

УДК 577.15: 597.554.3+574.47 (285)

ХАРАКТЕРИСТИКА ГЛИКОЗИДАЗ КИШЕЧНИКА ЛЕЩЕЙ *ABRAMIS BRAMA* (L.) ИЗ УЧАСТКОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА С РАЗЛИЧНОЙ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКОЙ

И. Л. Голованова, А. А. Филиппов

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

В экспериментах *in vitro* исследована активность, а также температурные и кинетические характеристики гликозидаз слизистой оболочки и химуса кишечника лещей *Abramis brama* (L.) из участков Рыбинского водохранилища с различной антропогенной нагрузкой. Показано значительное сходство уровня активности и температурного оптимума гликозидаз у леща загрязненного Шекснинского и относительно чистого Моложского плесов. Более низкая активность мальтазы в зоне температуры 0–20 °С и более высокие значения $E_{\text{акт}}$ гликозидаз у леща Шекснинского плеса свидетельствуют о снижении эффективности гидролиза углеводов компонентов корма, а увеличение фермент-субстратного сродства – об адаптивных изменениях этого показателя с ростом уровня антропогенной нагрузки.

Ключевые слова: гликозидазы, пищеварение, рыбы, антропогенное загрязнение.

I. L. Golovanova, A. A. Filippov. CHARACTERISTICS OF INTESTINAL GLYCOSIDASES IN BREAM FROM THE RYBINSKOYE RESERVOIR SITES DIFFERING IN ANTHROPOGENIC LOADING

The activity, temperature and kinetic characteristics of the intestinal mucosa and chyme glycosidases were investigated *in vitro* in bream *Abramis brama* (L.) from parts of the Rybinskoye storage reservoir differing in anthropogenic loading. Considerable similarity was found in the enzymatic activity level and the temperature optimum of glycosidases in bream from the polluted Sheksna and the relatively clean Mologa pools. The lower maltase activity at a temperature of 0–20 °C and the higher values of glycosidases $E_{\text{акт}}$ in bream from Sheksninsky pool testify to a decrease in the efficiency of food carbohydrate hydrolysis, but the increase in the enzyme-substratum affinity suggests this parameter changes as an adaptation to growing human pressure.

Key words: glycosidase, digestion, fish, anthropogenic pollution.

Введение

Рыбинское водохранилище (58 30' с. ш., 38 20' в. д.) – одно из крупнейших пресноводных искусственных водоемов России. Оно образовано в 1941–1947 гг. на месте слияния

трех крупных рек: Волги, Мологи и Шексны. Соответственно руслам этих рек выделяют Волжский, Моложский, Шекснинский и Главный плесы. Наиболее загрязненным участком Рыбинского водохранилища считается Шекснинский плес, принимающий сточные воды

промышленного комплекса г. Череповца. В различных компонентах экосистемы Шекснинского плеса (вода, донные отложения, бентос, рыбы) обнаружены полициклические ароматические углеводороды – нафталин, флуорен, трифенилен и др., стойкие органические загрязнители – полихлорированные бифенилы (ПХБ) и хлорорганические пестициды (ХОП), тяжелые металлы – Cd, Zn, Cu, Pb [Козловская, Герман, 1997; Флеров и др., 2000; Герман, Законнов, 2003; Чуйко и др., 2010]. При этом их содержание было на 1–2 порядка выше по сравнению с относительно чистым Моложским плесом. У лещей, отловленных в районе Шекснинского плеса, отмечены повышенные концентрации ПХБ и ХОП [Герман, Козловская, 1999; Чуйко и др., 2010], высокий уровень напряженности врожденного иммунитета [Лапирова, Заботкина, 2010], изменения активности кишечных протеиназ [Ушакова и др., 2009] и активности ацетилхолинэстеразы печени [Chuiiko et al., 2007]. Несмотря на то что токсические вещества, находящиеся в воде, грунте и объектах питания, могут оказывать прямое и опосредованное действие на ферменты пищеварительного тракта, активность гликозидаз, расщепляющих углеводные компоненты корма, у лещей из участков Рыбинского водохранилища с различной антропогенной нагрузкой ранее не оценивалась. Известно лишь о большей активности α -амилазы, функционирующей в полости и слизистой оболочке кишечника леща Шекснинского плеса, по сравнению с более чистым Волжским плесом [Кузьмина, 1983].

