (x600): 1 – клетки дыхательной пластинки; 2 – воздушные пазухи; 3 – ядра клеток

(наряду с другими галофильными организмами) к условиям экстремальной засоленности. Механизм этой адаптации мы можем рассмотреть лишь на гипотетическом уровне. Логично предположить, что каротиноиды как вещества с большим числом ненасыщенных связей легко реагируют с окислителями (в том числе с растворённым в воде кислородом), что актуально для активации дыхания в водоёмах с низким содержанием кислорода. (Солёные водоёмы отличаются низким содержанием кислорода в воде, причём его концентрация падает по мере увеличения массовой доли солей). Кроме того, каротиноиды, будучи жирорастворимыми веществами, благодаря своей окисляемости улучшают окисление жиров (которые из всех энергетических веществ требуют больше всего кислорода). Метаболическая вода, образующаяся при окислении, служит для осморегуляции в теле рачка.

Каротиноиды способны к оксигенации/деоксигенации, могут депонировать кислород в клетке и выдавать его в случае дефицита. На базе экспериментальных исследований многих групп беспозвоночных и позвоночных животных сформулирована теория, согласно которой каротиноиды принимают участие в формировании иного, чем митохондрии, энергопроводящего органа, функцией которого является обеспечение клеток энергией в условиях гипоксии, когда митохондрии не могут нормально функционировать. Запасы каротиноидов достаточно велики у гельминтов, паразитирующих в условиях дефицита кислорода, особенно в желудочно-кишечном тракте. Каротиноиды играют важную роль в обмене веществ, участвуя в транспорте электронов за счёт той же особенности своего химического строения, которая обуславливает активное присоединение и депонирование кислорода, – наличия большого числа двойных связей в молекуле.

Высокий уровень содержания каротина не только в организме взрослых рачков, но и в оболочках яиц из ультрагалинных озёр делает яйца из таких водоёмов более ценным сырьём, из которого можно было бы получать липидный концентрат с высоким содержанием каротина для использования в качестве кормовой добавки в животноводстве.

Кратко резюмировать основные функции биохимических компонентов оболочки яиц артемии можно в виде таблицы.

Таким образом, основные экофизиологические адаптации яиц артемии направлены на их резистентность к следующим неблагоприятным внешним факторам:

- к высуханию (адаптации к нему важны при сезонных изменениях уровня воды в озёрах, а также при распространении сухих яиц ветром);

- к колебаниям климатических условий, в том числе внешней температуры и влажности;

- к агрессивным химическим веществам (малая реакционноспособность белков оболочки и отсутствие там активных сульфгидрильных групп, присутствие сплошного слоя химически инертного хитина);

- к относительно малому содержанию кислорода в солёных водоёмах (основные запасные энергетические вещества – углеводы; дыхательная пластинка содержит много кислых белков; каротиноиды, содержащиеся в оболочке яиц и теле взрослых рачков, особенно при повышенной солёности, активизируют окислительные процессы и депонируют кислород ввиду обилия ненасыщенных связей).

Исследование свойств хитиновых оболочек гидробионтов, в том числе

гаммарусов и артемий, как потенциальных источников промышленного сырья для получения хитозана активно проводится российскими учёными. Такая работа была проведена и в Алтайском крае, сопредельном с Северным Казахстаном, богатом солёными и солоноватыми озёрами с высокой численностью мелких рачков. Хитозан и микрористаллический хитозан, полученные из некондиционных яиц артемии, обладают рядом преимуществ по сравнению с аналогичными продуктами, полученными из других объектов (рачки-бокоплавы *Gammarus lacustris*, подмор пчёл, панцири камчатского краба *Paralithodes camtschaticus*, грибы-вешенки). Оба вида озёрных рачков (бокоплавы и артемии) отличались

Таблица

Назначение компонентов оболочки яиц артемии в комплексе экофизиологических адаптаций пропативной стадии

Компонент или субстанция	Её адаптивные функции	В каких условиях проявляется адаптация
Липиды и липопротеидные комплексы	Защита эмбриона от высухания за счёт гидрофобных свойств жиров	При сезонном и другом падении уровня воды в водоёмах, диссеминации яиц ветром
	Теплоизоляция	Защита эмбриона при критических понижениях температуры, могущих вызвать необратимые изменения в тканях
	Способность жиров легко окисляться кислородом воздуха, особенно при содержании каротиноидов	
	Дополнительные энергетические субстанции	Энергообеспечение развивающегося эмбриона
	Способность связывать и кумулировать эндогенные и экзогенные токсины	Детоксикация продуктов метаболизма эмбриона Связывание токсических веществ, проникающих из внешней среды
	Связывание кислорода из внешней среды	Страховка от преждевременного развития зародыша
Дублённые белки	Механическая прочность	Защита от механической деструкции, в том числе действия абразивных минеральных частиц
	Противостояние химически агрессивным средам	Сохранение жизнеспособности яиц при переваривании самок с яйцами в желудке птиц При попадании в неблагоприятные естественные или техногенные условия
	Влагонепроницаемость	Защита от высухания Предотвращение потери тепла при испарении
Хитин	Механическая прочность	Защита от механической деструкции, в том числе от абразивного действия песка и глины
	Противостояние химически агрессивным средам (как химически инертное вещество)	При переваривании самок с яйцами в желудке птиц При попадании в неблагоприятные естественные или техногенные условия
	Влагонепроницаемость	Защита от высухания при падении уровня воды или сухости атмосферного воздуха Предотвращение теплопотерь при испарении



