

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ТЕРНОПІЛЬСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ ПЕДАГОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
імені ВОЛОДИМИРА ГНАТЮКА**

**Кваліфікаційна наукова праця
на правах рукопису**

ЛЯВРІН БОГДАН ЗІНОВІЙОВИЧ

УДК 577.125 : 597.5: 556.53 : 477.84

**ДИСЕРТАЦІЯ
ЛІПІДНИЙ ОБМІН У РИБ МАЛИХ РІЧОК
ЗАХІДНОГО ПОДІЛЛЯ**

03.00.10 – іхтіологія

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

Б.З. Ляврін
(підпис здобувача)

**Науковий керівник: Курант Володимир Зіновійович, доктор
біологічних наук, професор**

Тернопіль – 2020

АНОТАЦІЯ

Ляврін Б.З. Ліпідний обмін у риб малих річок Західного Поділля. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук (доктора філософії) зі спеціальності 03.00.10 «Іхтіологія». – Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка, Тернопіль, 2020.

В роботі висвітлено особливості ліпідного складу тканин зябер, печінки, м'язів та крові в організмі найбільш поширених прісноводних видів риб (коропа *Cyprinus carpio* L., карася *Carassius gibelio* Bloch., окуня *Perca fluviatilis* L. та щуки *Esox lucius* L.) в річках Західного Поділля – Серет, Стрипа та Золота Липа. Для вирішення поставленої мети було досліджено концентрації металів (Fe, Co, Mn, Zn, Cu) у воді, донних відкладах, береговому ґрунті річок, вивчено вміст загальних ліпідів, а також їх фракційного складу в зябрах, печінці та м'язах досліджуваних видів риб, виловлених з річок Західного Поділля, проведено порівняльну характеристику вмісту продуктів пероксидного окиснення ліпідів у тканинах досліджених видів риб, досліджено гематологічні показники крові риб (вміст гемоглобіну, кількість еритроцитів та особливості ліпідного обміну в них, проведено порівняльну характеристику вмісту ліпідів, їх фракцій та продуктів обміну в тканинах досліджуваних видів риб та проаналізовано можливість використання досліджуваних показників для оцінки забруднення водного середовища і якості рибної продукції. Було встановлено, що вміст ліпідів, їх фракцій, а також активність процесів пероксидного окиснення ліпідів визначаються як особливостями метаболізму у різних видів прісноводних риб, так і умовами водного середовища їх існування. Вміст Феруму у воді всіх досліджуваних річок перебуває майже на одному рівні (76-81 мкг/л), відзначено високу концентрацію Феруму у донних відкладах р. Стрипа (667 мг/кг). Найвищий вміст Мангану виявлено у воді р. Золота Липа (45 мкг/л). Для р. Золота Липа також зафіксовано найвищу концентрацію

цього металу в донних відкладах та береговому ґрунті (451 та 250 мг/кг). Відмічений значно нижчий вміст Цинку, Кобальту, Купруму у воді, донних відкладах та береговому ґрунті. У воді концентрація вищевказаних металів була в межах 3-20 мкг/л, донних відкладах – в межах 20-148 мг/кг, береговому ґрунті – 8-50 мг/кг. Відзначено найвищий вміст загальних ліпідів у тканинах коропа, порівняно з іншими видами риб з досліджуваних річок (максимальне значення 71,3 мг/г у печінці риб з р. Серет). Разом з тим найнижчий сумарний вміст ліпідів та фосфоліпідів було відмічено у зябрах, печінці та м'язах досліджуваних видів риб, виловлених з р. Золота Липа. Було відмічено, що показники фракційного складу ліпідів тканин досліджуваних риб демонструють різну векторність та залежать від виду риб та стану прісноводних екосистем. Слід відмітити високі концентрації моноацилгліцеролів та неестерифікованих жирних кислот у зябрах, печінці та м'язах усіх видів риб з р. Золота Липа, що вказує на переважання ліполітичних процесів у клітинах тканин та активне використання ліпідних резервів для адаптації до токсичних чинників водного середовища. Профілі співвідношення фосфоліпідів у зябрах коропа, щуки та окуня, карася мають подібний характер. Необхідно відмітити найвищі частки фосфатидилхоліну та фосфатидилетаноламіну у всіх тканинах риб. В низці водотоків Серет – Стрипа – Золота Липа має місце зростання кількості сфінгомієліну, фосфатидилетаноламіну та зменшення відсоткового вмісту фосфатидилхоліну у зябрах коропа та щуки. Разом з тим, у низці річок Серет – Стрипа – Золота Липа було відзначено зростання кількості фосфатидилхоліну та зменшення частки сфінгомієліну у печінці коропа та щуки. У м'язах риб, виловлених з р. Золота Липа, порівняно з річками Серет та Стрипа, відмічена менша кількість триацилгліцеролів та вища частка лізофосфатидилхоліну. Пероксидне окиснення ліпідів у риб із досліджуваних річок характеризується видовими та тканинними особливостями і залежить від екологічних умов існування гідробіонтів. В цілому, найвищими досліджені показники ПОЛ є у тканинах прісноводних риб, виловлених з р. Золота

Липа, що вказує на несприятливі екологічні умови в даній річці. Найнижчим рівень ТБК-активних продуктів та гідропероксидів був відмічений у представників з р. Стрипа, що, очевидно, обумовлено найменшим антропогенним тиском на даний водотік. Відмічено, що найвищим вміст гемоглобіну серед досліджуваних видів риб був у крові коропів з р. Стрипа, а найнижчим у карасів та окунів, виловлених із р. Золота Липа і у щук із р. Серет. Відмічено, що найвищою концентрація гемоглобіну була у крові усіх досліджуваних видів риб, виловлених з р. Стрипа. Найбільше ТБК-активних продуктів накопичується в еритроцитах риб із р. Золота Липа, а гідропероксидів ліпідів – в клітинах крові представників із р. Серет, що може бути індикатором антропогенного (токсичного) тиску на гідробіонтів в цілому, і на риб зокрема. Найменший вміст гідропероксидів ліпідів та вторинних продуктів ПОЛ спостерігали в еритроцитах представників із р. Стрипа, що свідчить про оптимальне функціонування систем антиоксидантного захисту організму риб, а отже і задовільний стан середовища існування. Показано, що значення відношення холестерол/фосфоліпіди було найменшим у зябрах риб, виловлених з річок Серет. Найвищих значень показник співвідношення холестерол/фосфоліпіди досягав у зябровій тканині карася та окуня з р. Золота Липа, яка є найбільш антропогенно трансформованою з досліджених водотоків. Відношення холестерол/фосфоліпіди було найменшим у печінці щук і карасів, виловлених з р. Золота Липа та окунів з р. Стрипа. Найвищих значень показник співвідношення холестерол/фосфоліпіди досягав у гепатоцитах коропів та щук з р. Стрипа та у печінці коропів та окунів з р. Золота Липа. У м'язах представників усіх досліджених видів риб, за винятком карася, з р. Золота Липа, відмічені найвищі значення відношення холестерол/фосфоліпіди, що вказує на зростання мікрів'язкості мембран та зниження їх проникності. Розраховані на основі експериментальних даних індекси зябер особливо чітко відображають екологічні умови водойми та порівняно мало залежать від виду риби. Так, у зябрах усіх досліджуваних видів риби з р. Золота Липа

відмічено найнижчі значення фосфатидилхолін/фосфатидилетаноламін + фосфатидилсерин + фосфатидилінозитол, тоді як індекси фосфатидилетаноламін / фосфатидилсерин та сфінгомієлін/фосфатидилхолін були максимальними. Співвідношення фосфоліпідів у печінці володіють як видовою специфікою, так і обумовлюються рівнем антропогенного навантаження на водойму. Було відмічено однаковий характер змін співвідношень фосфатидилхолін/фосфатидилетаноламін + фосфатидилсерин + фосфатидилінозитол та фосфатидилетаноламін / фосфатидилсерин у печінці коропа та щуки і окуня та карася. Значення індексів фосфатидилхолін / фосфатидилсерин та сфінгомієлін / фосфатидилхолін носили різновекторний характер та залежали як від виду риб, так і гідрохімічних характеристик водойми. У м'язовій тканині варіабельність індексів була найменшою, проте як і в печінці їх значення залежали від видів риб та екологічних особливостей досліджуваних річок. Встановлено, що найбільш антропогенно трансформованою з досліджених водотоків є Золота Липа, а найменш забрудненою – р. Стрипа. Одержані в дисертаційній роботі результати щодо зміни ліпідів, їх фракцій активності процесу пероксидного окиснення ліпідів, а також гематологічні показники риб можуть бути використані як біомаркерні інтоксикації їх організму іонами металів та для біоіндикації забруднення прісноводних водойм.

Liavrin B.Z. LIPID METABOLISM IN FISHES FROM SMALL RIVERS OF WESTERN PODILLYA. – Manuscript.

Thesis for obtaining the Doctor of Philosophy degree (PhD) in Biological Sciences, specialty 03.00.10 «Ichthyology». – Ternopil Volodymyr Hnatyuk National Pedagogical University, Ternopil, 2020.

The peculiarities of lipid composition of gills, liver, muscles and blood in the organism of the most common freshwater fish species (*Cyprinus carpio* L. carp, *Carassius gibelio* Bloch carp, *Percia fluviatilis* L. perch and *Esox lucius* L. pike) in the rivers Western Podillya - Seret, Strypa and Zolota Lypa. To solve this goal, the concentrations of metals (Fe, Co, Mn, Zn, Cu) in water, sediments, riverside soil were investigated, the content of total lipids, as well as their fractional composition in gills, liver, and muscles of the fish species studied caught from the rivers of Western Podillya, comparative characterization of the content of products of lipid peroxidation in the tissues of the investigated fish species, hematological parameters of the blood of the fish (hemoglobin content, erythrocyte count and features of lipid metabolism in them) equalization characteristics of lipids content, their fractions and products of exchange in the tissues of the investigated fish species and the possibility of using the investigated indicators to evaluate the aquatic environment and the quality of fishery products were analyzed. It was found that the content of lipids, their fractions and the activity of the processes of peroxide oxidation metabolism peculiarities of different freshwater fish species and aquatic conditions of their existence. The content of Ferum in the water of all the studied rivers is almost at the same level (76-81 $\mu\text{g} / \text{l}$), the high concentration of Ferum in the sediments of the Strip River (667 mg / kg) is noted. The highest content of Manganese was found in the water of the Golden Lime River (45 $\mu\text{g} / \text{l}$). The highest concentration of this metal in the sediments and coastal soil (451 and 250 mg / kg) was also recorded for the Golden Lipa River. Significantly lower levels of Zinc, Cobalt, Kuprum in water, sediments and coastal soil were observed. In water, the concentration of the above metals was in the range of 3-20 mg / l, bottom sediments - in the range of 20-148 mg / kg, coastal soil - 8-50 mg / kg.

The highest content of total lipids in carp tissues was observed compared to other fish species from the studied rivers (maximum value was 71.3 mg / g in liver of fish from the river Seret). At the same time, the lowest total content of lipids and phospholipids was observed in the gills, liver and muscles of the fish species surveyed from the Golden Lipa River. It was observed that the fractional composition of the tissue lipids of the studied fish exhibit different vectoriality and depend on the species of fish and the state of freshwater ecosystems. High concentrations of monoacylglycerols and non-esterified fatty acids in gills, liver and muscle of all fish species in the Golden Lime River should be noted, indicating the predominance of lipolytic processes in tissue cells and the active use of lipid reserves to adapt to toxicants. Phospholipid ratio profiles in carp gills, pike and perch, carp have similar character. The highest levels of phosphatidylcholine and phosphatidylethanolamine in all fish tissues should be noted. .In a number of watercourses of the Seret-Strip –Golden Linden there is an increase in the amount of sphinol myelin, phosphatidylethanolamine and a decrease in the percentage of phosphatidylcholine in carp and pike gills. However, an increase in phosphatidylcholine and a decrease in the proportion of sphingomyelin in carp and pike liver were noted in a number of rivers Seret-Strip-Zoloto Lipa. The fish caught from the Golden Lipa River, compared to the Seret and Strip rivers, have a lower amount of triacylglycerols and a higher proportion of lysophosphatidylcholine. Lipid peroxidation in fish from the studied rivers is characterized by species and tissue characteristics and depends on the environmental conditions of the aquatic life. On the whole, the highest studied parameters of GHG are in the tissues of freshwater fish caught from the Golden Lime River, which indicates the unfavorable ecological conditions in the river. The lowest levels of TBK-active products and hydroperoxides were observed in representatives from the Strypa River, which is apparently due to the lowest anthropogenic pressure on this watercourse. It was noted that the highest hemoglobin content among the fish species studied was in the blood of carp from the Strip River, and the lowest in the carp and perch caught from the Golden Lime River and in the pike from the Seret River. It was noted that the

highest hemoglobin concentration was in the blood of all fish species caught from the Strip River. Most TBK-active products are accumulated in erythrocytes of fish from the Golden Lime River, and lipid hydroperoxides in the blood cells of representatives from the River Seret, which can be an indicator of anthropogenic (toxic) pressure on hydrobionts in general, and on fish in particular. The lowest content of lipid hydroperoxides and by-products of LPO was observed in the erythrocytes of representatives from the Strip River, which testifies to the optimal functioning of the antioxidant protection systems of the fish organism, and therefore a satisfactory state of habitat. It was shown that the value of the cholesterol / phospholipid ratio was the lowest in the gills of fish caught from the rivers Seret. The highest values of the cholesterol / phospholipid ratio reached in the gill tissue of the crucian carp and perch from the Golden Lime River, which is the most anthropogenically transformed of the studied watercourses. The cholesterol / phospholipid ratio was the lowest in the liver of pike and carp harvested from the Golden Lime River and perch from the Strip River. The highest values of cholesterol / phospholipid ratio were reached in carp and pike hepatocytes from the Strip River and in the carp and perch liver from the Golden Lime River. In the muscles of the representatives of all investigated fish species, except the crucian carp, from the Golden Lipa River, the highest values of the cholesterol / phospholipids ratio were observed, which indicates an increase in the micro-viscosity of the membranes and a decrease in their permeability. The gills indices, calculated on the basis of the experimental data, clearly reflect the ecological conditions of the reservoir and depend relatively little on the species of fish. Thus, in the gills of all the investigated fish species from the Golden Lipa River, the lowest values of phosphatidylcholine / phosphatidylethanolamine + phosphatidylserine + phosphatidylinositol were observed, while the indexes of phosphatidylethanolamine / phosphatidylserine and sphingolipids were sphingolipids and sphingolipids. The ratio of phospholipids in the liver have both species specificity and are determined by the level of anthropic load on the reservoir. The same pattern of changes in the phosphatidylcholine /

phosphatidylethanolamine + phosphatidylserine + phosphatidylinositol and phosphatidylethanolamine / phosphatidylserine ratios in carp and pike and perch and carp liver was observed. The values of the phosphatidylcholine / phosphatidylserine and sphingomyelin / phosphatidylcholine indices were multi-vector in nature and depended on both the fish species and the hydrochemical characteristics of the reservoir. In muscle tissue, the variability of the indices was smallest, however, as in the liver, their values depended on the species of fish and the ecological characteristics of the studied rivers. It is established that the most anthropogenically transformed from the investigated watercourses is the Golden Linden, and the least polluted is the Strypa River. The results obtained in the dissertation on the change of lipids, their fractions of the activity of the process of lipid peroxidation, as well as hematological parameters of fish can be used as biomarker intoxication of their body by metal ions and for bioindication of contamination of freshwater bodies of water.

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у фахових виданнях

1. **Ляврін Б. З.**, Хоменчук В. О., Курант В. З., Грубінко В. В. Видові особливості ліпідного складу деяких тканин прісноводних риб Західного Поділля // Доповіді НАН України. – 2014. – № 8. - С. 123-127. *(Участь у проведенні експериментів, обробці даних та написанні статті).*
2. **Ляврін Б. З.**, Бияк В. Я., Хоменчук В. О., Курант В. З. Фосфоліпідний склад клітин печінки та зябер риб як індикатор стану поверхневих вод річок Тернопільщини // Біологія тварин. - 2014. -Т. 16, № 2. - С. 56- 65. *(Проведення експериментів, участь в аналізі даних та написанні статті).*
3. **Ляврін Б. З.**, Хоменчук В. О., Курант В. З. Особливості гідрохімічного стану малих річок Західного Поділля // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. — Тернопіль, 2014. — № 2(59). - С. 38-44. *(Участь у проведенні експериментів, обробці даних та написанні статті).*
4. **B. Z. Liavrin**, Yu. I. Senyk, V. O. Khomenchuk & V. Z. Kurant. Content of Nonpolar Lipids in Liver of Fishes of Small Rivers of the Western Podillya (Ukraine) // Hydrobiol. Journ. – 2015. – Vol. 51, № 2. – P. 53-59. *(Відбір та обробка матеріалу, аналіз даних та участь у написанні статті).*

5. Рабченко О.О., Хоменчук В.О., **Ляврін Б.З.**, Курант В.З. Накопичення феруму в організмі прісноводних риб за його підвищеного вмісту у водному середовищі // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія. – 2017. – № 1 (68). – С. 96 – 101. (*Проведення експериментів, участь в аналізі даних та написанні статті*).
6. **Ляврін Б.З.** Міжвидові відмінності вмісту та співвідношення фракцій фосфоліпідів деяких видів риб малих річок Західного Поділля // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. — Тернопіль, 2018. — № 2(73). – С. 102-105. (*Проведення експериментів, участь в аналізі даних та написанні статті*).

Матеріали та тези доповідей конференцій

7. **Ляврін Б.З.**, Хоменчук В.О., Бияк В.Я., Курант В.З. Особливості вмісту ліпідів та їх окремих класів у тканинах прісноводних риб // Тези ІV міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції «Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології», Одеса, 2011. — С. 151–153.
8. **Ляврін Б.З.**, Хоменчук В.А., Курант В.З. Особенности липидного состава некоторых тканей карпа (*Cyprinus carpio* L.) // Материалы Всероссийской конференции с международным участием “Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптации гидробионтов” (Борок, 22-27 сентября 2012 г.). — Борок, 2012. — С. 236-239.
9. **Ляврін Б.З.**, Хоменчук В.О., Курант В.З. Вміст гідропероксидів ліпідів в клітинах печінки деяких видів риб малих річок Західного Поділля // Тезисы VIII Международной научно-практической конференции *Pontus Euxinus* 2013 по проблемах водных экосистем, посвященной 50-летию Института биологии южных морей НАН Украины. — Севастополь, 2013. – С. 92-94.
10. **Ляврін Б.З.** Вміст еритроцитів в крові деяких видів риб малих річок Західного Поділля // Матеріали II регіональної науково-практичної конференції «Дослідження флори і фауни Західного Поділля» (Тернопіль, 24-25 травня 2013). - Тернопіль, 2013. — С. 60–61.
11. **Ляврін Б. З.**, Хоменчук В. О., Курант В. З. Вміст загальних ліпідів в еритроцитах деяких видів риб малих річок Західного Поділля // Матеріали VII міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції «Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології», Мелітополь. - 2014. - С. 146- 149.
12. **Ляврін Б. З.**, Сенник Ю. И., Бияк В. Я., Хоменчук В. А., Курант В. З. Содержание неполярных липидов в тканях жабр некоторых видов рыб малих рек Западного Подолья // Материалы V Всероссийской

- конференции по водной экотоксикологии, с приглашением специалистов из стран ближнего зарубежья «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы», Борок. - 2014. - Т. 2. - С. 82-86.
13. **Ляврін Б.З.** Вміст ліпідів в еритроцитах деяких видів риб малих річок Західного Поділля // Матеріали Всеукраїнської науково-практичної конференції «Тернопільські біологічні читання — Ternopil Bioscience — 2018» (Тернопіль, 19-21 квітня 2018). – Тернопіль, 2018. – С. 118-120.
 14. **Ляврін Б.З.,** Хоменчук В.О., Пендрак О.А., Курант В.З. Вміст ліпідів в м'язах коропа та щуки із малих річок Тернопільщини// Матеріали XII Українського біохімічного конгресу. (Тернопіль, 30 вересня – 4 жовтня 2019), Медична та клінічна хімія. 2019. - Т.21, №3 (додаток). С. 311-312.
 15. **Ляврін Б.З.,** Хоменчук В.О., Кривенька М.Б., Курант В.З. Ліпідний склад м'язів прісноводних риб із малих річок Західного Поділля // Матеріали XII іхтіологічної науково-практичної конференції «Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології», Дніпро, 2019. – С. 120-123.
 16. **Ляврін Б.З.,** Парубоча Т.А., Гаврилюк Т.М., Хоменчук В.А., Курант В.З. Вміст неполярних ліпідів у зябрах риб малих річок Тернопільської області // Матеріали Всеукраїнської науково-практичної конференції (Тернопіль, 4-5 листопада 2019). – Тернопіль, 2019. – С. 183-188.
 17. **Ляврін Б.З.,** Хоменчук В.О., Марків В.С., Курант В.З. Особливості пероксидного окиснення ліпідів крові риб малих річок Західного Поділля // Матеріали VIII з'їзду Гідроекологічного товариства України (Київ, 6 – 8 листопада 2019). – Київ, 2019. – С. 134-136.

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

ТАГ	Триацилгліцероли
НЕЖК	Неетерифіковані жирні кислоти
ДАГ	Диацилгліцероли
ХЛ	Холестерол
МАГ	Моноацилгліцероли
ФЛ	Фосфоліпіди
ЛФХ	Лізофосфатидилхолін
ФС	Фосфатидилсерин
ФЕА	Фосфатидилетаноламін
ФХ	Фосфатидилхолін
СФМ	Сфінгомієлін
ФІ	Фосфатидилінозитол
ТШХ	Тонкошарова хроматографія

ЗМІСТ

ВСТУП	14
Розділ 1. СУЧАСНИЙ СТАН ТА ЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА МАЛИХ РІЧОК ЗАХІДНОГО ПОДІЛЛЯ	20
1.1. Особливості малих річок Західного Поділля	22
1.2. Основні чинники антропогенного навантаження на екосистеми малих річок	24
Розділ 2. ЛІПІДНИЙ ОБМІН В ОРГАНІЗМІ РИБ ЗА ДІЇ РІЗНИХ ЧИННИКІВ ОТОЧУЮЧОГО ВОДНОГО СЕРЕДОВИЩА	28
2.1. Структурно-функціональне значення ліпідів в організмі риб	28
2.2. Роль ліпідів у адаптації гідробіонтів до несприятливих чинників водного середовища	33
2.2.1. Значення ліпідів у пристосуванні водної біоти до різних температурних умов	33
2.2.2. Роль ліпідів в природних адаптаціях до зміни гідростатичного тиску та солоності води	35
2.2.3. Роль ліпідів в адаптації риб до інтоксикацій	38
2.3. Біомаркери у системі оцінки токсичного впливу на гідробіонтів і в екологічному моніторингу водних екосистем	41
Розділ 3. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ	48
Розділ 4. ВМІСТ МЕТАЛІВ У ВОДІ, ДОННИХ ВІДКЛАДАХ ТА БЕРЕГОВОМУ ҐРУНТІ МАЛИХ РІЧОК ЗАХІДНОГО ПОДІЛЛЯ	52
4.1. Основні гідрохімічні показники річок Серету, Стрипи та Золотої Липи	52
4.2. Вміст металів у воді береговому ґрунті та донних відкладах досліджених річок	55
Розділ 5. АДАПТИВНІ ЗМІНИ ВМІСТУ ЛІПІДІВ ТА ПРОДУКТІВ ЇХ ПЕРЕКИСНОГО ОКИСНЕННЯ В ОРГАНІЗМІ ДОСЛІДЖЕНИХ ВИДІВ РИБ МАЛИХ РІЧОК ЗАХІДНОГО ПОДІЛЛЯ	62
5.1. Ліпідний обмін у тканинах коропа із малих річок Західного Поділля	63
5.2. Порівняльна характеристика ліпідного обміну в тканинах карася із річок Серет, Стрипа та Золота Липа	71
5.3. Порівняльна характеристика обміну ліпідів у тканинах окуня із досліджених водойм	82
5.4. Ліпідний обмін у тканинах щуки із малих річок Західного Поділля	91

5.5. Порівняльна характеристика вмісту продуктів перекисного окиснення ліпідів в тканинах досліджених видів риб.....	100
5.5.1. Короп.....	100
5.5.2. Карась.....	104
5.5.3. Окунь.....	106
5.5.4. Щука.....	108
Розділ 6. ГЕМАТОЛОГІЧНІ ПОКАЗНИКИ КОРОПА, КАРАСЯ, ЩУКИ ТА ОКУНЯ ІЗ РІЧОК СЕРЕТ, СТРИПА ТА ЗОЛОТА ЛИПА.....	114
6.1. Вміст еритроцитів в крові риб малих річок Західного Поділля.....	114
6.2. Вміст гемоглобіну у крові прісноводних риб з малих річок Західного Поділля.....	116
6.3. Особливості ліпідного обміну в еритроцитах досліджених риб із річок Серет, Стрипа та Золота Липа.....	119
6.4. Особливості пероксидного окиснення ліпідів у крові риб із малих річок Тернопільської області.....	121
6.4.1. Вміст гідропероксидів ліпідів у еритроцитах досліджених видів риб.....	122
6.4.2. Концентрація малонового альдегіду у крові риб з малих річок Західного Поділля.....	123
Розділ 7. ПОРІВНЯЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ВМІСТУ ЛІПІДІВ, ЇХ ФРАКЦІЙ ТА ПРОДУКТІВ ОБМІНУ В ТКАНИНАХ ДОСЛІДЖУВАНИХ ВИДІВ РИБ.....	127
7.1. Видові особливості вмісту загальних ліпідів в тканинах коропа, карася, окуня та щуки.....	127
7.2. Міжвидові відмінності фракційного складу нейтральних ліпідів у тканинах досліджених видів риб.....	127
7.3. Міжвидові відмінності фракційного складу полярних ліпідів у тканинах досліджених видів риб.....	132
АНАЛІЗ ТА УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ.....	139
ВИСНОВКИ.....	152
СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ.....	155

ВСТУП

Актуальність теми. Малі річки містять в собі основну масу запасів прісних вод України і відіграють значну роль в економіці проживаючого в їх басейнах населення. За оцінками спеціалістів, вони формують 60 % сумарних водних ресурсів України [66, 161].

Малі річки мають низку особливостей, які необхідно враховувати при розробці заходів їх раціонального використання та охорони. Перша з них – яскраво виражена залежність водності гідрологічного режиму і якості води в них від стану поверхні водозбору, значення якого у низці випадків буває важливішим, ніж кліматичні та погодні умови [11].

Ці ріки є дуже чутливими до антропогенного впливу. Сотні малих річок повністю або частково зникли через природні та природно-антропогенні причини: зміни клімату, переформування русел, природні сукцесійні процеси, осушувальну меліорацію, забір води для господарських цілей, зведення водосховищ, вирубування лісів, розорювання земель, розширення площ населених пунктів, розбудову промислових вузлів, транспортних шляхів тощо. [9, 78, 131].

Особливо гострою є проблема забруднення малих річок стічними водами промислових підприємств, сільськогосподарського виробництва та комунального господарства. У воду та донні відклади потрапляють велика кількість органічних речовин, сполук фосфору та азоту, пестицидів, важких металів, детергентів, хлоридів, сульфатів тощо [108]. Погіршення екологічного стану річок та якості води в свою чергу призводить до зниження біопродукційних характеристик водних об'єктів, об'ємів вилову риби та якості рибної продукції [55, 161]. Зниження рибопродуктивності малих річок вимагає створення нових технологічних процесів вирощування та вилову водних ресурсів, постійного впровадження науково-обґрунтованих природоохоронних і екологічних заходів з

урахуванням видових особливостей іхтіофауни, а також стану водного середовища [110].

Зростання антропогенного впливу на водне середовище загострило проблему виживання гідробіонтів у стресових умовах, які первинно створюються накопиченням токсичних речовин. Будь-яка зміна хімічного складу водного середовища неминує веде до зміни функціональних показників метаболізму гідробіонтів взагалі та риб зокрема [11]. Зміни в організмі гідробіонтів, які відбуваються за дії цих чинників, дуже різноманітні і можуть бути виявлені морфологічними, гістологічними, гематологічними, фізіологічними та біохімічними методами [11, 219].

Фізико-хімічні параметри водного середовища впливають на фізіолого-біохімічні характеристики організму риб, що в свою чергу може бути використано для біоіндикації водних об'єктів [81, 86, 87, 93, 94, 119, 123, 138, 173, 210, 215, 222].

Ліпіди відіграють важливу роль в процесах життєдіяльності риб. Вміст ліпідів та їх фракційний склад у м'язах має першочергове значення для якості рибної продукції. Вміст та співвідношення окремих класів ліпідів в клітинах різних тканин риб є досить лабільною системою, яка відображає адаптивні зміни в їх організмі та залежить від умов середовища, кормової бази, рухової активності, віку тощо [30, 56, 116, 146, 165, 175, 178, 179, 193, 206, 216, 221, 224, 225].

Тому для пошуку причин зменшення продуктивності гідробіонтів у забрудненому середовищі варто дослідити зміну метаболізму в їх організмі ліпідів, які, як відомо, є одними з основних структурних і метаболічних чинників формування адаптивних реакцій [17, 47, 53, 135, 136, 143, 159, 169, 177, 192, 199, 209, 210].

Саме питанням особливостей ліпідного обміну у різних видів риб із трьох малих річок Західного Поділля і присвячена дана робота.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.

Робота була складовою частиною досліджень лабораторії екологічної біохімії кафедри хімії та методики її навчання Тернопільського національного педагогічного університету ім. В. Гнатюка і виконувалася в рамках науково-дослідницької теми держбюджетної тематики Міністерства освіти і науки України: «Фізіолого-біохімічні механізми формування токсикорезистентності в організмі водяних тварин» (2012 - 2016 рр., номер державної реєстрації 0112U000275).

Мета і завдання дослідження. Метою дослідження було з'ясування особливостей ліпідного обміну в організмі найбільш поширених прісноводних видів риб (коропа *Cyprinus carpio* L., карася *Carassius gibelio* Bloch., окуня *Perca fluviatilis* L. та щуки *Esox lucius* L.) в умовах антропогенного навантаження на водойми та встановлення механізмів формування токсикорезистентності риб до несприятливих екологічних чинників.

Поставлена мета була реалізована внаслідок вирішення таких завдань:

- вивчити гідрохімічні показники, а також вміст іонів металів (Fe, Co, Mn, Zn, Cu) у воді, донних відкладах та береговому ґрунті з трьох малих річок Західного Поділля;
- вивчити вміст загальних ліпідів, а також їх фракційного складу в зябрах, печінці та м'язах досліджуваних видів риб із малих річок Західного Поділля;
- провести порівняльну характеристику вмісту продуктів пероксидного окиснення ліпідів у тканинах досліджених видів риб;
- дослідити гематологічні показники (вміст гемоглобіну, кількість еритроцитів та особливості ліпідного обміну в них) в рибах із малих річок Західного Поділля;

- з'ясувати особливості пероксидного окиснення ліпідів у крові риб (вміст гідропероксидів та концентрацію малонового альдегіду) із досліджуваних малих річок;
- провести порівняльну характеристику вмісту ліпідів, їх фракцій та продуктів обміну в тканинах досліджуваних видів риб;
- проаналізувати можливість використання досліджуваних показників для оцінки забруднення водного середовища.

Об'єкт дослідження: механізми формування токсикорезистентності в організмі прісноводних риб.

Предмет дослідження: особливості ліпідного обміну в організмі окремих видів риб із малих річок Західного Поділля.

Методи дослідження: загальноприйняті методи відбору зразків тканин, атомно-абсорбційна спектрофотометрія, тонкошарова хроматографія, спектрофотометрія, ультрацентрифугування, гематологічні, іхтіологічні, варіаційно-статистичні методи.

Наукова новизна одержаних результатів. Отримані нові дані щодо вмісту у воді, донних відкладах та береговому ґрунті досліджуваних річок іонів металів (Fe, Co, Mn, Zn, Cu).

Вперше проведено порівняння міжвидових особливостей вмісту ліпідів та їх фракційного складу в окремих тканинах коропа лускатого, карася сріблястого, окуня звичайного та щуки звичайної. Досліджено особливості ліпідного складу тканин у організмі зазначених видів риб, виловлених з різних малих річках (Серет, Стрипа, Золота Липа) Західного Поділля. Вперше досліджено процеси пероксидного окиснення ліпідів в організмі риб, а також проаналізовано їх гематологічні показники. Розширено уявлення про роль ліпідного обміну в формуванні токсикорезистентності організму риб та розглянуто можливість використання отриманих результатів для оцінки стану оточуючого водного середовища.

Практичне значення одержаних результатів. Враховуючи, що фізіолого-біохімічні показники тканин риб об'єктивно відображають стан водних організмів у конкретних умовах водного середовища, одержані дані щодо змін ліпідного складу, гематологічних показників та показників пероксидного окиснення ліпідів можуть бути використані для розробки експрес-методів виявлення біологічних ушкоджень у риб та оцінки комплексного забруднення водного середовища у ставковому рибористві.

Результати досліджень можуть використовуватися при викладанні навчальних дисциплін у ЗВО: «Водна токсикологія», «Екологічна фізіологія і біохімія», «Експериментальна екологія», «Екологічний моніторинг» для студентів природничих спеціальностей.

Особистий внесок здобувача. Автором самостійно проаналізовано фахову літературу з даної тематики, власноручно виконано експериментальну частину дисертаційної роботи, проведено статистичну обробку результатів. Спільно з науковим керівником здійснено аналіз та узагальнення отриманих результатів, сформульовані висновки і запропоновано рекомендації за результатами проведених досліджень. Друковані праці підготовлені безпосередньо автором з наступним обговоренням зі співавторами.

Апробація результатів роботи. Результати досліджень апробовано на:

IV Міжнародній іхтіологічній науково-практичній конференції «Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології» (Одеса, 2011); Всероссийской конференции с международным участием «Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптации гидробионтов» (Борок, 2012); VIII Международной научно-практической конференции *Pontus Euxinus 2013* по проблемах водных экосистем, посвященной 50-летию Института биологии южных морей НАН Украины (Севастополь, 2013); II регіональній науково-

практичній конференції «Дослідження флори і фауни Західного Поділля» (Тернопіль, 2013); VII міжнародній іхтіологічній науково-практичній конференції «Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології» (Мелітополь, 2014); V Всероссийской конференции по водной экотоксикологии «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы» (Борок, 2014); Всеукраїнській науково-практичній конференції, присвяченій 20-річчю заснування Голицького біостаціонару Тернопільського національного педагогічного університету ім. В. Гнатюка (Тернопіль, 2018); XII Українському біохімічному конгресі (Тернопіль, 2019); XII Міжнародній іхтіологічній науково-практичній конференції «Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології» (Дніпро, 2019); Всеукраїнській науково-практичній конференції «Тернопільські біологічні читання – Ternopil Bioscience – 2019», (Тернопіль, 2019); VIII з'їзді гідроекологічного товариства України (Київ, 2019).

Публікації. Результати проведених наукових досліджень опубліковано в 6 статтях у наукових фахових журналах та 11 матеріалах наукових з'їздів, симпозіумів і конференцій.

Структура та обсяг роботи. Дисертаційна робота складається зі вступу, огляду фахової літератури, матеріалів та методів дослідження, 4 розділів власних досліджень, аналізу отриманих результатів, висновків, списку використаних джерел (230 найменувань з них 106 латиницею). Роботу викладено на 178 сторінках комп'ютерного тексту та ілюстровано 67 рисунками і 9 таблицями.

РОЗДІЛ 1. СУЧАСНИЙ СТАН ТА ЕКОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА МАЛИХ РІЧОК ЗАХІДНОГО ПОДІЛЛЯ

Ріки – головні поверхневі артерії суходолу, концентратори потоків речовини та енергії в ландшафтах, наявні на всіх континентах. Вода, що тече, є механічно й хімічно активною речовиною в ландшафтах, яка структурує інші ландшафтні складники в часі й просторі. Складна система водних потоків пронизує ландшафт, вони формують його динамічну цілісність, породжують структуру й конфігурацію, живлять інші складові компоненти. Долини річок є концентраторами ландшафтного різноманіття, важливими шляхами міграції для рослин і тварин багатьох видів, хоч можуть бути й нездоланими бар'єрами для них.

Відповідно до кліматичних умов, літологічної будови та рельєфу на суходолі утворилися тисячі річок, які живляться з водозбірних басейнів, з площі яких відбувається природний стік. Залежно від водозбірної площі басейну річки поділяються на великі, середні та малі (класифікація відповідно до ст. 79 Водного кодексу України). До великих належать річки, які розташовані у кількох географічних зонах і мають площу водозбору понад 50 тис. квадратних кілометрів. До середніх належать річки, які мають площу водозбору від 2 до 50 тис. квадратних кілометрів. До малих належать річки з площею водозбору до 2 тис. квадратних кілометрів.

Малі ріки є дуже чутливими до антропогенного впливу. Стан малих річок є індикатором станів всієї річкової мережі кожної країни. Тому так важливо здійснювати спеціальні комплексні заходи для захисту малих річок від зменшення водності, забруднення та пересихання й спрямовувати їх на ліквідацію негативного впливу антропогенних чинників.

Багато річководолинних ландшафтів під тиском господарювання людини зазнають перетворень і нищень. Відбувається інтегративне

полікомпонентне забруднення ландшафтів – механічне, теплове, шумове, електромагнітне, хімічне й біотичне. Важливим завданням сьогодення є збереження природи та її захист. Головною метою цієї статті є висвітлення законодавчої інформації для втілення практичних заходів з охорони річок.

Заходи з охорони малих річок визначено у ст. 80 Водного кодексу України. Зокрема, з метою охорони водності малих річок забороняється:

- 1) змінювати рельєф басейну річки;
- 2) руйнувати русла пересихаючих річок, струмки та водотоки;
- 3) випрямляти русла річок та поглиблювати їх дно нижче природного рівня або перекривати їх без улаштування водостоків, перепусків чи акведуків;
- 4) зменшувати природний рослинний покрив і лісистість басейну річки;
- 5) розорювати заплавні землі та застосовувати на них засоби хімізації;
- 6) проводити осушувальні меліоративні роботи на заболочених ділянках та урочищах у верхів'ях річок;
- 7) надавати земельні ділянки у заплавах річок під будь-яке будівництво (крім гідротехнічних, гідрометричних та лінійних споруд), а також для садівництва та городництва;
- 8) здійснювати інші роботи, що можуть негативно впливати чи впливають на водність річки і якість води в ній.

З прийнятими згідно Водного кодексу України критеріями, до категорії малих річок відносяться водотоки, які мають площу водозабору не більше 2000 км² при умові, що річка розташована в одній фізико-географічній зоні [19].

1.1. Особливості малих річок Західного Поділля

Територія Західного Поділля розміщена в межах Волино-Подільської частини Східноєвропейської платформи. На території Тернопільського Поділля налічується близько 2400 річок, одними із найбільших серед них є Серет, Стрипа та Золота Липа, котрі належать до басейну Дністра. Для них характерний меридіональний напрям протікання (з півночі на південь), відповідно до нахилу Подільської височини [103, 228].

Серет (рис. 3.1. (3)) – найбільша із приток Дністра в межах регіону. Утворюється зі злиття кількох потоків (Серет Правий, Серет Лівий, В'ятина, Граберка) біля с. Ратищі Зборівського району. Довжина – 242 км, площа басейну 3900 км². Основна притока – Гніздна. Долина у верхній течії широка, симетрична, нижче м. Теремовля – каньйоноподібна. Заплава у верхів'ї двостороння, заболочена, у середній і нижній течії переривчаста, ширина – 0,1-0,2 км. Річище у верхів'ї помірно звивисте, нижче м. Тернопіль дуже звивисте, ширина від 10-20 до 35-50 м. Нахил річки 0,9 м/км. Зарегульована численними ставками та водосховищами [103, 228].