В связи с этим цель работы состояла в сравнительном изучении *in vitro* уровня активности, а также температурных и кинетических характеристик гликозидаз слизистой оболочки и химуса кишечника лещей *Abramis brama* (L.), отловленных на участках Рыбинского водохранилища с различной антропогенной нагрузкой.

Материал и методы

В качестве объекта исследования выбран лещ – наиболее типичный представитель массовых промысловых видов рыб Рыбинского водохранилища. Половозрелые особи леща отловлены в Моложском (ст. Первомайка) и Шекснинском (ст. Любец) плесах Рыбинского водохранилища летом 2008 г. тралом с экспедиционного судна. Первый участок считается относительно чистой, второй – наиболее загрязненной частью акватории. Исследовали 10 и 7 экз. рыб из первой и второй группы соответственно. После отлова проводили полный биологический анализ. Линейно-массовые показатели и упи-

танность рыб из разных плесов достоверно различались ($p > 0,05$). Длина и масса лещей из Моложского плеса составляли $31,1 \pm 0,9$ см и 665 ± 53 г, из Шекснинского плеса – $31,9 \pm 2,2$ см и 688 ± 113 г; упитанность рыб по Кларк – $1,90 \pm 0,04$ и $1,79 \pm 0,06$, по Фультону – $2,16 \pm 0,05$ и $2,07 \pm 0,09$, соответственно.

Кишечники рыб извлекали сразу после вылова и хранили при температуре 18°C не более двух недель. Химус и слизистую оболочку (предварительно промытую охлажденным до $2-4^\circ\text{C}$ раствором Рингера для холоднокровных животных: 110 mM NaCl , $1,9\text{ mM KCl}$, 13 mM CaCl_2 , pH 7,4) медиального отдела кишки использовали для приготовления индивидуальных гомогенатов. Растворы субстратов (растворимый крахмал $4,5-72\text{ г/л}$, мальтоза и сахароза в концентрации $12,5-200\text{ ммоль/л}$) готовили на таком же растворе Рингера. Гомогенаты и растворы субстратов инкубировали при постоянном перемешивании в течение 30 мин при температуре 20°C или в диапазоне температуры $0-70^\circ\text{C}$, pH 7,4.

Активность гликозидаз: амилолитическую активность (отражающую суммарную активность ферментов, гидролизующих крахмал – α -амилазы КФ 3.2.1.1, глюкоамилазы КФ 3.2.1.3 и мальтазы КФ 3.2.1.20) и активность сахаразы КФ 3.2.1.48 определяли модифицированным методом Нельсона, активность мальтазы – глюкооксидазным методом, активность α -амилазы – модифицированным методом Смита и Роя [Уголев и др., 1969]. Ферментативную активность у каждой особи определяли в трех повторностях с учетом фона (изначального количества гексоз в гомогенате) и выражали в мкМ продуктов реакции, образующихся за 1 мин инкубации ферментативно-активного препарата и субстрата в расчете на 1 г влажной массы ткани (мкмоль/г-мин), активность α -амилазы – в мг крахмала, гидролизованного за 1 мин (мг/г-мин). Кинетические характеристики гидролиза углеводов – значения кажущейся константы Михаэлиса (K_m) и максимальной скорости реакции (V_{max}) – определяли графическим методом Лайнуивера-Берк, строя графики зависимости скорости ферментативной реакции от концентрации субстрата в координатах двойных обратных величин. Энергию активации ($E_{акт}$) рассчитывали графическим методом Аррениуса.

Данные обработаны статистически с помощью пакета прикладных программ Statgraphics Plus 5.1 и Excel 2003. Результаты представлены в виде средних и их ошибок ($M \pm m$). Достоверность различий оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA, LSD-тест) при $p = 0,05$ [Sokal, Rolf, 1995].

