

УДК 597-154.31.017.3.

ДИНАМИКА АКТИВНОСТИ АЦЕТИЛХОЛИНЭСТЕРАЗЫ И ВОДОРАСТВОРИМЫХ БЕЛКОВ В ГОЛОВНОМ МОЗГЕ РЫБ ПРИ РАЗНЫХ СКОРОСТЯХ НАГРЕВА В ЛЕТНИЙ СЕЗОН ГОДА

**В. К. Голованов, Г. М. Чуйко, В. А. Подгорная,
Е. И. Головкина, Н. С. Некрутов**

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

В летний сезон года изучен критический термический максимум (КТМ) у молоди речного окуня и карпа. Диапазон скоростей нагрева составил от 0,08 до 46 °С/ч. Значения КТМ у двухлетков карпа при всех скоростях нагрева были выше, чем у двухлетков окуня, а максимальные значения температуры переверота и потери координации движения отмечены у карпа при самой медленной скорости, у окуня – при самой медленной и быстрой скоростях нагрева. Определены активность фермента ацетилхолинэстеразы (АХЭ) и содержание водорастворимой фракции белка (ВРБ) в мозге подвергнутых нагреву рыб. Обсуждается динамика изменений активности АХЭ и содержания ВРБ при разных скоростях нагрева. Исходя из данных по активности АХЭ и содержанию ВРБ, можно заключить, что в диапазоне скоростей нагрева до 8 °С/ч организм рыб достаточно легко адаптируется к возрастающей температуре среды. Однако дальнейшее повышение скорости нагрева приводит к усилению холинергических биосинтетических процессов в мозге рыб, что отражается на увеличении активности АХЭ и содержания белка. Предполагается, что возрастание значений обоих показателей при скорости нагрева 16 и 32 °С/ч является стрессорной реакцией рыб в ответ на изменение температуры среды. В перспективе показатели АХЭ и ВРБ могут быть использованы в качестве биологического маркера теплового воздействия разного типа (естественная среда, предварительная акклимация, а также нагрев или охлаждение). Таким образом, исследование активности АХЭ и содержания ВРБ в мозге рыб при разной скорости нагрева воды позволяет по-новому оценить как адаптационные возможности, так и физиолого-биохимические механизмы реакций водных животных в процессе температурных адаптаций.

Ключевые слова: рыбы; температура акклимации; термоустойчивость; нагрев воды; верхняя летальная температура; критический термический максимум; активность фермента; ацетилхолинэстераза; содержание водорастворимой фракции белка; мозг рыб.

**V. K. Golovanov, G. M. Chuiko, V. A. Podgornaya, E. I. Golovkina,
N. S. Nekrutov. DYNAMICS OF ACETYLCHOLINESTERASE ACTIVITY
AND WATER-SOLUBLE PROTEINS IN THE BRAIN OF FISH AT DIFFERENT
HEATING RATES IN THE SUMMER SEASON**

The critical thermal maximum (CTM) for the young of river perch and common carp were investigated. The range of heating rates was 0.08 to 46 °C/h. The CTM values for carp

yearlings at all heating rates were higher than those for perch. The maximum temperature for the loss of righting response and loss of coordination were observed in the carp at the slowest rate and in the perch – at the slowest and fastest heating rates. The brain enzyme acetylcholinesterase activity (AChE) and soluble protein content (SPC) of the fishes subjected to heat were determined. The changes in AChE activity and SPC are discussed for different heating rates. On the basis of the data on AChE activity and SPC, one can conclude that in the range of heating rates up to 8 °C/h fish body quite easily adapts to the increasing ambient temperature. However, further increase in the heating rate leads to intensification of cholinergic biosynthetic processes in the brain of fish, which results in an increased activity of AChE and protein content. It is assumed that the increase in the values of both parameters at a heating rate of 16 and 32 °C/h is the stress response of fish to the changing ambient temperature. It is possible that the performance of AChE and SPC could be used as a biological marker of thermal exposure of different types (natural environment, pre-acclimation, and heating or cooling). Thus, the research of AChE activity and SPC in the brain of fish at different rates of water heating allows us to reevaluate both adaptation possibilities, and physiological and biochemical mechanisms of aquatic animal reactions during temperature adaptations.

Key words: fish; temperature acclimation; temperature resistance; water heating; upper lethal temperature; critical thermal maximum; enzyme activity; acetylcholinesterase; soluble protein content; fish brain.