Стрипа (рис. 3.1. (2)) починається біля м. Зборів від злиття невеликих потічків. Довжина – 147 км, площа басейну – 1610 км². Основні притоки: Восушка, Вільховець. Від витоків долина неглибока, з пологими схилами, нижче с. Соколів Теремовлянського району V-подібна, на окремих ділянках каньйоноподібна, пересічна ширина 0,6-1,0 км. Заплава двостороння, подекуди заболочена, завширшки 0,1-0,9 км. Річище помірно звивисте, у верхів'ї зарегульоване ставками. Нахил річки – 1,5 м/км [103, 228].



Рис. 1.1. Карта русел річок Тернопільської області:
1. Золота Липа; 2. Стрипа; 3. Серет.

Золота Липа (рис. 1.1. (1)) бере початок з джерел біля с. Майдан Гологірський Золочівського району, протікає у Золочівському і Перемишлянському районах Львівської та Бережанському і Монастириському районах Тернопільської областей. Довжина – 127 км, площа басейну – 1440 км². Основні притоки: Східна Золота Липа і Ценіївка. Долина переважно трапецієвидна, широка. Заплава двостороння, завширшки від 40 м до 1,5 км. Річище помірно звивисте, подекуди спрямлене. Ширина річища – 5-15 м, глибина – 0,5-2 м. Нахил річки – 1,4

м/км. На річці розміщено 21 греблю, з них 10 – греблі ГЕС. Є кілька ставків.

Живлення цих рік мішане: дощові, талі та підземні води. Найбільша водонасиченість спостерігається навесні – у березі-квітні, під час танення снігу, та в першій половині літа, під час випадання частих дощів. Хімічний склад річкових вод переважно гідрокарбонатно-кальцієвий, мінералізація 200-400 мг/л [103, 228].

Води даних рік використовуються для побутових, сільськогосподарських і технічних потреб та рибництва.

1.2. Основні чинники антропогенного навантаження на екосистеми малих рік

Малі річки в Україні чи ненайбільше відчули за останні десятиліття тиск людської діяльності, саме вони найбільше змінились, а подекуди навіть повністю зникли. Безпосереднім фактором впливу на малі річки є наявність стоків (очищених і неочищених): комунальних, промислових, сільськогосподарських. Їхня дія особливо небезпечна, тому що в окремих випадках об'єм цих стоків може бути таким самим або й більшим, ніж об'єм стоку малої річки. Об'єм води, що скидається в річкову мережу малих басейнів, дорівнює 2,84 км³, з них забруднених вод – 0,61 км³, або 21%. Це чверть об'єму забруднених стічних вод, що скидають у водні об'єкти України. [35, 49].

Малі річки особливо чутливі до однобічного зниження рівня підземних вод, яке відбувається, як правило, при осушувальній меліорації, а також на локальних ділянках при водозаборі на різні потреби. Це пояснюється неглибоким врізом річищ малих водотоків і часто неповним дренаванням підземних водоносних горизонтів. Змінюються малі річки і

при створенні водопідпірних споруд – гребель водоймищ та ставків, шлюзів та ін [80].

Внаслідок осушення земель і перетворення малих річок на водоприймачі їхні водні ресурси або не змінюються, або дещо збільшуються при поглибленні річищ. Але при цьому змінюються гідравліко-морфометричні характеристики потоку, що не завжди корисно з точки зору охорони природи і традиційного використання річок. В інших випадках, коли зниження рівнів ґрунтового потоку відбувається поблизу малих водотоків, річища яких залишаються у природному стані, можливі перехоплювання потоку меліоративними каналами та зміна водного режиму в небажаному напрямі [82].

Регулювання річок при їх пристосуванні під водоприймачі осушувальних систем змінює не тільки густоту руслової мережі за рахунок меліоративної системи, а й довжину водотоків. Зазнають змін і характеристики потоку. Після регулювання річок насамперед збільшується швидкість потоку і зменшуються глибини річищ. Поверхневий стік може спостерігатись в тому випадку, якщо приток води в руслову мережу перевищує величину інфільтрації. Перетворення постійних малих водотоків у тимчасові спостерігається в місцях великих водозаборів, коли підземні води подаються в міста, а після використання скидаються в інші водотоки [20].

Антропогенний вплив на кількісні показники водних ресурсів малих річок також різноманітний і неоднаковий за величиною та інтенсивністю. Одні фактори діють на водний режим річок і їх стік постійно й не дуже помітно, другі – різко, роль третіх не зовсім з'ясована. На фоні коливань природної водності не завжди можна виявити і оцінити роль антропогенного впливу та зміну стоку. Стік у природних умовах формується в межах басейну, який являє собою єдину природну систему. Будь-яка дія на водозбір призводить до порушень його стану. Однак ця

система прагне відновити природну рівновагу компенсаційними чинниками. Додаткові фактори посилюють чи послаблюють гідрологічні наслідки антропогенної дії. Їх роль у цьому процесі оцінюється в результаті системного підходу, який дає змогу аналізувати зміни на водозборі. Кількісну оцінку цих наслідків найбільш об'єктивно можна одержати шляхом аналізу багаторічних гідрологічних рядів спостережень, особливо в тому випадку, коли на водозбір впливають кілька антропогенних чинників [41, 51].

Кризовий стан більшості малих річок України не потребує ніяких доказів. Особливо гостро постає ця проблема для густонаселених регіонів України, де малі річки зазнають значного антропогенного впливу. Як наслідок – неминуча ерозія схилів, замулення річища, заболочення чи пересихання річки і, врешті-решт, зменшення біотичного різноманіття, спрощення та деградація екосистеми [76].

Сучасний екологічний стан річок багато в чому визначається ступенем зміни русел господарською діяльністю як на самій річці, так і на її водозборі. Основною формою змін русел малих річок є їх замулення, яке пов'язане з різким збільшенням надходження твердого матеріалу – продуктів змиву ґрунтів з площі водозбору, а також механічне забруднення русел будівельним, виробничим та побутовим сміттям. На середніх та великих річках більш типовими є інші види антропогенного втручання: зміна русел при будівництві набережних, дамб обвалування, проведення заходів по регулюванню русел для покращення умов судноплавства (днопоглиблення, шлюзування, каналізація). Чим більші подібні антропогенні зміни русел річок, тим більшою стає пов'язана із нею екологічна напруженість. Водність річки, її похили і конкретні природні умови визначають опір русел техногенному впливу. Чим більша річка, тим більша транспортуюча здатність потоку, тим більше її протистояння штучним перетворенням і менший час релаксації. З іншого боку,

широкозаплавні річки з піщаним алювієм більше підлеглі трансформаціям, бо зміна умов протікання потоку і стоку наносів практично відразу ж відбивається в морфології та динаміці русел. З припиненням техногенної дії досить швидко відбувається повернення русла до початкового стану, якщо тільки зміни, що відбулися, не стали незворотними (при повному замуленні та заростанні русел, їх закріпленні системою інженерних споруд і т.д.).

Чим більша стійкість русла, менша інтенсивність деформацій і стік руслоформуючих наносів, тим повільніше відбувається відновлення його первинного стану. У результаті реалізації не повністю обґрунтованих сільськогосподарських та меліоративних заходів на водозборах та в заплавах річок, масового їх спрямлення та обвалування, неупорядкованих водовідборів та зведення лісів відбулися часто незворотні зміни гідрологічного та руслового режиму - водність річок зменшилася, замулюються русла, значно трансформувався характер протікання руслових деформацій. Разом із цим малі річки підлягають інтенсивному забрудненню (поверхневий стік із агроландшафтів, скиди недостатньо або і зовсім неочищених стічних вод, забрудненість донних відкладів) [77].

Встановлено, що процеси руслоформування малих водотоків мають свої певні особливості. Через їх невисокий енергетичний потенціал руслові процеси на малих річках підлягають впливу значно більшого числа чинників, ніж на великих та середніх. Склад заплавних відкладів малих водотоків безпосередньо залежить від будови корінних берегів долини. Русло малої річки рідко притиснуте до високого корінного берегу через вплив осипних шлейфів, конуси виносу ярів тощо [20].

Таким чином, необхідно обов'язково забезпечити розвиток регулюючих інструментів (законодавчі акти, норми і стандарти) та удосконалення економічного механізму фінансування заходів з охорони, моніторингу і відновлення водних екосистем малих річок.

РОЗДІЛ 2. ЛІПІДНИЙ ОБМІН В ОРГАНІЗМІ РИБ ЗА ДІЇ РІЗНИХ ЧИННИКІВ ОТОЧУЮЧОГО ВОДНОГО СЕРЕДОВИЩА

2.1. Структурно-функціональне значення ліпідів в організмі риб

Ліпіди є досить гетерогенною та динамічною групою сполук, суттєве значення якої у функціонуванні субклітинних структур та клітини в цілому не викликає сумнівів. Практично ні один біологічний процес не відбувається без участі ліпідів. Серед безлічі функцій ліпідів в організмі можна виділити найважливіші:

Структурна – ліпіди разом з білками є основними компонентами клітинних мембран, які займають центральне положення в організації та функціонуванні клітини. Структурна роль фосфоліпідів обумовлена їх гідрофобними властивостями і здатністю сполучатися з молекулами інших речовин [158].

Енергетична – ліпіди забезпечують енергією метаболічні реакції і процеси.

Регуляторна – здійснюється за допомогою біологічно активних молекул. Регуляторна функція пов'язана, а в деяких випадках рівнозначна, з не менш значущою – інформаційною. Слід зазначити таку функцію ліпідів як транспортну, що здійснюється за участю ліпопротеїнів.

Функції, які виконують ліпіди здійснюються не лише у внутрішньоклітинному середовищі, а і у міжклітинному [14, 25, 36, 58, 65, 105].

В даний час детально вивчена роль ліпідів у функціонуванні клітинних мембран, їх участь в мембранозалежних процесах. Відомо, що ліпіди є не лише структурною, але і функціональною їх одиницею [25].

Окремі класи ліпідів в організмі, зокрема риб, виконують кілька функцій, кожна з яких має визначальне значення в конкретній еколого-фізіологічній ситуації [98].

Для гідробіонтів накопичення великої кількості ліпідів забезпечують підтримку життєдіяльності і визначають виживаність особин при зміні факторів середовища у їх поєднанні з урахуванням особливостей річного циклу організму [204].

Триацилгліцероли (ТАГ) – одна з основних форм запасання енергії в організмі, в тому числі у риб, вони являють собою складний ефір гліцерину з ЖК, які знаходяться в положенні sn-1, sn-2 і sn-3.

Однією з форм депо енергії в організмі є ефіри холестеролу (ЕХС), проте їх метаболічне значення цим не обмежується. Наприклад, в процесі розвитку зародка риб при гідролізі ЕХС вивільняються ЖК, які можуть бути утилізовані як для енергетичних потреб, так і при біосинтезі інших ліпідів.

Холестерол (ХС) – це попередник стероїдних гормонів і жовчних кислот, в тому числі. Він є одним із значущих компонентів структури біомембран [230].

Зміна фізико-хімічних властивостей енергетичних ліпідів у відповідь на зміну умов середовища, відзначається не тільки для структурних або мембранних ліпідів. Одним з механізмів компенсаторної реакції є зміна ступеня ненасиченості ЖК і «підбір» такої їх комбінації в структурі ТАГ, який дозволив би їм залишатися в формі доступних субстратів для відповідних ліпаз, чим досягається основна їх роль надійних «постачальників» енергії в організмі [88, 135, 153, 166, 190].

Ліпіди біологічної мембрани різноманітні за структурою і фізико-хімічними властивостями, що пояснюється їх багатофункціональністю [25]. Найбільш численними серед них є гліцерофосфоліпіди, серед яких фосфоліпіди (ФЛ) або 1,2-діацілфосфогліцеріди складають основу біомембран прокаріот і еукаріот, за винятком бактерій.

Їм належить домінуюча роль у мембранах не лише в силу їх кількісного домінування, але і впливу на стан ліпідної фази. Фосфоліпіди виконують першу і найбільш важливу бар'єрну функцію клітинних мембран. Завдяки медулярним ефектам фосфоліпідів на мембранозв'язані, у тому числі і векторні, ферменти, забезпечується стабілізація їх функціонально-активної конформації, необхідний рівень структурної організації, ефективна взаємодія з неполярними субстратами [18, 50].

Фосфоліпіди володіють здатністю бути посередниками в перенесенні всього спектру речовин, які фізіологічно транспортуються через природні мембрани. Так, отримано дані про те, що окремі фосфоліпіди можуть здійснювати трансмембранне перенесення катіонів, утворюючи з ними розчинні в ліпідах солі: поліфосфатидилінозитиди – з Na^+ і Mg^+ , фосфатидилсерин – з Ca^{2+} , фосфатидна кислота – Na^+ , K^+ та Ca^{2+} [134]. В дихальному ланцюгу мітохондрій фосфоліпіди є компонентами системи транспорту електронів і спряженого з ними окиснювального фосфорилування. Мікросомальна система транспорту електронів теж містить фосфоліпіди.

У всіх плазматичних мембранах спостерігається топографічна асиметрія ліпідів: зовнішня поверхня мембрани збагачена холінофосфоліпідами: фосфатидилхоліном (ФХ) і сфінгомієліном (СФМ), а також фосфатидилінозитолом (ФІ), а внутрішня – амінофосфоліпідами: фосфатидилетаноламіном (ФЕА) і фосфатидилсерином (ФС) [48, 182]. Таке розташування індивідуальних ФЛ зумовлено різним зарядом гідрофільних «головок», при цьому електронеутральні ФХ і СФМ забезпечують більш щільну упаковку зовнішнього шару. Цей розподіл стабільно і регулюється спеціальними білками-переносниками: фліппазами, флопазами, скрамблазами [149, 191].

Фосфатидилхолін (ФХ) і, метаболічно з ним пов'язаний фосфатидилетаноламін (ФЕА), домінуючі за кількістю або «мажорні» класи

в біомембранах. За рахунок різного розташування ФГ і ФЕА в моношарах плазматичної мембрани створюється певна асиметрія, яка має важливе значення в функціонуванні мембранозв'язаних ферментних систем [6, 7]. Крім того, показником запуску апоптозу є порушення асиметрії і поява в складі зовнішньої мембрани ФЕА і ФС [211].

В меншій кількості («мінорні» класи) ФЛ, представлені фосфатидилинозитолом (ФМ), фосфатидилсерин (ФС), а також сфінгомеліном (СФМ). Останній, однак, є одним з основних ліпідів мембран мозку [5, 58].

Не значні кількості фосфатидилинозиту (ФІ) в біологічних мембранах не применшують його особливої ролі в серії важливих метаболічних процесів. В процесі гідролізу ФІ за участю фосфоліпази С утворюються дигліцери, які вважаються сигнальними молекулами [45] і фосфоінозити, які утворюються під дією гормонів і ряду інших ефекторів [137]. Показано [187], що останні збільшують кількість внутрішньоклітинного Ca^{2+} і дигліцеридів, що призводить до підвищення активності кіназ, які виступають в ролі регуляторів окремих метаболічних шляхів. Таким чином, ФІ є "постачальником" в організм метаболічно і функціонально значущих молекул як в рамках нормального фізіологічного стану, так і при умовах, які вимагають адаптивної компенсаторної відповіді.

Фосфатидилсерин (ФС) – похідне фосфатидної кислоти і амінокислоти серину, в його структурі присутні залишки двох ЖК. Вважається, що ФС бере участь в нейрогенезі, сигнальних клітинних процесах і апоптозі. Його рівень у біомембранах нервових тканин залежить від віку, типу нервових клітин і субклітинних структур. Багато з функцій ФС пояснюються наявністю в його складі ПНЖК, особливо 22:6 (n-3) докозагексаєнової ЖК (ДГК) [148, 189, 207, 229].

Лізофосфатидилхолін (ЛФХ) – продукт гідролізу ФХ, що каталізується фосфоліпазою A_2 , в ході якого видаляється один ЖК-залишок. Вважається, що ЛФХ може діяти на білок на рівні його четвертинної структури. Аlostерична дія ЛФХ визначається його концентрацією – в малих дозах він діє як активатор, а в великих – як інгібітор [16].

Сфінгомієлін (СФМ) – в основі молекули є вищий аміноспирт з ненасиченим вуглеводневим ланцюгом – сфінгозином, який з'єднаний складноефірним зв'язком з полярної групою (фосфохолін або фосфостаноламін).

Спільно з ХС СФМ бере участь у формуванні специфічних доменів і рафтів в біомембранах [173], що призводить до упорядкування структури біомембрани, підвищується її щільність. Крім того, СФМ бере участь у передачі клітинного сигналу в нормі і при стресі [174, 180].

У забезпеченні ультраструктури та функціонуванні плазматичних мембран не менш важлива роль належить холестеролу. Холестерол забезпечує їх ультраструктуру і функціональну активність – текучість біомембран, активність багатьох мембранозв'язаних ферментів та систем пасивного транспорту, механічну щільність бішару. Існує думка [197], що холестерол впливає на проникність мембран шляхом зміни мембранного потенціалу, а не шляхом зміни їх мікров'язкості. Встановлено, що холестерол регулює рухливість жирнокислотних ланцюгів в молекулах фосфоліпідів, що має важливе значення для вибіркової проникності мембран.

2.2. Роль ліпідів у адаптації гідробіонтів до несприятливих чинників водного середовища

2.2.1. Значення ліпідів у пристосуванні водної біоти до різних температурних умов

Для екзотермних тварин температура є важливим лімітуючим чинником навколишнього середовища, впливу якого на обмін речовин у риб присвячено багато досліджень [27, 102].

У прісноводних і морських риб найбільш детально вивчені кількісні і якісні зміни в складі ліпідів при температурних адаптаціях [58]. За літературними даними при холодкових адаптаціях у ліпідному складі можливі такі зміни: кількість загальних ліпідів збільшується (золота рибка, гуппі) [195]; збільшується об'єм печінки, але при цьому вміст ліпідів у ній не змінюється (райдужна форель) [170]; вміст ліпідів не змінюється, але при цьому змінюється їх склад [176]; збільшується вміст фосфатидилетаноламіну (ФЕА) і зменшується вміст фосфатидилхоліну (ФХ) (печінка і зябра форелі, мозок, зябра і кишечник золотої рибки, мітохондрії м'язів і печінки коропа, нирки форелі [133]; вміст нейтральних ліпідів збільшується (печінка форелі), вміст холестерину знижується (печінка коропа) або не змінюється (печінка форелі). Як показали автори [40, 58], у процесі зимівлі риб (в умовах низьких температур) їх ліпіди в періоди критичних фізіологічних навантажень стають головним джерелом енергетичного забезпечення організму. При цьому, головним чином, використовуються ліпіди “периферійних” органів (м'язів, зябер, кишківника), а для забезпечення регуляторних функцій зберігаються ліпіди мозку та печінки.

Слід зазначити, що найбільше від температури залежить інтенсивність утворення фосфатидилхоліну – провідного α -компоненту цієї ліпідної фракції. Впливу температури підпорядковується, головним

чином, швидкість включення ацильних радикалів у молекули фосфоліпідів [171].

Зауважимо, що компенсація температурних впливів найбільш суттєво відображається, насамперед, на жирнокислотному складі більшості ліпідів. Відомо, що в процесі адаптації екзотермних тварин до зміни температурного чинника відбуваються зміни складу жирних кислот ліпідів клітинних мембран [121]. Підвищення вмісту ненасичених жирних кислот призводить до зменшення питомої густини ліпідів і, відповідно, до зменшення текучості і проникності бішару [185].

Відомо, що саме докозогексаєнова кислота (22:6 ω 3) визначає функціональний стан і адаптивні можливості видів, а зміна її вмісту є універсальною відповіддю на регуляцію метаболічних процесів при дії стрес-чинників [129].

Залежно від функціональних особливостей окремі класи фосфоліпідів по-різному реагують на зниження температури. Так, у фосфатидилхоліні печінки форелі пропорційно збільшується вміст 22:6 ω 3, у фосфатидилетаноламіні, сфінгомієліні і фосфатидилсерині – 20:5 ω 3, у фосфатидилінозитиді – 20:4 ω 6 жирних кислот [212].

Разом з тим зростає активність Δ 9, Δ 6, Δ 5-десатураз [188]. Слід зазначити, що збільшення десатуразної активності у різних видів риб відбувалася як після короткочасної дії низьких температур (48-72 годин), так і після їх тривалих впливів [171].

Існують прямі докази активної ролі десатураз у зміні жирнокислотного складу ліпідів під впливом температури води [214]. За допомогою мічених субстратів встановлено, що із зниженням температури води в печінці риб на фоні зменшення активності холінфосфотрансферази знижуються масштаби синтезу моно- і дієнових жирних кислот і підсилюється синтез полієнових кислот [116].

Отже, у риб при адаптації до низької температури підсилюється включення полієнових жирних кислот у мембранні ліпіди і посилюється десатурація. Викликані зміною температури перебудови в складі мембранних ліпідів спрямовані на підтримання рухливості мембран та на запобігання їх перетворення в гель з усіма наслідками, які звідси витікають: втратою в'язкості, проникності, рухливості окремих компонентів, що є несумісним із функцією мембрани.

2.2.2. Роль ліпідів в природних адаптаціях до зміни гідростатичного тиску та солоності води

Гідростатичний тиск, впливаючи на стан біологічних мембран, спричиняє виникнення компенсаторних реакцій з боку організму. Ефекти тиску на фазові переходи значною мірою визначаються тими ж властивостями мембранних ліпідів, що і при зміні температури. Це і ступінь насиченості жирних кислот, і довжина їх ланцюга, і положення подвійного зв'язку, і кількість атомів вуглеводню (парне чи непарне). Остання властивість, яка обумовлюється більш слабкою здатністю непарних ланцюгів до упакування, зростає при високому тиску [58].

Тиск також суттєво впливає на взаємодію в мембранах білків і ліпідів [7]. По-перше, найбільш очевидна основа чутливості мембранних функцій до тиску, особливо у внутрішній гідрофобній сфері фосфоліпідного шару – це залежність ліпідно-білкових контактів від гідрофобних взаємодій, які легко можуть розриватися при підвищенні тиску. По-друге, для біохімічних реакцій, які протікають в мембранах, із підвищенням тиску різко зростає в'язкість ліпідних компонентів мембрани. Лімітуючим фактором для біохімічних реакцій може стати сповільнення дифузії. Зменшення швидкості перенесення речовин, субстратів чи кофакторів через мембрани до поверхні ферментів може призвести до сповільнення реакції при підвищенні тиску.

Одним із важливих механізмів, який дозволяє риbam та іншим екзотермним організмам значною мірою нівелювати негативний вплив високого гідростатичного тиску, є різке збільшення вмісту поліненасичених жирних кислот (особливо 22:6 ω 3) у фосфоліпідах [202].

Ще одним типом адаптацій у риб, що зачіпає жирнокислотний склад ліпідів, є адаптації до життя в воді з різним вмістом неорганічних йонів. Дослідження таких адаптацій досить чисельні і здійснені або на прохідних рибах, або на евригалинних, здатних витримувати значні коливання солоності (вугр, форель, гуппі та ін.). Треба зазначити, що зміни жирнокислотного складу мембранних ліпідів спрямовані в бік збільшення в них поліненасичених жирних кислот [160].

Зміна солоності води призводить до значної перебудови обміну речовин. Це спряжено із суттєвими затратами енергії, які проявляються в зниженні вмісту ліпідів у депонуючих органах. У дослідах із прісноводними рибами показано, що із збільшенням солоності води вміст ліпідів починає суттєво знижуватися після того, як середовище стає гіпертонічним. При цьому використовуються, головним чином, триацилгліцероли. Частка естерів стеролів при цьому суттєво підвищується і залишається високою до завершення адаптації, після чого знову зменшується [26]. Ймовірно, що це явище пов'язане із особливим значенням холестеролу в осморегуляторних процесах і необхідністю збереження його в неактивній формі [64].

В органах і тканинах, які беруть участь в осморегуляторних процесах, в ході адаптації до солоної води вміст ліпідів зростає. Так, при переході гуппі в морську воду підвищується жирність зябер, нирок і кишечківника, при цьому особливо збільшується частка фосфоліпідів, а в їх складі - сфінгомієліну. В аналогічних дослідах на форелі сумарний вміст фосфоліпідів змінюється мало, а частка фосфатидилінозитулу і сфінгомієліну збільшується [203].

При адаптації до зміни солоності змінюється співвідношення не лише окремих фракцій ліпідів, але і вміст окремих жирних кислот. Наприклад, у полярних ліпідах різних органів і тканин риб при збільшенні солоності середовища зростає частка поліненасичених жирних кислот ліноленового ряду, а особливо докозогексаєнної кислоти [171]. При цьому вміст жирних кислот у різних видів риб змінюється по-різному. Зокрема, в зябрах вугра при пересадці його в морську воду, частка арахідонової кислоти знижується, а в зябрах гуппі – збільшується. В основних за кількістю фракціях фосфоліпідів риб, при пересадці їх із прісної води в солону, збільшується вміст докозагексаєнної кислоти, а в фосфатидилінозитолі - стеаринової і арахідонової кислот. Внаслідок цього для фосфатидилінозиту характерне найбільше серед фосфоліпідних фракцій співвідношення кислот ліноленового і лінолевого рядів. Описане явище спостерігається в осморегуляторних органах райдужної форелі, тріски і котячої акули [194].

У дослідях щодо вивчення зміни фракційного і жирнокислотного складу ліпідів при смолтифікації лососевих риб було встановлено, що при переході в стадію смолта жирність молоді лосося знижується, насамперед, за рахунок 2-3-разового зменшення вмісту триацилгліцеролів у червоних і білих м'язах. При цьому частка фосфоліпідів у зябрах, м'язах і печінці змінюється незначно, а в червоних м'язах - навіть дещо зростає.

Аналіз складу жирних кислот у стальноголового і атлантичного лососів показав, що в ліпідах смолтів частка поліненасичених жирних кислот лінолевого ряду зростає в першому випадку за рахунок ейкозапентаєнної, а в другому – докозагексаєнної кислот. Вважають, що таке накопичення полієнових жирних кислот внаслідок низької температури їх плавлення забезпечує значну текучість мембран при переході молоді в більш солону і холодну воду (із ріки в море). Показано, що жирнокислотний склад у райдужної форелі корелює із інтенсивністю

йонного транспорту і активністю мембранних ферментів – Na^+, K^+ -АТФ-ази, Ca^{2+} -АТФ-аза, Mg^{2+} -АТФ-ази та ін. У вугра підвищення вмісту Na^+, K^+ -АТФ-ази при пересадці в морську воду співвідноситься із 2-разовим збільшенням у ліпідах вмісту докозагексаєнової кислоти і відповідним скороченням частки арахідонової кислоти, домінуючої у риб при їх перебуванні в прісній воді [185]. Можливо, це пов'язано з тим, що при переході в морську воду арахідонова кислота, яка є основним попередником простагландинів і лейкотрієнів [218], перетворюється в ці сполуки, і домінуючою стає докозогексаєнова кислота.

2.2.3. Роль ліпідів в адаптації риб до інтоксикацій

Зростання антропогенного впливу на водне середовище загостило проблему виживання організмів в стресових умовах, які первинно створюються накопиченням токсичних речовин. Відомо, що відповідь організму на дію токсиканту є результатом взаємодії двох процесів: пошкодження (деструкція) та захисту (компенсаторна адаптація) [106]. Їх співвідношення визначає рівень токсичності водного середовища щодо риб. Токсичність хімічного агента можна визначати як міру будь-якої аномальної зміни функцій організму, яка проявляється на різних структурних рівнях, починаючи з молекулярного і, закінчуючи, організменним [22]. На молекулярному рівні спостерігається виникнення мутацій, незворотні конформаційні зміни макромолекул і, як наслідок, інгібування ферментів, зміна швидкості метаболізму [113].

Суттєві кількісні та якісні зміни ліпідного складу в організмі дослідних тварин спричиняють також солі металів. Так, встановлено тісний взаємозв'язок між вмістом деяких металів в організмі риб з їх ліпідним обміном. Відзначено, що при експозиції протягом 1, 2 і 3 днів та при летальній концентрації хлориду ртуті (I) (0,5 мг/л) у коропа (*Cyprinus carpio*) спостерігається поступове зниження вмісту загальних ліпідів та

підвищення активності ліпази і вмісту вільних жирних кислот та гліцеролу в зябрах, нирках і кишківнику. При сублетальних концентраціях хлориду ртуті (I) (0,1 мг/л) вміст загальних ліпідів у цих органах збільшувався. При довготривалому (до 30 днів) витримуванні риб в сублетальних концентраціях хлориду ртуті (I) значно зростала активність ліпази, а вміст вільних жирних кислот і гліцеролу після початкового незначного підвищення знижувався на 15 і 30 день досліду [24].

Аналіз літературних даних щодо впливу феруму на організм риб показує підвищену, порівняно з наземними тваринами, чутливість до дії сполук цього елемента. Йони феруму для прісноводних риб, зазвичай, більш токсичні, ніж інші метали [185]. Доведено [37], що при додатковому введенні у воду феруму на фоні незначного накопичення цього металу в організмі і тканинах риб, спостерігається активуючий вплив на ліпоутворюючу функцію печінки, який супроводжується збільшенням вмісту загальних ліпідів в цьому органі. Є дані про вплив цього металу на активність мембраної Na^+, K^+ -АТФ-ази та синтез фосфоліпідів [139]. Результати досліджень показують, що при дії Fe^{3+} має місце також гальмування синтезу холестеролу. Поряд з цим встановлено, що із збільшенням дози мікроелемента зростає його інгібуюча дія на використання ацетил-КоА в синтезі холестеролу. Невелика доза мікроелемента 0,2 мг/кг активує розпад холестеролу, а доза 0,5 – інгібує його. Значне зниження рівня фосфатидилінозитилу в плазматичній мембрані дослідних риб під впливом йонів феруму (III), як вважають автори [140], викликане активацією обміну фосфатидилінозитилу, що приводить до інтенсифікації внутрішньоклітинного метаболізму, особливо біосинтетичних процесів через вторинні посередники: поліфосфоінозитиди-діацилгліцерол.

Висока здатність активувати чи пригнічувати деякі ліполітичні ферментні і гормональні системи властива також йонам марганцю, які

беруть безпосередню участь у регуляції ліпідного обміну. Виявлена [38, 39] пряма залежність між концентрацією мікроелемента у воді і ступенем використання печінкою риб ацетату натрію у біосинтезі ліпідів. Встановлено, що під впливом марганцю в кількості 5 ГДК як синтез, так і розпад холестеролу прискорюються. Стимулююча дія йонів цього металу на утворення холестеролу обумовлена його впливом на низку ферментативних систем, що беруть участь в біосинтезі цього стеролу.

Виявлено також вплив ванадію на біосинтез жирних кислот і холестеролу та швидкість їх перетворень [154], пришвидшену заліозалежну пероксидацію ліпідів мембран під впливом йонів алюмінію. При включенні в раціон райдужної форелі, як харчової добавки, солей кобальту і нікелю відбуваються зміни жирнокислотного спектру жирової тканини. Збільшується відносний рівень ω 9-кислот (18:1 і 20:1) при зниженні майже в 2 рази частки 18:2 ω 6, що залежить, як вважають автори [13], від особливості їх транспорту через плазматичну мембрану. У молоді лосося і коропа, відзначено підвищення рівня ейкозатрієнових кислот в тканинних ліпідах.

Особливої уваги заслуговує той факт, що при дії металів збільшується кількість фосфатидилхоліну, що свідчить, як вважають автори [167], про деструкцію лізо-ФЛ за вільнорадикальним механізмом і активацію фосфоліпаз типу A_2 , викликану дією їх йонів.

Заслужують на увагу дані з вивчення комплексної дії металів на ліпідний обмін. Показано [12], що суміш двовалентних катіонів Zn^{2+} , Cu^{2+} , Hg^{2+} (з концентрацією у воді цинку 300 мкг/л, міді – 15 мкг/л та 30 мкг/л, ртуті - 3 мкг/л) виявляє ліполітичну дію на ліпіди м'язів молоді осетра. Спостерігається значне зниження вмісту триацилгліцеролів та збільшення частки фосфоліпідів і холестеролу, порівняно з контрольними рибами. Реакція окремих фракцій фосфоліпідів при дії токсикантів проявляється у

підвищенні рівня фосфатидилхоліну, фосфатидилетаноламіну і фосфатидилсерину і зменшення вмісту лізофосфатидилхоліну.

Показано, що під час адаптації риб до дії токсикантів у клітинах змінюється не лише співвідношення окремих класів ліпідів та їх жирнокислотний склад, а й просторова орієнтація жирнокислотних «хвостів» [58].

2.3. Біомаркери у системі оцінки токсичного впливу на гідробіонтів і в екологічному моніторингу водних екосистем

Вплив людини на навколишнє середовище – неминучий результат її життєдіяльності, як одного з елементів біосфери. Науково-технічний прогрес, тривале зростання чисельності населення на планеті і його постійно зростаючі потреби вимагають освоєння нових територій, введення в експлуатацію нових мінерально-енергетичних, сировинних і харчових ресурсів, створення та активного використання нових хімічних сполук, матеріалів і технологій, нарощування промислового та сільськогосподарського виробництва. Все це веде за собою масштабне надходження в природне середовище і залучення в глобальну циркуляцію речовин антропогенного походження, відсутніх в природних умовах або таких, що трапляються у природі в безпечних кількостях. Кінцевою ланкою їх акумуляції в навколишньому середовищі є водні об'єкти, що викликає забруднення і зниження якості поверхневих вод, погіршення умов існування гідробіонтів, зменшення адаптивних можливостей і виживання окремих організмів, зникнення популяцій, деградацію спільнот і цілих екосистем [3].

Для мінімізації негативних наслідків антропогенного впливу на водні організми та екосистеми, його діагностики та прогнозування екологічних ризиків необхідна система комплексної оцінки екологічного стану водних об'єктів, що включають аналіз абіотичних чинників і ефекти їх дії на біоту

на різних рівнях біологічної організації. До недавнього часу така система включала три компоненти:

1. Інструментально-аналітичний (фізико-хімічний) аналіз - якісна і кількісна оцінка чинників впливу методами фізико-хімічного аналізу.

2. Біотестування - оцінка токсичності води і донних відкладень за реакціями-відповідями тест-організмів (виживаність, розмноження, ріст, рухова активність і т.п.) різних екологічних рівнів (мікроорганізми, найпростіші, одноклітинні водорості, безхребетні, ікра, мальки і дорослі риби) з лабораторних культур.

3. Біоіндикація - знаходження і визначення екологічного значення антропогенних навантажень на водний об'єкт на основі визначення якісних (видовий склад) і кількісних (чисельність, біомаса, видове різноманіття) характеристик різних біоценозів гідробіонтів [91].

Останнім часом в системі екологічної оцінки в якості ще одного компонента все більшого практичного значення набувають біомаркери [69, 81, 87].

Головна перевага біомаркерів перед фізико-хімічними методами аналізу - здатність виявити біологічні наслідки дії окремого взятого чинника або їх сукупності, а щодо інших біологічних методів (біотестування і біоіндикації) - висока чутливість і оперативність відповіді, тобто можливість зареєструвати зміни, що відбуваються в біологічній системі на ранніх етапах дії чинників і при їх низькій інтенсивності. Відносно ксенобіотиків (сполук, що мають чужорідне для організму походження) - це виявлення їх дії на організм при хронічних експозиціях в сублетальними дозах, коли ще іншими методами цей вплив зареєструвати неможливо.

Реєстрація токсичності тільки за показником смертності є недостатньою для правильної оцінки впливу антропогенного забруднення та інших несприятливих чинників навколишнього середовища на водні

організми і екосистеми. Крім того, стало очевидним, що визначення якості водного середовища тільки за допомогою фізико-хімічного аналізу змісту і складу забруднюючих речовин не може дати відповідь на головне питання про його придатність для нормального існування гідробіонтів і безпечного використання людиною [87].

Для розуміння механізмів дії і виявлення впливу токсичних речовин і інших несприятливих чинників на гідробіонтів почали використовуватися різні фізіологічні, біохімічні, гістологічні та морфологічні параметри організму. В результаті було встановлено, що значення багатьох з цих параметрів змінюються при дії низки токсичних речовин і фізичних чинників, дозволяючи виявити розвиток токсичного стресу на самих ранніх стадіях, коли іншими методами визначити це ще неможливо. Самі показники і методи для їх визначення спочатку були запозичені, головним чином, з клінічної медицини, екологічної фізіології і біохімії, іхтіопатології і ветеринарії і були спрямовані на те, щоб оцінити функціональний стан організму. Роботи в цьому напрямку були розпочаті одночасно в багатьох розвинених країнах, включно і в колишньому СРСР [111].

Формулювання і початок використання терміна «біомаркерів» і пов'язаних з ним основних понять в гідроекотоксикології відноситься до середини 80-х років. Одними з перших офіційно ввели його в практику Національні наукові ради Канади (NRCC, 1985) і США (NRC, 1987), що випустили відповідні нормативні документи [145]. В Україні у водній екотоксикології цей термін активно використовується з 90-х років минулого століття.

У розвинених країнах за кордоном саме з використанням біомаркерів проводиться суттєва частка оцінки промислових забруднень або оцінка ступеня токсичності тих чи інших речовин. Велику роль біомаркери відіграють і при проведенні екологічного моніторингу. У нас в країні

біомаркери поки не отримали такого широкого практичного застосування в гідроекотоксикології, і використовуються, в основному, в науково-дослідних цілях. Існують різні визначення терміна «біомаркерів», але всі вони в тій чи іншій мірі відображають відповідну реакцію організму на дію того чи іншого зовнішнього або внутрішнього чинника. Загальнобіологічне поняття «біомаркерів» позначає вимірюваний параметр або подія (процес, явище), що відбувається в біологічній системі або біологічному зразку на суборганізменному і організовому рівні біологічної організації (молекула, клітина, тканина, фізіологічна система, організм) [118].

У водній екотоксикології біомаркери - це морфофункціональні показники експозиції гідробіонтів до стресорів навколишнього середовища, виявлені на організовому і суборганізменному рівнях біологічної організації, таких як молекулярно-генетичний, біохімічний, фізіологічний та гістологічний [125]. Вони застосовуються для оцінки стану здоров'я або ризику прояву патології (структурно-функціональні порушення, пов'язані з хворобою) у гідробіонтів, або для оцінки впливу на організм хімічних забруднюючих речовин або ксенобіотиків. Потім результати, отримані на рівні організму, інтерпретуються як відображення більш загального стану організму (виживаність, ріст, розмноження) або стану популяції, спільноти, екосистеми.

Ефекти на різних рівнях біологічної організації, що викликаються дією забруднюючих речовин, взаємопов'язані [201]. Надходження забруднюючих речовин в воду, а потім в організм призводить до змін поведінки (реакція уникнення, взаємодія хижак-жертва, репродуктивна, харчова поведінка і т.д.) і біохімічних відповідей (зміни активності ферментів, активація і придушення метаболічних шляхів, мутації ДНК і т.д.). Останні викликають зміни в фізіологічних системах (дихання, кровообіг, виділення, харчування та травлення, зростання, водно-сольовий баланс і т.д.) і морфологічні порушення (пухлини, деформації, зміни

структури клітин і тканин і т.д.). Всі разом – поведінкові, біохімічні та морфофізіологічні відповіді, призводять до зовнішніх проявів: змін розмірно-масових показників, порушень розвитку, зниження репродуктивного процесу, загибелі та ін.