Результаты и обсуждение

Активность гликозидаз химуса, отражающая активность ферментов, функционирующих в полости кишечника, у рыб из разных плесов оказалась близка (табл. 1). Уровень активности гликозидаз в слизистой оболочке кишечника леща в 1,2–6,4 раза ниже, чем в химусе, что хорошо согласуется с данными, полученными на других видах рыб бенто- и планктофагов [Уголев, Кузьмина, 1993]. У лещей двух популяций активность гликозидаз слизистой оболочки не различалась, исключая мальтазу, активность которой у рыб Шекснинского плеса на 25 % ниже по сравнению с Моложским. Однако активность протеиназ, гидролизующих белковые компоненты корма, в слизистой оболочке кишечника леща со ст. Любец Шекснинского плеса в 1,4 раза выше, чем у рыб со ст. Первомайка Моложского плеса [Ушакова и др., 2009]. Эти различия могут быть обусловлены как изменением состава кормовой базы, спектра питания и биохимического состава пищи у рыб, обитающих в загрязненном районе, так и разным влиянием токсических веществ на активность протеиназ и гликозидаз.

Таблица 1. Активность и кинетические характеристики гликозидаз химуса и слизистой оболочки кишечника лещей, отловленных в Моложском и Шекснинском плесах Рыбинского водохранилища

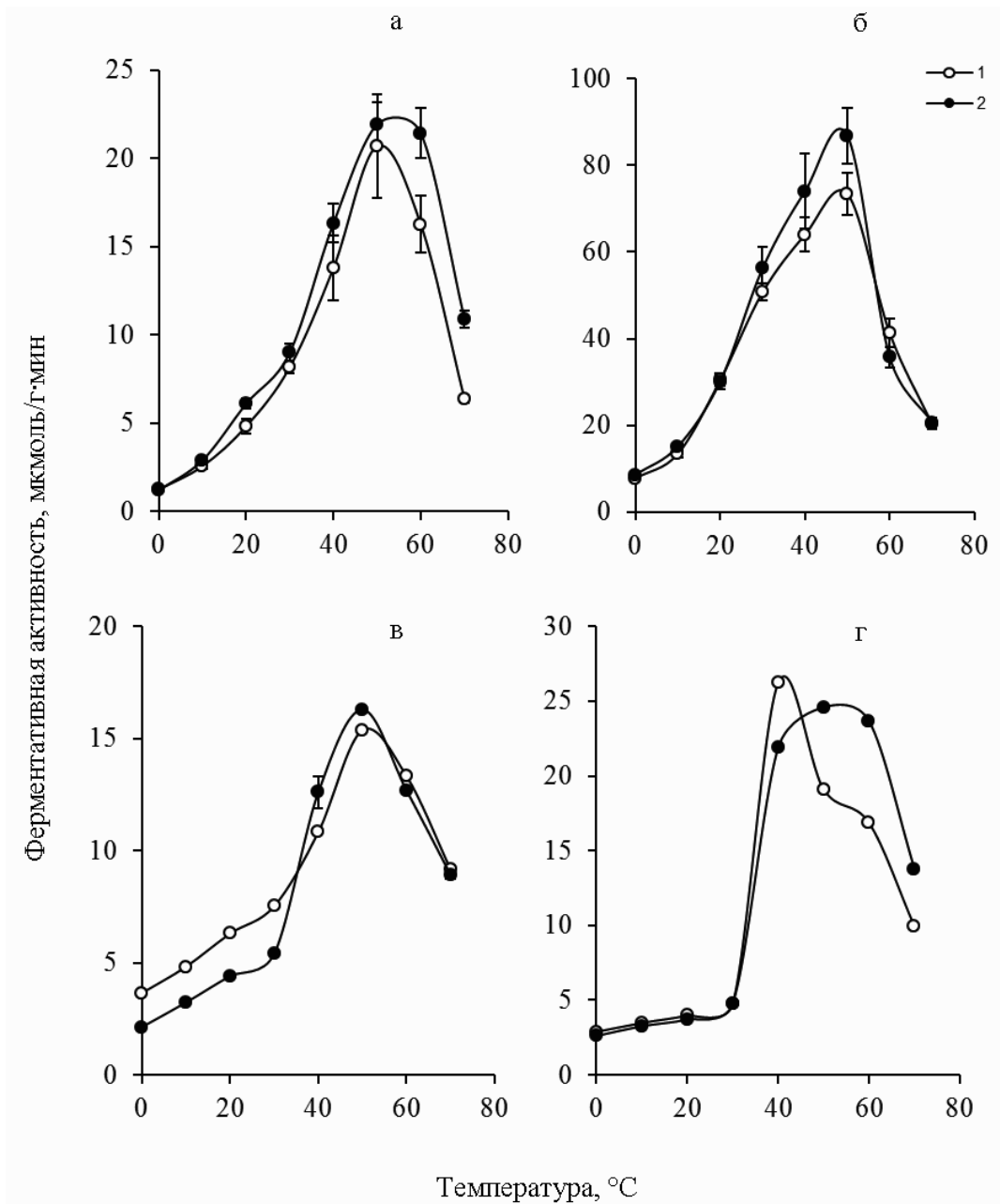
Показатель	Моложский	Шекснинский
Химус		
Активность α -амилазы, мг/г·мин	191,2 ± 3,69	173,9 ± 11,0
Активность мальтазы, мкмоль/г·мин	3,98 ± 0,08	3,72 ± 0,05
Активность сахаразы, мкмоль/г·мин	0,40 ± 0,07	0,37 ± 0,02
Амилолитическая активность, мкмоль/г·мин	29,2 ± 1,95	27,1 ± 0,90
Слизистая оболочка		
Активность α -амилазы, мг/г·мин	35,8 ± 2,76	27,4 ± 2,76
Активность мальтазы, мкмоль/г·мин	1,31 ± 0,01	0,98 ± 0,03*
Активность сахаразы, мкмоль/г·мин	0,31 ± 0,03	0,32 ± 0,04
Амилолитическая активность, мкмоль/г·мин	6,58 ± 0,56	7,64 ± 0,99
K_m гидролиза мальтозы, ммоль	3,30 ± 0,21	6,95 ± 0,86*
K_m гидролиза сахарозы, ммоль	19,9 ± 3,87	7,03 ± 1,37*
K_m гидролиза крахмала, г/л	3,61 ± 0,18	2,72 ± 0,19*
V_{max} гидролиза мальтозы, мкмоль/г·мин	1,49 ± 0,01	1,18 ± 0,06*
V_{max} гидролиза сахарозы, мкмоль/г·мин	0,57 ± 0,06	0,48 ± 0,11
V_{max} гидролиза крахмала, мкмоль/г·мин	12,6 ± 0,5	11,9 ± 1,2