Введение

Известно, что потепление климата влияет на условия обитания пресноводных рыб, в результате чего изменяется их популяционная численность, структура и видовое разнообразие [Клиге и др., 1998; Кляшторин, Любушин, 2005]. Несмотря на то что направленность долгосрочных климатических трендов находится в процессе обсуждения [Пузаченко, 2004; Кляшторин, Любушин, 2005; Farmer, Cook, 2013], существующая тенденция к потеплению климата и планируемый ввод в эксплуатацию крупных энергетических и промышленных объектов в России и за рубежом неизбежно приводят к повышению уровня температуры в летние и зимние периоды года в местах непосредственного обитания рыб [Мордухай-Болтовской, 1975; Алабастер, Ллойд, 1984; Голованов, 2013б]. Именно поэтому изучение верхних температурных границ жизнедеятельности рыб в последнее время становится все более актуальным и своевременным.

К числу возможных причин и механизмов гибели рыб в зоне высоких температур относят изменения структуры мембран, денатурацию белков и их коагуляцию в результате нагрева, термическую инактивацию ферментов (со скоростью, превышающей скорость их синтеза), недостаток кислорода, а также различия в температурном коэффициенте (Q_{10}) для взаимосвязанных метаболических реакций и нарушения водно-солевого баланса у рыб [Шмидт-Нильсен, 1982; Капшай, Голованов, 2012]. В то же время физиолого-биохимические явления и процессы, происходящие непосредственно

в зоне сублетальных значений температуры, обычно выше 30 °C, у границы жизнедеятельности гидробионтов, во многом остаются малоизученными. Также мало данных и о том, каким образом ферментные системы рыб реагируют на быстрое повышение температуры в диапазоне от оптимальной до летальной. Известно всего несколько работ, в которых исследовано влияние скорости нагрева воды на активность пищеварительных ферментов в разные сезоны года [Голованова и др., 2002; Голованов и др., 2011; Golovanova et al., 2013].

Цель работы – определить уровень критического термического максимума (КТМ) и изучить динамику активности ацетилхолинэстеразы (АХЭ) и содержания водорастворимой фракции белка (ВРБ) в мозге молоди речного окуня и карпа при разных режимах нагрева воды в летний сезон года.

Материалы и методы

Для оценки КТМ использованы стандартные методы, применявшиеся ранее [Beitinger et al., 2000; Голованов, Смирнов, 2007; Голованов и др., 2012; Голованов, 2013а, б]. В качестве объектов исследования выбраны двухлетки речного окуня *Perca fluviatilis* L. (длина тела рыб от 5,7 до 14,0 см, масса тела от 8,4 до 36,4 г) и карпа *Cyprinus carpio* L. (длина тела от 5,6 до 19,6 см, масса тела от 7,4 до 28,3 г). Окунь отловлен в прибрежье Рыбинского водохранилища 30-м волокушей, карп выращен в прудах стационара полевых и экспериментальных работ «Сунога» ИБВВ РАН. Температура предварительной акклимации

рыб равнялась 20 °С, их количество в каждом опыте составляло 6 экз. Общее число исследованных рыб составило 42 экз. окуня и 42 экз. карпа. Повышение температуры воды производили в экспериментальном аквариуме (объемом 60 л) при скоростях: 0,08 °С/ч (или 2 °С/сут); 4,3; 8,3; 16,0; 32,6 и 46,7 °С/ч. За критерий КТМ принимали значение температуры, при которой происходил переворот каждой особи на бок или вверх брюшком. При перевороте 1-й, 2-й и последующих рыб они сразу же осторожно изымались из аквариума и переносились в морозильную камеру холодильника. Отдельная группа рыб в количестве 6 экз. использована в качестве физиолого-биохимического контроля.

Для определения активности АХЭ и содержания ВРБ использованы стандартные методы и процедуры, описанные ранее [Chuiiko et al., 2003; Чуйко, 2004; Чуйко, Подгорная, 2007]. Рыб обезглавливали, вскрывали черепную коробку, перерезали черепно-мозговые нервы и спинной мозг в области перехода его в продолговатый. Затем извлекали целый головной мозг и отмывали в 0,1 М фосфатном буфере рН 7,5. Лишнюю влагу удаляли фильтровальной бумагой. Мозг гомогенизировали при помощи диспергатора IKA T10 basic в течение 3 мин. Затем гомогенаты центрифугировали в рефрижераторной центрифуге Mikro 22 R при 10000 г и t 0 °С в течение 15 мин. Для дальнейшего анализа использовали супернатант.