Однак не кожен показник, що відображає морфофункціональні зміни або відхилення від норми в організмі гідробіонтів, може претендувати на роль біомаркера. При виборі показників потенційних кандидатів в біомаркери необхідно керуватися наступними важливими критеріями: хімічна та біологічна специфічність, ясність інтерпретації даних, латентний період, стійкість і оборотність відповіді, біологічна мінливість (варіабельність), взаємозв'язок з ефектами більш високого рівня біологічної організації, застосовність в лабораторних або польових умовах, обмеження практичного застосування (простота, надійність, точність).

За антропогенного впливу на навколишнє середовище потрапляння токсичної речовини тим чи іншим шляхом в організм викликає в ньому наступну послідовність змін і їх можливих наслідків [87]. В першу чергу токсикант зв'язується з молекулярним лігандом (молекулою-лігандом). Це призводить до біохімічних дисфункцій (інгібування ферментів, порушення метаболічних шляхів і т.д.), які викликають морфофізіологічні порушення (об'ємно-регуляторна недостатність, морфофункціональна дезінтеграція, дистрофія і т.д.). З цього етапу можуть спостерігатися два сценарії розвитку ситуації в організмі. Перший, найбільш негативний, проявляється в наростаючій загибелі клітин, некрозах і відмиранні тканин і в кінцевому підсумку загибелі всього організму. Другий – це біохімічна адаптація (індукція ферментів, зміна або відновлення метаболічних шляхів і ін.), Що призводить до морфофізіологічних адаптацій (об'ємно-регуляторне відновлення, проліферація, гіпертрофія і гіперплазія і т.д.), регенерація клітин, адаптація цілого організму до нових умов.

Важливим моментом для практичного використання біомаркерів є чітке розуміння для кожного з них і для кожного виду гідробіонтів наступних діапазонів їх мінливості під дією зовнішніх і внутрішніх чинників:

1. Гомеостатичний або норма реакції - характерний для кожного виду у відносно стабільних зовнішніх умовах.

2. Адаптивний, в межах якого організм може пристосуватися до мінливого зовнішнього середовища, включаючи і антропогенний вплив, без патологічних порушень і здатністю в повному обсязі виконувати всі основні біологічні функції (виживаність, ріст, розмноження).

3. Токсичний, що характеризується патологічними морфофункціональними порушеннями, які тягнуть за собою хворобу організму і обмежену можливість підтримувати його нормальну життєдіяльність, в екстремальних випадках закінчуються його загибеллю [69, 227].

За низької інтенсивності впливу чинника в гомеостатичному і адаптивному діапазонах організм функціонує нормально. При цьому біохімічні і морфофункціональні параметри організму варіюють в межах норми реакції або його адаптивних можливостей. При більш сильних впливах зовнішнього чинника, що відповідають токсичному діапазону, коли перевищені адаптивні можливості організму на біохімічному і морфофункціональному рівнях, у ньому розвиваються патологічні зміни. Ще більш сильні впливи приводять до загибелі організму [130].

Використання біомаркерів в гідроекотоксикології сильно обмежується недоліком базових даних по біохімії і фізіології гідробіонтів в «нормальних» фізіологічних діапазонах (норма реакції). Тому розвиток таких знань для конкретного біомаркера є істотним для впровадження в практику. Особливе значення мають і екологічні чинники, такі як фізико-хімічний склад водного середовища (мінеральний склад, рН, вміст

розчиненого кисню, вміст органічних і біогенних елементів і т.д.), сезонна циклічність біологічних і абіотичних процесів і кліматично особливості місць проживання гідробіонтів. В кінцевому підсумку мінливість вимірюваного показника (біомаркери) повинна бути зрозуміла і перебувати всередині допустимих меж [86, 88].

На відміну від ссавців і птахів, що по відношенню до основних екологічних чинників є регуляторами в тому сенсі, що стан внутрішнього середовища їх організму підтримується на постійному рівні незалежно від зміни стану зовнішнього середовища, гідробіонти в своїй масі відносяться до конформерів, тобто стан їх внутрішнього середовища змінюється зі змінами стану довкілля. Ці відмінності не дозволяють механічно використовувати дані, отримані на ссавцях і людині, і вимагають окремого і ретельного вивчення адаптивних реакцій і токсичних ефектів та встановлення меж їх діапазонів у гідробіонтів. Рішення проблеми чіткого поділу адаптивних відповідей і токсичних ефектів у водних організмів дозволить проводити правильний вибір біомаркерів для виконання гідроекотоксикологічних досліджень [81].

Таким чином, біомаркери в даний час є важливим інструментом в гідроекотоксикології, який використовується при вивченні антропогенного впливу на водні організми та екосистеми, допомагає зрозуміти механізми цього впливу і оцінити його наслідки. Розробка нових біомаркерів і вдосконалення вже наявних є одним із важливих завдань вчених. Подібно до інших інструментів біомаркери мають свої переваги і недоліки, які повинні бути враховані при їх виборі, застосуванні та інтерпретації отриманої з їх допомогою інформації. Необхідні додаткові розгорнуті дослідження норми реакції і базових рівнів всіх показників, які використовуються в даний час і які претендують на використання в якості біомаркерів у широкої низки гідробіонтів.

РОЗДІЛ 3. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Проби води, донних відкладів та берегового ґрунту відбирали із трьох малих річок Західного Поділля: Серету, Стрипи та Золотої Липи, після чого проводили їх фіксацію та транспортували у лабораторію для проведення досліджень [10]. Річки знаходяться в трьох зонах відмінних за характером антропогенного впливу. Так, річка Золота Липа – урбонавантажена зона, Серет – сільсько-господарсько навантажена зона, Стрипа – не навантажена зона (рис.3.1).





В)

Рис. 3.1. Місця відбору риб для дослідження: А) - р. Серет (сільськогосподарсько навантажена зона); Б) - р. Золота Липа (урбонавантажена зона); В)- р. Стрипа (ненавантажена зона).

Воду відбирали з поверхневого горизонту, прибережний мул на глибині приблизно 50 см., береговий ґрунт – на глибині 20 см.

Визначення гідрохімічних показників проводили за загальноприйнятими методиками [4]. Для визначення вмісту заліза, кобальту, марганцю, цинку та міді у воді проби випарювали та спалювали в нітратній кислоті. Для визначення концентрації елементів у донних відкладах та ґрунті зразки висушували в термостаті при температурі 105°C , розтирали в ступі до порошкоподібного стану. Згодом 0,25 г. абсолютно сухого мулу чи ґрунту поміщали в платиновий тигель, додавали суміш із 2,5 мл. HF і 2,5 мл. HClO_4 та випарювали насуху. Потім додавали 2,5 мл. HF і 0,25 мл. HClO_4 і нагрівали до виділення білих парів. Після чого знову додавали 0,25 мл. HClO_4 . Залишок розчиняли в 2,5 мл. HNO_3 .

Отримані нітратні розчини використовували для визначення вмісту іонів металів, яке здійснювали методом атомно-адсорбційної спектрофотометрії на спектрофотометрі С-115 при відповідних довжинах хвиль, які відповідали максимуму поглинання кожного з досліджуваних металів. Величини виражали в міліграмах на кілограм сухої маси.

Із риб об'єктами дослідження були короп лускатий – *Cyprinus carpio* L., щука звичайна – *Esox lucius* L., карась сріблястий – *Carassius gibelio* Bloch, та окунь звичайний – *Perca fluviatilis* L. За типом живлення короп та карась є бентофагами, щука та окунь – хижаки.

Для дослідження відбирали риб масою 290–330 г, 300–350 г, 150–230 г, та 170–230 г. відповідно безпосередньо перед експериментом із зазначених вище річок, після чого їх транспортували в лабораторію, де відбирали зразки тканин для досліджень.

Досліджували тканини зябер, передньої долі печінки, білих м'язів спини та кров. Після preparatoції органів риб, проби на холоді розтирали і використовували для приготування гомогенатів. При необхідності тканини промивали в охолоджену до 4°C розчині Рінгера для холоднокровних.

Кров для аналізу брали з серця риб. Для цього гепаринізованою голкою робили прокол тіла на рівні передніх плавців. Про пряме попадання голки в серце свідчило інтенсивне витікання крові, яке супроводжувалося поштовхами. Для одержання еритроцитарної фракції кров центрифугували при 3000 об/хв.

Ліпіди екстрагували з тканин риб хлороформ-метаноловою сумішшю за методом Фолча, екстракт відмивали від водорозчинних домішок і висушували, після чого визначали масу осаду [44].

Тканини подрібнювали на холоді в скляних гомогенізаторах з наступним екстрагуванням загальних ліпідів з тканини хлороформ-метаноловою сумішшю у відношенні 2:1 [95]. При цьому до однієї масової частини тканини додавали 20 частин екстрагуючої суміші і залишали на 12 год. для екстракції. Неліпідні домішки з екстракту видаляли відмиванням 1%-ним розчином KCl [100]. Кількість загальних ліпідів у тканині визначали ваговим методом після відгонки екстрагуючої суміші [50] і виражали в мг/г вологої тканини.

Розділення ліпідів на окремі фракції проводили методом висхідної одномірної тонкошарової хроматографії на пластинках “Sorbfil” [55]. Перед роботою пластинки активували 30 хв. при температурі 105°C в сушильній шафі. Отриманий хлороформний розчин ліпідів спочатку випарювали насухо, а потім розчиняли у 1 мл хлороформу. Одержані проби ліпідів наносили на пластинку мікродозатором в кількості 40 мкл розчину і повільно поміщали їх в хроматографічні камери.

Рухомою фазою для розділення нейтральних ліпідів служила суміш гексану, діетилового етеру і льодяної оцтової кислоти у відношенні 70:30:1 [100], для розділення полярних ліпідів – суміш хлороформ : метанол : льодяна оцтова кислота : вода у співвідношенні 60:30:7:3 [95].

Одержані хроматограми проявляли в камері, насиченій парами йоду. Для ідентифікації окремих фракцій ліпідів використовували специфічні реагенти і очищені стандарти [50]. Кількість неполярних ліпідів визначали біхроматним методом [100]. Вміст фосфоліпідів у тканині визначали за кількістю фосфору спектрофотометрично методом Васьковського при довжині хвилі 815 нм. [226].

Дослідження вмісту гідропероксидів здійснювали за загальноприйнятою методикою В. В. Мирончика [1]. Вміст ТБК-активних продуктів вимірювали після реакції з 2-тіобарбітуровою кислотою [109].

Досліди проводилися відповідно до правил європейської конвенції про гуманне ставлення до лабораторних тварин [157] та «Загальних принципів експериментів на тваринах», ухвалених Першим національним конгресом з біоетики [42].

Результати досліджень були статистично опрацьовані з використанням стандартного пакету програм Microsoft Office, та t-критерію Стюдента для визначення достовірної різниці ($p < 0,05$) [63].

РОЗДІЛ 4. ВМІСТ МЕТАЛІВ У ВОДІ, ДОННИХ ВІДКЛАДАХ ТА БЕРЕГОВОМУ ҐРУНТІ МАЛИХ РІЧОК ЗАХІДНОГО ПОДІЛЛЯ

4.1. Основні гідрохімічні показники річок Серету, Стрипи та Золотої Липи

Формування хімічного складу води малих річок відбувається під впливом цілого комплексу природних та антропогенних чинників, серед яких, незважаючи на значний вплив господарської діяльності людини, головну роль відіграє гідрологічний режим річки. Вплив водності річки проявляється в розчиненні наявних у воді хімічних речовин. Так, при збільшенні витрат води (весняна повінь, паводки) мінералізація річкових вод зменшується, а при їх зменшенні (межень) — збільшується [11].

Важливим чинником формування хімічного складу води є вимивання з поверхні ґрунту переважно неорганічних солей (сульфати, хлориди, карбонати і бікарбонати кальцію, магнію) і органічних сполук (рештки живих організмів і рослин у вигляді гумінових компонентів ґрунту, нафтопродукти та ін.).

Зростання антропогенного навантаження та глобальне забруднення екосистем призводить до суттєвих змін їх характеристик і спонукає біосистеми, які входять у їх склад, до істотних структурно-функціональних перебудов у нових умовах трансформованого середовища їх існування, що вимагає від них низки відповідних адаптивних реакцій різного рівня і складності [11].

Величина рН води — один з найважливіших показників якості вод. Від показника рН залежить розвиток і життєдіяльність водних рослин та тварин, також він впливає на процеси перетворення різних форм біогенних елементів, змінює токсичність забруднюючих речовин [92].

Таблиця 4.1

Гідрохімічний стан поверхневих вод малих річок Західного Поділля
($M \pm m$, $n=5$)

	Серет	Стрипа	Золота Липа
pH	7,32±0,18	7,63±0,13	7,48±0,06
Твердість, мг-екв/дм³	7,83±0,15	5,82±0,17	6,65±0,45
Перманганатний індекс, мгО/л	7,56±0,29	3,59±0,35	8,32±0,46
Кисень, мгО₂/дм³	6,45±0,34	7,13±0,19	5,41±0,25
Нітрати, мг/л	5,61±0,99	2,24±0,39	7,33±4,16
Нітри, мг/л ($\times 10^{-1}$)	0,39±0,02	0,31±0,04	0,45±0,05
Фосфати, мг/л	0,20±0,04	0,26±0,02	0,24±0,08

Величина рН вод досліджених нами річок перебуває практично на одному рівні (табл. 4.1) і за цим показником їх можна віднести до нейтральних вод [92].

Твердість води – сукупність властивостей, зумовлених вмістом у воді катіонів кальцію та магнію. Сумарний вміст солей магнію і кальцію у воді називають загальною твердістю води. В її межах виділяють карбонатну твердість, зумовлену наявністю карбонатів та гідрогенкарбонатів магнію та кальцію і некарбонатну, зумовлену наявністю інших солей (хлоридів, сульфатів) магнію і кальцію. Найвищий показник твердості спостерігали у р. Серет, дещо нижчий цей показник у р. Золота Липа. Найнижча твердість спостерігалася у водах р. Стрипа. За цим показником води даних рік можна віднести до вод середньої твердості [71].

Вміст органічних речовин у природних водах формується під впливом біохімічних процесів що проходять всередині водойм, надходять разом з атмосферними опадами, підземними, поверхневими та стічними водами. Встановлено що вода із досліджених нами водойм відноситься до

середніх за ступенем хімічної окиснюваності. Так найвищого значення перманганатний індекс набуває у воді із р. Золота Липа, дещо нижчий він у водах р. Серет, а у воді із р. Стрипа він у 2,3 рази нижчий ніж в річці Золота Липа.

Невід'ємною складовою природних вод завжди є розчинені гази, серед яких найбільш поширені – кисень, вуглекислий газ та азот. Присутність кисню у воді відіграє важливу роль у формуванні хімічного складу поверхневих вод, а саме, визначає ступінь аерації та сприяє мінералізації органічних залишків і є необхідним субстратом для існування більшості водних організмів. Вміст кисню в досліджених нами водоймах знижується в низці рік Стрипа→Серет→Золота Липа і становить $7,13 \pm 0,19$ $\text{мгO}_2/\text{дм}^3$; $6,45 \pm 0,34$ $\text{мгO}_2/\text{дм}^3$; $5,41 \pm 0,25$ $\text{мгO}_2/\text{дм}^3$ відповідно [71].

Надходження нітратів у поверхневі води пов'язане із процесами нітрифікації іонів амонію за наявності кисню, з атмосферними опадами, стічними водами та зливом із сільськогосподарських угідь. Найвищий вміст нітратів нами зафіксований у р. Золота Липа, на 23% він нижчий у р. Серет, найнижчий вміст нітратів спостерігали в р. Стрипа, що на 70% менше ніж у водах р. Золота Липа. Загальновідомо, що нітрати використовуються фітопланктоном та денітрифікуючими бактеріями при низькому вмісті кисню у воді, а також для окиснення органічних речовин киснем нітратів.

Нітрити є проміжною ланкою в ланцюгу бактеріального окислення амонію до нітратів (в аеробних умовах) та відновлення нітратів до азоту і аміаку (при дефіциті кисню). Сезонні коливання вмісту нітритів характеризуються їх відсутністю взимку та появою навесні при розкладанні відмерлих органічних решток. Так в досліджених нами водоймах вміст нітритів зростає в низці річок Стрипа→Серет→Золота Липа та не перевищує встановлених норм рибогосподарських ГДК.

Вміст фосфатів в досліджених нами водоймах знаходиться практично на одному рівні та не перевищує встановлених норм. Наявність фосфатів у воді забезпечується протіканням протилежних процесів фотосинтезу та розпаду органічної речовини.

4.2. Вміст металів у воді, береговому ґрунті та донних відкладах досліджених річок

Іони металів є невід'ємними компонентами природних водойм. Залежно від умов середовища (рН, окислювально-відновний потенціал, наявність лігандів) вони існують у різних ступенях окислення і входять до складу різноманітних неорганічних і металоорганічних сполук, які можуть бути розчиненими, колоїдно-дисперсними або входити до складу мінеральних і органічних суспензій.

Багато металів утворюють досить міцні комплекси з органічними сполуками, ці комплекси є однією з найважливіших форм міграції елементів в природних водах. Більшість органічних комплексів утворюються за хелатним циклом і є стійкими. Комплекси, утворені ґрунтовими кислотами із солями феруму, алюмінію, титану, урану, ванадію, купруму, молібдену та інших важких металів, відносно добре розчинні в умовах нейтрального, слабнокислого і слаболужного середовища. Тому металоорганічні комплекси здатні мігрувати в природних водах на досить значні відстані. Особливо важливо це для маломінералізованих і в першу чергу поверхневих вод, в яких утворення інших комплексів неможливе [43]. Однак при визначенні форм металу в природних водах існують певні труднощі, обумовлені малою абсолютною концентрацією та різноманітністю комплексних форм.

Із результатів нашого дослідження (Рис. 4.1.) видно, що вміст Феруму у всіх водоймах набуває найбільших значень порівняно з іншими

металами. Так, за кількісним вмістом у поверхневих водах метали розподіляються наступним чином: $\text{Fe} \rightarrow \text{Mn} \rightarrow \text{Zn} \rightarrow \text{Co} \rightarrow \text{Cu}$ – у річках Серет та Золота Липа, для р. Срипи низка розподілу металів набуває дещо іншого характеру – $\text{Fe} \rightarrow \text{Co} \rightarrow \text{Mn} \rightarrow \text{Zn} \rightarrow \text{Cu}$.

Підвищений вміст Феруму у всіх річках та Мангану у р. Золота Липа ймовірно спричинений їх надходженням із донних відкладів внаслідок їх відновлення.

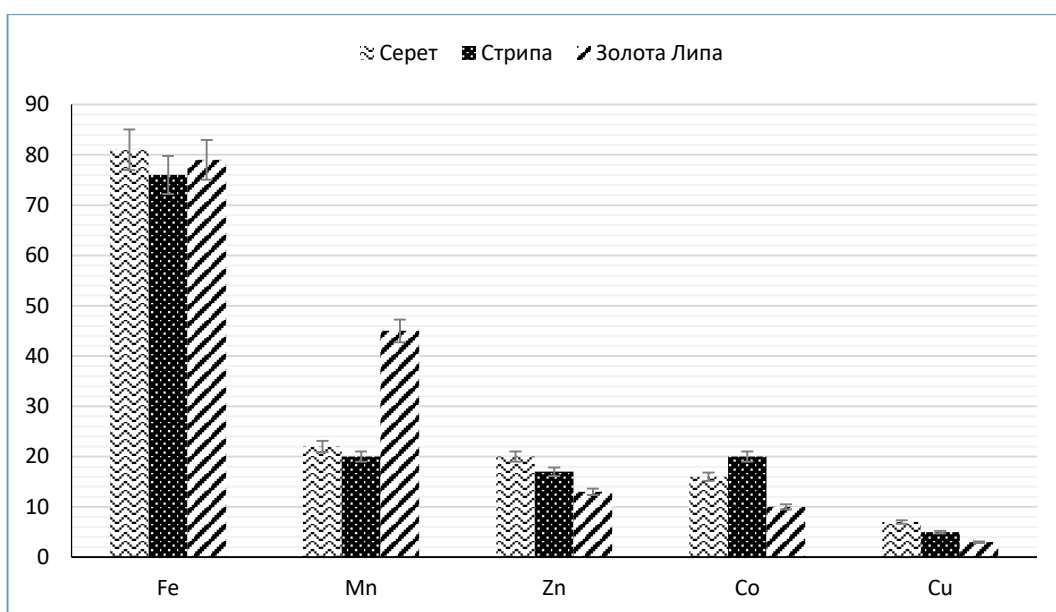


Рис.4.1. Вміст іонів металів у поверхневих водах малих річок Західного Поділля (мкг/л, $M \pm m$, $n=5$)

Донні відклади являють собою складну багатокомпонентну систему, яка в залежності від процесів, що проходять у поверхневих водах, сорбційних властивостей самих відкладів, ландшафтних особливостей водозборів, а також властивостей речовин, що надходять в річки, можуть бути накопичувачами хімічних речовин (зокрема, іонів металів) і джерелом вторинного забруднення водного об'єкту [99].

Накопичення іонів металів у донних відкладах водойм, річок і каналів обумовлено низкою причин, у тому числі досить високим вмістом

фосфат-іонів в поверхневих водах, утворенням важкорозчинних фосфатних сполук та їх переходом в донні відклади.

Найвищий вміст Феруму у валовій формі (Рис. 4.3) зафіксовано у донних відкладах р. Стрипа, що на 30% більше ніж в р. Золота Липа, та на 65% більше ніж в донних відкладах р. Серет.

Будучи біологічно активним елементом, Ферум в певній мірі впливає на інтенсивність розвитку фітопланктону та якісний склад мікрофлори у водоймі.

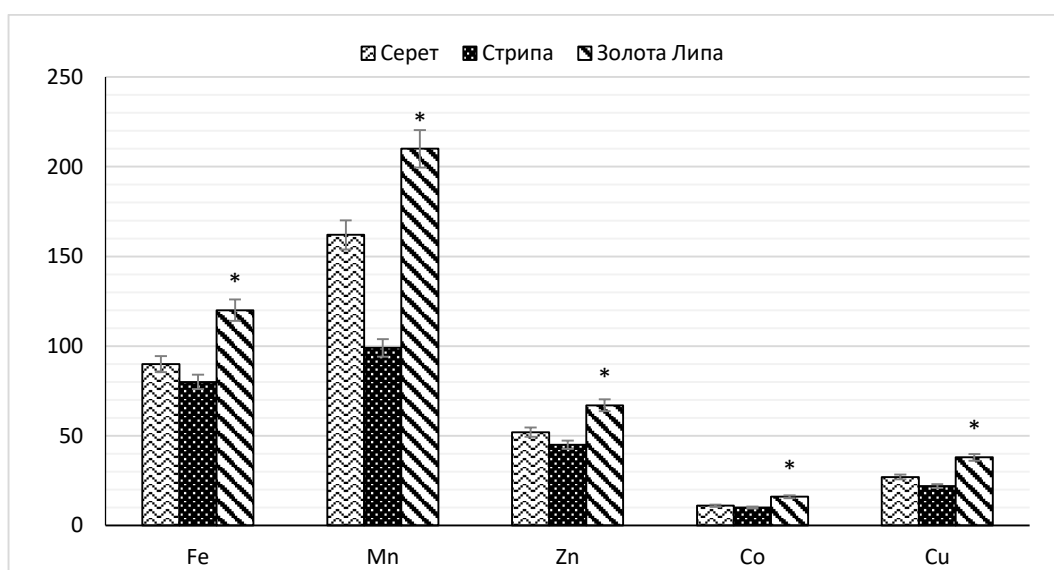


Рис.4.2. Вміст рухомої форми іонів металів у донних відкладах малих річок Західного Поділля (мг/кг, $M \pm m$, $n=5$)

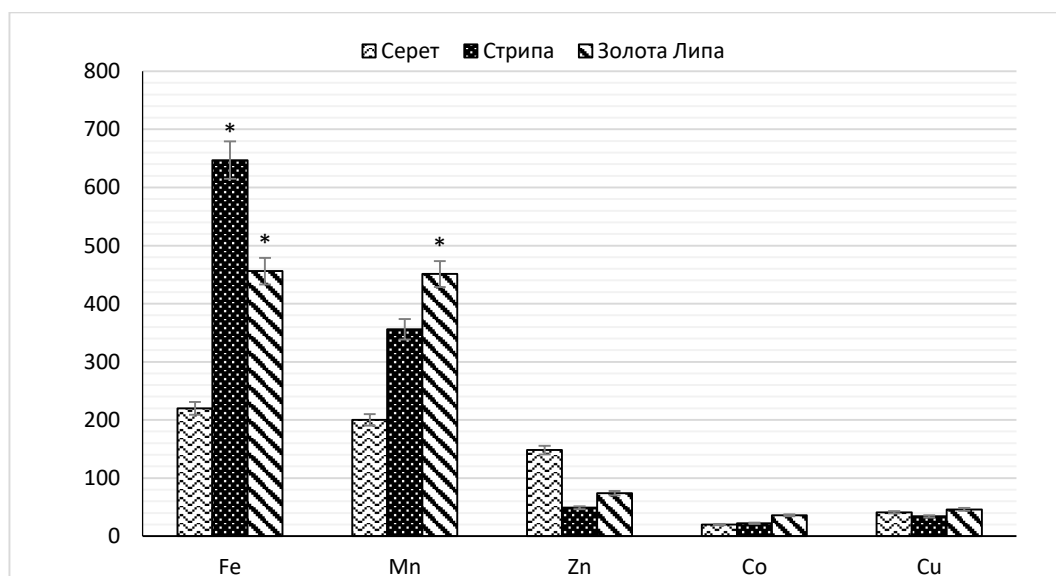


Рис.4.3. Вміст валової форми іонів металів у донних відкладах малих річок Західного Поділля (мг/кг, $M \pm m$, $n=5$)

Вміст Мангану у донних відкладах (валова форма) зростає в низці річок Серет→Стрипа→Золота Липа. Значні кількості Мангану надходять в процесі розкладання водних тварин і рослинних організмів, особливо синьо-зелених, діатомових водоростей та вищих водних рослин.

Дещо інша картина спостерігається у вмісті Цинку (Рис. 4.3). Так, найбільшу кількість його спостерігали у донних відкладах р. Серет, в 2 рази його менше в р. Золота Липа. Найменше Цинку спостерігали в донних відкладах річки Стрипи. У воді він існує, головним чином, в іонній формі або у формі його мінеральних і органічних комплексів. Іноді зустрічається в нерозчинних формах: у вигляді гідроксиду, карбонату, сульфіду та ін.

Цинк відноситься до числа мікроелементів, що активно впливають на ріст і розвиток організмів. У той же час багато сполук цинку токсичні, насамперед його сульфат і хлорид.

Вміст Купруму, одного з важливих мікроелементів, у донних відкладах всіх досліджених нами річок знаходиться практично на одному рівні.

Фізіологічна активність Купруму пов'язана, головним чином, із включенням її до складу активних центрів окислювально-відновних ферментів. Разом з тим, надлишкові концентрації Купруму негативно впливають на рослинні і тваринні організми.

Кількість Кобальту у донних відкладах річок Серету та Стрипи практично рівна, проте його кількість у донних відкладах Золотої Липи у 2 рази більша. Джерелом надходження сполук кобальту є процеси вилуговування їх з мідноколчеданових та інших руд, з ґрунтів при розкладанні тварин і рослин, а також зі стічними водами.

Концепція рухомості металів у системі “вода – донні відклади” полягає у здатності переходу різних форм важких металів із одного

середовища у інше за дії фізико-хімічних процесів та чинників, які підсилюють, або знижують ці процеси (рН системи, окислювально-відновний потенціал, концентрація органічних і неорганічних комплексоутворювачів, мікробіологічні процеси).

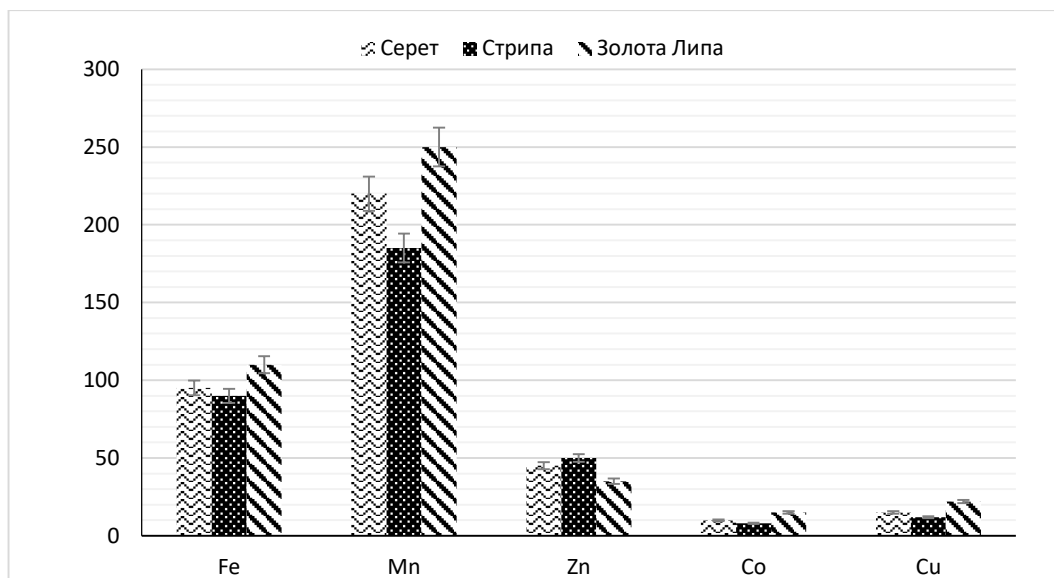


Рис.4.4. Вміст рухомої форми іонів металів у береговому ґрунті малих річок Західного Поділля (мг/кг, $M \pm m$, $n=5$)

Як і донні відклади, ґрунт має здатність до акумуляції забруднюючих речовин. Вони надходять разом із атмосферними, паводковими та підземними водами, потрапляють та накопичуються інколи у великих кількостях у ґрунті [10].

Нами проведені дослідження вмісту іонів Феруму, Мангану, Цинку, Кобальту та Купруму у береговому ґрунті річок Серет, Стрипа та Золота Липа. Берегові ґрунти досліджених нами річок відносяться до легко- та середньосуглинистих, для цих ґрунтів характерний високий вміст мікро- та макроелементів порівняно із іншими [28].

Найвищий вміст валової форми Феруму та Мангану (Рис. 4.5) спостерігали в береговому ґрунті Золотої Липи, проте найбільшу кількість Цинку виявили у ґрунті берегу Стрипи. Вміст Кобальту знаходиться практично на одному рівні у всіх досліджених об'єктах.

Концентрація Купруму практично на одному рівні у береговому ґрунті річок Серет та Стрипа, а його вміст у р. Золота Липа на 30% більший.

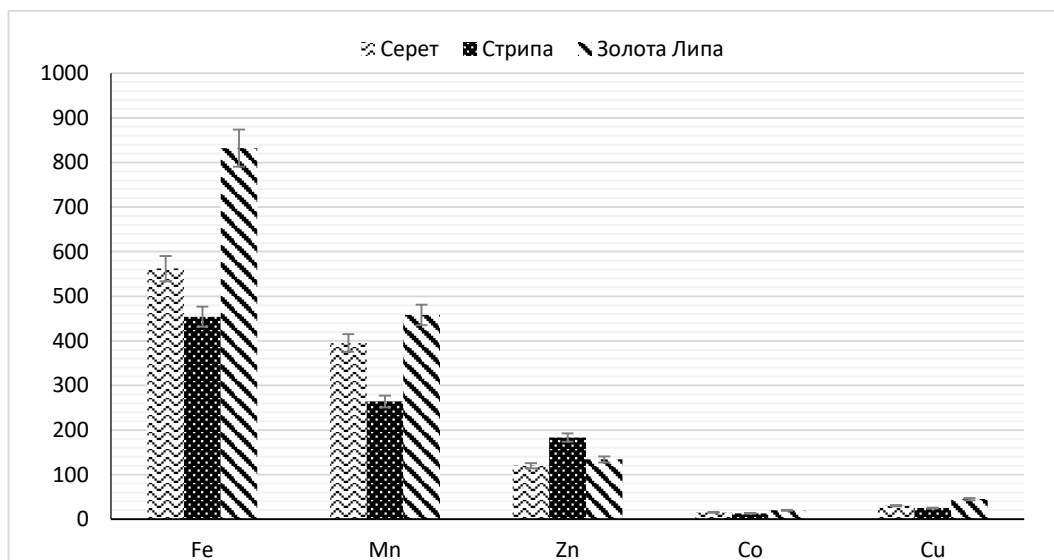


Рис.4.5. Вміст валової форми іонів металів у береговому ґрунті малих річок Західного Поділля (мг/кг, $M \pm m$, $n=5$)

Щодо вмісту рухомої форми металів берегового ґрунту, то тут спостерігається інша послідовність (Рис. 4.4.). Для досліджених нами річок розподіл концентрації металів берегового ґрунту характеризується низкою: $Mn \rightarrow Fe \rightarrow Zn \rightarrow Cu \rightarrow Co$. Високий вміст Мангану у розчинній формі, ймовірно, пояснюється здатністю цього елемента заміщувати катіони деяких елементів, а саме Fe^{2+} , в силікатах та оксидах.

Концентрація нітратів, нітритів та фосфатів у поверхневих водах досліджених нами малих річок Західного Поділля знаходиться в межах встановлених норм. Низька концентрація розчиненого кисню може бути спричинена наявністю підвищеної кількості органічних сполук у поверхневих водах. Висока концентрація деяких металів у донних відкладах та береговому ґрунті є джерелом їх надходження у поверхневі води.

Висновки до розділу 4: Аналіз гідрохімічних показників показав, що величина рН вод досліджених річок перебуває практично на одному рівні (табл. 1). Найвищий показник твердості спостерігали у р. Серет, а найнижчий – у водах р. Стрипа. Найвище значення перманганатного індексу – у воді із р. Золота Липа, дещо нижче – у водах р. Серет, а у воді із р. Стрипа він у 2,3 рази нижчий, ніж в річці Золота Липа.

Встановлено, що за кількісним вмістом у поверхневих водах метали розподіляються наступним чином: $Fe \rightarrow Mn \rightarrow Zn \rightarrow Co \rightarrow Cu$ – у річках Серет та Золота Липа, а для р. Срипи низка розподілу металів набуває дещо іншого характеру – $Fe \rightarrow Co \rightarrow Mn \rightarrow Zn \rightarrow Cu$. Підвищений вміст Феруму у всіх річках та Мангану у р. Золота Липа ймовірно спричинений їх надходженням із донних відкладів. Щодо вмісту рухомої форми металів берегового ґрунту, то тут спостерігається інша послідовність: $Mn \rightarrow Fe \rightarrow Zn \rightarrow Cu \rightarrow Co$.

В цілому, висока концентрація окремих металів у донних відкладах та береговому ґрунті є джерелом їх надходження у поверхневі води.

За результатами представленими в розділі 4, опубліковані наступні роботи:

1. Ляврін Б. З., Хоменчук В. О., Курант В. З. Особливості гідрохімічного стану малих річок Західного Поділля // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. — Тернопіль, 2014. — № 2(59). - С. 38-44.
2. Рабченюк О.О., Хоменчук В.О., Ляврін Б.З., Курант В.З. Накопичення феруму в організмі прісноводних риб за його підвищеного вмісту у водному середовищі // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія. – 2017. – № 1 (68). – С. 96 – 101.

РОЗДІЛ 5. АДАПТИВНІ ЗМІНИ ВМІСТУ ЛІПІДІВ ТА ПРОДУКТІВ ЇХ ПЕРЕКИСНОГО ОКИСНЕННЯ В ОРГАНІЗМІ ДОСЛІДЖЕНИХ ВИДІВ РИБ МАЛИХ РІЧОК ЗАХІДНОГО ПОДІЛЛЯ

Зростання антропогенного впливу на водне середовище загострило проблему виживання організмів в стресових умовах, які створюються накопиченням токсичних речовин. Відомо, що відповідь організму на дію токсиканту є результатом взаємодії двох процесів: пошкодження (деструкція) та захисту (компенсаторна адаптація) [102]. Їх співвідношення визначає рівень токсичності водного середовища щодо риб.

Відомо, що організм гідробіонтів має багато засобів біохімічної адаптації різного ступеня складності, які дозволяють йому успішно пристосовуватися до дії токсикантів. Одним із них є перебудова шляхів ліпідного метаболізму. В останні роки з'явилася низка робіт, які засвідчують велике екологічне значення окремих сторін ліпідного обміну у гідробіонтів, особливо риб.

Будучи одним з основних компонентів біологічних мембран, ліпіди впливають на їх проникність, беруть участь у передачі нервового імпульсу, створюють міжклітинні контакти, виконують функції вторинних месенджерів у передачі сигналів у клітину. Суттєві кількісні та якісні зміни ліпідного складу в організмі дослідних тварин спричиняють також і солі важких металів. Так, іони марганцю стимулюють синтез жирних кислот при інкубації ізольованих гепатоцитів печінки щурів, суттєво впливаючи на ліпідний обмін [120].

Автор [122] встановив, що в адаптації риб до несприятливих чинників навколишнього середовища зменшення вмісту ліпідів відіграє роль фактора “білкового згущення” мембран клітин, зниження їх проникності та підвищення контролю за проникністю іонів.

Саме тому особливий інтерес викликає вивчення особливостей обміну та вмісту індивідуальних класів нейтральних ліпідів в тканинах деяких видів прісноводних риб в залежності від місця їх проживання.

5.1. Ліпідний обмін у тканинах коропа із малих річок Західного Поділля

Відомо, що кількість загальних ліпідів свідчить про активність анаболічних процесів і мобілізацію ліпідів як джерела енергії, або ж про їх використання в адаптивних перебудовах метаболізму і структурних компонентах клітини [52].

Зябра є неспецифічною тканиною для запасання ліпідів, тому вміст цих речовин в більшості риб знаходиться на одному рівні і може змінюватися за дії певних чинників [62]. Загальний вміст ліпідів (табл. 5.1) у зябрах коропа, взятого з річок Серет і Стрипа знаходиться практично на одному рівні і значно перевищує їх вміст у риб взятих з р. Золота Липа.

Таблиця 5.1

Вміст загальних ліпідів в тканинах коропа із малих річок Західного Поділля (мг/г сирої тканини, $M \pm m$, $n=5$)

Тканина	Серет	Стрипа	Золота Липа
Зябра	26,68 $\pm$ 1,53	28,07 $\pm$ 1,50	14,67 $\pm$ 0,82*
Печінка	71,27 $\pm$ 6,13	64,60 $\pm$ 4,69*	40,80 $\pm$ 7,82*
М'язи	25,43 $\pm$ 1,42	24,62 $\pm$ 2,18	11,33 $\pm$ 0,92*

*-Тут і далі різниця порівняно із даними представників із р. Серет статистично достовірна, $p < 0,05$.

Найменший вміст загальних ліпідів в м'язах виявлено у коропа з річки Золота Липа, який вдвічі нижчий ніж у представників цього ж виду із річок Серет та Стрипа.

Загальний вміст ліпідів (табл. 5.1) в печінці коропа, взятого із річки Серет, значно перевищує їх вміст в риб взятих з інших досліджених водойм. Найменше ліпідів виявлено в печінці коропа із р. Золота Липа. Значна трофічна пластичність та швидке пристосування в кормовому раціоні коропа дозволяють йому в значній мірі накопичувати ліпіди в печінці, які можуть бути використані як для енергетичних потреб, так і для пластичних [112].