Примечание. Приведены средние значения показателей и их ошибки ($M \pm m$); * – достоверные различия показателей у рыб, отловленных в разных плесах ($p < 0,05$).

Сравнение значений K_m позволило выявить значительные различия между двумя популяциями рыб (табл. 1). Так, K_m гидролиза мальтозы у рыб загрязненного района в 2,1 раза выше, что свидетельствует о снижении сродства ферментов к субстрату. В то же время значения K_m гидролиза сахарозы у леща Шекснинского плеса были в 2,8 раза, а K_m гидролиза крахмала в 1,3 раза ниже по сравнению с Моложским плесом. Эти изменения отражают адаптивное повышение фермент-субстратного сродства с ростом уровня антропогенного загрязнения. Значения V_{max} у особей исследованных групп различались в меньшей степени: отмечено лишь достоверное снижение V_{max} гидролиза мальтозы у леща из загрязненного участка ($p < 0,05$).

Исследование амилолитической активности химуса у лещей указанных районов в широком диапазоне температуры инкубации выявило отсутствие различий как в уровне активности, так и в форме кривых температурной зависимости (рис., а). Температурный оптимум гидролиза крахмала отмечен при 50 °С (рис., б), относительная активность при 0 °С составляла 10,5 %, при 10 °С – 17,5 %, при 20 °С – 35–40 % от максимальной у рыб обеих исследованных групп. Характер кривой температурной зависимости гликозидаз слизистой оболочки кишечника незначительно отличался от вышеописанного. Однако у леща Шекснинского плеса зона температурного оптимума несколько шире (50–60 °С), а относительная активность гликозидаз в зоне постмаксимальных значений температуры выше, чем у рыб Моложского плеса. Так, относительная активность при 60 и 70 °С составляет 98 и 50 % у первых и лишь 79 и 31 % у вторых. Вполне вероятно, что под действием некоторых загрязнителей происходит стабилизация свойств ферментативного белка, позволяющая более эффективно функционировать в зоне постмаксимальных значений температуры. Однако, поскольку гидролиз крахмала в слизистой оболочке кишечника происходит с участием сорбированных из полости (α -амилаза) и собственно мембранных (глюкоамилаза и мальтаза) ферментов, соотношение которых у рыб из чистого и загрязненного районов может меняться, судить о механизме этого явления не представляется возможным.

Температурный оптимум мальтазы слизистой оболочки кишечника лещей из двух популяций равен 50 °С. Однако относительная активность фермента в зоне физиологических значений температуры (0–20 °С) у рыб Моложского плеса составляла 24–40 %, Шекснинского плеса – лишь 13–27 % от максимальной, что



Влияние температуры на амилолитическую активность (а, б) и активность мальтазы (в, г) в слизистой оболочке (а, в) и химусе (б, г) кишечника лещей, выловленных в относительно чистом Моложском (1) и загрязненном Шекснинском (2) плесах Рыбинского водохранилища

свидетельствует об ухудшении условий функционирования в зоне антропогенного загрязнения. Температурный оптимум мальтазы химуса составил 40 °C у лещей из более чистого и 50 °C из более грязного плесов (рис., в, г), при этом у рыб второй группы зона температурного оптимума шире и относительная активность мальтазы в зоне постмаксимальных значений температуры выше.

В зоне температуры жизнедеятельности (0–20 °C) амилолитическая активность химуса в 5–7 раз выше, чем таковая слизистой оболоч-

ки кишечника; в зоне постмаксимальных значений температуры – лишь в 2–3 раза. Активность мальтазы в слизистой оболочке выше, чем в химусе, лишь у рыб более чистого района. Эти различия могут быть обусловлены разными характеристиками ферментов, функционирующих в составе слизистой оболочки кишечника (преимущественно мембранные ферменты) и химуса (панкреатические ферменты рыб, а также ферменты жертвы и энтеральной микрофиты). Поскольку характеристики одноименных, но различающихся по происхождению

ферментов существенно различаются [Кузьмина и др., 2008], действие загрязняющих веществ на них также может быть различным.

Сопоставление величин $E_{акт}$ амилолитической активности слизистой оболочки кишечника лещей из разных участков Рыбинского водохранилища в диапазоне температур жизнедеятельности позволило выявить существенные различия (табл. 2). У леща из более чистого района излом на графике Аррениуса отсутствует, что соответствует полученным ранее данным [Уголев, Кузьмина, 1993], из загрязненного – отмечен при 20 °С. При исследовании гликозидаз химуса излом на графике отмечен при 30 °С у рыб обеих групп. В диапазоне температуры 0–20 °С величины $E_{акт}$ у леща более чистого плеса минимальны (эффективность процесса выше). Увеличение температуры приводит к снижению величины этого параметра, в большей мере в химусе, чем в слизистой оболочке. При этом значения $E_{акт}$ гликозидаз химуса значительно ниже таковых слизистой оболочки. Значения $E_{акт}$ мальтазы и слизистой оболочки, и химуса у лещей из Моложского плеса ниже, чем из Шекснинского (излом на графике отмечен при 30 °С во всех вариантах опыта). Эти данные свидетельствуют о том, что у рыб, обитающих в загрязненном плесе, эффективность гидролиза ди- и полисахаридов в зоне температуры жизнедеятельности ниже, чем у рыб более чистого участка. Полученные результаты хорошо согласуются с данными по $E_{акт}$ протеиназ слизистой оболочки кишечника леща указанных выборок [Ушакова и др., 2009].