Активность АХЭ определяли колориметрическим методом Дж. Л. Элмана [1961] в модификации М. Н. Масловой и Н. Резника [1976]. Для этого в три пробирки вносили по 3 мл 0,1 М фосфатного буфера рН 7,5; по 0,02 мл пробы, содержащей фермент; 0,5 мл смеси 0,001 М раствора 5,5-дителиобис-2-нитробензойной кислоты (ДТНБ) и 0,006 М раствора субстрата ацетилтиохолина иодида в соотношении 1 : 1. При этом конечное разведение проб (г ткани/мл раствора) равнялось 1 : 3000, а конечные концентрации субстратов и ДТНБ – $4,3 \times 10^{-4}$ и $7,1 \times 10^{-5}$ М. Содержимое пробирок быстро перемешивали и пробы инкубировали в водяном термостате TWA-2 (ELMI Ltd., Riga, Latvia) при 30 °С в течение 10–30 мин. Гидролиз субстрата останавливали добавлением 2–3 капель 0,01 % раствора ингибитора АХЭ прозерина. В контрольную пробирку ингибитор вносили перед добавлением смеси ДТНБ и субстрата. После инкубации пробы фотометрировали при длине волны 412 нм в кюветах с длиной оптического пути 1 см. Из двух значений экстинкции находили среднее. Активность АХЭ выражали соответственно в мкмоль или

нмоль гидролизованного субстрата на г ткани или мг белка за мин.

Содержание белка в пробах определяли методом М. М. Брэдфорда [1976]. Для этого в две пробирки помещали по 0,1 мл исследуемого раствора, в контрольную пробирку – 0,1 мл дистиллированной воды. Во все пробирки прибавляли по 2,5 мл откалиброванного раствора Кумасси бриллиантового голубого G-250 (Serva, USA), приготовленного на этаноле и орто-фосфорной кислоте (конечная концентрация реагентов (вес/объем) в смеси составляет соответственно 0,01; 4,7 и 8,5 %). Избегая вспенивания, осторожно перемешивали содержимое пробирок и оставляли при комнатной температуре. Через 10 мин пробы фотометрировали относительно контроля при длине волны 595 нм. Фотометрирование проводили на спектрофотометре СФ-26 (Ломо, Санкт-Петербург) в кюветах с толщиной слоя 1 см. Из двух значений экстинкции находили среднее.

Данные биохимического анализа обработаны статистически и представлены в виде средних значений и их ошибок ($\bar{x} \pm SE$). Достоверность различий между средними оценивали методом однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с оценкой достоверности различий при помощи LSD-теста при $p < 0,05$ [Sokal, Rohlf, 1995]. Статистический анализ проводили с помощью пакета программ MS Excel 2010 и Statistica 8.

Результаты и обсуждение

Значения КТМ у двухлетков окуня при нагреве с разной скоростью (0,08; 4,3; 8,3; 16,0; 32,6 и 46,7 °С/ч) составили в среднем 33,5; 33,2; 33,0; 32,8; 32,5 и 33,7 °С, у двухлетков карпа – 40,2; 37,7; 36,2; 35,4; 35,5 и 36,1 °С соответственно. Значения КТМ у двухлетков карпа при всех скоростях нагрева были выше, чем у двухлетков окуня, а максимальные значения температуры переворота и потери координации движения отмечены у карпа при самой медленной скорости, у окуня – при самой медленной и быстрой скоростях нагрева.

Средние значения активности АХЭ и содержания ВРБ целого мозга окуня и карпа при разных (округленных) скоростях нагрева приведены в таблице. Как следует из приведенных данных, характер зависимости активности АХЭ в мозге двух видов рыб от скорости нагрева в целом одинаков. С увеличением интенсивности нагрева активность фермента немного снижается (достоверно лишь у карпа) по сравнению с контролем, но в целом в интервале 0,08–8 °С/ч остается примерно на одном уровне.

Активность ацетилхолинэстеразы и содержание водорастворимого белка в мозге рыб при разной скорости нагрева воды (n = 6 экз.)

Скорость нагрева, °С/ч	Активность АХЭ		Содержание белка, мг/г ткани
	Мкмоль/г/мин	нмоль/мг/мин	
	На 1 г ткани	На 1 мг белка	
Двухлетки окуня			
0 (контроль)	3,88 ± 0,20 ^a	59,1 ± 2,8 ^a	65,7 ± 1,2 ^a
0,08	3,12 ± 0,35 ^a	50,3 ± 5,1 ^{a,б}	62,3 ± 1,3 ^a
4	3,41 ± 0,54 ^a	40,2 ± 5,3 ^{б,в}	45,2 ± 1,8 ^б
8	3,52 ± 0,09 ^a	76,2 ± 2,4 ^г	46,3 ± 0,3 ^б
16	6,09 ± 0,60 ^б	73,2 ± 6,8 ^г	83,9 ± 4,3 ^в
32	5,27 ± 0,24 ^б	53,2 ± 2,6 ^{а,б}	99,3 ± 2,8 ^г
46	3,94 ± 0,29 ^a	35,8 ± 3,1 ^в	110,5 ± 2,3 ^д
Двухлетки карпа			
0 (контроль)	3,98 ± 0,18 ^a	41,4 ± 1,8 ^в	96,6 ± 3,6 ^в
0,08	3,03 ± 0,04 ^б	36,4 ± 0,4 ^б	83,4 ± 1,4 ^б
4	3,59 ± 0,07 ^в	81,7 ± 1,1 ^е	44,1 ± 0,4 ^а
8	3,54 ± 0,09 ^в	76,3 ± 2,4 ^д	46,4 ± 0,3 ^а
16	5,47 ± 0,06 ^г	57,6 ± 0,7 ^г	95,0 ± 1,0 ^в
32	5,79 ± 0,04 ^д	37,3 ± 0,6 ^б	155,5 ± 2,2 ^г
46	3,06 ± 0,10 ^б	16,8 ± 0,5 ^а	182,1 ± 1,2 ^д