Нейтральні ліпіди

У зв'язку із варіабельністю загальної кількості ліпідів у тканинах риб, що мешкають у екологічно різних біотопах, виникає необхідність встановлення змін щодо співвідношення кількості основних класів нейтральних та фосфорвмісних ліпідів.

Отримані дані щодо вмісту фракцій нейтральних ліпідів в тканинах зябер коропа із малих річок Західного Поділля показують, що найвища кількість ТАГ є в зябрових клітинах коропів з р. Золота Липа (рис. 5.1). Дещо нижчим їх відсотковий вміст є у риб з річок Золота Липа та Стрипа. Відомо, що ТАГ є одним з чинників стабілізації клітинних мембран, і в стресових умовах вони виступають попередниками утворення ДАГ та НЕЖК [196]. Вміст НЕЖК та МАГ у зябрах коропа був найвищим у представників із р. Золота Липа, що може свідчити про посилення ліполітичних процесів. Найнижчим вміст даних ліпідів було відмічено у зябрах риб виловлених із р. Стрипа. ДАГ займають місце проміжних метаболітів у синтезі ТАГ і фосфоліпідів. Найнижчим вміст ДАГ було виявлено у риб із р. Золота Липа. Порівняно невисокий вміст ДАГ в тканинах зябер коропа з річки Серет, на тлі високого вмісту фосфоліпідів, вказує на синтез структурних ліпідів [183]. Найвищою частка ХЛ та ФЛ була у зябрах коропів виловлених з р. Стрипа. У зябровому епітелії риб з

двох інших досліджених водойм вміст ХЛ був дещо нижчим та практично однаковим [198].

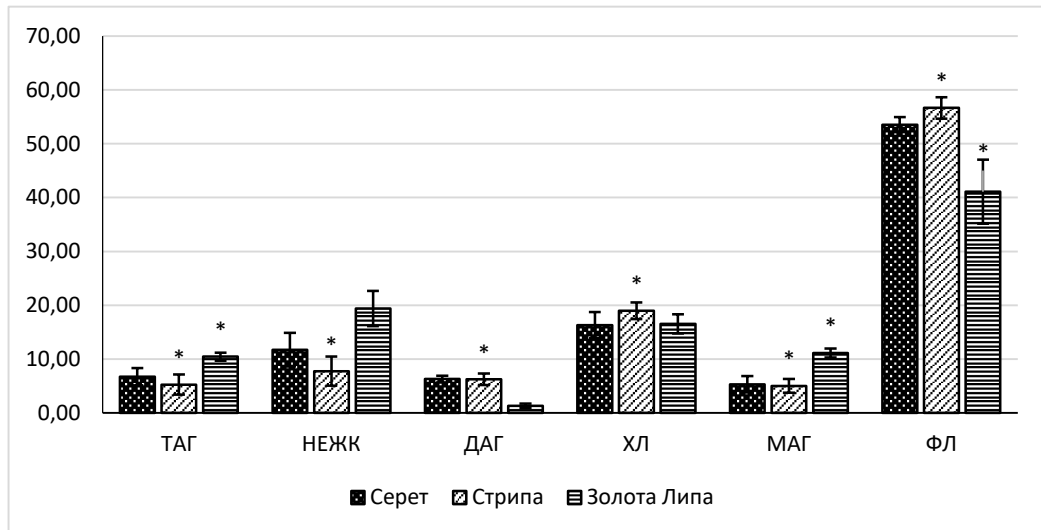


Рис. 5.1. Вміст неполярних ліпідів в зябрах коропа із малих річок Західного Поділля (в % від загальної кількості ліпідів, $M \pm m$, $n=5$)

Аналіз отриманих даних показав, що частки фосфоліпідів у печінці коропів із річок Серет, Стрипа і Золота Липа вірогідно відрізнялися та при цьому становили 38,4 %, 36,4 % та 32,1 % для кожної групи риб від сумарної кількості ліпідів (рис. 5.2). Одержані дані щодо вмісту фракцій нейтральних ліпідів в тканинах печінки коропа з досліджуваних водойм показують, що вміст ТАГ був найвищим в гепатоцитах коропа із р. Серет (15,82 %), у 2,9 та 13,1 рази він був нижчим у печінці риб з річок Золота Липа та Стрипа. Очевидно, це можна пояснити як низьким вмістом жирів у раціоні риб, так і активною участю ТАГ у енергетичному забезпеченні процесів адаптації до несприятливих екологічних умов існування [30]. Вищесказане підтверджується високим вмістом НЕЖК та МАГ у печінці коропів, виловлених із р. Стрипа та Золота Липа. Відсотковий вміст ДАГ у печінці коропів, виловлених із річок Серет, Стрипа та Золота Липа, становив 8,2 %, 3,9 % та 9,2 % відповідно. Вміст ХЛ в печінці був

найвищим у риб, виловлених із р. Стрипа (26,5 %), а найнижчим – у гепатоцитах коропів із р. Серет (21,7 %).

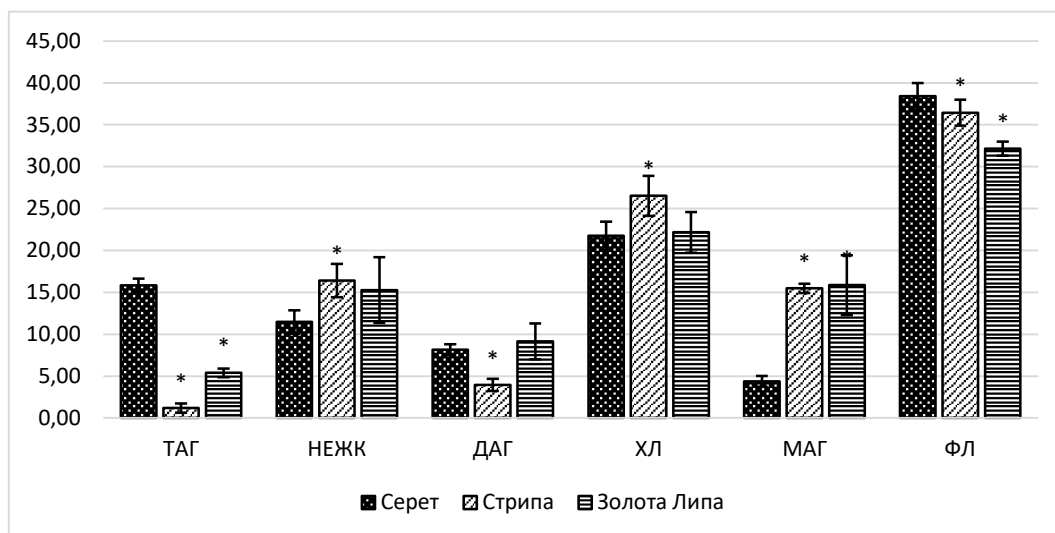


Рис. 5.2. Вміст неполярних ліпідів в печінці коропа із малих річок Західного Поділля (в % від загальної кількості ліпідів, $M \pm m$, $n=5$)

Аналіз отриманих результатів показав, що вміст загальних ліпідів у м'язах коропа з річок Серет, Стрипа та Золота Липа становив 25.4, 24.6 та 11.3 мг/г вологої тканини. Частки фосфоліпідів у м'язовій тканині коропів із річок Серет, Стрипа і Золота Липа значимо відрізнялися та при цьому становили 47,4 %, 45,7 % та 38,9 % для кожної групи риб від загального вмісту ліпідів (рис. 5.3). Аналіз відсоткового вмісту неполярних ліпідів показав, що найбільшим у м'язах коропа є вміст НЕЖК (від 14,5 % у р. Серет до 16,1 % у р. Стрипа) та ХЛ (від 14,7 % у р. Серет до 23,3 % у р. Золота Липа). При цьому вміст ХЛ зростає в низці риб, виловлених з річок Серет→Стрипа→Золота Липа. Слід відмітити доволі високий вміст МАГ, НЕЖК та найнижчий вміст ТАГ у риб із річки Золота Липа, що вказує на активне використання ліпідів м'язів для енергетичного забезпечення пристосування організму коропа до несприятливих умов існування [198].

Найвищий відсотковий вміст ТАГ та порівняно невисока кількість НЕЖК, ДАГ та МАГ в тканинах м'язів коропа було відмічено для риб

виловлених із р. Серет. Разом з тим потрібно відзначити, що найменша кількість МАГ спостерігалася у м'язовій тканині коропів із р. Стрипа [198].

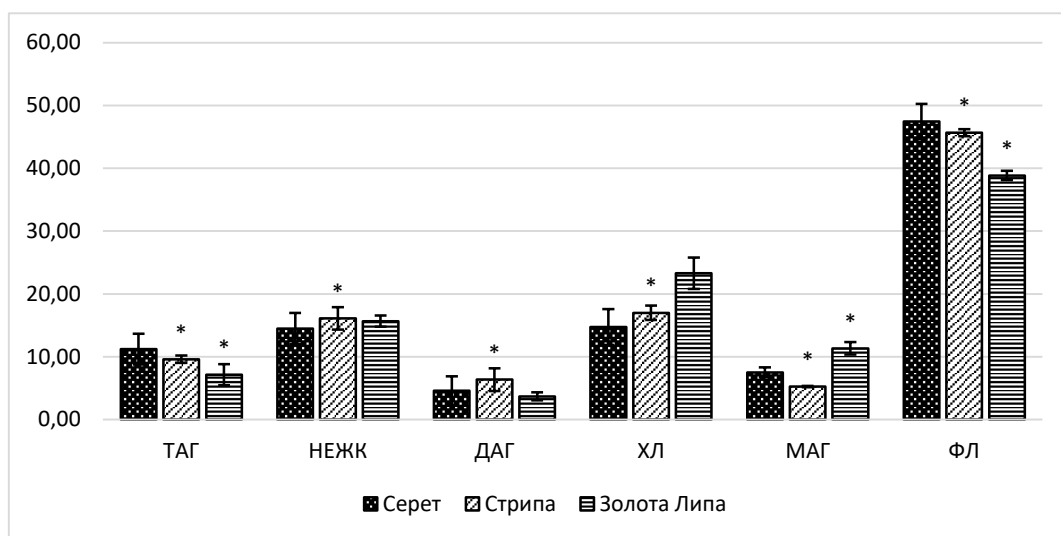


Рис. 5.3. Вміст неполярних ліпідів в м'язах коропа із малих річок Західного Поділля (в % від загальної кількості ліпідів, $M \pm m$, $n=5$)

Таким чином, на основі отриманих даних щодо вмісту ліпідів та співвідношення їх класів в тканинах коропа, взятого з різних водойм, можна спрогнозувати нижчий рівень адаптації до умов середовища в усіх представників із р. Золота Липа, порівняно із рибами з інших досліджених рік. Спрямування ліпідного метаболізму в бік ліполізу свідчить про формування катаболічного стрес-синдрому в умовах інтоксикації.

Фосфоліпіди

Функціональний стан клітинних мембран є відображенням загального функціонального стану організму в цілому, тому оцінка біологічного стану клітинних мембран є важливим діагностичним чинником не тільки загального стану організму риб, а і стану середовища їх існування.

Аналіз отриманих результатів показав, що частки фосфоліпідів у клітинах зябер коропів, виловлених із досліджуваних водотоків, значною мірою відрізняються (рис. 5.4). Так, відсотковий вміст ФХ у клітинах зябер

риб пропорційно зменшувався в низці річок Серет-Стрипа-Золота Липа та становив 50,4 %, 46,5 % і 35,6 % від загальної кількості ліпідів відповідно. Поряд із цим частки СФМ у зябрах коропа із річок Серет-Стрипа-Золота Липа зростають. Нижча концентрація ФХ на фоні збільшеного вмісту сфінгомієліну у коропа вказує на активацію процесу перетворення ФХ у СМ у зябрах за участю церамідхолінфосфотрансферази [195]. Такі зміни сприяють ущільненню мембрани та, відповідно, зменшенню її проникності для токсичних речовин [70].

Різний вміст ФЕА можна розглядати як один з механізмів адаптації клітин риб до несприятливих чинників середовища існування, бо відомо, що накопичення цього ліпиду веде до ущільнення мембрани та зниженню її проникності [188]. Як показали результати дослідження найбільшим вміст ФЕА в зябрах було відмічено у коропів, виловлених у р. Золота Липа – 40,9 % проти 25,5% у риб з р. Серет. Вміст ФС та ФІ у зябрах коропа знижувався в низці представників виловлених із річок Серет-Стрипа-Золота Липа. Зниження вмісту ФІ часто відмічається за дії токсичних чинників та веде за собою зміну швидкості і направленості метаболічних процесів, так як фосфатидилінозит бере участь в активному транспорті речовин через клітинні мембрани [33, 70].

Частка ЛФХ була найменшою у зябрах риб із р. Серет (3,6 %), а найвищою - у зябрових клітинах представників виловлених з р. Стрипа (5,6 %). Очевидно, накопичення ЛФХ можна пов'язати з підвищенням активності фосфоліпази A_1 [К.Ф. 3.1.1.32] та фосфоліпази A_2 [К.Ф.3.1.1.4], що підтверджується зниженням кількості ФХ [163].

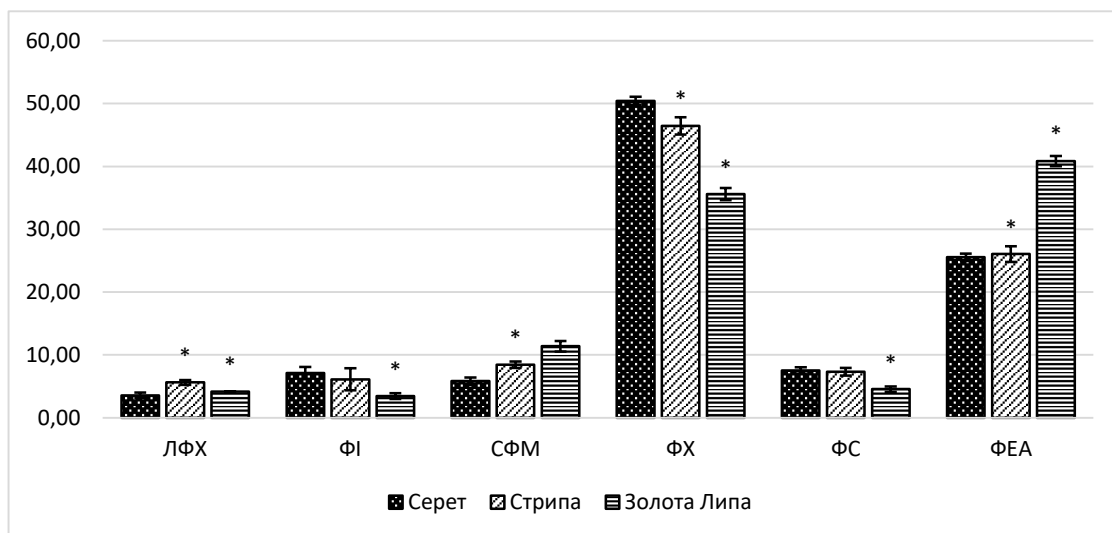


Рис. 5.4. Співвідношення класів фосфоліпідів в зябрах коропа (у % від загальної кількості, $M \pm m$, $n=5$)

Результати дослідження фосфоліпідного складу печінки коропа з малих річок Західного Поділля показали інші закономірності співвідношення ліпідів порівняно із зябрами (рис. 5.5). Так, прямо протилежним був характер співвідношення фракцій ФХ та СФМ у печінці риб з досліджуваних водотоків. Було відмічено максимальну кількість ФХ в гепатоцитах риб, виловлених з р. Золота Липа – 47,9 %, тоді як вміст СФМ був найменшим – 5,2 % від загальної кількості ліпідів. Разом з тим, мінімальна кількість ФХ та найвища концентрація ЛФХ була відмічена в печінці коропа із р. Серет. Відсотковий вміст ФЕА був у печінці риб і знижувався в низці представників, виловлених з річок Стрипа-Серет-Золота Липа. Коливання у складі структурних ліпідів відіграють важливу роль в процесах адаптації, а високий рівень структурних ліпідів забезпечує стійкість (стабілізує, ущільнює) мембран до дії різних чинників середовища і забезпечує нормальну роботу вбудованих в мембрану білків і рецепторів [22].

На противагу зябрам риб слід відзначити, що в печінці коропів з р. Золота Липа спостерігалася найбільша частка ФІ та ФС – 7,0% та 11,1 % від загальної кількості ліпідів відповідно.

Відсотковий вміст ЛФХ був найвищим у печінці риб із р. Серет – 10,5 %, тоді як у представників виловлених з р. Стрипа та Золота Липа частки даного фосфоліпиду були значно меншими та становили – 4,6 % та 3,7 % від сумарної кількості ліпідів. Очевидно, має місце зниження активності печінкових фосфоліпази A_1 та A_2 у представників з річок Стрипа та Золота Липа [163].

Отже, характер фракційного розподілу фосфорвмісних ліпідів у коропа визначається як екологічними умовами існування виду, так і тканинною специфікою.

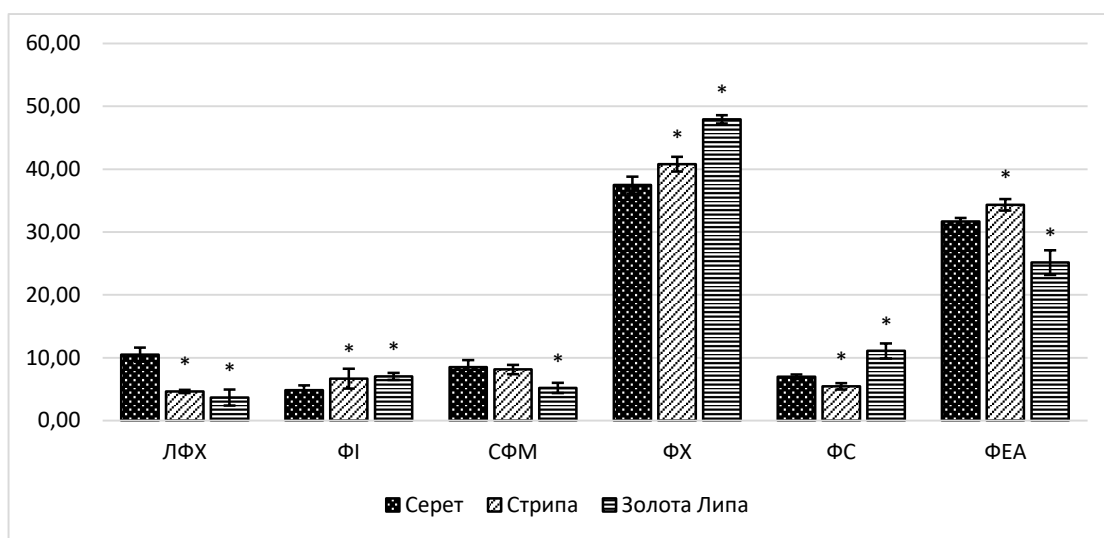


Рис. 5.5. Співвідношення класів фосфоліпідів в печінці коропа (у % від загальної кількості, $M \pm m$, $n=5$)

Аналіз отриманих результатів показав, що частки фосфоліпідів у м'язах становили 38.4 %, 36,4% та 32.4 % для кожної групи риб відповідно. Відсотковий вміст ФХ та ФЕА у м'язах коропа були найбільшими і становили близько 45-47 та 36-39 % від загального вмісту фосфоліпідів, проте достовірної різниці між групами риб із досліджуваних річок встановлено не було.

Фосфоліпіди – ФІ, ФС, ЛФХ, СФМ є, як правило, мінорними компонентами в більшості органів і тканин, але мають велике значення для координації роботи всього організму [85]. Найменшу кількість ЛФХ, ФІ та

ФС було виявлено у м'язах риб із р. Золота липа – 1.7 %, 2.3% та 2.5 %, а найбільший вміст даних фракцій був у м'язовій тканині риб виловлених з р. Серет – 3.6 %, 6.5% та 3.3 % відповідно. Разом з тим слід відзначити, що частка СФМ була найбільшою у м'язах коропа з р. Золота Липа (7.5 %), а найменшою – в цій тканині риб з р. Серт (5.6 %).

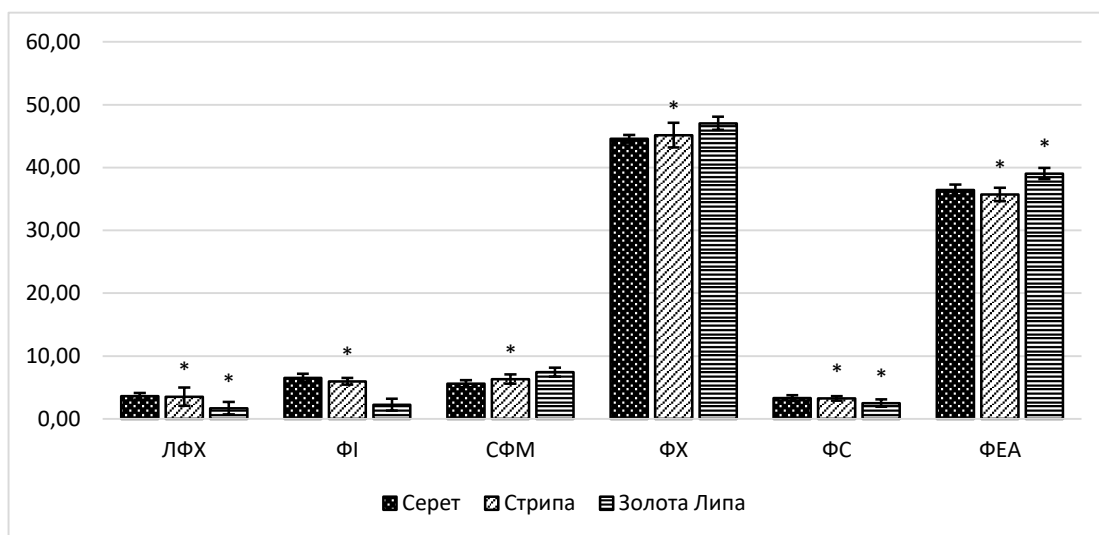


Рис. 5.6. Співвідношення класів фосфоліпідів в м'язах коропа (у % від загальної кількості, $M \pm m$, $n=5$)

В цілому, відмінності фракційного складу фосфоліпідів у м'язах коропів з досліджуваних водотоків були менш вираженими порівняно з тканинами зябер та печінки.

5.2. Порівняльна характеристика ліпідного обміну в тканинах карася із річок Серет, Стрипа та Золота Липа

Як показали результати дослідження, загальний вміст ліпідів в тканинах карасів з досліджених малих річок Західного Поділля значною мірою відрізняється. Так, найвищий вміст загальних ліпідів в клітинах зябер карася спостерігали в представників із р. Стрипа – понад 21 мг/г вологої тканини (табл. 5.2). Дещо менший їх вміст у представників із

р. Серет, та найменший – в риби із р. Золота Липа, де він становить всього 9,0 мг/г тканини.

Із літературних даних відомо, що характер розподілу ліпідів в тканинах і органах різних видів і екологічних груп залежить від умов середовища, рухової активності, віку тощо [30].

Печінка є одним з основних органів, що виконують функцію запасання ліпідів, а також є місцем їх синтезу та використання. Вміст загальних ліпідів у печінці карасів з цих же водойм має подібний характер з коропами. Так, спостерігається лінійне зниження вмісту ліпідів в клітинах печінки карася в низці представників із річок Серет → Стрипа → Золота Липа, де він становить 28,3 мг/г, 22,5 мг/г та 13,3 мг/г вологої тканини відповідно.

Таблиця 5.2

Вміст загальних ліпідів в тканинах карася із малих річок Західного Поділля (мг/г сирої тканини, $M \pm m$, $n=5$)

Тканина	Серет	Стрипа	Золота Липа
Зябра	19,73 $\pm$ 2,08	21,20 $\pm$ 1,83	9,00 $\pm$ 0,58*
Печінка	28,26 $\pm$ 1,45	22,53 $\pm$ 1,17*	13,33 $\pm$ 0,82*
М'язи	21,32 $\pm$ 1,97	17,60 $\pm$ 1,18	11,17 $\pm$ 0,76*

*– Тут і далі різниця порівняно із представниками із р. Серет статистично достовірна, $p < 0,05$

Значна трофічна пластичність та швидке пристосування до кормового раціону дозволяють карасю в значній мірі накопичувати ліпіди, які можуть бути використані як для енергетичних, так і для пластичних потреб [112].

Найвищі показники абсолютного вмісту загальних ліпідів у м'язах спостерігалися у карасів, виловлених з р. Серет, а найнижчі – у представників з р. Золота Липа. Очевидно це обумовлено несприятливими екологічними умовами у даній річці та недостатнім вмістом жирів у

раціоні риб. Так, у скелетних м'язах коропів, яким згодовували комбікорми з соняшниковою олією, було відмічене зростання кількості білків та ліпідів [30].

Нейтральні ліпіди

Враховуючи значну варіабельність показників вмісту загальних ліпідів у тканинах, карасів виловлених з різних водотоків, значний інтерес представляє вивчення фракційного складу нейтральних та фосфорвмісних ліпідів. Аналіз отриманих даних показав, що відсоткове співвідношення неполярних ліпідів в клітинах зябер карася відрізняється від такого у коропа (рис. 5.7). Концентрація ТАГ в зябрах карасів з досліджених річок практично рівна. Проте їх вміст дещо нижчий у представників, виловлених з р Серет. Так як накопичення ТАГ є типовою реакцією на дію токсикантів, то можна припустити, що ТАГ беруть участь у стабілізації мембран при стресових ситуаціях, оскільки збільшення вмісту їх співвідноситься з ущільненням і зменшенням плинності мембран [183]. Це в свою чергу обумовлює їх участь у формуванні бар'єрів, що перешкоджають проникненню токсиканти до клітини.

Відсотковий вміст ХЛ достовірно не відрізнявся у зябрах карасів з досліджених річок Тернопільської області. Концентрація ФЛ у зябровому апараті карасів знижувалася у представників річок в низці Серет→Стрипа→Золота Липа та становила 26,0 %, 24,5 % і 28,6 % відповідно. Концентрація НЕЖК у риb з р Серет і р. Стрипа знаходиться на одному рівні, тоді як вміст цих метаболітів у представників з р. Золота Липа є вищим. Частки проміжних продуктів ліпідного обміну, таких як ДАГ і МАГ, є найвищими у риb, виловлених із р. Золота Липа, що вказує на ліполітичну спрямованість обміну. Найнижчими частки МАГ та ДАГ були у зябрах карасів із р. Серет.

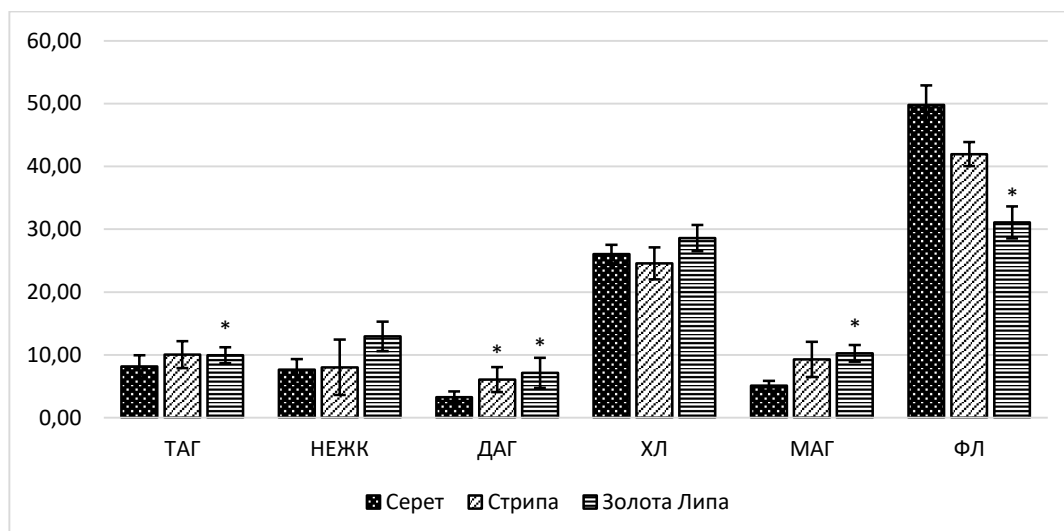


Рис. 5.7. Вміст неполярних ліпідів в зябрах карася із малих річок Західного Поділля (в % від загальної кількості ліпідів, $M \pm m$, $n=5$)

Співвідношення неполярних ліпідів в гепатоцитах карася відрізняється від такого в коропа (рис. 5.8). Концентрація ТАГ в карасів із р. Стрипа є найвищою, дещо нижчий їх вміст в представників р. Серет і вдвічі менше їх у риб із р. Золотої Липи. Можна припустити, що в раціоні риб із р. Золота Липа є недостатньою кількістю жирів. Разом з тим, накопичення ТАГ є реакцією на дію токсикантів, адже ТАГ відіграють важливу роль у стабілізації мембран при дії токсичних чинників, а збільшення їх вмісту співвідноситься з ущільненням і зменшенням плинності мембран [183].

Вміст ХЛ та ФЛ не відрізняється в риб досліджених річок, за винятком концентрації ФЛ в карасів із р. Золота Липа, де їх кількість є вищою і перевищує 40% від загальної кількості ліпідів. Концентрація НЕЖК в риб із р. Серет та р. Золота Липа знаходиться практично на одному рівні, тоді як вміст цих метаболітів у представників із р. Стрипа є значно менший. Вміст проміжних продуктів ліпідного обміну, таких як ДАГ і МАГ, в печінці карасів із досліджених водойм достовірно відрізняється. Концентрація МАГ була найвищою у гепатоцитах риб, виловлених з р. Золота Липа, що може свідчити про спрямування обміну в

бiк розпаду ДАГ та ТАГ. Це пiдтверджується низьким рiвнем останнiх в печiнцi карасiв iз даної водойми. Частки ДАГ та МАГ в печiнцi риб iз р. Серет були найнижчими i становили 10,3 % та 5,8 % вiд загальної кiлькостi лiпiдiв.

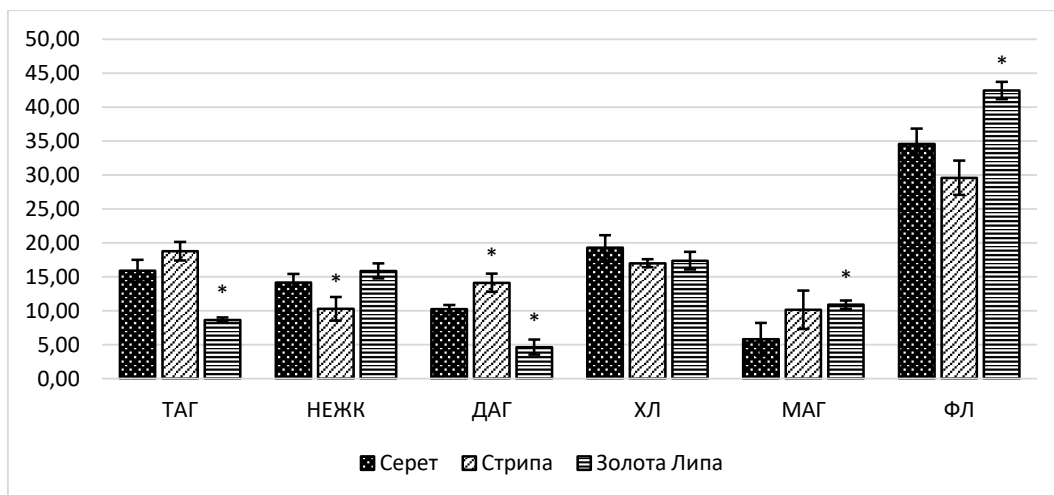


Рис. 5.8. Вмiст неполярних лiпiдiв в печiнцi карася iз малих рiчок Захiдного Подiлля (в % вiд загальної кiлькостi лiпiдiв, $M \pm m$, $n=5$)

У м'язовiй тканинi карасiв, виловлених iз рiчок Серет, Стрипа та Золота Липа, частки фосфолiпiдiв становили 37,1%, 36,9 % та 32,3 % вiд сумарного вмiсту лiпiдiв вiдповiдно (рис. 5.9).

Аналіз отриманих даних щодо вмiсту фракцiй нейтральних лiпiдiв в тканинах м'язiв карася дослiджуваних водойм показав, що найбільшого антропогенного впливу зазнавала р. Золота Липа. Так, як i в коропа, найнижчим рiвень ТАГ був у м'язах риб, виловлених з цього водотоку, тодi як вмiст НЕЖК та МАГ при цьому був найвищим. Ймовiрно має місце гiдролiз ТАГ та ДАГ м'язiв з утворенням НЕЖК i МАГ, що активно використовуються для енергетичних потреб органiзму риб. Вмiст ХЛ у м'язах карася був доволi високим i становив 16,9 %, 19,3 % та 15,2 % вiд загального вмiсту лiпiдiв для риб iз рiчок Серет, Стрипа та Золота Липа. Проте значимих вiдмiнностей щодо вмiсту ХЛ у дослiджуваних групах риб нами вiдмiчено не було.

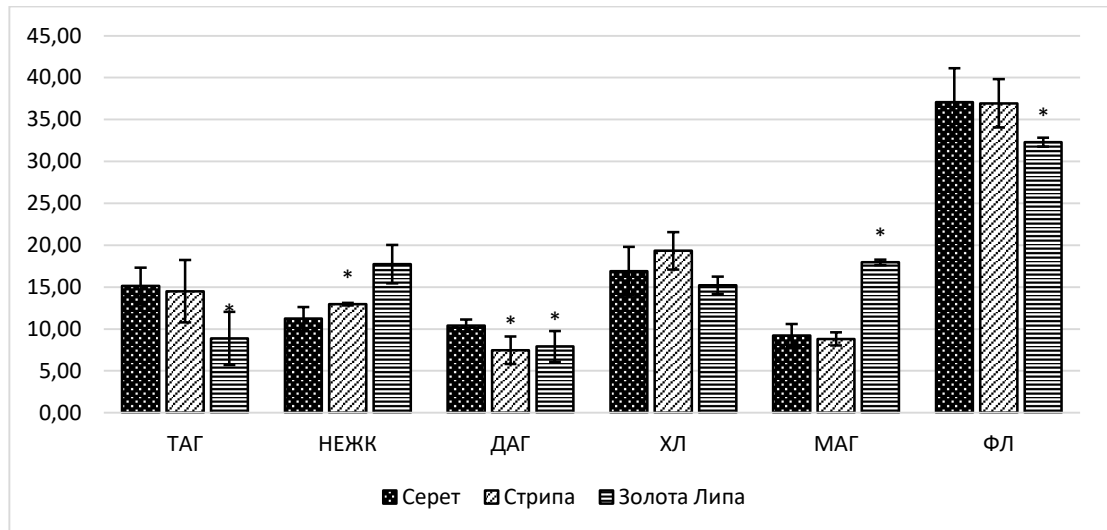


Рис. 5.9. Вміст неполярних ліпідів в м'язах карася із малих річок Західного Поділля (в % від загальної кількості ліпідів, $M \pm m$, $n=5$)

Фосфоліпіди

Стійкість мембран, пристосованих до несприятливих чинників, пов'язують з якісними і кількісними змінами у їх складі фосфатидилхоліну, фосфатидилсерину, фосфатидилетаноламіну та інших класів фосфоліпідів, що є основними структуроутворюючими елементами біологічних мембран [25].

Під час аналізу отриманих даних нами виявлені незначні зміни у відносному вмісті фосфатидилхоліну, найбільш масивного та насиченого фосфоліпиду, в клітинних мембранах різних тканин. Зокрема, найбільший відсотковий вміст його спостерігали в зябрах карасів із р. Стрипа – 47,9 %, дещо нижчий у представників із р. Серет – 43, 1 %, та найменший у риб із Золотої Липи – 37,4 % (Рис. 5.10).

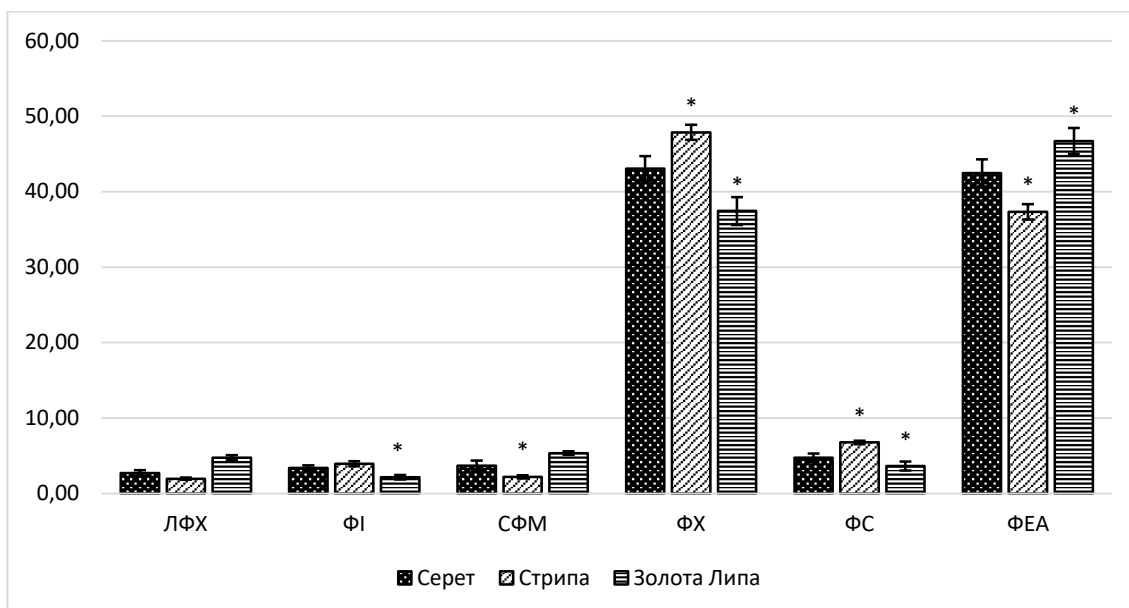


Рис. 5.10. Співвідношення класів фосфоліпідів в зябрах карася (у % від загальної кількості, $M \pm m$, $n=5$)

Зниження процентного вмісту фосфотидилхоліну може бути пов'язане з активацією синтезу фосфатидилетаноламіну. Відомо, що фосфотидилхолін є попередником в синтезі фосфатидилетаноламіну в реакції метилювання [17]. Ймовірно, що в воді р. Золота Липа наявні речовини, що інгібують активність метилтрансферази, зменшуючи, тим самим, продуктивність реакції синтезу фосфотидилхоліну.

Вміст ФЕА в клітинах зябер карася відрізняється у представників, виловлених із досліджених водойм. Так, спостерігається збільшення його відсоткового вмісту в представників низки річок: Стрипа → Серет → Золота Липа, і він становить 37,3 %, 42, 5 % та 46, 7 % відповідно. Крім того, зниження вмісту ФХ у фосфоліпідній фракції зябер риб деякі автори пов'язують із його деградацією, внаслідок підвищення активності фосфоліпази A_1 та фосфоліпази A_2 [163]. Даний процес супроводжується накопиченням лізофосфатидилхоліну та вільних жирних кислот [158, 208].

Результати експерименту вказують на незначне збільшення вмісту лізофосфатидилхоліну в низці річок Стрипа → Серет → Золота Липа.

Частки його становлять 1,9%, 2,8% та 4,7% відповідно, проте статистично вірогідної різниці між групами не виявлено.

Варто також відмітити, що зменшення вмісту ФХ в досліджуваних тканинах риб супроводжується збільшенням вмісту СМ в ліпідах його нейрональних мембран. Із літератури [34] відомо про реакцію синтезу СМ із ФХ, за участю церамідхолінфосфотрансферази. Отримані нами дані вказують на різний вміст даного фосфоліпиду в зябрах карася з різних водойм. Так, вірогідно найнижчий вміст спостерігали в клітинах представників р. Стрипа. Достовірних відмінностей у вмісті даного класу ФЛ у риб із інших водойм не відмічено.