Таблица 2. Значения $E_{акт}$ гликозидаз, функционирующих в слизистой оболочке и химусе кишечника лещей, выловленных из загрязненного Шекснинского и более чистого Моложского плесов Рыбинского водохранилища

Плес	Препарат	Энергия активации, ккал/моль		Точка перегиба, °С
		до перегиба	после перегиба	
Амилолитическая активность				
Моложский	Слизистая	9,3	9,3	Нет
	Химус	8,4	3,6	30
Шекснинский	Слизистая	14,5	6,8	20
	Химус	10,3	4,2	30
Мальтаза				
Моложский	Слизистая	4,3	6,9	30
	Химус	2,7	15,0	30
Шекснинский	Слизистая	5,0	15,7	30
	Химус	3,7	16,1	30

Поскольку в грунтах и тканях леща Шекснинского плеса установлено повышенное содержание ПХБ и тяжелых металлов [Флеров и др., 2000; Чуйко и др., 2010], можно предположить, что именно с их действием связаны изменения

характеристик пищеварительных гликозидаз, выявленные в данной работе. Действительно, ранее в экспериментах *in vitro* показаны значительные изменения активности протеиназ и гликозидаз, а также кинетических характеристик гидролиза углеводов у ряда видов пресноводных рыб при действии тяжелых металлов (Cu, Zn, Cd, Hg) и ПХБ [Кузьмина и др., 2005; Голованова, 2008; Филиппов, Голованова, 2010; Голованова и др., 2011]. Кроме того, были установлены различия в чувствительности пищеварительных гидролаз рыб, обитающих в различных участках Рыбинского водохранилища, к действию ионов биогенных металлов [Голованова и др., 2009; Кузьмина и др., 2010]. Однако активность пищеварительных гликозидаз и протеиназ рыб может значительно снижаться при хроническом действии сырой нефти [Кравецкий и др., 2010], оловоорганических соединений [Бузинова, 1975], хлорофоса [Голованова, Таликина, 2006]. Нафталин при хроническом действии повышает активность гликозидаз и протеиназ в химусе кишечника мозамбикской тилапии *Oreochromis mossambicus* Peters на 50–98 % от контроля [Golovanova et al., 1994; Kuz'mina et al., 1999], хотя в экспериментах *in vitro* не вызывает значительных изменений амилолитической активности слизистой оболочки кишечника у 12 видов рыб, обитающих в Рыбинском водохранилище [Golovanova et al., 1994]. Эти данные, наряду со сведениями об изменении чувствительности гликозидаз к действию тяжелых металлов под влиянием загрязнителей органической природы [Filiprov, Golovanova, 2012], позволяют заключить, что выявленные изменения уровня активности, температурных и кинетических характеристик гидролиза углеводов в кишечнике леща, выловленного в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища, вызваны комплексным загрязнением этого района.

Механизм токсического действия загрязнителей органической и неорганической природы на пищеварительные ферменты рыб до сих пор не изучен и, по всей вероятности, неспецифичен. В условиях *in vivo* изменение активности пищеварительных гидролаз может свидетельствовать об изменении как интенсивности синтеза соответствующих ферментов, так и условий их функционирования. При этом возможно изменение физико-химических свойств самой молекулы фермента или ее мембранного окружения. Поскольку существует несколько изоформ α -амилазы, глюкоамилазы и мальтазы [Уголев, Кузьмина, 1993], нельзя исключить и молекулярную разнокачественность гликозидаз, функционирующих в кишечнике лещей из

относительно чистого и загрязненного районов. В то же время выявленный в ряде случаев четкий концентрационно-зависимый эффект при действии ионов меди и цинка на активность гликозидаз в экспериментах *in vitro* [Голованова, 2010] позволяет предположить прямое влияние этих металлов на активный центр фермента. Для выяснения механизмов действия отдельных веществ и их смесей в условиях антропогенного загрязнения необходимы дополнительные экспериментальные исследования.