Примечание. Разные индексы указывают на статистические достоверности показателей в столбцах, p < 0,05.

Начиная со скорости 16 °С/ч она достоверно выше в 1,5–2 раза контрольных значений, сохраняясь на этом уровне и при 32 °С/ч, но при скорости 46 °С/ч снова падает до уровня контроля. Характер изменений ВРБ у обоих видов также сходный: его значения сначала медленно, а затем заметно снижаются при скорости нагрева от 0,08 до 8 °С/ч. При дальнейшем увеличении скорости нагрева содержание ВРБ растет и при скорости 32 и 46 °С/ч становится достоверно выше контрольных значений примерно в 2 раза.

Исходя из данных по активности АХЭ и содержанию ВРБ можно заключить, что в диапазоне скоростей нагрева до 8 °С/ч организм рыб достаточно легко адаптируется к возрастающей температуре среды. При этом уровень активности фермента поддерживается за счет снижения синтеза белка. Однако дальнейшее повышение скорости нагрева приводит к усилению холинергических биосинтетических процессов в мозге рыб, что отражается на увеличении активности АХЭ и содержания белка. Прямая зависимость интенсивности синтеза белка в мозге карася [Lajtha, Shershen, 1975] и АХЭ в мозге окуня [Чуйко, Козловская, 1989] от температуры акклимации рыб была показана ранее. Можно предположить, что возрастание значений обоих показателей при скорости нагрева 16 и 32 °С/ч является стрессорной реакцией рыб в ответ на изменение температуры среды, поскольку известно, что такие же изменения наблюдаются у окуня при стрессе, индуцированном адреналином [Pavlov et al., 1994].

Снижение активности АХЭ и резкое повышение содержания ВРБ, возможно, связаны с начальными этапами термоиндуцированных деструктивных процессов в мозге рыб, в результате которых происходит разрушение клеточных мембран и самих клеток, выход мембранных и плазматических белков в межклеточное пространство и нарушение функционирования ферментных комплексов. Скорее всего, данные процессы носят необратимый характер, однако для выяснения этого необходимы дополнительные исследования.

В опытах И. Л. Головановой с соавт. [2002] на молоди серебряного карася *Carassius auratus* L. и В. К. Голованова с соавт. [2011] на молоди карпа отмечен последовательный рост амилитической активности при повышении температуры воды в диапазоне скорости нагрева от 0,04–0,08 до 50 °С/ч в летний период. Следует отметить, что в данном случае при определении активности фермента использовали суммарную навеску слизистой оболочки кишечника от 6 особей, использованных в каждом варианте опыта по определению КТМ. В то же время, по данным М. С. Ахтара [Ahtar et al., 2013], у молоди индийского солнечного махира *Tor putitora* (Hamilton, 1822) при содержании рыб в течение 30 дней в диапазоне температуры от 20 до 32 °С с повышением температуры акклимации активность АХЭ постепенно снижалась. Если в первом случае [Голованова и др., 2002; Голованов и др., 2011] была изучена активность ферментов в условиях роста температуры среды с разной скоростью, то во

втором [Achtar et al., 2013] изучали влияние разной температуры акклимации рыб. Эксперименты, проведенные ранее на окуне, показали, что активность АХЭ мозга рыб растет прямо пропорционально повышению температуры акклимации, проведенной в диапазоне 17–30 °С в течение 26 дней [Чуйко, Козловская, 1989]. Противоположные результаты, полученные в двух сходных экспериментах [Чуйко, Козловская, 1989; Achtar et al., 2013], показывают сложный характер влияния температуры на активность АХЭ мозга рыб. К настоящему времени экспериментальных данных, характеризующих активность АХЭ и содержание ВРБ непосредственно при нагреве с различной скоростью вплоть до сублетального и летального уровня температуры, в доступной нам научной литературе не обнаружено.