Тенденція до зниження вмісту ФІ, яка спостерігається за дії певних токсикантів, також веде за собою зміну швидкості і направленості метаболічних процесів, оскільки фосфатидилінозитол бере участь в активному транспорті речовин через клітинні мембрани [33].

В нашому випадку вміст фракції ФІ вірогідно нижчий в мембранах клітин зябер карася із р. Золота Липа і становить 2,1 % від загальної кількості. Вміст даного фосфоліпиду в представників інших досліджених водойм знаходиться практично на одному рівні.

З метою визначення фізіологічного значення ФЛ, проведено дослідження фракційного фосфоліпідного складу клітин печінки та м'язів риб, зміни кількості яких впливають на фізико-хімічну структуру мембран та їх функціональні властивості. Це такі як проникність, в'язкість, рухливість елементів ліпідно-білкової мембрани, її стабільність, ензиматичні властивості мембранних ферментів.

Під час аналізу отриманих даних нами виявлені відмінності у відносному вмісті ФХ в печінці карасів із малих річок Тернопільської області. Зокрема, високий відсотковий вміст його спостерігали в клітинах риб із річок Серет та Стрипа, де він знаходився в межах 45 %, значно

нижчий вміст даного фосфоліпиду виявлено у представників із р. Золота Липа – 37,2 % (рис. 5.11).

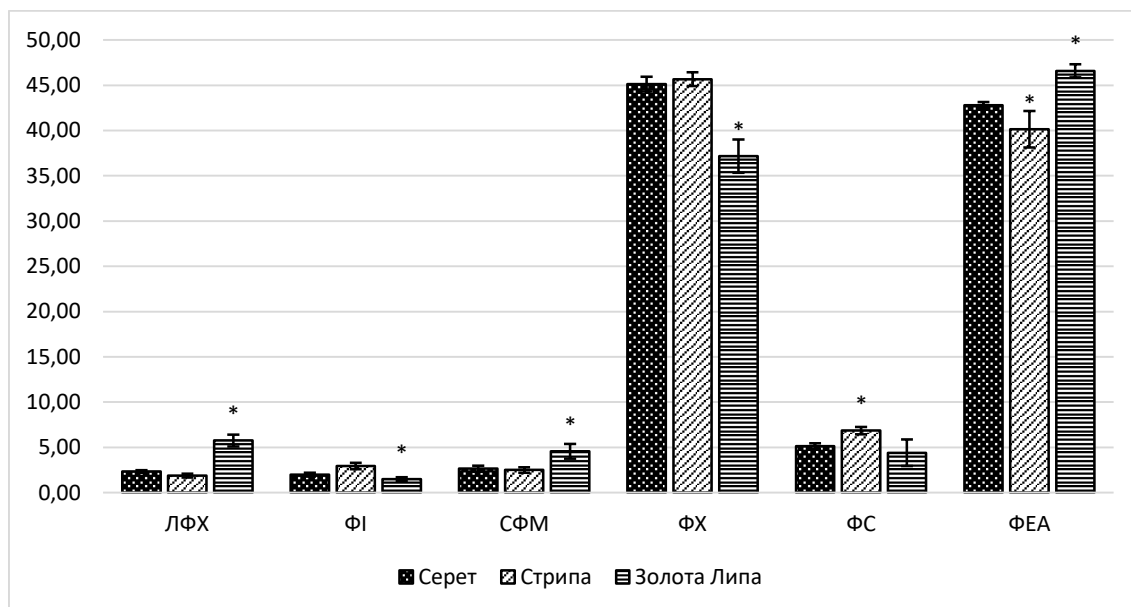


Рис. 5.11. Співвідношення класів фосфоліпідів в печінці карася (у % від загальної кількості, $M \pm m$, $n=5$)

Зниження відсоткового вмісту ФХ може бути пов'язане як з активацією синтезу ФЕА, відомо, що останній є попередником в синтезі ФХ [17], так і з його деградацією, внаслідок підвищення активності фосфоліпаз [163]. Ймовірно, що карасі із р. Золота Липа зазнали впливу чинників, що інгібують активність метилтрансфераз, зменшуючи, тим самим, продуктивність реакції синтезу ФХ.

Вміст ФЕА в клітинах печінки карася відрізняється в представників досліджених водойм. Так, високий вміст ФЕА в клітинних мембранах печінки карася – 46,6%, на фоні порівняно низького вмісту ФХ вказує на зміну плинності біологічних мембран в бік її ущільнення та зменшення проникності.

Процес деградації ФХ супроводжується накопиченням ЛФХ та вільних жирних кислот [158].

Статистично вірогідної різниці у вмісті даного фосфоліпіду у представників Серету та Стрипи не виявлено, він знаходиться в межах 1,8%–2,3% від загальної кількості. Вміст ЛФХ в риб із р. Золота Липа значно вищий і становить 5,8 % відповідно. Згідно результатів експерименту вміст фракції ЛФХ в клітинних мембранах печінки карася із Золотої Липи підтверджує гіпотезу про деградацію ФХ через несприятливі екологічні умови. Лізофосфоліпіди виявляються в мембранах в невеликих кількостях, підвищення їх рівня вище нормальних значень призводить до порушення структури бішару і лізису клітин [14].

Накопичення ЛФХ в оптимальних межах здатне підвищувати проникність мембран для невеликих за розмірами іонів і молекул, а також здійснювати модулюючий ефект на активність мембранозв'язаних ферментів [54, 96].

Зменшення вмісту ФХ у досліджуваних тканинах риб може супроводжуватися збільшенням вмісту СМ в ліпідах мембран. Відомо, що СМ може синтезуватися із фосфатидилхоліну, за участю ферменту церамідхолінфосфотрансферази [34]. Так, отримані дані вказують на вірогідно вищий вміст даного фосфоліпіду в печінці карася з Золотої Липи, де його відсотковий вміст склав 4,5 % порівняно із 2,5 % в представників, виловлених із річок Стрипа та Серет. Дані вказують на вищу активність синтезу СМ в печінці карася, взятого із Золотої Липи, порівняно з карасями інших досліджених водойм.

Вміст ФІ в печінці риб був практично на одному рівні в представників усіх досліджених водойм.

Аналіз отриманих результатів показав, що у м'язах карасів, виловлених із річок Серет, Стрипа та Золота Липа на фосфоліпіди припадало 37,1%, 36,9 % та 32,3 % від загального вмісту ліпідів відповідно.

При цьому найвищими у м'язах карася, як і в коропа, були частки ФХ та ФЕА. Так, відсотковий вміст ФХ у м'язах карася, виловленого із річок Серет, Стрипа та Золота Липа становив 40,6 % 42,6 % та 49,8 % відповідно (рис. 5.12). Частки ФЕА була дещо нижчими – 35,2 % (р. Серет), 32,7 (р. Стрипа) та 27,2 % (р. Золота Липа). Найменша кількість ЛФХ відмічена у м'язах карася з р. Серет (4,11 %), а максимальна – у тканинах риб з р. Стрипа (5,5 %). Вміст ФС у м'язах карася зменшується в низці риб із річок Серет, Стрипа та Золота Липа (від 6,5 % до 5,5 %). Найнижче значення кількості ФІ було відмічено для м'язів карася із р. Золота Липа – 4,3 %, а найвище для даної тканини риб із р. Стрипа – 6,9 %. Зміни вмісту фосфатидилінозитулу можуть спостерігається за інтоксикації та ведуть за собою зміни у швидкості і направленості метаболічних процесів, оскільки фосфатидилінозитол бере участь в активному транспорті речовин через клітинні мембрани [33].

Разом з тим мінімальне значення вмісту СФМ спостерігалось для м'язової тканини карася із річки Стрипа – 6,0 %, а максимальне – для м'язів риб з р. Золота Липа – 9,0 % від загальної кількості фосфоліпідів.

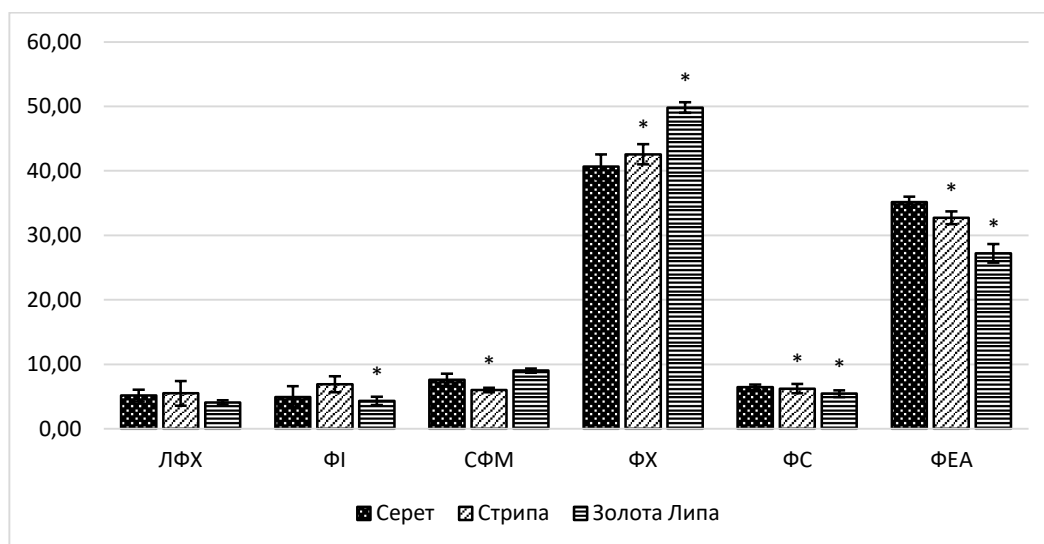


Рис. 5.12. Співвідношення класів фосфоліпідів в м'язах карася (у % від загальної кількості, $M \pm m$, $n=5$).

В цілому, показники вмісту ліпідів в тканинах карасів, виловлених з р. Золота Липа відрізняються від характеристик риб з річок Серет та Стрипа.

5.3. Порівняльна характеристика обміну ліпідів у тканинах окуня із досліджених водойм

Із літературних даних відомо, що характер розподілу ліпідів в тканинах і органах різних видів і екологічних груп залежить від умов середовища, рухової активності, віку тощо. Розміщення основних запасів жиру в м'язовій тканині характерне для хижих видів, зокрема щуки та окуня [62]. Щодо вмісту ліпідів в печінці досліджених хижих видів, таких як щука та окунь, спостерігається інша картина.

Зябра як орган, тканини якого безпосередньо контактують із оточуючим середовищем, піддаються прямому впливу забруднюючих речовин, що містяться у воді. Сумарний вміст ліпідів у представників із річок Серет та Стрипа статистично не відрізняється і знаходиться в межах 22-24 мг/г сирової маси (табл. 5.3). Вміст цих речовин у зябрах представників із р. Золота Липа був значно нижчий і становив 10,4 мг/г, що, очевидно, є наслідком несприятливих умов та активації процесів ліполізу.

Подібний характер відмінностей спостерігається і в показниках вмісту загальних ліпідів в клітинах печінки окуня. Найбільша їх кількість спостерігалася в клітинах цього органу у представників із р. Стрипа – 42,1 мг/г., дещо нижчий вміст у риб із р. Серет – 39,4 мг/г. Найнижчий вміст ліпідів у печінці виявлено у представників із р. Золота Липа – 24,4 мг/г. Така різниця у вмісті ліпідів в клітинах печінки може бути спричинена відмінностями в кормовій базі та токсичною дією органічних чи неорганічних поллютантів на цей орган риб.

Вміст загальних ліпідів у тканинах м'язів риб із досліджуваних річок близький за значеннями до зябер та знижується в низці річок Стрипа → Серет → Золота Липа.

В цілому, найнижчі показники абсолютного вмісту загальних ліпідів спостерігалися у досліджуваних видів риб, виловлених з р. Золота Липа. Очевидно це обумовлено несприятливими екологічними умовами у даній річці та недостатнім вмістом жирів у раціоні риб.

Таблиця 5.3

Вміст загальних ліпідів в тканинах окуня із малих річок Західного Поділля (мг/г сирої тканини, $M \pm m$, $n=5$)

Тканина	Серет	Стрипа	Золота Липа
Зябра	22,37 $\pm$ 2,04	23,37 $\pm$ 1,30	10,43 $\pm$ 0,45
Печінка	39,39 $\pm$ 3,82	42,13 $\pm$ 3,69	24,40 $\pm$ 1,07*
М'язи	20,14 $\pm$ 0,92	22,14 $\pm$ 1,85	8,37 $\pm$ 0,76

*– Тут і далі різниця порівняно із представниками р. Серет статистично достовірна, $p < 0,05$

Аналіз фракційного складу ліпідів показав, що в клітинах зябер окуня концентрація ТАГ зменшувалася в низці представників річок Серет>Стрипа>Золота Липа (рис. 5.13). Відомо, що ТАГ використовуються для синтезу фосфоліпідів і збільшення пулу неестерифікованих жирних кислот, МАГ та ДАГ. Як показали наші дослідження, в тканинах зябер окуня вміст ДАГ та НЕЖК носив оберненопропорційний характер до кількості ТАГ. Найвищим відсотковий вміст МАГ в зябрах був у риб, виловлених у р. Стрипа.

Збільшення кількості холестеролу, як правило, супроводжується зменшенням розрідженості клітинних ліпідів і їх вибіркової проникності, пригніченням більшості ліполітичних ферментів. Концентрація вільного холестеролу була найвищою у зябрах окунів з р. Золота Липа, порівняно з

його вмістом у зябровому епітелії риб з річок Серет та Стрипа, де частки даного метаболіту були практично рівними. Концентрація фосфоліпідів у зябрах окуня, як і ТАГ, знижується в низці річок Серет→Стрипа→Золота Липа, що говорить про високе антропогенне навантаження на екосистему р. Золота Липа.

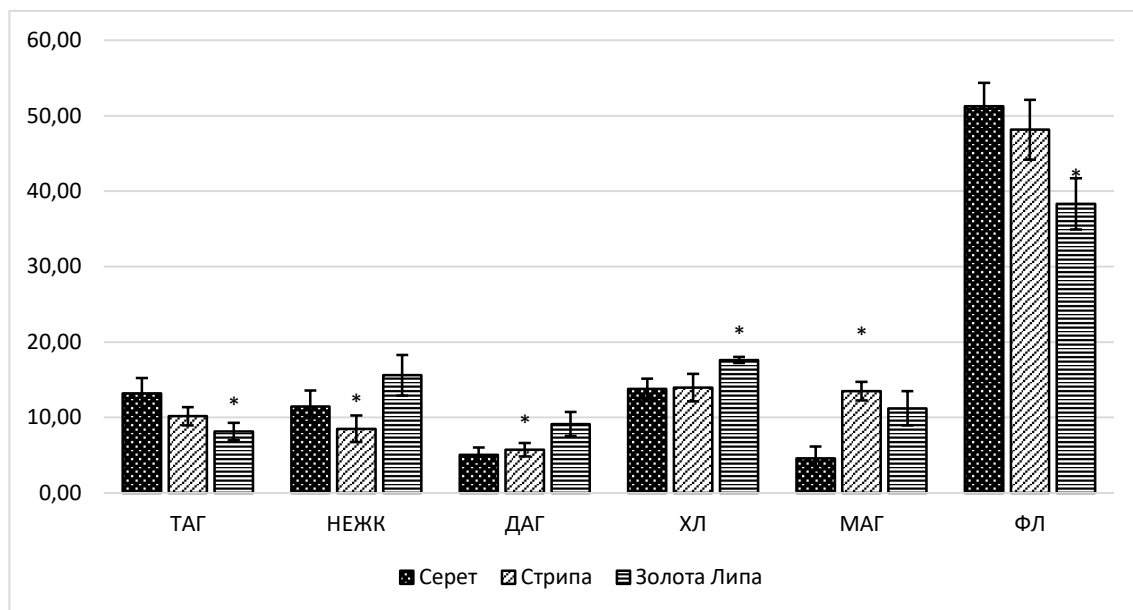


Рис. 5.13 Вміст класів неполярних ліпідів в зябрах окуня (в % від загальної кількості ліпідів, $M \pm m$, $n=5$)

Концентрація ТАГ в клітинах печінки окуня зменшується в низці представників із річок Стрипа–Серет–Золота Липа (Рис. 5.14). Із літературних даних [172] відомо, що триацилгліцероли використовуються для синтезу та збільшення пулу НЕЖК. Вміст останніх та ДАГ, як показали наші дослідження в тканинах печінки окуня носить оберненопропорційний характер до вмісту ТАГ.

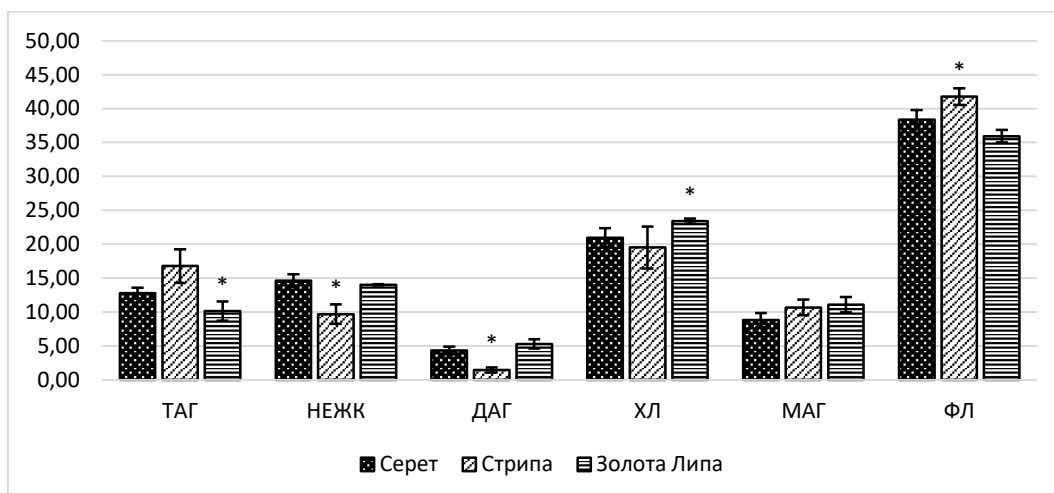


Рис. 5.14. Вміст неполярних ліпідів в печінці окуня (в % від загальної кількості ліпідів, $M \pm m$, $n=5$)

Збільшення частки ХЛ, як правило, супроводжується зменшенням розрідженості клітинних ліпідів та їх вибіркової проникності, зниженням катіонної проникності мембрани, інгібуванням більшості ліполітичних ферментів [79]. Відсотковий вміст ХЛ був найвищим у гепатоцитах окунів, виловлених із річки Золота Липа, тоді як у печінці риб з Серет та Стрипа кількість даного ліпиду була практично на одному рівні. Концентрація ФЛ у печінці риб зменшувалася в низці представників із річок Стрипа–Серет–Золота Липа і становила 41,8 %, 38,4 % та 35,9 % відповідно. Очевидно у окунів із р. Стрипа має місце вища активність синтезу структурних ліпідів, порівняно із представниками інших досліджених водойм. Частки МАГ в печінці риб були вищими від ДАГ, проте статистично не відрізнялися у досліджуваних групах риб.

Порівняльна характеристика фракційного розподілу ліпідів в м'язовій тканині окуня із досліджених водойм показала, що він має дещо схожий характер із коропом та карасем (рис. 5.15). Так, було відмічене зниження відсоткового вмісту ТАГ та зростання частки НЕЖК в м'язах окуня у низці річок Серет → Стрипа → Золота Липа. Очевидно триацилгліцероли використовуються для синтезу фосфоліпідів та збільшення пулу неестерифікованих жирних кислот, які використовуються

для енергетичного забезпечення адаптивних пристосувань до несприятливих, у тому числі токсичних чинників [196].

Слід зазначити, що у м'язовій тканині окуня вміст фосфоліпідів із досліджуваних водотоків, в цілому, був найвищим серед вивчених видів риб і становив 45,7 %, 46,0 та 39,1% відповідно для риб з річок Серет, Стрипа та Золота Липа.

Характерною особливістю окуня є те, що відсоткові частки ДАГ і МАГ у його м'язовій тканині були приблизно однакові для усіх досліджуваних річок і знаходились в межах від 5,3 до 6,9 %. Відсотковий вміст ХЛ у м'язах окуня зростав у низці річок Серет → Стрипа → Золота Липа від 15,6 до 19,9 %.

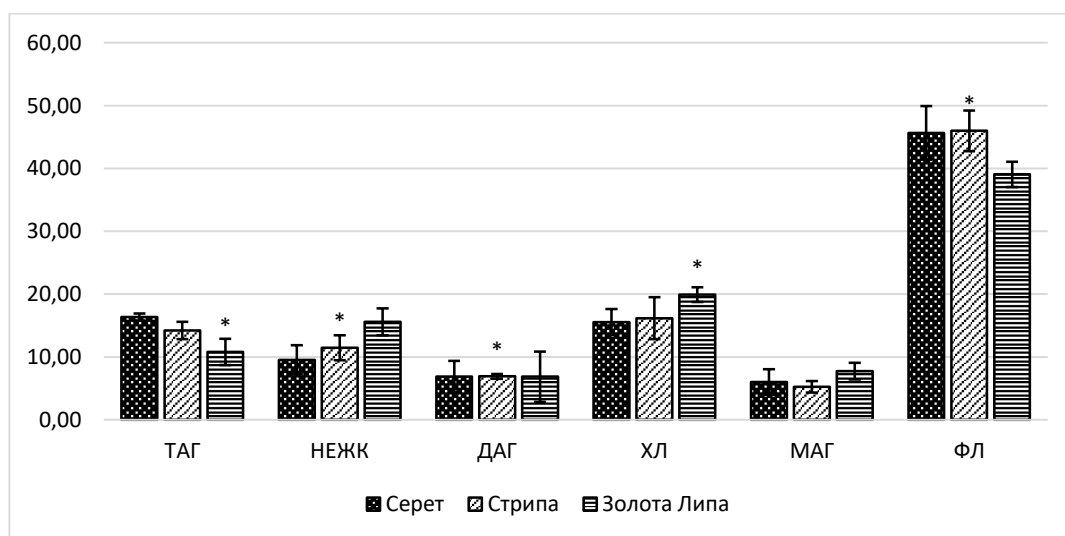


Рис. 5.15. Вміст класів неполярних ліпідів в м'язах окуня (в % від загальної кількості ліпідів, $M \pm m$, $n=5$)

Фосфоліпіди

У зв'язку із варіабельністю показників загального вмісту та співвідношення фракцій нейтральних ліпідів у тканинах риб виникає необхідність дослідження змін щодо співвідношення класів фосфоліпідів в клітинних мембранах зябер, печінки та м'язів окунів, виловлених із малих

річок Тернопілля. Стійкість біомембран, пристосованих до несприятливих чинників, пов'язують з якісними і кількісними змінами у їх складі структурних фосфоліпідів, що є основними компонентами біологічних мембран [25].

Під час аналізу отриманих даних нами виявлено, що відсотковий вміст ФХ у зябрах окуня зростає у низці річок Стрипа-Серет-Золота Липа. Зокрема відсотковий вміст його у зябрах риб із р. Стрипа становив 47,9%, у представників із р. Серет – 43,1 %, у зябрових клітинах риб із Золотої Липи – 37,4 % від загальної кількості ФЛ (Рис. 5.16).

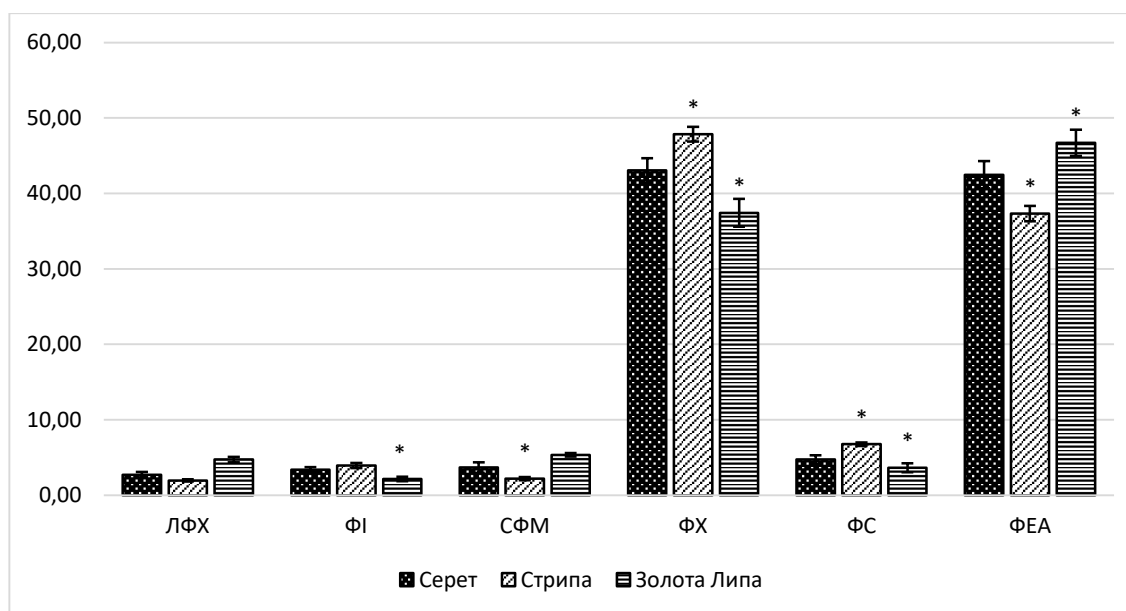


Рис. 5.16 Співвідношення класів фосфоліпідів в зябрах окуня (у % від загальної кількості, $M \pm m$, $n=5$)

Зниження частки ФХ у зябрах риб може бути пов'язане з інгібуванням його синтезу із ФЕА шляхом метилювання [17]. Ймовірно, що в воді р. Золота Липа наявні забруднюючі речовини, що інгібують активність метилтрансфераз, зменшуючи, тим самим, продуктивність реакції синтезу фосфотидилхоліну. Це підтверджується тим, що вміст ФЕА в зябрах окуня із р. Стрипа був найменшим (37,3 %), а у зябрових клітинах риб із р. Золота Липа – найвищим (46,7 %).

Частки ФІ та ФС, як і ФХ, в зябрах окунів знижуються у низці річок Стрипа-Серет-Золота Липа.

Відсотковий вміст ЛФХ та СФМ був найменшим у зябрах окунів з р. Стрипа та становив 1,9 % та 2,2 %. Разом з тим частки цих ліпідів в зябрових клітинах риб, виловлених із річки Золота Липа були найвищими.

Зміни співвідношення ліпідних фракцій призводять, очевидно, до порушень клітинних контролюючих регуляторних механізмів. Такі відмінності ліпідних показників у риб в природних умовах носять адаптивний характер і залежать в першу чергу від рівня забруднення.

Фракційний розподіл ФЛ в клітинах печінки окуня із досліджених водойм має подібний характер із їх розподілом в клітинах печінки карася (Рис. 5.17).

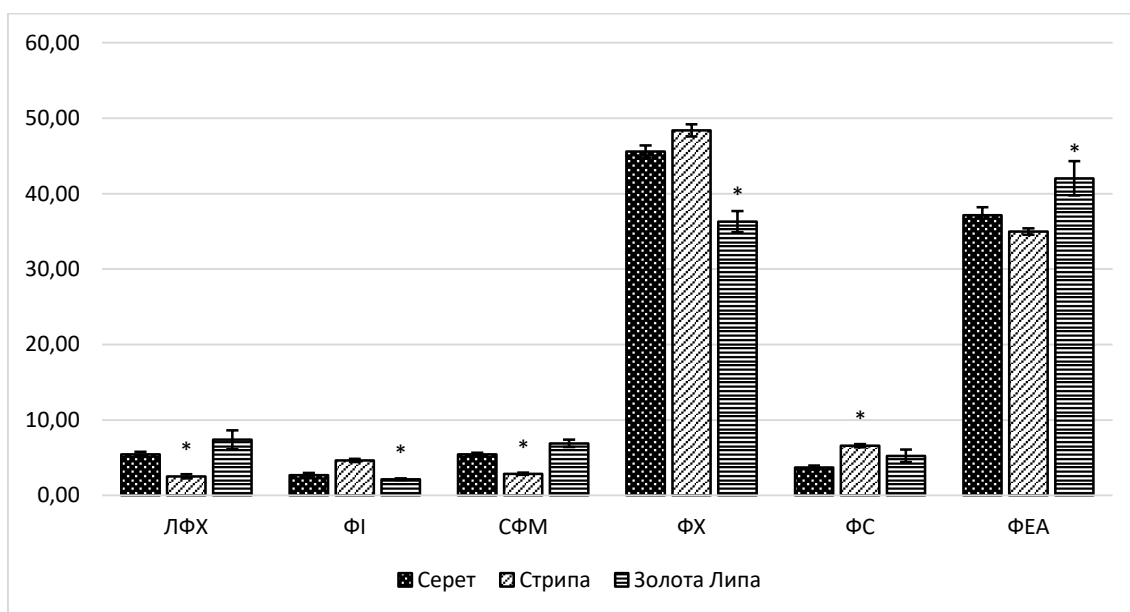


Рис. 5.17 Співвідношення класів фосфоліпідів в печінці окуня (у % від загальної кількості, $M \pm m$, $n=5$).

Вірогідно нижчий вміст ФХ (36,2%) в печінці окуня в представників із річки Золота Липа може бути пов'язаний із активацією синтезу ФЕА [17], частка якого становить 42,0 % від загальної кількості фосфоліпідів. Вміст даного ФХ в печінці окуня інших досліджених річок статистично не відрізняється і становить близько 47 %.

Вміст ФЕА в клітинах печінки досліджених риб із річок Серет та Стрипа знаходився на рівні 36% від загального вмісту фосфоліпідів. Відсотковий вміст даного класу фосфоліпідів безпосередньо залежить від вмісту ФХ, який є попередником в синтезі ФЕА.

Зміни вмісту СФМ можливі за рахунок активації чи пригнічення реакції синтезу сфінгомієліну з фосфатидилхоліну [34]. Найнижчий вміст СФМ відмічався в риб із р. Стрипа – 2,8%. Частка цього фосфоліпиду в представників із річок Серет та Золота Липа практично однаковий і становить 5,4% та 6,9% відповідно.

Вміст ЛФХ вказує на активність фосфоліпаз A_1 та A_2 і відповідно на рівень деградації ФХ [163]. Як показали наші дослідження, вміст ЛФХ у печінці окунів пропорційно збільшується відповідно до зменшення вмісту ФХ. Найбільший вміст його спостерігали у представників із річок Серет та Золота Липа – 5,5% та 7,4% відповідно. Значно нижчий вміст цієї фракції спостерігали в гепатоцитах риб із р. Стрипи – 2,5%.

Про відмінності в швидкості і спрямованості метаболічних процесів можна говорити за зміною вмісту ФІ, який бере активну участь в транспорті речовин через клітинні мембрани [33]. Так, вміст цього класу фосфоліпідів у печінці окуня практично не відрізняється у представників із досліджених річок і становить 2,7%, 4,6% та 2,2% відповідно із р. Серету, р. Стрипи та р. Золотої Липи.

У м'язовій тканині окуня вміст фосфоліпідів із досліджуваних водотоків був найвищим і становив 45,7 %, 46,0 та 39,1% відповідно для риб з річок Серет, Стрипа та Золота Липа.

Вміст ФЕА в клітинах м'язів риб із річок Серет, Стрипа і Золота Липа становив 18,5 %, 17,0% та 23,4 % від загального вмісту фосфоліпідів.

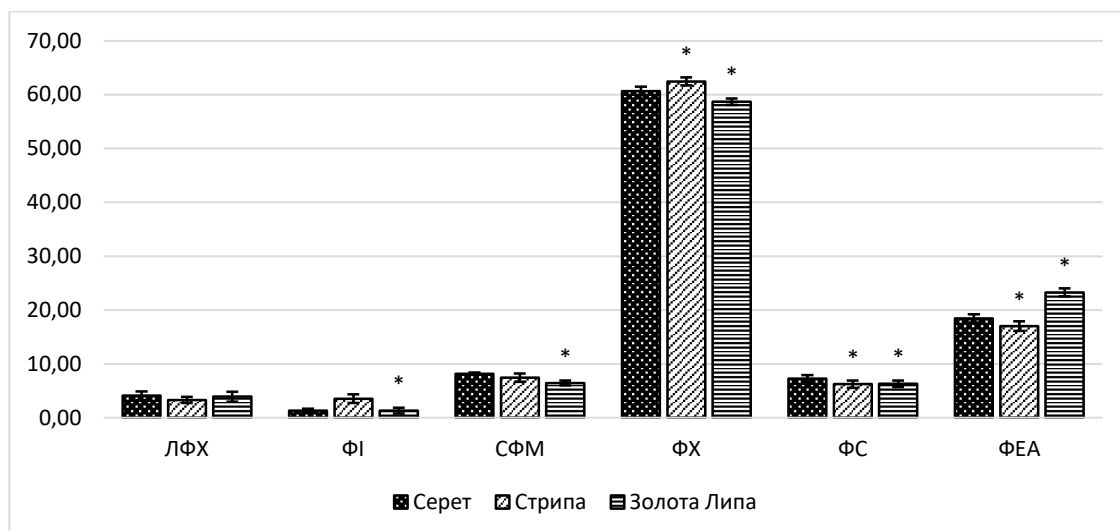


Рис. 5.18 Співвідношення фосфоліпідів в м'язах окуня (у % від загальної кількості, $M \pm m$, $n=5$)

Вміст даного класу фосфоліпідів безпосередньо залежить від вмісту ФХ, який є попередником в синтезі ФЕА. Так, частка ФХ у м'язах окуня з досліджуваних річок становила 60,7 %, 62,4 % та 58,7 %. Відсотковий вміст СФМ та ФС у м'язовій тканині окуня зменшувався в низці річок Серет-Стрипа-Золота Липа.

Найменша частка ЛФХ виявлена в м'язах окунів виловлених з р. Стрипа (3,3 %). У м'язовій тканині риб із р. Серет і р. Золота Липа вміст цієї фракції ліпідів був практично однаковим та становив 4,0 % та 3,9 %. Вміст ФІ в клітинах м'язів окуня із річок Серет і Золота Липа був однаковим і становив 1,3 %, тоді як частка цього фосфоліпиду у риб з р. Стрипи становила 3,5 % від загальної кількості фосфоліпідів.

Таким чином, спостерігається залежність вмісту ліпідів в окремих тканинах риб не тільки від середовища їх існування та наявної кормової бази, а і від рухової активності та фізіолого-біохімічних особливостей досліджених видів риб.

5.4. Ліпідний обмін у тканинах щуки із малих річок Західного Поділля

Зябра є неспецифічною тканиною для запасання ліпідів, тому вміст цих речовин в більшості риб знаходиться на одному рівні і може змінюватися за дії певних чинників [62]. Аналіз отриманих результатів показав, що вміст загальних ліпідів у зябрах *E. lucios*, виловлених з річок Серет і Стрипа знаходиться практично на одному рівні і дещо перевищує їх кількість у риб взятих з р. Золота Липа. (рис. 5.4).

Таблиця 5.4

Вміст загальних ліпідів в тканинах щуки із малих річок Західного Поділля (мг/г тканини, $M \pm m$, $n=5$)

Тканина	Серет	Стрипа	Золота Липа
Зябра	$19,42 \pm 0,95$	$21,67 \pm 0,98$	$15,37 \pm 1,25^*$
Печінка	$49,60 \pm 3,14$	$52,87 \pm 2,60$	$41,47 \pm 2,13^*$
М'язи	$18,19 \pm 1,21$	$19,53 \pm 1,28$	$6,20 \pm 0,74$

*– Тут і далі різниця порівняно із представниками р. Серет статистично достовірна, $p < 0,05$

Щодо вмісту ліпідів в печінці щуки, то слід відзначити, що порівняно з зябрами їх кількість була значно вищою. Разом з тим вміст загальних ліпідів в гепатоцитах щуки зростав в низці представників виловлених з річок Золота Липа-Серет- Стрипа.

У м'язах щуки із річок Серет, Стрипа та Золота Липа вміст загальних ліпідів був нижчим ніж у коропа та становив 18.2, 19.5 та 6.2 мг/г відповідно. Найнижчі показники абсолютного вмісту загальних ліпідів у м'язовій тканині щуки, як і в зябрах та печінці, спостерігалися у досліджуваних риб, виловлених з р. Золота Липа. Такі відмінності у вмісті загальних ліпідів очевидно обумовлені несприятливими екологічними умовами у даній річці та недостатнім вмістом жирів у раціоні риби.

Розподіл окремих класів ліпідів у тканинах зябер щуки має подібний з коропом характер (рис. 5.19). Частки ТАГ, як і в досліджених тканинах коропа, практично рівні у представників з р. Серет і р. Золота Липа. Значно нижчим відсотковий вміст ТАГ був у зябрах риб з р. Стрипа. Було відмічено високий вміст НЕЖК та МАГ у представників з р. Золота Липа, що свідчить про переважання в їх метаболізмі процесів ліполізу. Частка ДАГ в зябрах досліджених риб знижується в низці представників Серет→Стрипа→Золота Липа. Концентрація вільного ХЛ у зябрах щуки, який поряд з фосфоліпідами впливає на проникність мембран і функціональну активність, був практично рівним у риб з досліджених нами водойм.

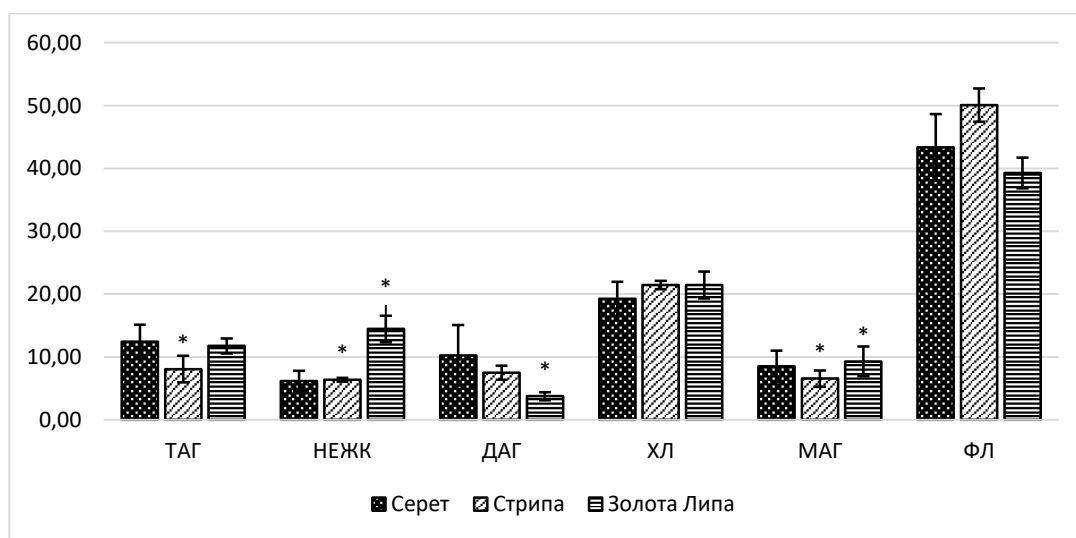


Рис. 5.19 Вміст неполярних ліпідів в зябрах щуки (в % від загальної кількості ліпідів, $M \pm m$, $n=5$)

Вміст фосфоліпідів у зябрах щуки із річок Серет, Стрипа та Золота Липа становив 43,4 %, 50,1 % та 39,3 % від загальної кількості ліпідів відповідно. Проте достовірної різниці між кількістю фосфоліпідів у зябрах риб із досліджуваних водойм не було виявлено. Відомо, що інтенсивність синтезу фосфоліпідів, а відповідно і їх вміст у тканинах, може виступати

як своєрідний захист клітин організму від проникнення через їх мембрану токсикантів, шляхом її ущільнення.