## Биология

наибольшим промышленным выходом хитозана и МКХ, минимальным содержанием влаги. Наивысшая степень деацетилирования (показатель качества переработки хитина в хитозан) в одинаковых производственных условиях была у хитозана и МКХ из артемий. При электронно-микроскопическом изучении хитозана из артемий и бокоплавов выявлена их аморфная структура и отсутствие видимых фибриллоподобных соединений, что свидетельствует о высокой степени очистки полимера, тогда как хитозан из камчатского краба имел менее желательную фибриллярную структуру.

Предлагается получать из яиц солоноводных ракообразных не только хитозан, но и липидный концентрат, поскольку оболочки яиц рачков содержат много липидов для предохранения от высыхания. По нашим данным, яйца *A. parthenogenetica* богаты желтком, равномерно заполняющим всё внутреннее пространство яйца в виде гранул, а значит, в липидном концентрате будет высока доля липопротеидов (повышающих его питательную и белковую ценность как кормовой добавки). Липиды содер-

жатся и в самой оболочке яиц артемий, предохраняя их от высыхания. Кроме того, как уже подчёркивалось, в ультрагалинных озёрах (а таких на севере Казахстана очень много) оболочки яиц накапливают много каротиноидов; эти вещества, растворимые в жирах, почти полностью переходили бы в липидный концентрат и обогащали бы его провитамином А (который в организме всех домашних животных легко превращается в витамин).

Что касается запасов яиц артемий как потенциального промышленного сырья, то необходимо отметить, что на территории Казахстана выделяется два крупных района обитания рачка: водоёмы Северного Казахстана и бассейны Каспийского и Аральского морей. На севере наиболее продуктивными являются озёра Прииртышского бассейна соляных озёр, где обнаружено около 40 популяций артемий, обитающих главным образом в мелких и средних по площади озёрах (до 10 км<sup>2</sup>) с биомассой рачка от 1 до 70 г/м<sup>3</sup>. В целом по Северному Казахстану наиболее перспективными водоёмами с запасами от 200 до 400 т яиц ежегодно (Теке, Борлы, Маралды, Кызыл-

как, Сейтен, Туз) являются не пересыхающие озёра с грунтовым питанием, хотя и испытывающие внутри- и межгодовые колебания уровней. В благоприятные годы общий запас покоящихся яиц («зимних») в разведанных водоёмах составляет около 4 тыс. т.

В юго-восточной части Казахстана наиболее богатыми являются артемиевые соры Северного Каспия: Кайдак (2 тыс. км<sup>2</sup>) и Мёртвый Култук (2,3 тыс. км<sup>2</sup>) с резко меняющимися условиями обитания рачка. В годы трансгрессии с повышенной увлажнённостью и оптимальными температурами биомасса яиц артемий в бассейне Северного Каспия может составить от 10 до 15 тыс. т.

В целом по Казахстану в благоприятные по климатическим условиям годы общий запас яиц можно в первом приближении оценивать в 15-20 тыс. т. С учётом коэффициента промыслового изъятия 30-60% общий объём добычи может составить до 6-10 тыс. т сырых яиц артемий. Учитывая, что скорлупа яиц составляет около 30% массы яйца, можно оценить промысловые запасы этого ценного биологического продукта в 1,5-3 тыс. т.

## Литература

1. Убаськин А. В. Адаптивная тактика артемий *Artemia* (Anostraca, Crustacea) // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Днепрпетровск, 2005. С. 57-59.
2. Основы гистологии и гистологической техники : учебник для учащихся фельдшерско-лабораторных отд. мед. училищ. Изд. 2-е, испр. и доп. / под ред. В.Г. Елисеева [и др.]. М. : Медицина, 1967. 268 с.
3. Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: членистоногие. М. : Наука, 1979. 224 с.
4. Петров А. А., Бальян Х. В., Трощенко А. Т. Органическая химия : учебник для вузов / под ред. А. А. Петрова. М. : Высшая школа, 1981. 592 с.
5. Хаггис Дж., Миши Д., Мюрер А., Робертс К., Уокер П. Введение в молекулярную биологию. М. : Мир, 1967. 434 с.
6. Глинка Н. Л. Общая химия. М. : Химия, 1965. 688 с.