В последнее время показатель АХЭ достаточно часто используют в качестве биологического маркера воздействия фосфорорганическими и карбаматными пестицидами [Ghazala et al., 2014] и ртутью [Yao Kun et al., 2014]. Не исключено, что показатели АХЭ и ВРБ в перспективе могут быть использованы в качестве биологического маркера теплового воздействия разного типа (естественная среда, предварительная акклимация, а также нагрев или охлаждение).

Заключение

Таким образом, исследование активности АХЭ и содержания ВРБ в мозге рыб при разной скорости нагрева воды позволяет по-новому оценить как адаптационные возможности, так и физиолого-биохимические механизмы реакций водных животных в процессе температурных адаптаций.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России» и Программы Президента РФ «Ведущие научные школы», НШ-2666.2014.4 «Экологические аспекты адаптаций и популяционная организация у рыб».

Литература

Алабастер Дж., Ллойд Р. Критерии качества воды для пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. 384 с.

Голованов В. К. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях // *Вопр.*

ихтиол. 2013а. Т. 53, № 3. С. 286–314. doi: 10.1134/S0032945213030016.

Голованов В. К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: Полиграф-Плюс, 2013б. 300 с.

Голованов В. К., Смирнов А. К. Влияние скорости нагрева на термоустойчивость карпа *Cyprinus carpio* в различные сезоны года // *Вопр. ихтиол.* 2007. Т. 47, № 4. С. 555–561. doi: 10.1134/S0032945207070089.

Голованов В. К., Смирнов А. К., Голованова И. Л. Влияние скорости нагрева воды на термоустойчивость и пищеварительные карбогидразы карпа *Cyprinus carpio* (L.) в различные сезоны года // *Вестник АГТУ. Серия Рыбное хозяйство.* 2011. № 1. С. 82–86.

Голованов В. К., Смирнов А. К., Капшай Д. С. Сравнительный анализ окончательного избираемого и верхней летальной температуры у молодежи некоторых видов пресноводных рыб // *Труды КарНЦ РАН.* 2012. № 2. С. 70–75.

Голованова И. Л., Кузьмина В. В., Голованов В. К. Воздействие высоких температур на пищеварительные гидролазы серебряного караса *Carassius auratus* L. // *Вопр. ихтиологии.* 2002. Т. 42, № 1. С. 121–128. doi: 10.13140/RG.2.1.4080.4966.

Капшай Д. С., Голованов В. К. Эколого-физиологические и биохимические механизмы адаптаций рыб в сублетально высоких температурах // *Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптаций гидробионтов: материалы Всероссийской конференции с международным участием (Борок, 22–27 сентября 2012 г.).* Кострома: Костромской печатный дом, 2012. С. 170–172. doi: 10.13140/RG.2.1.3928.8485.

Клиге Р. К., Данилов И. Д., Конищев В. Н. История гидросферы. М.: Научный мир, 1998. 368 с.

Кляшторин Л. Б., Любушин А. А. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М.: ВНИРО, 2005. 235 с.

Маслова М. Н., Резник Н. Угнетение холинэстеразной активности в мозге крыс фосфорорганическими ингибиторами с различной степенью гидрофобности // *Укр. биохим. журнал.* 1976. Т. 48, № 4. С. 450–454.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов (обзор) // *Экология организмов водохранилищ-охладителей.* Л.: Наука, 1975. С. 7–69.

Пузаченко Ю. Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Академия, 2004. 416 с.

Чуйко Г. М. Сравнительно-биохимическое исследование холинэстераз пресноводных костистых рыб бассейна Рыбинского водохранилища: автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2004. 40 с.

Чуйко Г. М., Козловская В. И. Сезонные изменения активности ацетилхолинэстеразы мозга окуна (*Perca fluviatilis* L.) // *Физиология и токсикология гидробионтов.* Ярославль: ЯрГУ, 1989. С. 27–38.

Чуйко Г. М., Подгорная В. А. Холинэстеразы пресноводных костистых рыб // *Физиология и токсикология пресноводных животных.* Сборн. статей. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2007. С. 100–139.

Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. При-
способление и среда. Кн. 1. М.: Мир, 1982. 416 с.

Achtar M. S., Pal A. K., Sahu N. P. et al. Thermal toler-
ance, oxygen consumption and haemato-biochemical
variables of *Tor putitora* juveniles acclimated to five tem-
peratures // *Fish Physiol. Biochem.* 2013. Vol. 39, No 6.
P. 1387–1398. doi: 10.1007/s10695-013-9793-7.

Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the
quantitation of microgram quantities of protein utilizing
the principal of protein-dye binding // *Analytic. Bio-
chem.* 1976. Vol. 72. P. 248–254.

Beitinger T. L., Bennet W. A., McCauley R. W. Tem-
perature tolerances of North American freshwater fish-
es exposed to dynamic changes in temperature // *En-
viron. Biol. Fish.* 2000. Vol. 58, No 3. P. 237–275. doi:
10.1023/A:1007676325825.

Chuiko G. M., Podgornaya V. A., Zhelnin Y. Y. Ace-
tylcholinesterase and butyrylcholinesterase activities in
brain and plasma of freshwater teleosts: cross-species
and cross-family differences // *Comp. Biochem. Physiol.*
2003. Part B. Vol. 135B, No 1. P. 55–61. doi: 10.1016/
S1096-4959(03)00048-4.

Ellmann G. L., Courtney K. D., Andres V. et al.
A new and rapid colorimetric determination of acetyl-
choline-esterase activity // *Biochem. Pharmacol.* 1961.
Vol. 7, iss. 2. P. 91–95.

Farmer G. T., Cook J. *Climate Change Science:
A Modern Synthesis.* Vol. 1. The Physical Climate.

Springer Dordrecht Heidelberg New York London, 2013.
564 p. doi: 10.1007/978-94-007-5757-8.

Ghazala S., Mahboob S., Sultana T. et al. Cholin-
esterases: cholinergic biomarkers for the detection of sub-
lethal effects of organophosphorous and carbamates
in *Catla catla* // *Int. J. Agricul. Biol.* 2014. Vol. 16, No 2.
P. 406–410.

Golovanova I. L., Golovanov V. K., Smirnov A. K.,
Pavlov D. D. Effect of ambient temperature increase
on intestinal mucosa amylolytic activity in freshwater
fish // *Fish Physiology and Biochemistry.* 2013. Vol. 39,
iss. 6. P. 1497–1504. doi: 10.1007/s10695-013-9803-9.

Lajtha A., Shershen H. Changes in the rates of pro-
tein synthesis in the brain of goldfish at various tempera-
tures // *Life Sciences.* 1975. Vol. 1. P. 1861–1868.

Pavlov D. F., Chuiko G. M., Shabrova A. G. Adrena-
line induced changes of acetylcholinesterase activity
in the brain of perch (*Perca fluviatilis* L.) // *Comp. Bio-
chem. Physiol.* 1994. Vol. 108C, No 1. P. 113–115.

Sokal R. R., Rolf F. J. *Biometry. The principals and
practice of statistics in biological research.* New York:
W. H. Freeman and Co., 1995. 887 p.

Yao Kun, Li Yan, Zhu Xiaoshan, Zhu Lin. Individual
and joint effects of lead and mercury on acetylcholin-
esterase activity in goldfish brain // *Fresenius Environm.
Bull.* 2014. Vol. 23, No 10. P. 2514–2519.

Поступила в редакцию 12.10.2015

References

Alabaster Dzh., Llojd R. Kriterii kachestva vody dlja
presnovodnyh ryb [Water quality criteria for freshwater
fish]. Moscow: Legkaja i pishhevaja promyshlennost',
1984. 384 p.

Chuiko G. M. Sravnitel'no-biokhimicheskoe issle-
dovanie kholinesteraz presnovodnykh kostistyxh ryb
basseina Rybinskogo vodokhranilishcha [Comparative
biochemical study of cholinesterase of freshwater bony
fish of the Rybinsk Reservoir basin]: DSc Diss. (Biol.).
St. Petersburg, 2004. 40 p.

Chujko G. M., Kozlovskaja V. I. Sezonnnye izmene-
nija aktivnosti acetilholinjesterazy mozga okunja (*Perca
fluviatilis* L.) [Seasonal changes in brain acetylcholin-
esterase activity of perch (*Perca fluviatilis* L.)]. *Fiziologija
i toksikologija gidrobiontov [Physiology and toxicology of
aquatic organisms]*. Jaroslavl': JarGU, 1989. P. 27–38.

Chujko G. M., Podgornaja V. A. Holinjesterazy pres-
novodnyh kostistyxh ryb [Cholinesterase of freshwater
bony fishes]. *Fiziologija i toksikologija presnovodnyh
zhivotnyh. Sborn. Statej [Physiology and toxicology of
freshwater animals. Collect. papers]*. Rybinsk: Rybinskij
dom pečhati, 2007. P. 100–139.

Golovanov V. K. Ecophysiological Patterns of Dis-
tribution and Behavior of Freshwater Fish in Thermal
Gradients. *Journal of Ichthyology.* 2013a. Vol. 53, No 4.
P. 252–280. doi: 10.1134/S0032945213030016.