Печінка є одним з основних органів, що виконують функцію запасання ліпідів, а також є місцем їх синтезу та використання. Як видно з результатів дослідження вміст ТАГ, як і в досліджених тканинах коропа, практично рівний у представників із р. Серет та р. Золота Липа, і значно менший в риб із р. Стрипа, де наявний високий вміст НЕЖК (рис. 5.20). Це дозволяє судити про переважання в метаболізмі процесів ліполізу. Вміст фосфоліпідів не відрізняється в риб із трьох водойм, що вказує на сталість складу структурних елементів клітини – біомембран, основними складовими яких є саме фосфоліпіди. Наявні в літературі факти про те, що інтенсивність синтезу фосфоліпідів, а відповідно і їх вміст в тканинах, може виступати як своєрідний захист клітин організму від проникнення через їх мембрану токсикантів, шляхом її ущільнення [75]. Концентрація вільного ХЛ, який поряд з фосфоліпідами впливає на проникність мембран і забезпечує їх ультраструктуру і функціональну активність була найвищою у печінці щуки із р. Стрипа (24,7 %). Проте достовірної різниці між показниками вмісту ХЛ в гепатоцитах риб із досліджених водойм відмічено не було. Високий вміст МАГ, що в понад два рази переважає їх концентрацію в щук із р. Серет, виявлено в представників річок Стрипа та Золота Липа. Відсоток ДАГ в печінці риб виловлених із річок Серет та Стрипа практично рівний тоді як щук із р. Золота Липа відсотковий вміст даних ліпідів вдвічі нижчий.

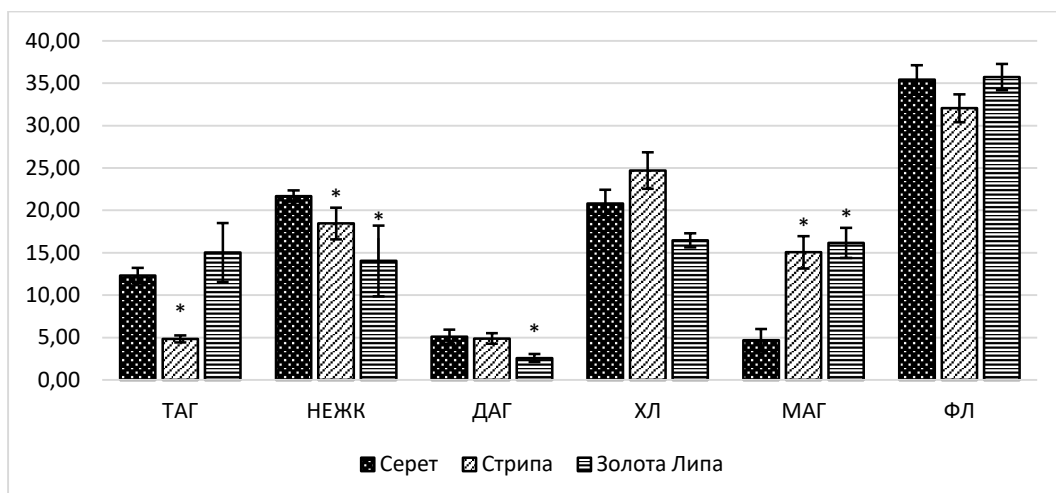


Рис. 5.20 Вміст неполярних ліпідів в печінці щуки (в % від загальної кількості ліпідів, $M \pm m$, $n=5$)

У м'язах щуки в низці досліджуваних річок Серет, Стрипа та Золота Липа частки фосфорвмісних ліпідів зменшувалися та становили 44,1 %, 42,0 % та 30,7 % відповідно (рис. 5.21).

Разом з тим якщо проаналізувати вміст неполярних ліпідів в м'язовій тканині щуки, то на відміну від фосфоліпідів, було відмічене зростання кількості ХЛ, ТАГ та НЕЖК для вищезазначеної послідовності річок. Накопичення ТАГ є типовою реакцією на дію несприятливих чинників, у тому числі токсикантів, оскільки збільшення вмісту ТАГ співвідноситься з ущільненням і зменшенням плинності мембран, що свідчить про їх участь у формуванні бар'єрів, які перешкоджають проникненню токсиканту у клітину [183].

Зростання кількості ХЛ, як правило, супроводжується зменшенням розрідженості клітинних ліпідів та їх вибіркової проникності, зниженням катіонної проникності мембрани, інгібуванням більшості ліполітичних ферментів [79].

Найвищим відсотковий вміст ДАГ було виявлено у щук із р. Серет, тоді як у представників двох інших досліджуваних груп він був нижчим і практично не відрізнявся.

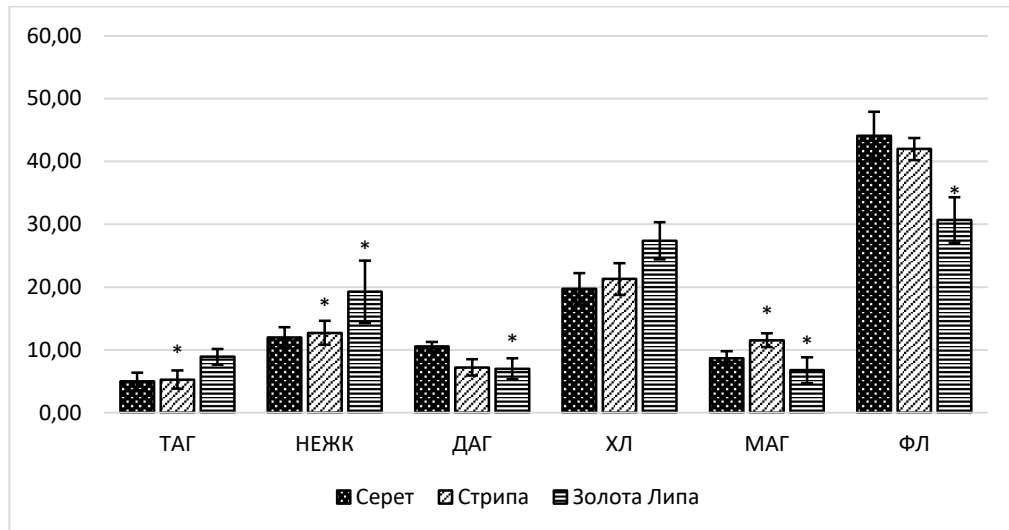


Рис. 5.21. Вміст класів неполярних ліпідів в м'язах щуки (в % від загальної кількості ліпідів, $M \pm m$, $n=5$)

Слід відмітити, що, як і в м'язовій тканині коропа та карася, спостерігалися доволі високі концентрації НЕЖК (19,3 %) та МАГ (6,8 %) у *E. lucius* із річки Золота Липа, що говорить про несприятливі умови існування риб у цій водоймі.

Фосфоліпіди

Для визначення фізіологічного значення окремих представників фосфоліпідів проведено дослідження співвідношення їх фракцій у клітинах печінки риб. Зміни кількості фосфоліпідів впливають на фізико-хімічну структуру мембран та їх функціональні властивості.

Аналіз отриманих даних виявив відмінності у відсотковому вмісті ФХ в зябрових клітинах щук, виловлених з досліджуваних водотоків Тернопілля (рис.5.22).

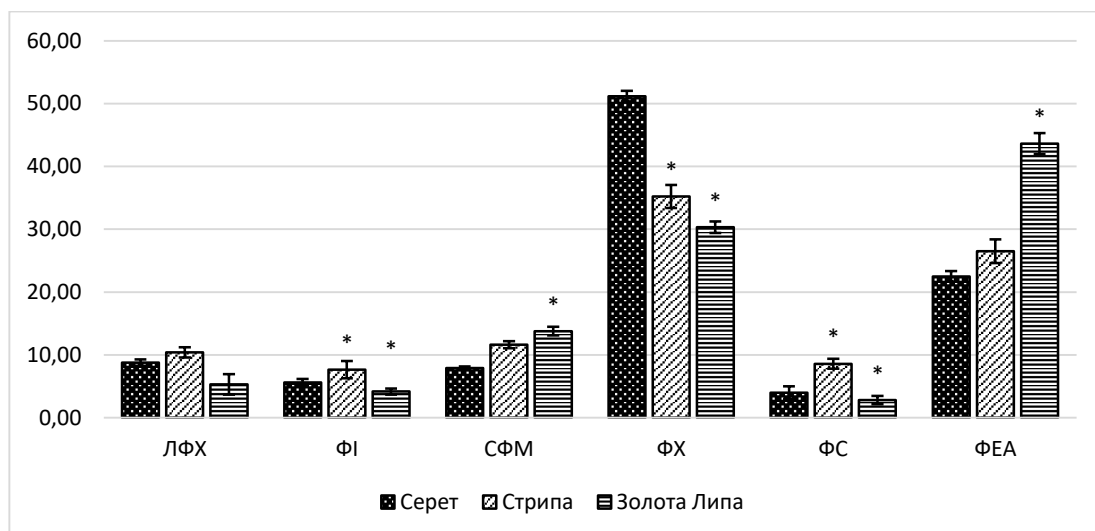


Рис. 5.22. Співвідношення класів фосфоліпідів в зябрах щуки (у % від загальної кількості, $M \pm m$, $n=5$)

Зокрема, найвищою його частка була в зябрах риб із р. Серет, де вміст ФХ становив 51,2 %, а найнижчим вміст даного фосфоліпиду був у представників із р. Золота Липа – 30,3 %. Можна припустити, що на риб із р. Золота Липа впливають речовини, що інгібують активність метилтрансфераз, зменшуючи, тим самим, продуктивність реакції синтезу ФХ із ФЕА. Це підтверджується зростанням частки ФЕА у зябрах риб в низці річок Золота Липа → Стрипа → Серет, де їх вміст становить 22,5 %, 26,5 % та 43,6 % відповідно.

Про функціональні особливості біологічних мембран можуть свідчити зміни у співвідношення ФІ, який бере активну участь в транспорті речовин через клітинні мембрани [33]. Так, вміст цього класу фосфоліпідів в клітинних мембранах зябер щук, виловлених із р. Золота Липа був найнижчим (4,2 %), тоді як у представників з р. Стрипа вміст ФІ був майже в 2 рази вищим (7,7 %).

Такі показники свідчать про нижчі можливості транспорту речовин через клітинні мембрани зябер щук, виловлених із р. Золота Липа, порівняно із представниками цього виду з інших водойм.

Подібний до ФІ ліпідний профіль у зябрах щуки був характерний для ФС. Його вміст знижувався у зябрових клітинах представників, виловлених із річок Стрипа→Серет→Золота Липа.

Вміст СФМ у зябрах щуки зростав у низці річок Серет→Стрипа→Золота Липа. Нижча частка ФХ в зябрових клітинах щук виловлених з р. Золота Липа та вищий вміст СФМ вказує на деградацію ФХ і свідчить про високу активність фосфоліпаз, яка, ймовірно, спричинена дією токсичних чинників водного середовища, оскільки тканини зябер безпосередньо контактують із водним середовищем та чутливі до впливів токсикантів.

Відсотковий вміст ЛФХ у зябровій тканині щук досліджених груп риб вірогідно не відрізнявся і знаходиться в межах 5,3%–8,7%.

Печінка через велике кровопостачання є органом-мішенню дії більшості токсикантів. Її виражена метаболічна здатність має критичне значення для внутрішнього гомеостазу та для виживання організму риби [220].

Аналіз отриманих результатів показав, що показники співвідношення ліпідів у печінці щуки, порівняно з зябрами риби, з малих річок Західного Поділля володіли меншою варіабельністю (рис. 5.23).

Так, частки ФХ та ФЕА в біомембранах печінки щук з річок Серет та Стрипа значимо не відрізнялися та були практично на одному рівні від загального вмісту фосфоліпідів. Разом з тим у печінці риби із р. Золота Липа відмічено зростання в 1,17 разів вмісту ФХ та зниження в 1,18 разів концентрації ФЕА. Очевидно, на відміну від зябер, в печінці щуки має місце посилення синтезу ФХ з його попередника ФЕА шляхом метилювання [17].

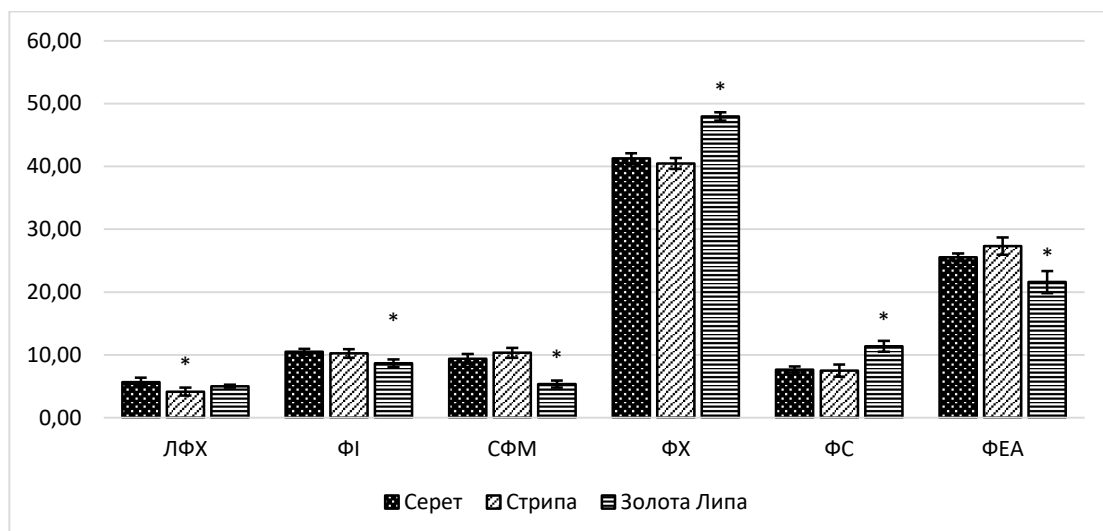


Рис. 5.23. Співвідношення класів фосфоліпідів в печінці щуки (у % від загальної кількості, $M \pm m$, $n=5$)

Концентрації ФІ, СФМ та ВС в печінці *E. lucios* з річок Серет та Стрипа достовірно не відрізнялися та були практично рівними. Разом з тим, у гепатоцитах риб, виловлених із р. Золота Липа, було відмічено нижчий рівень СФМ (5,4 %) та ФІ (8,7 %), тоді як концентрація ФС була вищою (11,4 %) порівняно з представниками з р. Серет і р. Стрипа.

Відсотковий вміст ЛФХ у печінці щук досліджених груп риб відрізнявся мало, проте був найменшим у представників риб із р. Стрипа.

Можна припустити, що екологічні умови р. Золота Липа відрізняються від умов в річках Серет та Стрипа. Слід відмітити, що печінка щуки, порівняно з зябрами, володіє меншою реактивністю.

У м'язовій тканині щуки із річок Серет, Стрипа та Золота Липа на фосфоліпіди припадало 35.4 %, 32.0 % та 35.7 %. Частка ФХ була найменшою у риб з р. Золота Липа (50.0 %), а найвищою у щук з р. Стрипа (57.5 % від загальної кількості; рис.5.24). Разом з тим мінімальна кількість ЛФХ відмічена у тканинах риб з р. Серет, а максимальна – у м'язах щуки з р. Золота Липа. Найвищим відсотковий вміст ФЕА був у м'язах риб, виловлених з р. Золота Липа (23.0 %), а найнижчим у м'язовій тканині щуки з р. Стрипа. Частки ФІ і СФМ у м'язовій тканині риб усіх груп

значимо не відрізнялися і були у межах 3.8-4.4 % та 7.0-8.4 % відповідно. Як і в коропа мінімальне значення кількості ФС було відмічено для м'язів риb із р. Золота Липа (6.4 % проти 8.4 % для риb двох інших груп).

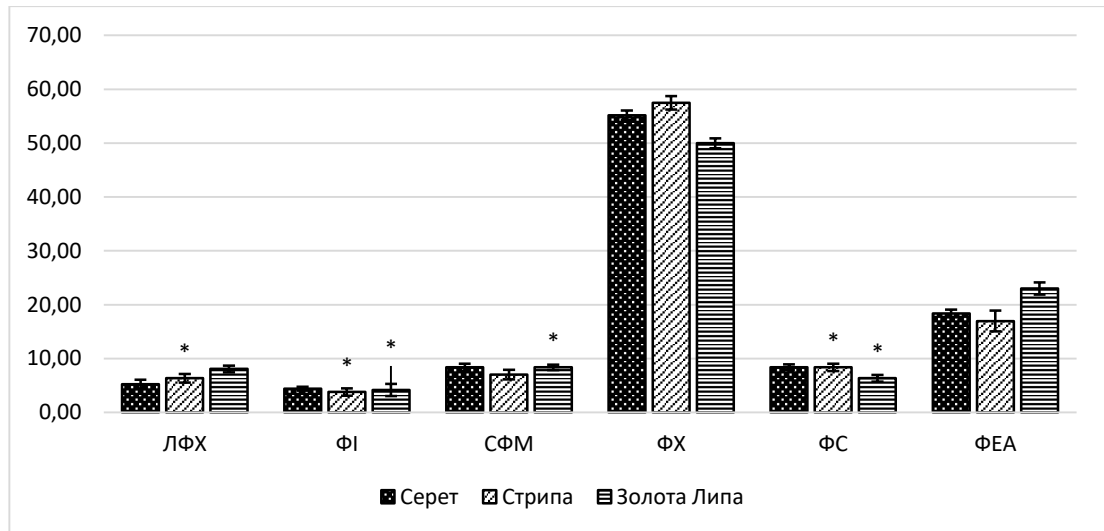


Рис. 5.24. Співвідношення класів фосфоліпідів в м'язах щуки (у % від загальної кількості, $M \pm m$, $n=5$)

Отже, спостерігається видова специфіка вмісту ліпідів та їх фракцій в тканинах м'язів риb, яка залежить від умов середовища існування, наявної кормової бази та рухової активності досліджених видів риb. Коливання у складі структурних ліпідів відіграють важливу роль в процесах адаптації клітинних мембран до дії різних чинників. Показники фракційного складу ліпідів м'язів риb також можуть бути використані для оцінки ступеня забруднення водного середовища та якості рибної продукції.

5.5. Порівняльна характеристика вмісту продуктів перекисного окиснення ліпідів в тканинах досліджених видів риб

5.5.1. Короп

У процесі аеробного метаболізму у тканинах тварин утворюються активні форми кисню (АФК), що є проміжними продуктами неповного відновлення кисню в дихальному ланцюзі [199].

Основним мішенями для АФК (супероксид аніонрадикал, гідрогенпероксид, гідроксильний радикал) є поліненасичені жирні кислоти. Перекисне окиснення ліпідів (ПОЛ) – типовий вільнорадикальний процес, один з найважливіших окисних процесів в аеробних організмів, у тому числі і риб.

Проте за дії стресових чинників різного генезису (радіація, температурний стрес, пестециди, важкі метали тощо), коли продукуються додактові кількості АФК, ПОЛ є основною причиною пошкодження ліпідів мембран [128, 156].

Механізми атиоксидантного захисту у риб включають ферментні системи і низькомолекулярні антиоксиданти, подібні до тих, що існують у ссавців [151]. Продуктами перекисного окиснення є дієнові кон'югати, гідроперекиси, окси-, кетокислоти та низка інших сполук. За їх кількістю можна судити про інтенсивність вільнорадикального перекисного окиснення у різних біологічних системах організму, що робить можливим використання їх як фізіолого-біохімічних маркерів [97].

Баланс між прооксидантними екзогенними чинниками (тобто забруднювачами навколишнього середовища) та антиоксидантним захистом (ферментативний і неензиматичний) у біологічних системах може бути використаний для оцінки токсичних ефектів за стресових ситуацій, спричинених різними групами хімічних забруднювачів, у тому числі і перехідних металів [205]. Збільшення рівня активних форм кисню

призводить до окисного пошкодження, включаючи перекисне окислення ліпідів, окиснення білків та ДНК, а також інактивацію ферментів. Компоненти антиоксидантного захисту використовуються як біохімічні маркери окислювального стресу [200].

Показники ПОЛ можуть об'єктивно відображати як стан організму риб, так і певною мірою ступінь антропогенного тиску на прісноводні екосистеми [205]. Тому враховуючи сказане, ми досліджували вміст окремих продуктів перекисного окиснення (ТБК-активні продукти, гідропероксиди ліпідів), які є важливими індикаторами окисного стресу в зябрах, печінці та м'язах риб, виловлених в малих річках Західного Поділля.

Одним із вторинних продуктів ПОЛ є малоновий діальдегід, який може утворюватися з гідропероксидів [2]. Негативна роль малонового діальдегіду полягає в тому, що він зшиває молекули ліпідів і знижує плинність мембрани. Аналіз отриманих результатів показав, що вміст ТБК-активних продуктів у зябрах коропа є найвищим у представників виловлених із річки Золота Липа і складає $4,34 \pm 0,3$ Е/г. Нижчим є вміст цих продуктів пероксидації у представників р.Серет та найнищим у риб із р.Стрипа і складає відповідно $3,48 \pm 0,53$ Е/г та $2,63 \pm 0,28$ Е/г (рис. 5.25).

Підвищений вміст МДА у метаболічно активних тканинах може бути свідченням окисного стресу в організмі риб [152], а також несприятливих екологічних умов у гідроекосистемах.

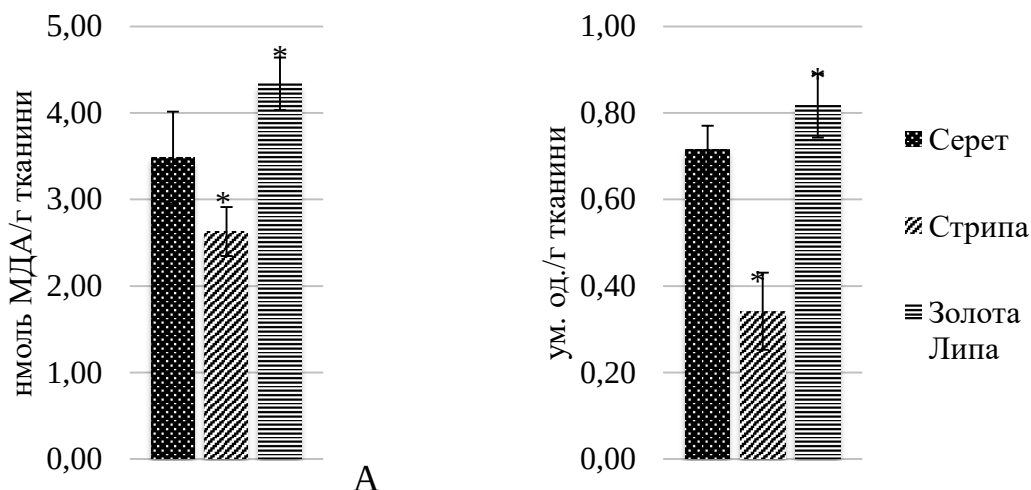


Рис. 5.25. Вміст ТБК-активних продуктів (А) та гідропероксидів (Б) ліпідів у зябрах коропа, $M \pm m$, $n=5$

Гідроперокси́ди ліпідів є первинними продуктами ПОЛ. Аналіз вмісту гідропероксидів ліпідів у ри́б з досліджених водойм показує виражений видовий та тканинний характер змін. Як із вмістом ТБК-активних продуктів має місце подібний характер змін концентрації гідропероксидів ліпідів у зябрах коропа (рис. 5.25). Вміст їх зменшується у низці представників із р.Золота Липа, р.Серет, р.Стрипа і становить $0,82 \pm 0,05$ Е/г, $0,72 \pm 0,04$ Е/г, та $0,34 \pm 0,04$ Е/г відповідно.

Аналізуючи отримані дані вмісту ТБК-активних продуктів у печінці коропа видно, що достовірна відмінність спостерігається у досліджених нами представників у порвнянні із коропом із р.Серет ($6,84 \pm 0,44$ Е/г; рис. 5.26). Так, найбільший вміст малонового диальдегіду було відмічено у коропа з р. Золота Липа ($7,74 \pm 0,71$ Е/г), а найменший у печінці ри́б із р.Стрипа ($5,26 \pm 0,32$ Е/г).

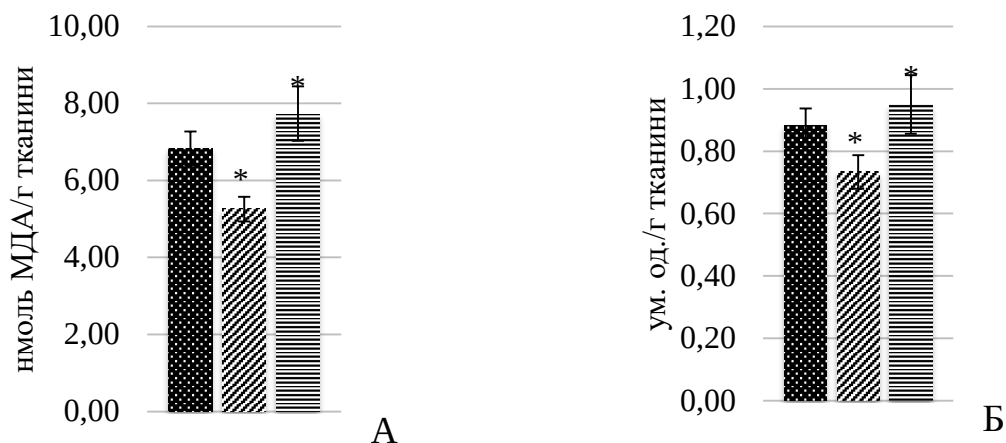


Рис.5.26. Вміст ТБК-активних продуктів (А) та гідропероксидів (Б) ліпідів у печінці коропа, $M \pm m$, $n=5$

Подібна картина спостерігалася у печінці коропа із вмістом продуктів ПОЛ, а саме гідропероксидів ліпідів. Тут відмічена тенденція до лінійного зменшення у представників низки р.Золота Липа – р.Серет – р.Стрипа і становить відповідно $0,95 \pm 0,09$ Е/г, $0,88 \pm 0,06$ Е/г та $0,73 \pm 0,05$ Е/г.

Вміст продуктів перекисного окиснення ліпідів у м'язах коропа має дещо відмінний характер порівняно із іншими дослідженими тканинами (рис. 5.27).

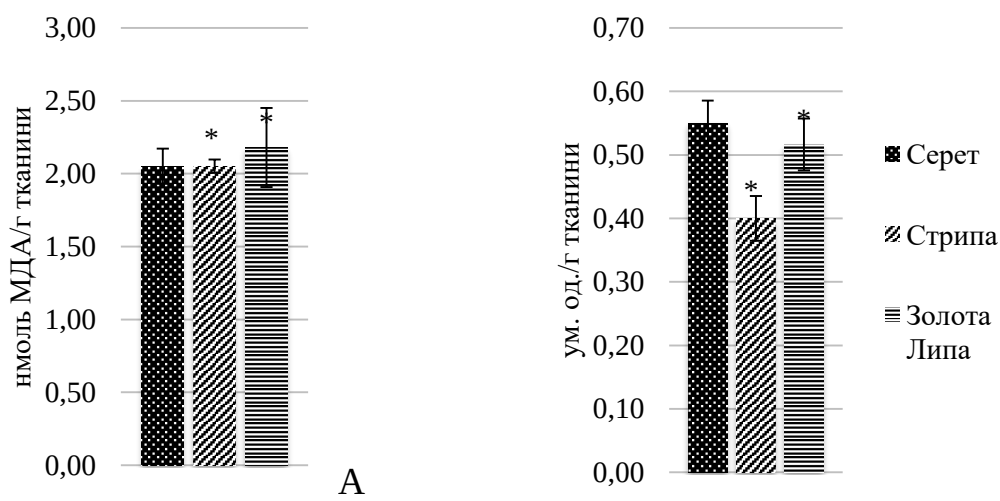


Рис.5.27. Вміст ТБК-активних продуктів (А) та гідропероксидів (Б) ліпідів у м'язах коропа, $M \pm m$, $n=5$

Так, вміст ТБК-активних продуктів у м'язах знаходиться практично на одному рівні у представників усіх досліджених водойм. Достовірна різниця спостерігалася лише у м'язах коропів із р.Золота Липа ($2,18 \pm 0,27$ Е/г) у порівнянні із представниками з р.Серет ($2,05 \pm 0,12$ Е/г).

Вміст гідропероксидів ліпідів у м'язах коропа носить дещо інший характер у порівнянні з іншими тканинами. Так вміст гідропероксидів найвищим був у м'язах коропа із р.Серет – $0,55 \pm 0,04$ Е/г, дещо нижчим у риби із р.Золота Липа – $0,52 \pm 0,04$ Е/г та найнижчий у представників із р.Стрипа – $0,40 \pm 0,06$ Е/г.

Отже, ініціація вільнорадикального окиснення і утворення його продуктів у тканинах коропа залежить насамперед від екологічного стану досліджених водотоків.

5.5.2. Карась

Аналізуючи отримані дані вмісту ТБК-активних продуктів у з'ябрах карася спостерігали їх найвищий вміст у представників із р.Золота Липа ($5,30 \pm 0,97$ Е/г), дещо нижчим він був у риби із р.Серет ($4,81 \pm 0,69$ Е/г) та найнижчий – у карася із р.Стрипа ($4,02 \pm 0,29$ Е/г, рис. 5.28).

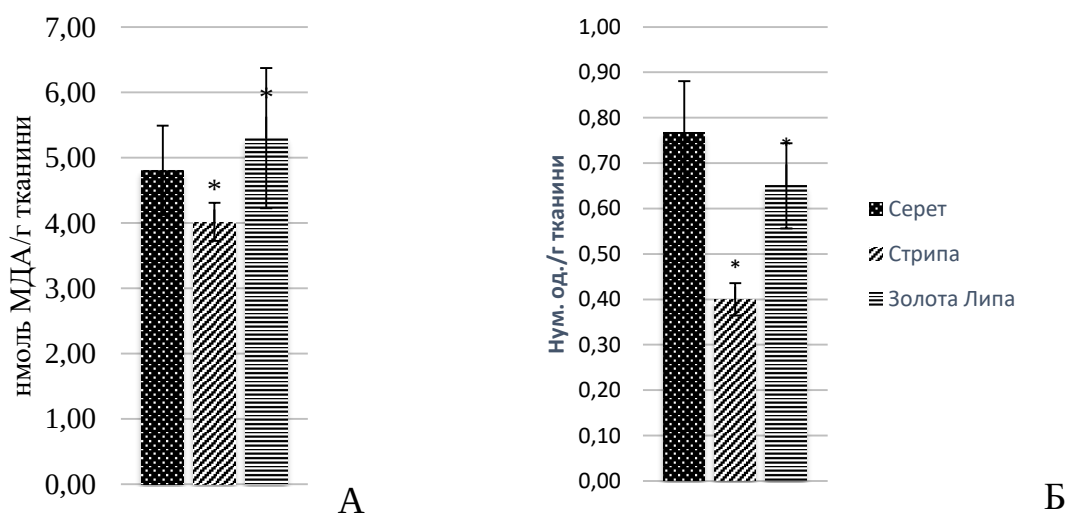


Рис.5.28. Вміст ТБК-активних продуктів (А) та гідропероксидів (Б) ліпідів у з'ябрах карася, $M \pm m$, $n=5$

Щодо вмісту гідропероксидів ліпідів в зябрах карася отримали такі дані: найбільший їх вміст був у риб із р.Серет ($0,77 \pm 0,11 \text{ Е/г}$), та практично вдвоє нижчий у представників із р.Стрипа ($0,40 \pm 0,04 \text{ Е/г}$). Вміст гідропероксидів в зябрах карася із р.Золота Липа достовірно не відрізняється від представників р.Серет і становить $0,65 \pm 0,09 \text{ Е/г}$ (рис. 5.28).

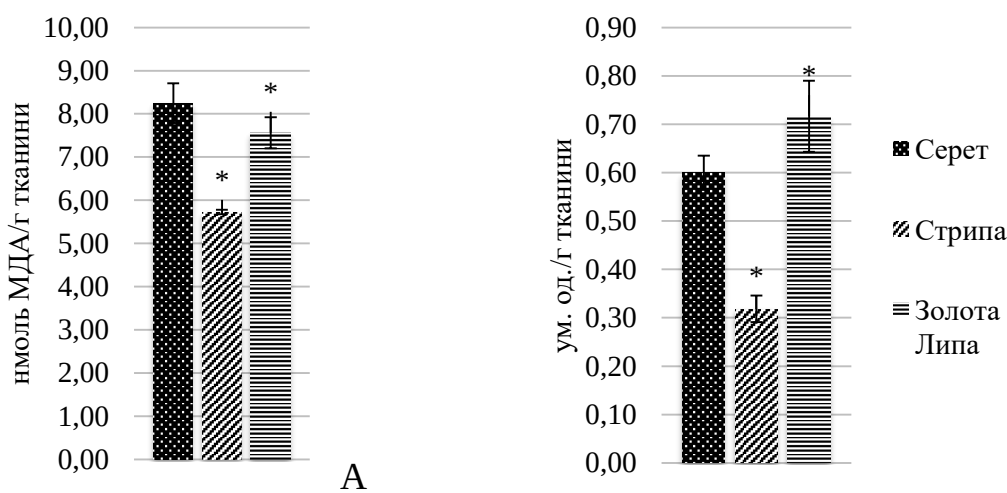


Рис.5.29. Вміст ТБК-активних продуктів (А) та гідропероксидів (Б) ліпідів у печінці карася, $M \pm m$, $n=5$

Вміст продуктів ПОЛ у печінці карася має дещо схожий характер з таким у зябрах. Так вміст ТБК-активних продуктів знижується в низці представників р.Серет – р.Золота Липа – р.Стрипа та становить $8,25 \pm 0,46 \text{ Е/г}$, $7,56 \pm 0,36 \text{ Е/г}$ та $5,73 \pm 0,11 \text{ Е/г}$ відповідно.

Вміст гідропероксидів ліпідів достовірно відрізняється у представників всіх досліджених водойм у порівнянні із рибами із р.Серет. Так найвищий їх вміст спостерігали у печінці карася із р.Золота Липа ($0,72 \pm 0,07 \text{ Е/г}$), нижчим він був у риб із р.Серет ($0,60 \pm 0,04 \text{ Е/г}$) та найнижчий у представників із р.Стрипа ($0,32 \pm 0,03 \text{ Е/г}$ рис.5,29).

Вміст ТБК-активних продуктів у м'язах карася лінійно зменшується в низці представників із річок Золота Липа – Стрипа – Серет.

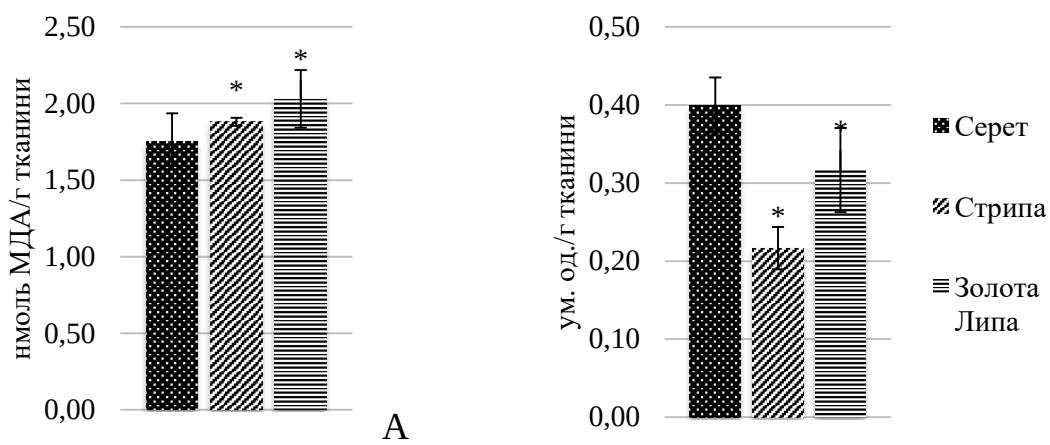


Рис.5.30. Вміст ТБК-активних продуктів (А) та гідропероксидів (Б) ліпідів у м'язах карася, $M \pm m$, $n=5$

Вміст гідропероксидів ліпідів у м'язах карася найвищим у наших дослідженнях був у представників із р.Серет ($0,40 \pm 0,05$ Е/г). Достовірно нижчі зачення отримали із риб р.Золота Липа ($0,32 \pm 0,04$ Е/г). Найнижчим він був у риб із р.Стрипа ($0,22 \pm 0,03$ Е/г, рис. 5.30).

5.5.3. Окунь

Отримані дані щодо вмісту ТБК-активних продуктів у з'ябрах окуня вказують на найвищий їх вміст у риб, виловлених із р.Золота Липа ($3,72 \pm 0,62$ Е/г), дещо нижчий їх вміст був у представників із р.Серет ($2,99 \pm 0,33$ Е/г), та найнижчий у окуня із р.Стрипа та склав $2,44 \pm 0,09$ Е/г.(Рис.5.31)

Вміст гідропероксидів ліпідів у з'ябрах окуня носить схожий характер із вмістом ТБК-активних продуктів. Вміст їх у риб, взятих із р.Серет, становив $0,38 \pm 0,05$ Е/г, дещо нижчим він був у представників із р.Стрипа і становив $0,28 \pm 0,05$ Е/г. Спостерігали збільшення вмісту гідропероксидів ліпідів практично в 2 рази у риб із р.Золота Липа у порівнянні з дослідженими гідробіонтами із р.Серет (Рис.5.31).

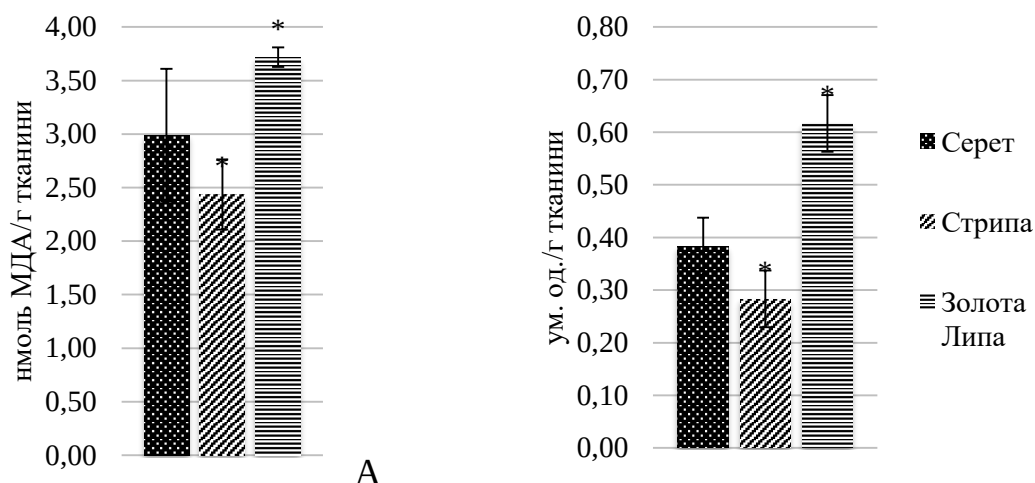


Рис.5.31 Вміст ТБК-активних продуктів (А) та гідропероксидів (Б) ліпідів у зябрах окуня, $M \pm m$, $n=5$

Досліджений вміст продуктів пероксидації ліпідів (ТБК-активні продукти) в печінці окуня становить: $5,13 \pm 0,35$ Е/г – найвищий вміст у представників із р.Серет, $4,25 \pm 0,29$ Е/г – дещо менше їх у риб із р.Золота Липа, та найменше у окуня із р.Стрипа – $3,25 \pm 0,23$ Е/г (Рис.5.32).