Выводы

Сравнительный анализ активности гликозидаз слизистой оболочки и химуса кишечника лещей, отловленных в загрязненном Шекснинском и более чистом Моложском плесах Рыбинского водохранилища, показал отсутствие различий, лишь активность мальтазы у рыб загрязненного участка была ниже. В то же время у рыб Шекснинского плеса отмечено снижение значений K_m гидролиза углеводов, свидетельствующее об адаптивном увеличении фермент-субстратного сродства. Кривые температурной зависимости гликозидаз кишечника лещей из разных мест обитания достаточно близки (температурный оптимум ферментов слизистой равен 50 °С, химуса – 40 и 50 °С). Однако различия в зоне физиологических и постмаксимальных значений температуры, а также более высокие значения $E_{акт}$ гликозидаз в диапазоне температуры жизнедеятельности у леща Шекснинского плеса свидетельствуют о снижении эффективности гидролиза углеводных компонентов корма рыб, выловленных в загрязненном районе.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 08-05-00805. Авторы выражают искреннюю благодарность Г. М. Чуйко и сотрудникам лаборатории физиологии и токсикологии водных животных, а также коллективу экспедиционного судна «Академик Топчиев» за содействие при сборе материала.

Литература

Бузинова Н. С. Действие триэтилового хлорида на пищеварительную систему карпов // Оловоорганические соединения и жизненные процессы гидробионтов / Ред. Н. С. Строганов. М.: МГУ, 1975. С. 209–215.

Герман А. В., Законнов В. В. Аккумуляция полихлорированных бифенилов в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. 2003. Т. 30, № 5. С. 571–575.

Герман А. В., Козловская В. И. Содержание полихлорированных бифенилов в леще *Abramis brama* Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39, № 1. С. 139–142.

Голованова И. Л. Влияние тяжелых металлов на физиолого-биохимический статус рыб и водных беспозвоночных // Биология внутр. вод. 2008. № 1. С. 99–108.

Голованова И. Л. Влияние биогенных металлов (Cu, Zn) на активность карбогидраз молоди рыб // Биология внутр. вод. 2010. № 1. С. 98–103.

Голованова И. Л., Кузьмина В. В., Чуйко Г. М. и др. Влияние полихлорированных бифенилов на активность протеиназ и карбогидраз в кишечнике молоди плотвы *Rutilus rutilus* (L.) // Биология внутр. вод. 2011. № 2. С. 97–103.

Голованова И. Л., Таликина М. Г. Влияние низких концентраций хлорофоса в период раннего индивидуального развития на пищеварительные карбогидразы сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46, № 3. С. 412–416.

Голованова И. Л., Филиппов А. А., Столбунов И. А. Чувствительность карбогидраз плотвы различных экологических групп к действию меди и цинка *in vitro* // Токсикол. вестник. 2009. № 6. С. 17–20.

Козловская В. И., Герман А. В. Полихлорированные бифенилы и полициклические ароматические углеводороды в экосистеме Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. 1997. Т. 24, № 5. С. 563–569.

Кравецкий П. А., Волкова И. В., Шипулин С. В. Влияние нефтяной интоксикации на гидролитическую функцию пищеварительного тракта карповых рыб // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Материалы 3-й междунар. конф. с элементами школы для молодых ученых, аспирантов и студентов (Петрозаводск, 22–26 июня 2010 г.). Петрозаводск, 2010. С. 83–84.

Кузьмина В. В. Активность α -амилазы в пищеварительном тракте и крови леща // Биология внутренних вод. Информ. бюлл. № 59. Л.: Наука, 1983. С. 58–60.

Кузьмина В. В., Скворцова Е. Г., Шалыгин М. В. Влияние температуры на активность протеиназ химуса и слизистой оболочки кишечника рыб разных экологических групп // Журн. эвол. биохим. и физиол. 2008. Т. 44, № 5. С. 482–487.

Кузьмина В. В., Ушакова Н. В., Лупилов О. П., Шептицкий В. А. Влияние цинка и меди на активность протеиназ слизистой оболочки кишечника леща, подвергнутого разной антропогенной нагрузке // Токсикол. вестник. 2010. № 6. С. 55–57.

Кузьмина В. В., Шишин М. М., Корюкаева Н. В. и др. Влияние меди и цинка на эффективность гидролиза белковых компонентов пищи у ряда видов пресноводных костистых рыб в условиях *in vitro* // Биология внутр. вод. 2005. № 4. С. 84–92.