Golovanov V. K. Temperaturnye kriterii zhiznedeja-
tel'nosti presnovodnyh ryb [Temperature criteria of
freshwater fish life activity]. Moscow: Poligraf-Pljus,
2013b. 300 p.

Golovanov V. K., Smirnov A. K. Influence of the wa-
ter heating rate upon thermal tolerance in common carp
(*Cyprinus carpio* L.) during different seasons. *Journal
of Ichthyology.* 2007. Vol. 47, No 7. P. 538–543. doi:
10.1134/S0032945207070089.

Golovanov V. K., Smirnov A. K., Golovanova I. L.
Vlijanie skorosti nagreva vody na termoustojchi-
vost' i pishhevaritel'nye karbogidrazy karpa *Cypri-
nus carpio* (L.) v razlichnye sezony goda [Influence
of the water heating rate upon thermal resistance
and digestive carbohydrase of carp *Cyprinus carpio* (L.)
during different seasons]. *Vestnik AGTU. Serija Rybnoe
hozjajstvo [Vestnik of ASTU. Series Fishing industry]*.
2011. No 1. P. 82–86.

Golovanov V. K., Smirnov A. K., Kapshaj D. S.
Sravnitel'nyj analiz okonchatel'no izbiraemoj i verhnej
letal'noj temperatury u molodi nekotoryh vidov presno-
vodnyh ryb [Final thermopreferendum and upper lethal
temperature in juveniles of some freshwater fish spe-
cies]. *Trudy KarNC RAN [Trans. of KarRC of RAS]*. 2012.
No 2. P. 70–75.

Golovanova I. L., Kuz'mina V. V., Golovanov V. K.
Vozdejstvie vysokih temperatur na pishhevaritel'nye gi-
drolazy serebrjanogo karasja *Carassius auratus* L. [In-
fluence of high temperature on the digestive hydrolases
of goldfish carp *Carassius auratus* L.]. *Vopr. Ihtologii
[J. Ichthyol.]*. 2002. Vol. 42, No 1. P. 121–128.

Kapshaj D. S., Golovanov V. K. Jekologo-fizio-
logicheskie i biohimicheskie mehanizmy adaptacij
ryb v subletal'no vysokih temperaturah [Ecological,

physiological and biochemical mechanisms for adaptations of fishes in sublethal high temperatures]. fiziologicheskie, biohimicheskie i molekularno-geneticheskie mehanizmy adaptacij gidrobiontov: materialy Vserossijskoj konferencii s mezhdunarodnym uchastiem (Borok, 22–27 sentjabrja 2012 g.) [Physiological, biochemical and molecular genetic mechanisms of adaptation of aquatic organisms: proc. of All-Russian conf. with international participation (Borok, September 22–27, 2012)]. Kostroma: Kostromskoj pechatnyj dom, 2012. P. 170–172. doi: 10.13140/RG.2.1.3928.8485.

Klige R. K., Danilov I. D., Konishhev V. N. Istorija gidrosfery [The history of hydrosphere]. Moscow: Nauchnyj mir, 1998. 368 p.

Kljashtorin L. B., Ljubushin A. A. Ciklicheskie izmenenija klimata i ryboproduktivnosti [Cyclic climate changes and fish productivity]. Moscow: VNIRO, 2005. 235 p.

Maslova M. N., Reznik N. Ugnetenie holinjesteraznoj aktivnosti v mozge krysa fosfororganicheskimy ingibitorami s razlichnoj stepen'ju gidrofobnosti [Inhibition of cholinesterase activity in the brain of rats by phosphoorganic inhibitors with different degrees of hydrophobicity]. *Ukr. biohim. zhurnal [Ukr. Biochem. J.]*. 1976. Vol. 48, No 4. P. 450–454.

Morduhaj-Boltovskoj F. D. Problema vlijanija teplovyh i atomnyh jelektrostancij na gidrobiologicheskij rezhim vodoemov (obzor) [The effect of thermal and nuclear electric power stations on a biological regime of reservoirs (Review)]. *Jekologija organizmov vodohranilishh-ohladiatelyh [Ecology of reservoirs-coolers]*. Leningrad: Nauka, 1975. P. 7–69.

Puzachenko Ju. G. Matematicheskie metody v jekologicheskix i geograficheskix issledovanijah [Mathematical methods in ecological and geographical studies]. Moscow: Akademija, 2004. 416 p.

Shmidt-Niel'sen K. Fiziologija zhivotnyh. Prispoblenie i sreda [Animal physiology. Adaptation and environment]. B. 1. Moscow: Mir, 1982. 416 p.