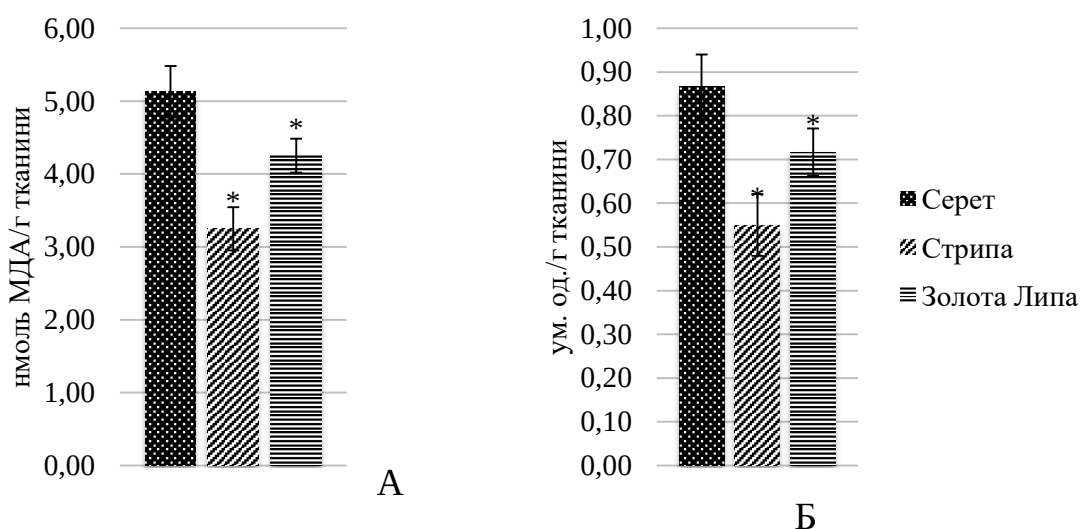


Рис.5.32. Вміст ТБК-активних продуктів (А) та гідропероксидів (Б) ліпідів у печінці окуня, $M \pm m$, $n=5$

Тенденція вмісту гідропероксидів ліпідів має схожий характер із ТБК-активними продуктами. Спостерігали зниження їх вмісту в низці Серет – Золота Липа – Стрипа. Їх вміст становив $0,87 \pm 0,07$ Е/г, $0,72 \pm 0,07$ Е/г та $0,55 \pm 0,05$ Е/г відповідно (Рис.5.32).

Вміст продуктів перекисного окиснення ліпідів у тканинах м'язів окуня кількісно значно менший ніж в інших досліджених тканинах. Найвищий вміст ТБК-активних продуктів був у риб із р.Серет ($1,84 \pm 0,11$ Е/г), дещо нижчий він був у риб із р.Золота Липа ($1,73 \pm 0,09$ Е/г) та найнижчий вміст у представників із р.Стрипа ($1,52 \pm 0,15$ Е/г, Рис.5.33).

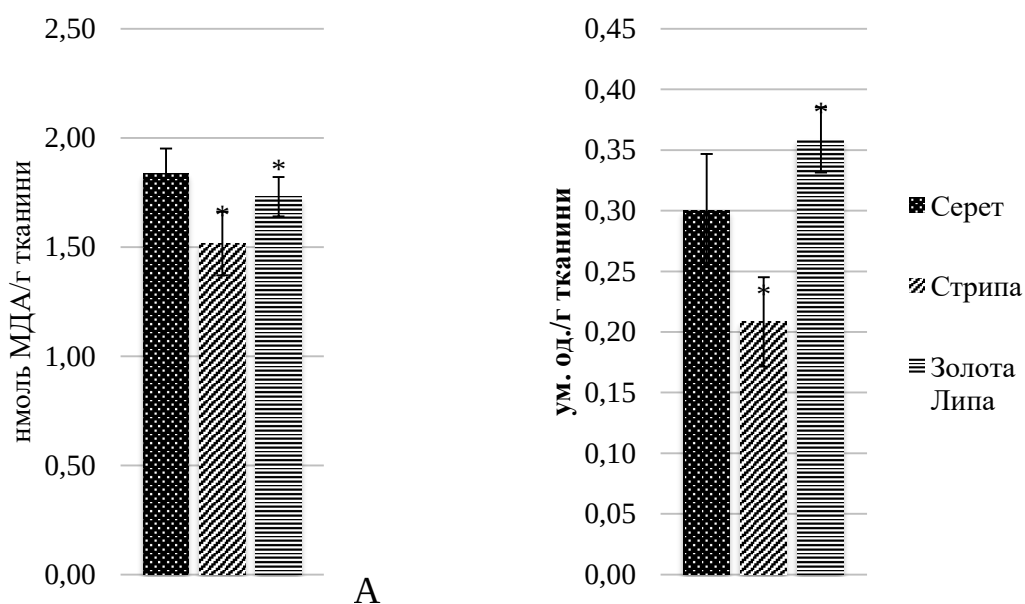


Рис.5.33. Вміст ТБК-активних продуктів (А) та гідропероксидів (Б) ліпідів у м'язах окуня, $M \pm m$, $n=5$

Вміст гідропероксидів у м'язах окуня найвищого значення набув у риб із р.Золота Липа ($0,36 \pm 0,05$ Е/г) та достовірно зменшувався у окуня із р.Серет ($0,30 \pm 0,04$ Е/г) та р.Стрипа ($0,21 \pm 0,03$ Е/г, Рис.5.33)

5.5.4. Щука

Вміст продуктів ПОЛ у досліджених тканинах щуки має наступний характер.

Кількість ТБК-активних продуктів значно відрізняється у представників всіх досліджених водойм. Так, їх вміст в зябрах у представників із р.Золота Липа був найбільшим і становив $6,26 \pm 0,96$ Е/г. Практично в три рази їх менше виявили у дослідженій тканині щуки із

р.Стрипа – $2,18 \pm 0,67$ Е/г. Вміст їх у представників із р.Серет становив – $4,91 \pm 0,80$ Е/г.

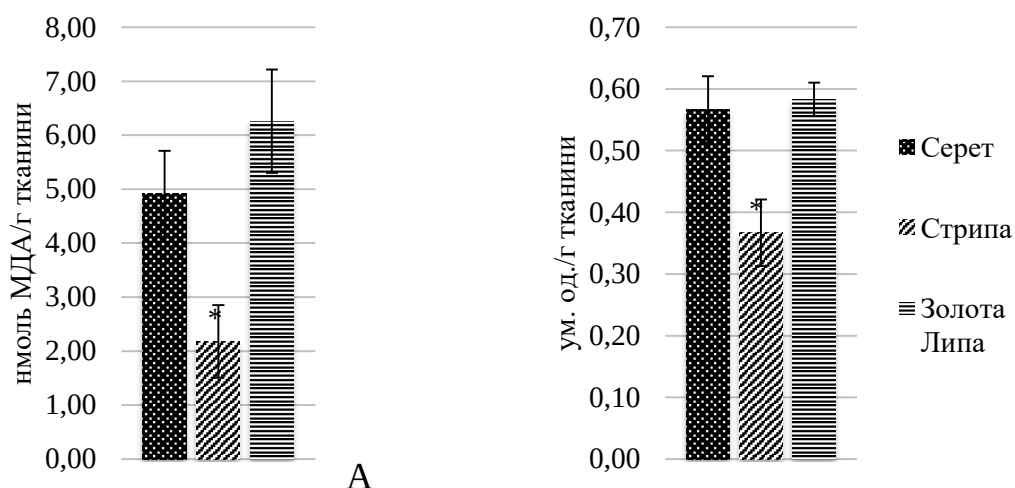


Рис.5.34. Вміст ТБК-активних продуктів (А) та гідропероксидів (Б) ліпідів у зябрах щуки, $M \pm m$, $n=5$

Вміст гідропероксидів ліпідів в зябрах у риб із р.Серет та р.Золота Липа був практично на одному рівні і становив $0,57 \pm 0,05$ Е/г та $0,58 \pm 0,05$ Е/г відповідно. Достовірна відмінність у вмісті гідропероксидів спостерігалася у риб із р.Стрипа і становила $0,37 \pm 0,03$ Е/г (Рис.5.34).

Вміст продуктів пероксидації ліпідів у тканинах печінки щуки має дещо відмінний характер в порівнянні із тканинами зябер. Так вміст ТБК активних продуктів був практично на одному рівні у риб із річок Серет та Золота Липа і становив $6,88 \pm 0,52$ Е/г та $7,01 \pm 0,70$ Е/г відповідно. Найменше їх спостерігали в печінці у щуки із р.Стрипа – $4,40 \pm 0,37$ Е/г (Рис. 5.35).

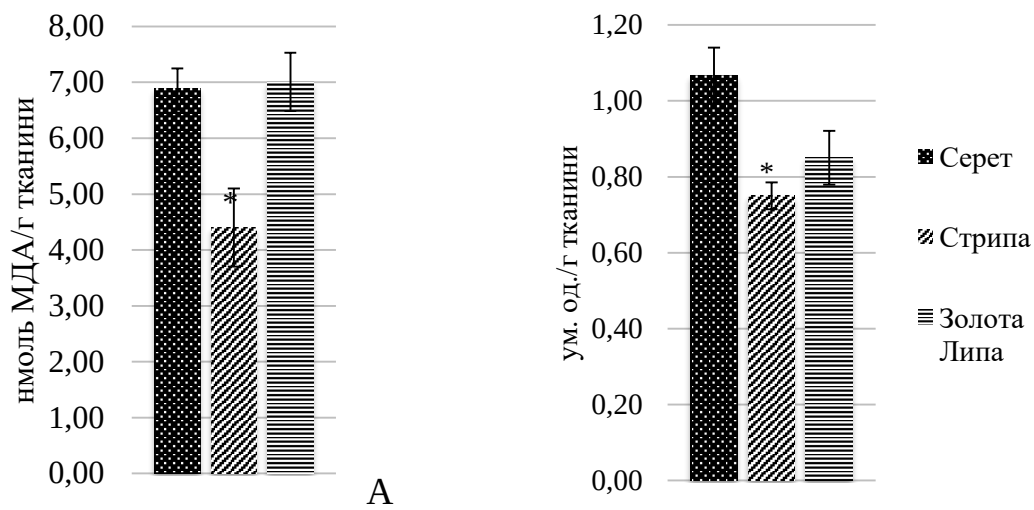


Рис.5.35. Вміст ТБК-активних продуктів (А) та гідропероксидів (Б) ліпідів у печінці щуки, $M \pm m$, $n=5$

Вміст гідропероксидів ліпідів у тканинах печінки щуки найвищим був у риб із р.Серет – $1,07 \pm 0,07$ Е/г. У представників із р.Стрипа і Золота Липа їх вміст був практично на одному рівні і становив $0,75 \pm 0,04$ Е/г та $0,85 \pm 0,07$ Е/г відповідно (Рис. 5.35).

Вміст ТБК-активних продуктів у тканинах м'язів щуки був практично на одному рівні у представників всіх досліджених водойм, за винятком риб із р.Золота Липа, де він був дещо вищий і становив $1,75 \pm 0,19$ Е/г (Рис. 5.36).

Вміст гідропероксидів ліпідів у досліджених тканинах м'язів щуки був на одному рівні у риб із р.Серет та Золота Липа – $0,50 \pm 0,05$ Е/г та $0,52 \pm 0,07$ Е/г відповідно. Достовірно менше їх було знайдено у тканинах риб, взятих із р.Стрипа – $0,35 \pm 0,04$ Е/г (Рис. 5.36).

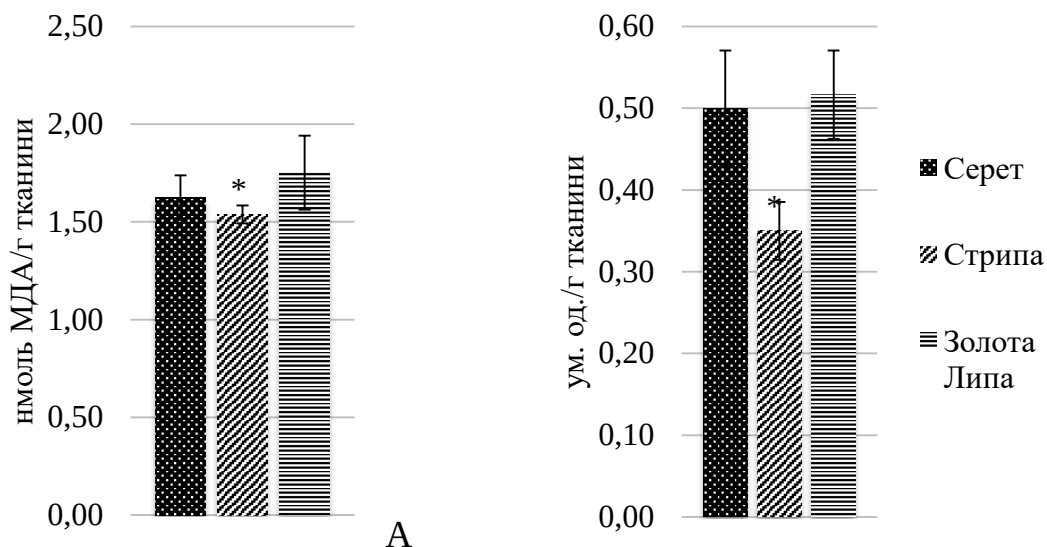


Рис.5.36. Вміст ТБК-активних продуктів (А) та гідропероксидів (Б) ліпідів у м'язах щуки, $M \pm m$, $n=5$

Отже, пероксидне окиснення ліпідів у риб із досліджуваних річок характеризується видовими та тканинними особливостями і залежить від екологічних умов існування гідробіонтів. В цілому, найвищими досліджені показники ПОЛ є у тканинах прісноводних риб, виловлених з р. Золота Липа, що вказує на несприятливі екологічні умови в даній річці. Найнижчим рівень ТБК-активних продуктів та гідропероксидів був відмічений у представників з р. Стрипа, що, очевидно, обумовлено найменшим антропогенним тиском на даний водотік.

Висновки до розділу 5: Відзначено вищий вміст загальних ліпідів у тканинах риб з річок Стрипа (умовно чиста зона) та Серет (сільськогосподарськонавантажена зона). При цьому максимальна кількість загальних ліпідів відмічена в печінці коропа з р. Серет (71,3 мг/г). Найнижчий сумарний вміст ліпідів та фосфоліпідів було відмічено у зябрах, печінці та м'язах усіх видів риб з р. Золота Липа (урбонавантажена зона).

У зябрах, печінці та м'язах усіх видів риб з р. Золота Липа відмічено високі концентрації моноацилгліцеролів та неестерифікованих жирних кислот, що вказує на переважання ліполітичних процесів у клітинах тканин

та активне використання ліпідних резервів для адаптації до токсичних чинників водного середовища.

Профілі співвідношення фосфоліпідів у зябрах коропа, карася, щуки та окуня мають подібний характер. У всіх тканинах риб найвищими є частки фосфатидилхоліну та фосфатидилетаноламіну. У зябрах коропа та щуки в низці водотоків Серет→Стрипа→Золота Липа зростає кількість сфінгомієліну, фосфатидилетаноламіну та зменшується вміст фосфатидилхоліну, у печінці – зростає кількість фосфатидилхоліну та зменшується частка сфінгомієліну. У м'язах риб з р. Золота Липа, порівняно з річками Серет та Стрипа, відмічена менша кількість триацилгліцеролів та вища частка лізофосфатидилхоліну, що є наслідком антропогенного впливу.

Найвищими показники ПОЛ є у тканинах риб, виловлених з р. Золота Липа, що є наслідком підвищених концентрацій токсикантів у даній річці. Найнижчий рівень ТБК-активних продуктів та гідропероксидів відмічений у представників з р. Стрипа, що, очевидно, обумовлено найменшим антропогенним тиском на цей водотік.

За результатами представленими в розділі 5, опубліковані наступні роботи:

1. Ляврін Б. З., Бияк В. Я., Хоменчук В. О., Курант В. З. Фосфоліпідний склад клітин печінки та зябер риб як індикатор стану поверхневих вод річок Тернопільщини // Біологія тварин. - 2014. -Т. 16, № 2. - С. 56- 65.
2. B. Z. Liavrin, Yu. I. Senyk, V. O. Khomenchuk & V. Z. Kurant. Content of Nonpolar Lipids in Liver of Fishes of Small Rivers of the Western Podillya (Ukraine) // Hydrobiol. Journ. – 2015. – Vol. 51, № 2. – P. 53-59.
3. Ляврин Б.З., Хоменчук В.А., Курант В.З. Особенности липидного состава некоторых тканей карпа (*Cyprinus carpio* L.) // Материалы Всероссийской конференции с международным участием “Физиологические,

- биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптации гидробионтов” (Борок, 22-27 сентября 2012 г.). — Борок, 2012. — С. 236-239.
4. Ляврін Б.З., Хоменчук В.О., Курант В.З. Вміст гідропероксидів ліпідів в клітинах печінки деяких видів риб малих річок Західного Поділля // Тезиси VIII Международной научно-практической конференции Pontus Euxinus 2013 по проблемах водных экосистем, посвященной 50-летию Института биологии южных морей НАН Украины. – Севастополь, 2013. – С. 92-94.
 5. Ляврін Б.З., Хоменчук В.О., Пендрак О.А., Курант В.З. Вміст ліпідів в м'язах коропа та щуки із малих річок Тернопільщини// Матеріали XII Українського біохімічного конгресу. (Тернопіль, 30 вересня – 4 жовтня 2019), Медична та клінічна хімія. 2019. - Т.21, №3 (додаток). С. 311-312.
 6. Ляврін Б.З., Парубоча Т.А., Гаврилюк Т.М., Хоменчук В.А., Курант В.З. Вміст неполярних ліпідів у зябрах риби малих річок Тернопільської області // Матеріали Всеукраїнської науково-практичної конференції (Тернопіль, 4-5 листопада 2019). – Тернопіль, 2019. – С. 183-188.
 7. Ляврін Б.З., Хоменчук В.О., Марків В.С., Курант В.З. Особливості пероксидного окиснення ліпідів крові риби малих річок Західного Поділля // Матеріали VIII з'їзду Гідроекологічного товариства України (Київ, 6 – 8 листопада 2019). – Київ, 2019. – С. 134-136.

РОЗДІЛ 6. ГЕМАТОЛОГІЧНІ ПОКАЗНИКИ КОРОПА, КАРАСЯ, ЩУКИ ТА ОКУНЯ ІЗ РІЧОК СЕРЕТ, СТРИПА ТА ЗОЛОТА ЛИПА

Хімічне забруднення водойм насамперед призводить до порушення функціонування пограничних структур (зябра, шкіра) та зміни гематологічних показників у риб [57].

Вибір такої інформативної маркерної системи як кров, простота і доступність методів робить гематологічні показники перспективними і актуальними для оцінки як стану організму риб, так і якості води.

Показники крові популяцій прісноводних риб у водоймах не трансформованих діяльністю людини можна використовувати як еталонні норми при оцінці забруднених гідроекосистем.

6.1. Вміст еритроцитів в крові риб малих річок Західного Поділля

Функціональні і структурні зміни формених елементів крові під дією різного роду екзогенних і ендогенних чинників можуть бути причиною порушення кровотворення на різних етапах онтогенезу риб [30].

Еритроцити, окрім дихальної функції, переносять адсорбовані на поверхні біологічно активні речовини, обмінюються ліпідами з плазмою крові, беруть участь в регуляції кислотно-лужної та іонної рівноваги, водно-сольового обміну. Еритроцити опосередковано беруть участь в явищах імунітету, а також в регуляції активності системи згортання крові.

Виходячи із сказаного у цій частині роботи ми визначали вміст еритроцитів в крові прісноводних риб для оцінки їх фізіологічного стану, гомеостазу та екологічного стану гідроекосистем.

Як показали результати досліджень, вміст еритроцитів в крові досліджених видів риб був в межах норми [60], проте виявлена статистично вірогідна різниця між представниками різних популяцій. Так, вміст еритроцитів в крові коропа з р. Серет є найбільшим, і становить

1,11±0,04 млн/мм³ і знижується в представників р. Стрипа та р. Золота Липа, і становить 1,01±0,06 млн/мм³ та 0,97±0,02* млн/мм³ (рис. 6.1).

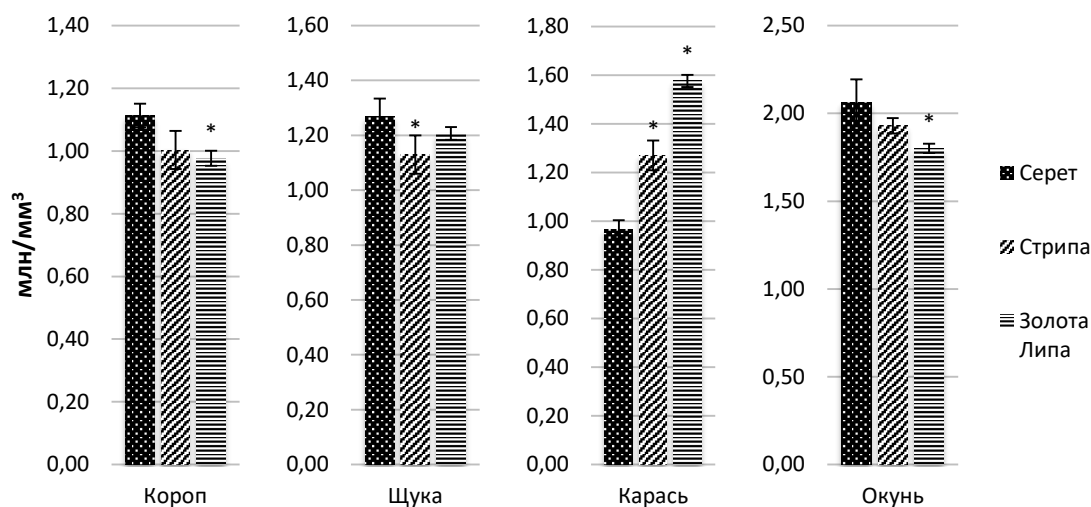


Рис. 6.1. Вміст еритроцитів в крові риб із річок Серет, Золота Липа та Стрипа ($M \pm m$, $n=5$)

Примітка. * - Тут і далі різниця порівняно з даними представників р. Серет статистично достовірна, $p < 0,05$)

Кількість еритроцитів в крові щуки зменшується в низці річок Серет–Золота Липа–Стрипа, і становить 1,27±0,06 млн/мм³, 1,20±0,02 млн/мм³ та 1,13±0,07* млн/мм³ відповідно. Наближення вмісту еритроцитів в крові щуки із р. Стрипа до нижньої межі фізіологічної норми свідчить про, порівняно з іншими ріками, вищий токсичний тиск, що носить видоспецифічний характер.

Вміст еритроцитів в крові карася із досліджених рік має дещо інший характер. Найбільшого значення він набуває в представників із р. Золота Липа – 1,57±0,02* млн/мм³, дещо нижчий вміст в карася із р. Стрипа – 1,27±0,06* млн/мм³. Найнижчий вміст еритроцитів спостерігали в крові риб із р. Серет – 0,96±0,04 млн/мм³.

Кількість еритроцитів в крові окуня вірогідно змінюється в низці рік Серет–Стрипа–Золота Липа: 2,06±0,13 млн/мм³, 1,93±0,04 млн/мм³ та 1,80±0,03* млн/мм³ відповідно.

Показники вмісту еритроцитів, що наближаються до нижньої межі фізіологічної норми свідчить про хронічний стресовий вплив чинників водного середовища на організм риб. Проте відомо, що найважливішою рисою термінової адаптації є те, що діяльність організму протікає на межі фізіологічних можливостей, за майже повної мобілізації функціонального резерву. Та цей процес неекономічний і не в повній мірі забезпечує необхідний адаптаційний ефект [124].

6.2. Вміст гемоглобіну у крові прісноводних риб з малих річок Західного Поділля

Гемоглобін – це дихальний пігмент крові, який виконує, в основному, роль переносника молекулярного кисню від органів дихання до тканин. В еритроцитах гемоглобін знаходиться у вільному стані і у вигляді біохімічних комплексів з білками або фосфатидами. Концентрація гемоглобіну у риб може варіювати в доволі широких межах [62]. Найвищий вміст гемоглобіну спостерігається у активних пелагічних видів, а найнижчий – у малорухливих. В той же час за насиченням крові киснем спостерігається обернена картина. У придонних, малорухливих риб цей показник вищий, ніж у активних.

Серед багатьох сотень функціонально спеціалізованих білків хребетних тварин гемоглобін не має собі рівних за ступенем вивченості молекулярної структури, фізико-хімічних властивостей і функціональних особливостей. Ця обставина робить гемоглобін ідеальним об'єктом еколого-біохімічних досліджень. На вміст гемоглобіну впливає низка внутрішніх та зовнішніх чинників. Часто токсиканти, зв'язуючись з гемоглобіном, пошкоджують чи дезактивують його [74].

Аналіз отриманих результатів показав, що найвищим вміст гемоглобіну, серед досліджуваних видів риб, був у крові коропів та становив 209,3 г/л, 244,2 г/л та 209,0 г/л для річок Серет, Стрипа та Золота

Липа відповідно (рис. 6.2). Найнижчим вміст даного хромопротеїну був у крові карасів та окунів, виловлених із р. Золота Липа і у щук із р. Серет. Його вміст у крові для даних видів риби становив 48,8, 118,6 та 104,6 г/л.

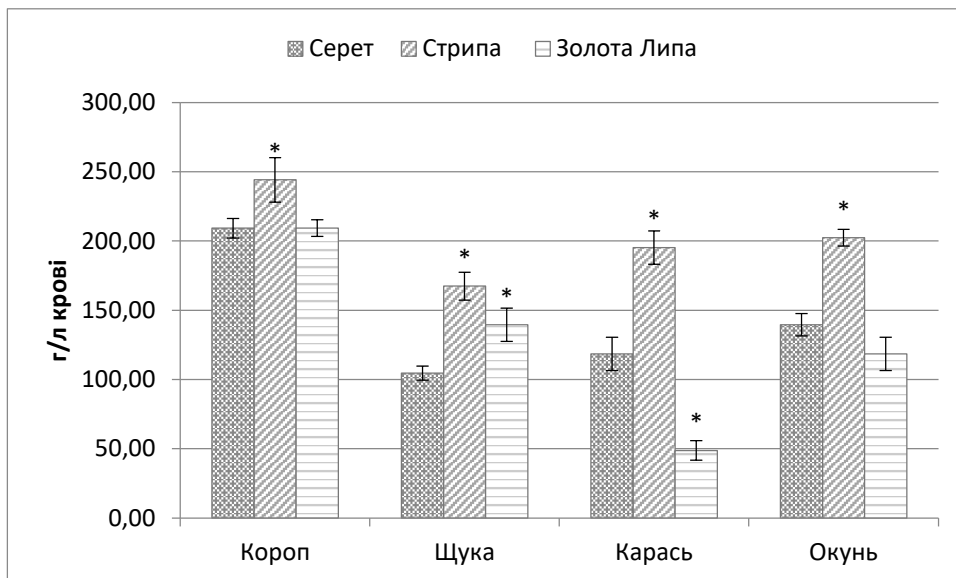


Рис. 6.2. Вміст гемоглобіну в крові риби із річок Серет, Золота Липа та Стрипа ($M \pm m$, $n=5$)

Зниження вмісту загального гемоглобіну, а також зміна у співвідношенні його форм із зростанням кількості метгемоглобіну при одночасному інгібуванні метгемоглобінредуктазної системи відновлення гемоглобіну може бути спричинене хімічним забрудненням води йонами металів [32].

Найвищий вміст гемоглобіну був відмічений у крові усіх досліджуваних видів риби, виловлених з р. Стрипа. Вміст гемоглобіну є одним з індикаторів фізіологічного стану риби. Його високий рівень забезпечує більш інтенсивні обмінні процеси і широкі можливості для виживання в несприятливих умовах. Опосередковано це підтверджує, що р. Стрипа зазнає найменшого антропогенного тиску.

Разом з тим, випадки зростання концентрації гемоглобіну, числа еритроцитів і гематокриту відмічаються у багатьох видів морських і прісноводних риби за гіпоксії [223].

Кольоровий показник свідчить про рівень гемоглобіну в еритроцитах. За значенням кольорового показника визначають вид анемії:

- гіпохромні (КП менше 0,8),
- нормохромні (КП в діапазоні 0,85 – 1,05),
- гіперхромні (КП більше ніж 1,1).

Гіпохромія (зниження значення кольорового показника) може бути наслідком зменшення об'єму (розміру) еритроцитів або недостатнього вмісту в них гемоглобіну. Гіпохромія - основний показник нестачі заліза в організмі або порушень всмоктування заліза в шлунково-кишковому тракті. Також гіпохромія може бути пов'язана з порушеннями засвоєння заліза клітинами червоного кісткового мозку, що призводить до порушення синтезу гемоглобіну.

Гіперхромія (підвищення значення кольорового показника) пов'язана тільки із збільшенням об'єму еритроцита, а не з підвищеним насиченням його гемоглобіном.

Аналіз отриманих результатів показав, що кольоровий показник, в цілому, корелює із вмістом гемоглобіну (рис. 6.3). Найбільшого значення даний показник досягав у коропів. Невисокі значення кольорового показника були відмічені у окуня: 0,68; 1,05 та 0,66 відповідно для представників із річок Серет, Стрипа та Золота Липа. Найнижче значення даного функціонального показника було відзначено для крові карасів, що були виловлені у р. Золота Липа (0,31).

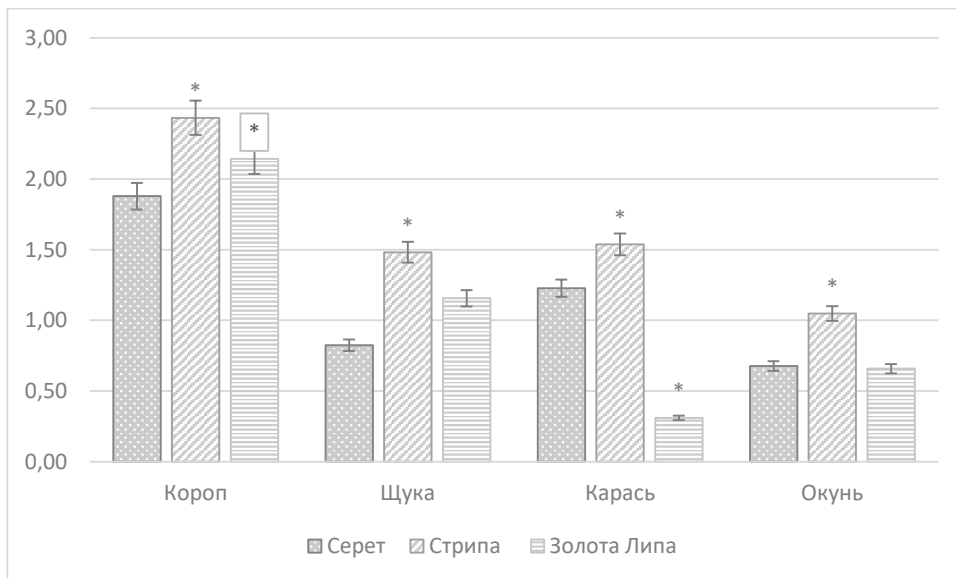


Рис. 6.3. Значення кольорового показника в крові риб із річок Серет, Золота Липа та Стрипа ($M \pm m$, $n=5$)

Очевидно зниження значення кольорового показника пов'язано з недостатньою кількістю вмісту гемоглобіну в еритроцитах, що в свою чергу може бути наслідком забруднення даного водотоку. Як і у випадку гемоглобіну найвищими значення кольорового показника були у риб із р. Стрипа. Високі значення кольорового показника можуть вказувати також на дефіцит вітаміну B_{12} , фолієвої кислоти тощо [84].

6.3. Особливості ліпідного обміну в еритроцитах досліджених риб із річок Серет, Стрипа та Золота Липа

Ліпіди є основними компонентами біологічних мембран, які впливають на їх проникність, приймають участь у передачі нервових імпульсів, виконують роль вторинних месенджерів тощо [213].

Саме тому особливий інтерес викликає вивчення особливостей обміну та вмісту ліпідів в еритроцитах прісноводних видів риб з малих річок Тернопілля.

Відомо, що кількість загальних ліпідів свідчить про активність анаболічних процесів і мобілізацію ліпідів як джерела енергії, або ж про їх використання в адаптивних перебудовах метаболізму і структурних компонентах клітини [52]. Як видно з результатів дослідження, загальний вміст ліпідів в еритроцитах риб взятих із річок Серет, Стрипа та Золота Липа відрізняється (рис. 6.4)

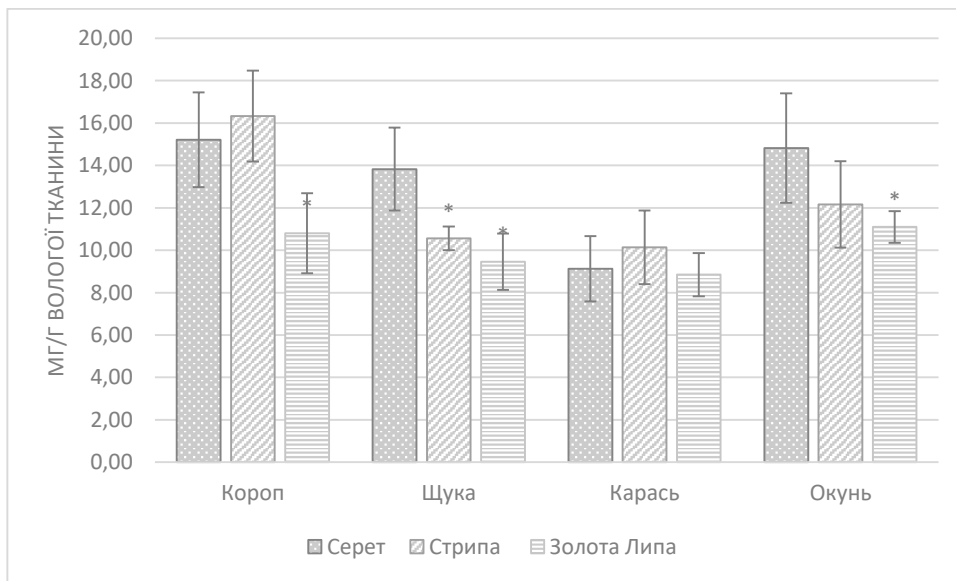


Рис. 6.4. Вміст загальних ліпідів у еритроцитах риб з малих річок Західного Поділля ($M \pm m$, $n=5$)

Так, отримані нами дані вказують на те, що вміст загальних ліпідів в еритроцитах коропа найбільшого значення набуває у представників річки Стрипа – 16.33 ± 2.15 мг/г. вологої тканини. Дещо нижчий їх вміст у риб даного виду із р. Серет – 15.21 ± 2.24 мг/г., та найнижчого значення набуває у коропа, виловленого у р. Золота Липа – 10.8 ± 1.89 мг/г. Вміст ліпідів в еритроцитах щуки дещо відрізняється. Найбільший вміст ліпідів спостерігали в риб, виловлених із р. Серет (13.83 ± 1.95 мг/г), вірогідно нижчий їх вміст у щуки із р. Стрипа (10.83 ± 0.95 мг/г) та найнижчого значення він набуває у представників із р. Золота Липа (9.46 ± 1.33 мг/г).

Результати аналізу вмісту загальних ліпідів в еритроцитах карася знаходяться практично на одному рівні. 9.12 ± 1.54 мг/г., 10.14 ± 1.74 мг/г. та 8.85 ± 1.02 мг/г. у риб, виловлених із річок Серет, Стрипа та Золота Липа

відповідно. Найнижчий вміст загальних ліпідів спостерігали у представників з річки Золота Липа.

Вміст загальних ліпідів в еритроцитах окуня має дещо схожий характер із таким у щуки. Так, найбільшу кількість ліпідів спостерігали в риб із річки Серет (14.81 ± 2.58 мг/г.), дещо нижчий їх вміст у еритроцитах представників із р. Стрипа (12.16 ± 2.04 мг/г.) і найнижчий – (11.1 ± 1.75 мг/г. вологої тканини) у риб, виловлених з р. Золота Липа.

Міжвидовий аналіз вмісту загальних ліпідів в еритроцитах досліджених нами риб показав наступне. Найбільший вміст ліпідів спостерігали у еритроцитах коропа (14.11 ± 2.44 мг/г.), практично рівний у щуки та окуня – 11.24 ± 1.76 мг/г. та 12.69 ± 2.28 мг/г. відповідно. Найнижчу кількість ліпідів було відмічено в еритроцитах карася – 9.37 ± 1.13 мг/г. вологої тканини.

6.4. Особливості пероксидного окиснення ліпідів у крові риб із малих річок Тернопільської області

Пероксидне окиснення ліпідів (ПОЛ) – типовий вільнорадикальний процес, один з найважливіших окисних процесів у аеробних організмів, в тому числі і риб. Проте, за несприятливих екологічних умов (підвищена радіація, температурний стрес, забруднення тощо), коли продукуються додаткові кількості активних форм кисню, ПОЛ є основною причиною пошкодження ліпідів біологічних мембран [150]. Так як активація ПОЛ є неспецифічною реакцією організму на екстремальні впливи, то показники окисного стресу в риб можуть об'єктивно відображати екологічний стан водних екосистем та бути використані для оцінки токсичних ефектів [200].

Продуктами пероксидного окиснення ліпідів є дієнові кон'югати, ТБК-активні продукти, гідропероксили ліпідів та низка інших сполук у крові риб із малих річок Західного Поділля. За їх кількістю можна судити про інтенсивність вільнорадикального пероксидного окиснення у різних

біологічних системах організму, що робить можливим використовувати їх як фізіолого-біохімічні маркери [97]. Виходячи із сказаного актуальним є визначення концентрації цих сполук в крові досліджуваних видів риб.

6.4.1. Вміст гідропероксидів ліпідів у еритроцитах досліджених видів риб

Аналіз отриманих результатів показав, що вміст гідропероксидів ліпідів у еритроцитах коропа із річки Серет є найвищим, і становить $1,2 \pm 0,12$ Е/г. (одиниць екстинції / г. тканини). Вміст цих продуктів пероксидації ліпідів в еритроцитах коропа із річок Стрипа і Золота Липа становить відповідно: $0,53 \pm 0,02^*$ Е/г. та $0,72 \pm 0,03^*$ Е/г.. (рис. 6.4) Результати показують вищий рівень накопичення гідропероксидів в риб із р. Серет, порівняно з коропами з річок Стрипа і Золота Липа. За впливу чинників, до яких організм ще в змозі адаптуватися, функціонування специфічних систем ПОЛ забезпечує оптимальний гомеостатичний рівень вільнорадикальних процесів, необхідний для нормального функціонування клітин. При цьому накопичення токсичних продуктів ПОЛ не спостерігається [31].

Вміст гідропероксидів в еритроцитах щуки в низці представників із річок Серет, Золота Липа та Стрипа становить $0,7 \pm 0,03$ Е/г. $0,56 \pm 0,03$ Е/г. та $0,33 \pm 0,01^*$ Е/г. відповідно. Очевидно, на популяції риб із р. Золота Липа та р. Серет здійснюється вищий антропогенний тиск, що й спричинило більше накопичення гідропероксидів у еритроцитах.