Лапирова Т. Б., Заботкина Е. А. Сравнительный анализ показателей иммунофизиологического состояния леща *Abramis brama* (L.) из различных по степени загрязнения участков Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2010. № 2. С. 148–155.

Уголев А. М., Кузьмина В. В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. 238 с.

Уголев А. М., Иезуитова Н. Н., Масевич Ц. Г. и др. Исследование пищеварительного аппарата у человека. Обзор современных методов. Л.: Наука, 1969. 216 с.

Уголев А. М., Кузьмина В. В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. 238 с.

Ушакова Н. В., Кузьмина В. В., Лупилов О. П., Шептицкий В. А. Влияние антропогенной нагрузки на активность протеиназ слизистой оболочки кишечника леща (*Abramis brama*) Рыбинского водохранилища // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Материалы XXVIII Междунар. конф. (Петрозаводск, 5–8 окт. 2009 г.). Петрозаводск, 2009. С. 578–582.

Филиппов А. А., Голованова И. Л. Раздельное и совместное влияние меди и цинка *in vitro* на активность карбогидраз кишечника пресноводных костистых рыб // Биология внутр. вод. 2010. № 1. С. 104–109.

Флеров Б. А., Томилина И. И., Кливленд Л. и др. Комплексная оценка состояния донных отложений Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2000. № 2. С. 148–155.

Чуйко Г. М., Законнов В. В., Герман А. В. и др. Распределение полихлорированных бифенилов в экосистеме Рыбинского водохранилища при их локальном поступлении // Современное состояние водных биоресурсов: Материалы науч. конф. (Вла-

дивосток, 25–27 марта 2008 г.). Владивосток, 2008. С. 680–685.

Чуйко Г. М., Законнов В. В., Морозов А. А. и др. Пространственное распределение и качественный состав полихлорированных бифенилов (ПХБ) и хлорорганических пестицидов (ХОП) в донных отложениях и леще (*Abramis brama* L.) из Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2010. № 2. С. 98–108.

Chuiko G. M., Tillitt D. E., Zajicek J. L. et al. Chemical contamination of the Rybinsk Reservoir, Northwest Russia: relationship between liver polychlorinated biphenyls (PCB) content and health indicators in bream (*Abramis brama*) // Chemosphere. 2007. Vol. 67, N 3. P. 527–536.

Filippov A. A., Golovanova I. L. The effects of organic toxicants on the intestinal glycosidase sensitivity of young roach to Cu и Zn // Inland Water Biology. 2012. Vol. 5, N 1. P. 140–146.

Golovanova I. L., Chuiko G. M., Pavlov D. F. Effects of cadmium, naphthalene and DDVP on gut carbohydrases activity in bream (*Abramis brama* L.) and mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus* Peters) // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1994. Vol. 52, N 3. P. 338–345.

Kuz'mina V. V., Chuiko G. M., Pavlov D. F. Effects of DDVP, naphthalene and cadmium, on intestinal proteolytic activity in mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus* Peters) // Bull. Envir. Contam. Toxicol. 1999. Vol. 62, N 2. P. 193–198.

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.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Голованова Ирина Леонидовна

главный научный сотрудник, д. б. н.
ИБВВ им. И. Д. Папанина РАН
Борок, Ярославская обл.,
Некоузский р-н, Россия, 152742
эл. почта: golovan@ibiw.yaroslavl.ru
тел.: (8485) 4724484

Филиппов Андрей Андреевич

младший научный сотрудник
ИБВВ им. И. Д. Папанина РАН
Борок, Ярославская обл.,
Некоузский р-н, Россия, 152742
эл. почта: andron@ibiw.yaroslavl.ru
тел.: (8485) 4724526

Golovanova, Irina

Papanin Institute of Inland Waters Biology,
Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: golovan@ibiw.yaroslavl.ru
tel.: (8485) 4724484

Filippov, Andrey

Papanin Institute of Inland Waters Biology,
Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: andron@ibiw.yaroslavl.ru
tel.: (8485) 4724526