Achtar M. S., Pal A. K., Sahu N. P., Ciji A., Mahanta P. C. Thermal tolerance, oxygen consumption and haemato-biochemical variables of *Tor putitora* juveniles acclimated to five temperatures. *Fish Physiol. Biochem.* 2013. Vol. 39, No 6. P. 1387–1398. doi: 10.1007/s10695-013-9793-7.

Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing

the principal of protein-dye binding. *Analytic. Biochem.* 1976. Vol. 72. P. 248–254.

Beitinger T. L., Bennet W. A., McCauley R. W. Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature. *Environ. Biol. Fish.* 2000. Vol. 58, No 3. P. 237–275. doi: 10.1023/A:1007676325825.

Chuiko G. M., Podgornaya V. A., Zhelnin Y. Y. Acetylcholinesterase and butyrylcholinesterase activities in brain and plasma of freshwater teleosts: cross-species and cross-family differences. *Comp. Biochem. Physiol.* 2003. Part B. Vol. 135B, No 1. P. 55–61. doi: 10.1016/S1096-4959(03)00048-4.

Ellmann G. L., Courtney K. D., Andres V. et al. A new and rapid colorimetric determination of acetylcholine-esterase activity. *Biochem. Pharmacol.* 1961. Vol. 7, iss. 2. P. 91–95.

Farmer G. T., Cook J. Climate Change Science: A Modern Synthesis. Vol. 1. The Physical Climate. Springer Dordrecht Heidelberg New York London, 2013. 564 p. doi: 10.1007/978-94-007-5757-8.

Ghazala S., Mahboob S., Sultana T., Sultana L., Ahmad L., Asi M. R. Cholinesterases: cholinergic biomarkers for the detection of sublethal effects of organophosphorous and carbamates in *Catla catla*. *Int. J. Agricul. Biol.* 2014. Vol. 16, No 2. P. 406–410.

Golovanova I. L., Golovanov V. K., Smirnov A. K., Pavlov D. D. Effect of ambient temperature increase on intestinal mucosa amyloid activity in freshwater fish. *Fish Physiology and Biochemistry.* 2013. Vol. 39, iss. 6. P. 1497–1504. doi: 10.1007/s10695-013-9803-9.

Lajtha A., Shershen H. Changes in the rates of protein synthesis in the brain of goldfish at various temperatures. *Life Sciences.* 1975. Vol. 1. P. 1861–1868.

Pavlov D. F., Chuiko G. M., Shabrova A. G. Adrenaline induced changes of acetylcholinesterase activity in the brain of perch (*Perca fluviatilis* L.). *Comp. Biochem. Physiol.* 1994. Vol. 108C, No 1. P. 113–115.

Sokal R. R., Rolf F. J. Biometry. The principals and practice of statistics in biological research. New York: W. H. Freeman and Co., 1995. 887 p.

Yao Kun, Li Yan, Zhu Xiaoshan, Zhu Lin. Individual and joint effects of lead and mercury on acetylcholinesterase activity in goldfish brain. *Fresenius Environm. Bull.* 2014. Vol. 23, No 10. P. 2514–2519.

Received October 12, 2015

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Голованов Владимир Константинович
ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН)
Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл.,
Россия, 152742
эл. почта: vkgolovan@mail.ru
тел.: (485) 4724484

CONTRIBUTORS:

Golovanov, Vladimir
I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: vkgolovan@mail.ru
tel.: (485) 4724484

Чуйко Григорий Михайлович

заведующий лабораторией, д. б. н.
Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН)
Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл.,
Россия, 152742
эл. почта: gchuiko@mail.ru
тел.: (485) 4724116

Подгорная Вера Александровна

научный сотрудник
Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН)
Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл.,
Россия, 152742
эл. почта: aloe@ibiw.yaroslavl.ru
тел.: (48547) 24116

Головкина Елена Ивановна

старший лаборант
Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН)
Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл.,
Россия, 152742
эл. почта: lena.golowckina@mail.ru
тел.: (48547) 24116

Некрутов Никита Сергеевич

студент
Ярославский государственный университет
им. П. Г. Демидова
ул. Советская, 14, Ярославль, Россия, 150000
эл. почта: nikita.nekrutov@mail.ru
тел.: 89201224087

Chuiko, Grigory

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: gchuiko@mail.ru

Podgornaya, Vera

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: aloe@ibiw.yaroslavl.ru

Golovkina, Elena

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: lena.golowckina@mail.ru

Nekrutov, Nikita

P. G. Demidov Yaroslavl State University
14 Sovetskaya St., 150000 Yaroslavl, Russia
e-mail: nikita.nekrutov@mail.ru