Дещо інша картина відмічалася щодо концентрації гідропероксидів у крові карася з досліджуваних водотоків. Так, найвищий їх вміст було зафіксовано в представників із р. Серет: $0,82 \pm 0,02$ Е/г. Дещо нижчою їх кількість була в крові риб з р. Золота Липа – $0,56 \pm 0,05^*$ Е/г. та найнижчою – $0,44 \pm 0,02^*$ Е/г. в еритроцитах досліджених риб з р. Стрипа.

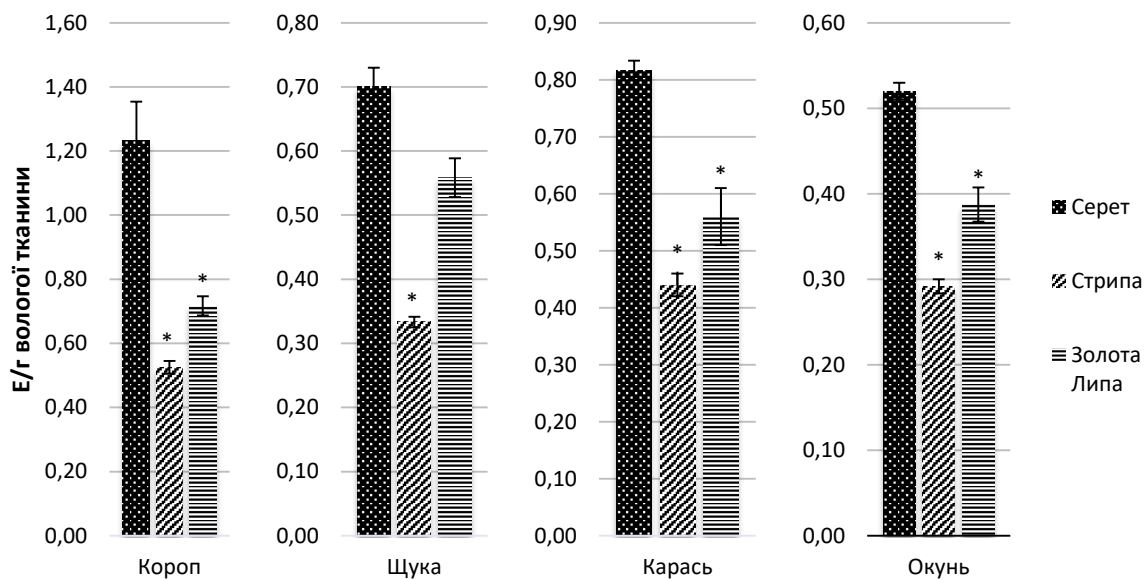


Рис. 6.5. Вміст гідропероксидів в еритроцитах риб із річок Серет, Стрипа та Золота Липа ($M \pm m$, $n=5$)

Щодо показників вмісту гідропероксидів ліпідів в еритроцитах окуня, то спостерігається подібна до попередніх видів риб картина. Вміст продуктів ПОЛ найвищого значення набуває у представників із р. Серет, і становить $0,52 \pm 0,01$ Е/г. В крові риб з р. Стрипа та р. Золота Липа – $0,29 \pm 0,01^*$ Е/г. та $0,39 \pm 0,02^*$ Е/г. відповідно.

6.4.2. Концентрація малонового альдегіду у крові риб з малих річок Західного Поділля

ТБК-активні продукти є вторинними продуктами ПОЛ, що можуть утворюватися з гідропероксидів [2]. Їх негативна роль полягає в тому, що вони зшивають молекули ліпідів і знижують плинність мембрани. Аналіз отриманих результатів показав, що вміст ТБК-активних продуктів у еритроцитах коропа із річок Серет і Стрипа становить відповідно: $4,38 \pm 0,49$ мкмоль/г та $3,62 \pm 0,26^*$ мкмоль/г. (*-Тут і далі різниця порівняно із представниками р. Серет статистично достовірна, $p < 0,05$; рис. 6.5). Вміст вторинних продуктів ПОЛ в еритроцитах коропа із річки Золота

Липа є найвищим і становить $6,43 \pm 0,37^*$ мкмоль/г. Високий рівень накопичення ТБК-активних продуктів у риб із р. Золота Липа, порівняно з коропами з інших досліджених річок, вищий, що може бути свідченням окисного стресу у риб.

Концентрація ТБК-активних продуктів в еритроцитах щуки лінійно знижується у представників низки водотоків: Золота Липа, Серет, Стрипа і становить $5,68 \pm 0,41^*$ мкмоль/г., $3,26 \pm 0,4$ мкмоль/г. та $2,05 \pm 0,14^*$ мкмоль/г. Це може свідчити про несприятливі умови існування риб у р. Золота Липа, адже підвищений вміст вторинних продуктів ПОЛ у метаболічно активних тканинах може бути маркером окисного стресу в організмі риб [152].

В еритроцитах карасів, виловлених з р. Золота Липа, було зафіксовано найвищий вміст ТБК-активних продуктів ($6,18 \pm 0,85$ мкмоль/г.), як і для крові коропів та щук. Дещо нижчий їх вміст в еритроцитах риб з р. Серет – $5,48 \pm 0,60$ мкмоль/г., і найнижчий – $4,13 \pm 0,36^*$ мкмоль/г. в досліджених риб із р. Стрипа.

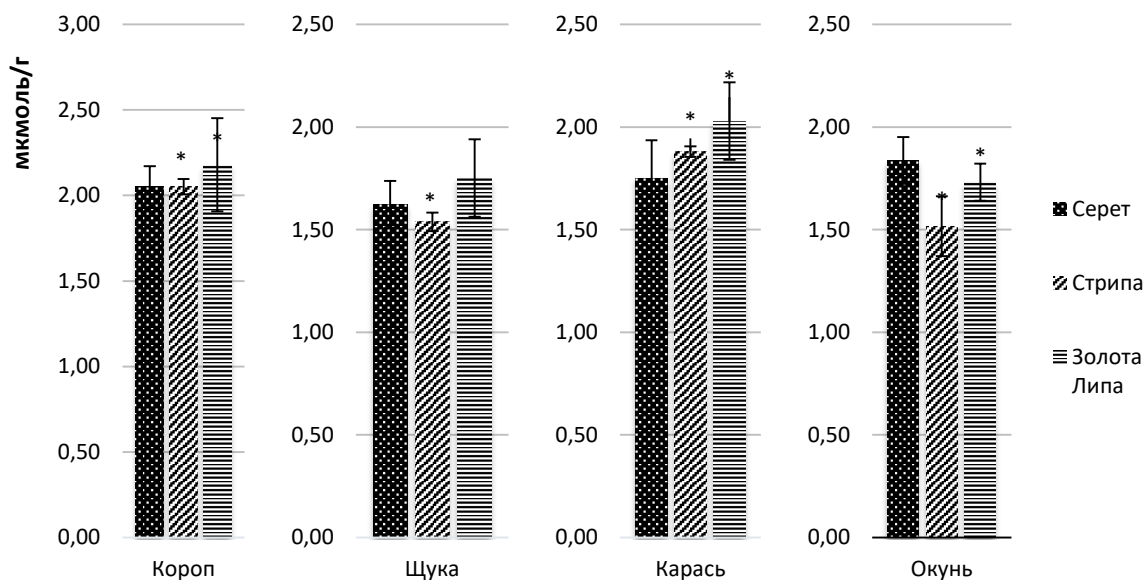


Рис. 6.6. Концентрація ТБК-активних продуктів у еритроцитах риб з річок Серет, Стрипа та Золота Липа ($M \pm m$, $n=5$)

Концентрація ТБК-активних продуктів в еритроцитах окунів найвищого значення набувала у представників із р. Золота Липа і

становила $4,57 \pm 0,43^*$ мкмоль/г. У крові риб з р. Серет та р. Стрипа вміст вторинних продуктів ПОЛ становив $3,15 \pm 0,33$ мкмоль/г. та $2,42 \pm 0,29^*$ мкмоль/г. відповідно.

Висновки до розділу 6: Виходячи з результатів нашого дослідження, коливання кількості еритроцитів у риб можуть бути спричинені токсичним тиском різного характеру і інтенсивності. Згідно показників найбільш адаптованими до стресового впливу середовища перебувають всі представники із р. Серет, за винятком карася, що можливо зумовлено займаною ним екологічною нішею. Вміст гемоглобіну є одним з індикаторів фізіологічного стану риб. Його високий рівень забезпечує більш інтенсивні обмінні процеси і широкі можливості для виживання в несприятливих умовах. Найвищий вміст гемоглобіну був відмічений у крові усіх досліджуваних видів риб, виловлених з р. Стрипа.

Щодо вмісту загальних ліпідів, то відмічено вірогідно нижчий їх вміст в еритроцитах всіх досліджених нами видів риб із р. Золота Липа, порівняно із рибами з інших досліджених річок, що опосередковано вказує на нижчі адаптаційні можливості риб та значний антропогенний тиск на гідроекосистему даної річки.

Найбільше ТБК-активних продуктів накопичується в еритроцитах риб із р. Золота Липа, а гідропероксидів ліпідів – в клітинах крові представників із р. Серет, що може бути індикатором антропогенного (токсичного) тиску на гідробіонтів в цілому, і на риб зокрема. Найменший вміст гідропероксидів ліпідів та вторинних продуктів ПОЛ спостерігали в еритроцитах представників із р. Стрипа, що свідчить про оптимальне функціонування систем антиоксидантного захисту організму риб, а отже і задовільний стан середовища існування.

За результатами представленими в розділі 6, опубліковані наступні роботи:

1. Ляврін Б.З. Вміст еритроцитів в крові деяких видів риб малих річок Західного Поділля // Матеріали II регіональної науково-практичної конференції «Дослідження флори і фауни Західного Поділля» (Тернопіль, 24-25 травня 2013). - Тернопіль, 2013. — С. 60–61.
2. Ляврін Б. З., Хоменчук В. О., Курант В. З. Вміст загальних ліпідів в еритроцитах деяких видів риб малих річок Західного Поділля // Матеріали VII міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції «Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології», Мелітополь. - 2014. - С. 146- 149.
3. Ляврін Б.З. Вміст ліпідів в еритроцитах деяких видів риб малих річок Західного Поділля // Матеріали Всеукраїнської науково-практичної конференції «Тернопільські біологічні читання — Ternopil Bioscience — 2018» (Тернопіль, 19-21 квітня 2018). – Тернопіль, 2018. – С. 118-120.

РОЗДІЛ 7. ПОРІВНЯЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ВМІСТУ ЛІПІДІВ, ЇХ ФРАКЦІЙ ТА ПРОДУКТІВ ОБМІНУ В ТКАНИНАХ ДОСЛІДЖУВАНИХ ВИДІВ РИБ

7.1. Видові особливості вмісту загальних ліпідів в тканинах коропа, карася, окуня та щуки

Для гідробіонтів накопичення великої кількості ліпідів, а також особливості їх динаміки в поєднанні з урахуванням особливостей річного циклу, забезпечують підтримку життєдіяльності і визначають виживаність особин при зміні чинників середовища [204].

Із отриманих даних можна відзначити видову і тканинну специфічність накопичення загальних ліпідів дослідженими гідробіонтами. Так, показано що вміст загальних ліпідів є найвищим у коропа у всіх досліджуваних тканинах порівняно із іншими видами (Табл. 7.1.).

Таблиця 7.1

Вміст загальних ліпідів в тканинах досліджених видів риб(мг/г сирої тканини, $M \pm m$, $n=9$)

Вид риб	зябра	печінка	м'язи
Короп	23,14 $\pm$ 2,40	58,89 $\pm$ 3,95	20,46 $\pm$ 2,71
Карась	16,64 $\pm$ 1,62	21,38 $\pm$ 2,44	16,69 $\pm$ 1,75
Окунь	18,72 $\pm$ 1,22	35,31 $\pm$ 1,99	16,91 $\pm$ 1,17
Щука	18,82 $\pm$ 1,39	47,98 $\pm$ 2,60	14,64 $\pm$ 1,36

7.2. Міжвидові відмінності фракційного складу нейтральних ліпідів у тканинах досліджених видів риб

Міжвидовий аналіз вмісту окремих класів неполярних ліпідів в тканинах коропа, щуки, карася та окуня дав такі результати: концентрація

ТАГ, як основного джерела енергії та структурного матеріалу є видовоспецифічною, і зростає в низці видів: короп–карась–окунь–щука в тканинах зябер. Різниця, ймовірно, спричинена особливостями обмінних процесів, трофікою та руховою активністю (рис. 7.1).

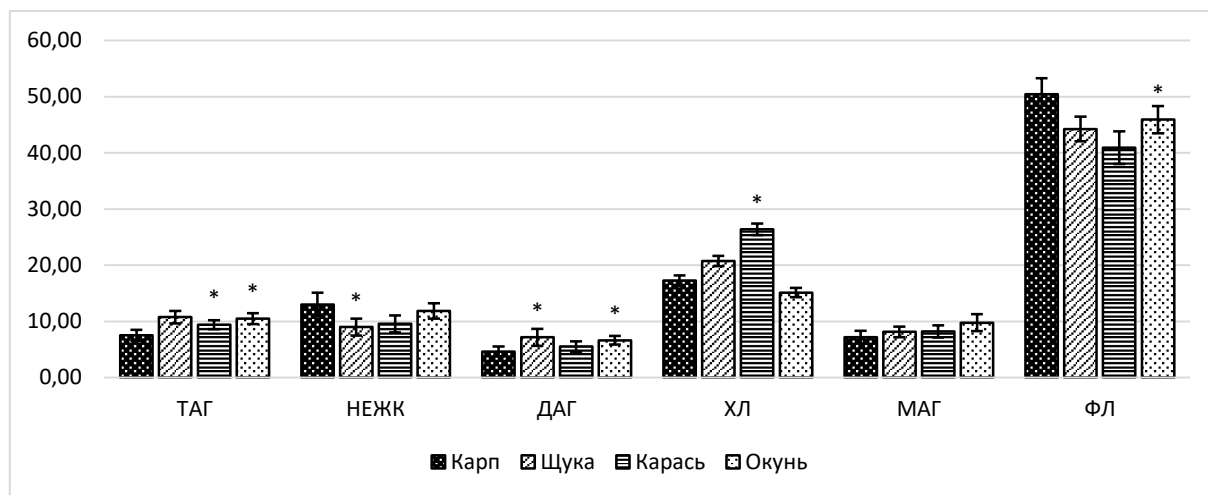


Рис. 7.1. Міжвидове порівняння вмісту класів неполярних ліпідів у зябрах досліджених видів риби (% від загальної кількості ліпідів, $M \pm m$, $n=9$)

* - тут і далі різниця порівняно з даними коропа статистично достовірна

Холестерол (ХЛ) – це попередник стероїдних гормонів і жовчних кислот, в тому числі він є одним із значимих компонентів структури біомембран [230]. Вміст холестеролу є видовоспецифічним і найвищого значення він набув у зябрах карася – 26,40% від загальної кількості неполярних ліпідів. У всіх досліджуваних видів риби вміст холестеролу в зябрах коливався в межах 26,40-15,12% від загальної кількості [72].

Зміна фізико-хімічних властивостей енергетичних ліпідів у відповідь на зміну токсичного впливу середовища відзначається не тільки для структурних або мембранних ліпідів. Одним з механізмів компенсаторної реакції є зміна ступеня ненасиченості ЖК і «підбір» такої їх комбінації в структурі ТАГ, який дозволив би їм залишатися в формі доступних субстратів для відповідних ліпаз, чим досягається основна їх роль

надійних «постачальників» енергії в організмі [153, 166, 190]. Так, вміст НЕЖК в зябрах досліджених видів риб відрізняється. Спостерігається тенденція до лінійного зростання вмісту цього класу ліпідів в низці представників щука – карась – окунь – короп, вміст його знаходився в межах 9,00–12,98% від загальної кількості ліпідів.

Вміст МАГ у досліджених тканинах зябер знаходиться практично на одному рівні у всіх досліджених видів гідробіонтів (Рис 7,1).

Спостерігається достовірна відмінність вмісту ДАГ в зябрах хижих і мирних видів досліджених гідробіонтів. Так їх вміст в тканинах зябер щуки та окуня заходився практично на одному рівні і становив 7.17 та 6,64% від загальної кількості [72].

Отримані дані щодо вмісту класів неполярних ліпідів в тканинах печінки досліджених видів гідробіонтів вказують на їх видову специфічність.

Зміна загального вмісту неестерифікованих жирних кислот, як попередників синтезу ліпідів, так і продуктів їх розпаду в тканинах риб, є одним із критеріїв оцінки спрямування ліпідного метаболізму: зниження їх кількості є свідченням активації синтезу ліпідів, а збільшення - ліполізу. Значне зростання кількості неестерифікованих жирних кислот свідчить про формуванню катаболічного стрес-синдрому в умовах інтоксикації. Так найвищий вміст НЕЖК визначено в клітинах печінки щуки, що може бути ознакою переважання ліполітичних процесів в порівнянні з іншими видами, в яких вміст НЕЖК знаходиться на практично одному рівні (Рис. 7.2.).

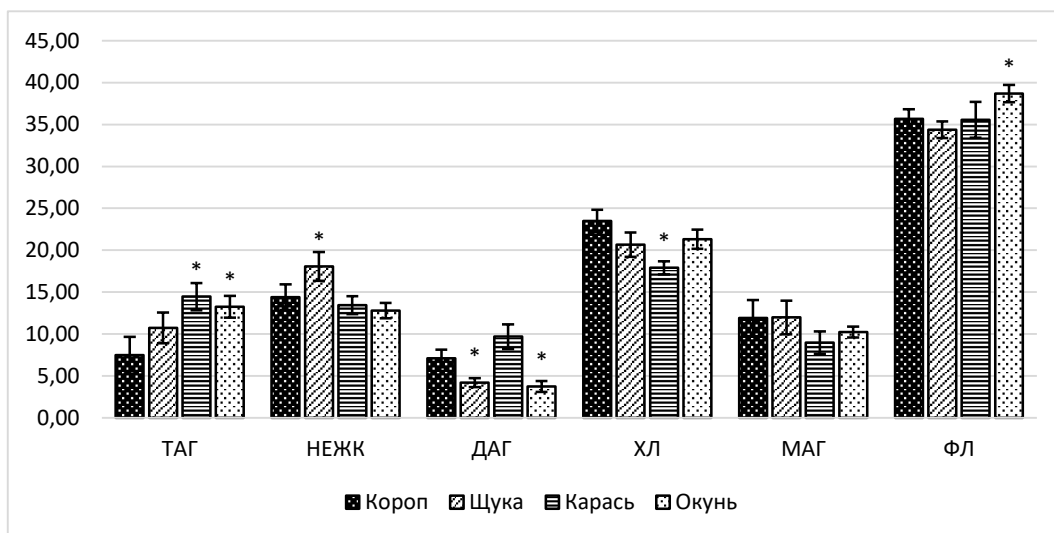


Рис. 7.2. Міжвидове порівняння вмісту класів неполярних ліпідів у печінці досліджених видів риби (% від загальної кількості ліпідів, $M \pm m$, $n=9$)

Концентрація фосфоліпідів, як основних структурних елементів біологічних мембран, в досліджених нами видів вірогідно не відрізняється, за винятком вмісту їх в клітинах печінки окуня.

Вміст ДАГ в досліджених тканинах коропа та карася знаходиться на одному рівні, тоді коли концентрація цих речовин в щуки та окуня є вдвічі нижчою [72].

Стійкість мембран, пристосованих до несприятливих чинників, пов'язують з якісними і кількісними змінами у їх складі триацилгліцеролів (ТАГ), диацилгліцеролів (ДАГ), неетерифікованих жирних кислот (НЕЖК), холестеролу (ХЛ), моноацилгліцеролів (МАГ) та фосфоліпідів (ФЛ) [36].

Із отриманих даних співвідношення вмісту різних класів неполярних ліпідів у тканинах м'язів видно, що вміст неетерифікованих жирних кислот, як попередників синтезу ліпідів, так і продуктів їх розпаду знаходиться практично на одному рівні у всіх досліджених видів риби.

Варто відзначити, що вміст ДАГ у тканинах м'язів досліджених видів також знаходиться на одному рівні, за винятком тканин м'язів коропа, де їх вміст був дещо нижчим [72].

Разом з тим варто відмітити високий вміст МАГ в тканинах м'язів карася (12% від загальної кількості) у порівнянні з іншими дослідженими видами (Рис.7.3.).

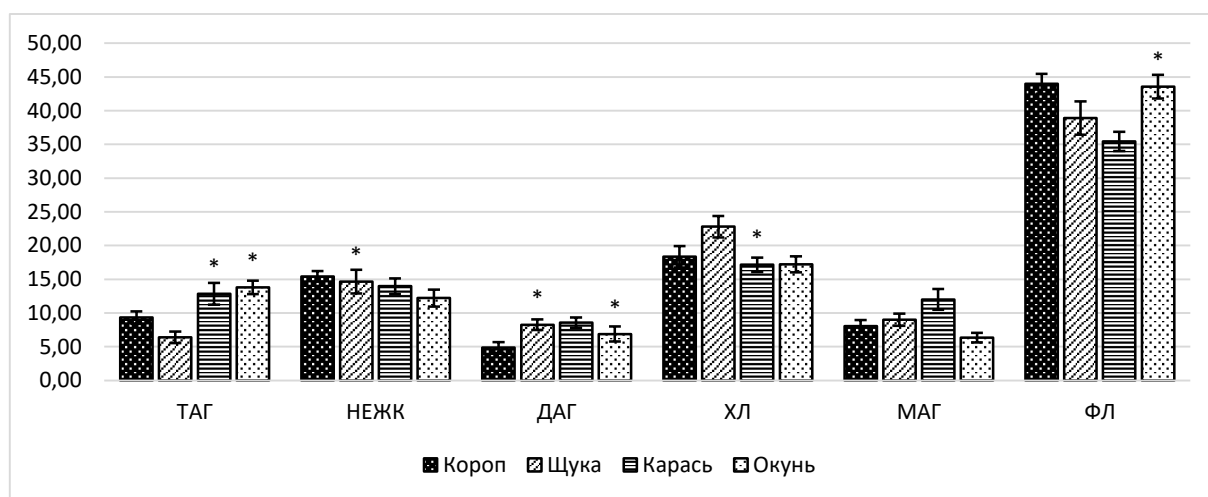


Рис. 7.3. Міжвидове порівняння вмісту класів неполярних ліпідів у м'язах досліджених видів риб (% від загальної кількості ліпідів, $M \pm m$, $n=9$)

Концентрація фосфоліпідів, як основних структурних елементів біологічних мембран, в коропа та окуня достовірно не відрізняється, і знаходиться на одному рівні. Тоді як їх вміст у аналогічних тканинах щуки та карася значно нижчий і становить 38,91 та 35,44% від загальної кількості відповідно.

Вміст холестеролу як одного із важливих структурних компонентів біологічної мембрани у тканинах м'язів щуки є на 25% більшим в порівнянні з іншими дослідженими рибами.

Вміст ТАГ як основних енергетичних ліпідів в тканинах м'язів карася (12,84%) та окуня (13,79%) знаходяться практично на одному рівні. Тоді як у даних тканинах коропа та щуки він достовірно нижчий і становить 9,33% та 6,39% відповідно (Рис.7.3.).

7.3. Міжвидові відмінності фракційного складу полярних ліпідів у тканинах досліджених видів риб

Ліпіди біологічної мембрани різноманітні за структурою і фізико-хімічними властивостями, що пояснюється їх багатофункціональністю (Генніс, 1997). Найбільш численними серед них є гліцерофосфоліпіди, серед яких фосфоліпіди (ФЛ) або 1,2-диацилфосфогліцериди складають основу біомембран прокаріот і еукаріот, за винятком бактерій.

Фізико-хімічний стан мембранних структур багато в чому залежить від вмісту окремих класів ФЛ [15].

Фосфатидилхолін (ФХ) і, метаболічно з ним пов'язаний фосфатидилетаноламін (ФЕА), домінуючі за кількістю або «мажорні» класи в біомембранах. За рахунок різного розташування ФХ і ФЕА в моношарах плазматичної мембрани створюється певна асиметрія, яка має важливе значення в функціонуванні мембранозв'язаних ферментних систем [6, 7]. Крім того, показником запуску апоптозу є порушення асиметрії і поява в складі зовнішньої мембрани ФЕА і ФС [211].

Так, в отриманих нами даних вмісту окремих класів фосфоліпідів в тканинах зябер можна відзначити практично однаковий вміст ФЕА в коропа та щуки, тоді як вміст цього класу фосфоліпідів в досліджених тканинах карася та окуня значно вищий і знаходиться в межах 42% від загальної кількості полярних ліпідів [73].

Вміст ФХ знаходиться на одному рівні у тканинах зябер всіх досліджених гідробіонтів, за винятком щуки, де їх вміст значно нижчий (Рис.7.4.)

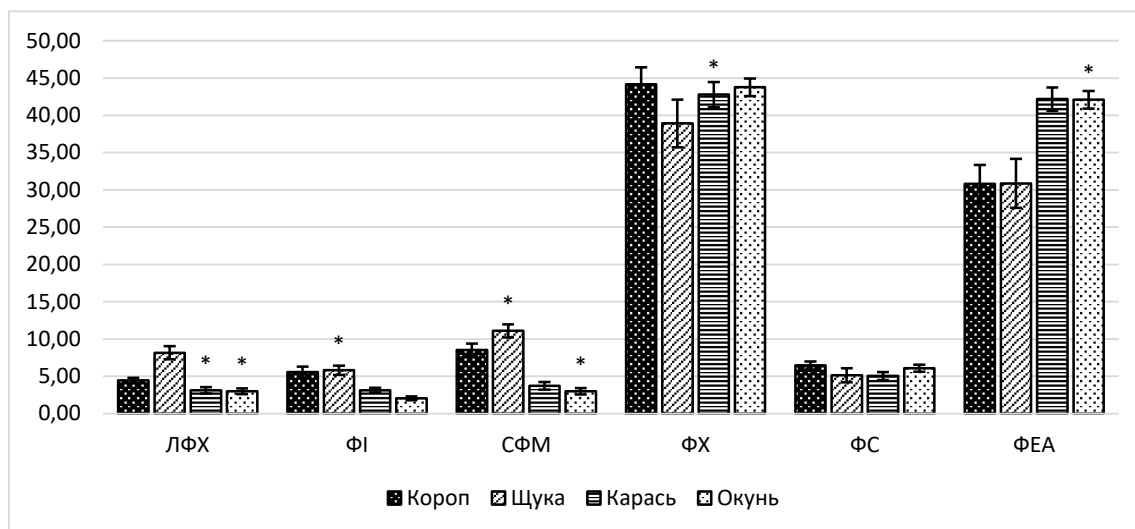


Рис. 7.4. Міжвидове порівняння вмісту класів фосфоліпідів у зябрах досліджених видів риб (% від загальної кількості ліпідів, $M \pm m$, $n=9$)

Фосфатидилінозитол (ФІ) присутній в значно меншій кількості в біологічних мембранах, проте це не применшує його особливої ролі в важливих метаболічних процесах. В процесі гідролізу ФІ за участю фосфоліпази С утворюються дигліцероли, які вважаються сигнальними молекулами [45] і фосфоінозитолі, які утворюються під дією гормонів і низки інших ефektorів [137]. Показано [187], що останні збільшують кількість внутрішньоклітинного Ca^{2+} і дигліцеролів, що призводить до підвищення активності кіназ, які виступають в ролі регуляторів окремих метаболічних шляхів. Таким чином, ФІ є "постачальником" в організм метаболічно і функціонально значущих молекул як в рамках нормального фізіологічного стану, так і при умовах, які вимагають адаптивної компенсаторної відповіді.

Вміст ФІ в тканинах зябер коропа та щуки знаходиться на одному рівні, проте його вміст в карася та окуня значно нижчий та становить 3,15 та 2,06% від загальної кількості ФЛ.

Варто відзначити практично в два рази більший вміст лізофосфатидилхоліну у тканинах зябер щуки в порівнянні з іншими дослідженими гідробіонтами [73].

Вміст фосфатидилсерину в тканинах зябер всіх досліджених видів риб знаходиться на одному рівні, і коливається в межах 6,46-5,04% від загальної їх кількості.

Найвищий вміст СФМ виявлено у тканинах зябер щуки – 11,10%, дещо нижчий він у таких тканинах коропа – 8,55%, та значно нижчий він у зябрах карася та окуня: 3,15% та 2,06% відповідно (Рис. 7.4.).

«Міnorні» класи ФЛ, представлені фосфатидилінозитолом (ФІ), фосфатидилсеринем (ФС), а також сфінгомеліном (СФМ). Останній, однак, є одним з основних ліпідів мембран мозку [58].

Так, вміст фракції ФС в тканинах печінки коропа та щуки був вищим в порівнянні з такими карася та окуня (Рис. 7,5).

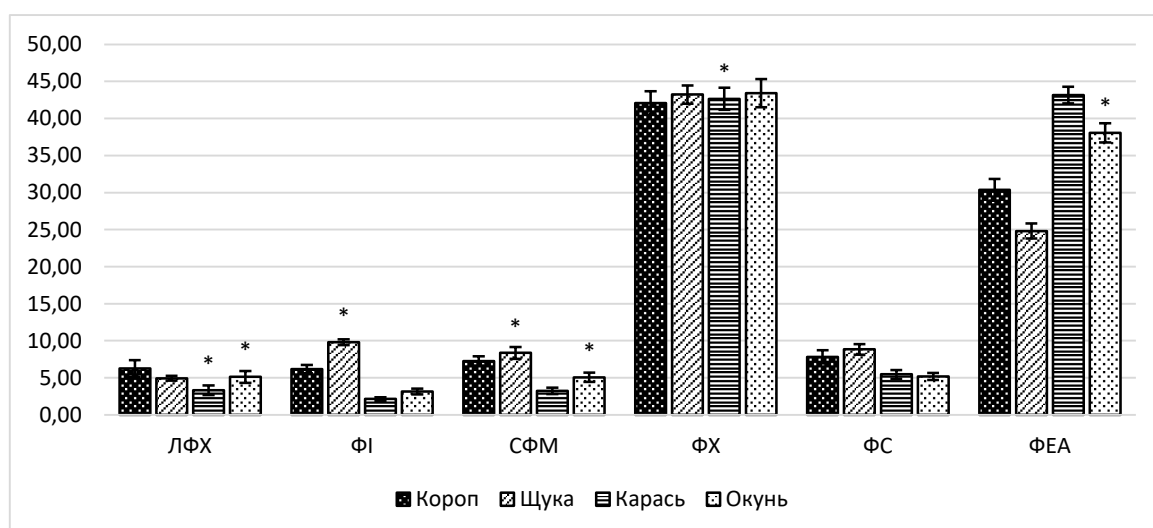


Рис. 7.5. Міжвидове порівняння вмісту класів фосфоліпідів у печінці досліджених видів риб (% від загальної кількості ліпідів, $M \pm m$, $n=9$)

Вміст ФІ як і в тканинах зябер, найвищим серед досліджених зразків тканин печінки був у щуки і становив 9,81%. Дещо нижчий їх вміст виявлено у коропа, та значно нижчий вміст ФІ відмічено в тканинах печінки карася та окуня – 2,14% та 3,16% від загальної кількості ФЛ [73].

Відмічено зниження рівня вмісту СФМ у тканинах печінки в ряді: щука – короп – окунь – карась (Рис.7,5).

Вміст ФХ у тканинах печінки знаходився на одному рівні у всіх досліджених видів риб, значущих відмінностей не виявлено.

Вміст ФЕА найвищий у печінці карася і становить 43,17%, дещо нижчий у окуня – 38,06% та найнижчий він у коропа та щуки – 30,38% та 24,82% від загальної кількості відповідно.

Інозитолліпідам відводиться важлива роль «диригента» серії процесів, що формують ліпідний профіль біомембрани і підтримують її гомеостаз [186]. Вони беруть участь у передачі трансмембранного сигналу, регулюють іонну проникність, суб- і міжклітинний транспорт, а також є попередниками сигнальних молекул (за участю фосфоліпази С) [132, 186].

Вміст фосфоінозитулу в тканинах м'язів досліджених видів риб був на одному рівні, за винятком танин м'язів окуня де їх вміст у 2 рази менший.

Вважається що ФС бере участь в нейрогенезі, сигнальних клітинних процесах і апоптозі. Його рівень у біомембранах нервових тканин залежить від віку, типу нервових клітин і субклітинних структур, тканини або ділянки головного мозку [207].

Варто відзначити, що вміст ФС у м'язах коропа значно нижчий ніж в інших досліджених видів риб, де він знаходиться практично на одному рівні (Рис. 7,6).

Відмінностей у вмісті інших міnorних фракцій фосфоліпідів не виявлено у тканинах м'язів коропа, карася окуня та щуки. Вміст СФМ та ЛФХ знаходиться практично на одному рівні у всіх досліджених видів риб [73].

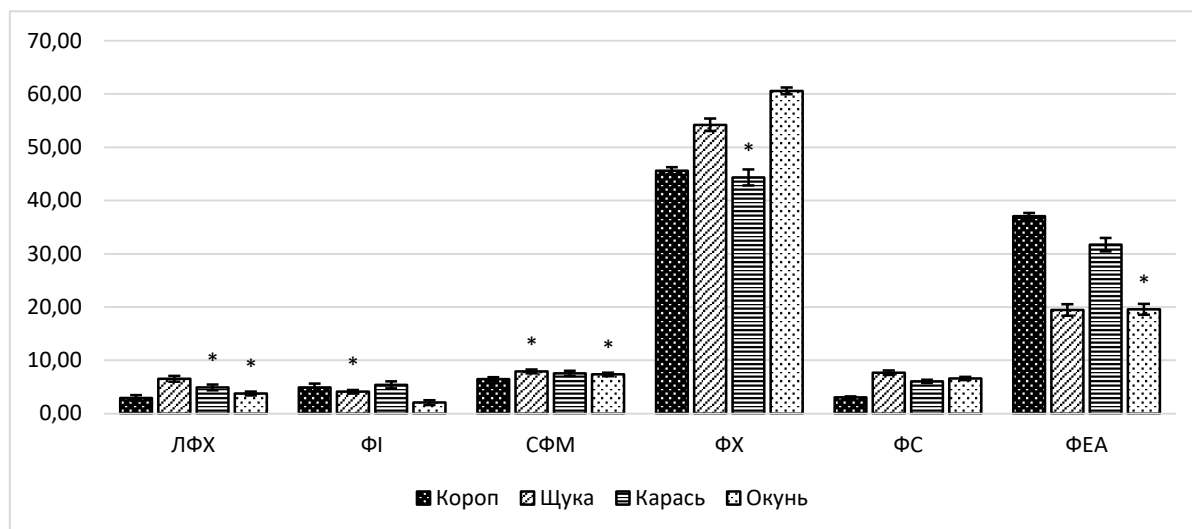


Рис. 7.6. Міжвидове порівняння вмісту класів фосфоліпідів у м'язах досліджених видів риб (% від загальної кількості ліпідів, $M \pm m$, $n=9$)

Вміст ФХ знаходиться практично на одному рівні у м'язах коропа та карася і становить 45,59% та 44,34% відповідно. Відзначається підвищення вмісту ФХ у тканинах м'язів щуки та окуня в порівнянні з попередніми видами.

Вміст ФЕА у тканинах м'язів риб протилежний до вмісту ФХ. Найбільший його вміст відзначено у коропа – 37,06%, дещо нижчий він у карася – 31,70%. У м'язах щуки та окуня їх вміст знаходиться на одному рівні та складає 19,46% та 19,58% від загальної кількості ФЛ відповідно.

Висновки до розділу 7: Щодо вмісту загальних ліпідів – спостерігається тенденція до зниження в низці представників коропа – щука – окунь – карась у тканинах печінки та зябер; короп – окунь – карась – щука у тканинах м'язів. Вміст загальних ліпідів у всіх досліджених видів водних організмів у досліджених тканинах знаходився у діапазоні 58,89 – 16,64 мг/г сирої тканини.

Міжвидовий аналіз вмісту окремих класів неполярних ліпідів в тканинах коропа, щуки, карася та окуня вказує на видову та тканинну специфічність. Різниця, ймовірно, спричинена особливостями обмінних

процесів, трофікою та руховою активністю. Так концентрація ТАГ, як основного джерела енергії та структурного матеріалу зростає в низці видів: короп–карась–окунь–щука в тканинах зябер. Спостерігається достовірна відмінність вмісту ДАГ в зябрах хижих і мирних видів досліджених гідробіонтів. Найвищий вміст НЕЖК визначено в клітинах печінки щуки, що може бути ознакою переважання ліполітичних процесів в порівнянні з іншими видами, в яких вміст НЕЖК знаходиться на практично одному рівні. Загальний вміст фосфоліпідів, як основних структурних елементів біологічних мембран, в печінці досліджених нами видів вірогідно відрізняється в клітинах печінки окуня. Варто відмітити високий вміст МАГ в тканинах м'язів карася (12% від загальної кількості) у порівнянні з іншими дослідженими видами. Вміст холестеролу як одного із важливих структурних компонентів біологічної мембрани у тканинах м'язів щуки є на 25% більшим в порівнянні з іншими дослідженими рибами.

Фізико-хімічний стан мембранних структур багато в чому залежить від вмісту окремих класів ФЛ. Так, відзначається низький вміст ФХ на фоні високих кількостей ЛФХ та СФМ у тканинах зябер щуки у порівнянні з іншими видами. Варто відзначити практично однаковий вміст ФЕА в коропа та щуки, тоді як вміст цього класу ФЛ в досліджених тканинах карася та окуня значно вищий і знаходиться в межах 42% від загальної кількості полярних ліпідів. Відмічено зниження рівня вмісту СФМ у тканинах печінки в ряді: щука – короп – окунь – карась. Вміст ФІ як і в тканинах зябер, найвищим серед досліджених зразків тканин печінки був у щуки. Варто відзначити, що вміст ФС у м'язах коропа значно нижчий ніж в інших досліджених видів риб, де він знаходиться практично на одному рівні. Відзначається високий вміст ФХ на фоні низького вмісту ФЕА у тканинах м'язів хижих досліджених риб, і зворотня тенденція у мирних.

За результатами представленими в розділі 7, опубліковані наступні роботи:

1. Ляврін Б. З., Хоменчук В. О., Курант В. З., Грубінко В. В. Видові особливості ліпідного складу деяких тканин прісноводних риб Західного Поділля // Доповіді НАН України. – 2014. – № 8. - С. 123-127.
2. Ляврін Б.З. Міжвидові відмінності вмісту та співвідношення фракцій фосфоліпідів деяких видів риб малих річок Західного Поділля // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. — Тернопіль, 2018. — № 2(73). — С. 102-105.
3. Ляврін Б.З., Хоменчук В.О., Бияк В.Я., Курант В.З. Особливості вмісту ліпідів та їх окремих класів у тканинах прісноводних риб // Тези IV міжн. іхтіологічної наук.-практ. конференції «Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології», Одеса, 2011. – С. 151–153.
4. Ляврин Б. З., Сеник Ю. И., Бияк В. Я., Хоменчук В. А., Курант В. З. Содержание неполярных липидов в тканях жабр некоторых видов рыб малих рек Западного Подолья // Материалы V Всероссийской конференции по водной экотоксикологии, с приглашением специалистов из стран ближнего зарубежья «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы», Борок. - 2014. - Т. 2. - С. 82-86.
5. Ляврін Б.З., Хоменчук В.О., Кривенька М.Б., Курант В.З. Ліпідний склад м'язів прісноводних риб із малих річок Західного Поділля // Матеріали XII іхтіологічної науково-практичної конференції «Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології», Дніпро, 2019. – С. 120-123.

АНАЛІЗ ТА УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ

Фосфоліпідний склад біомембран різних тканин в організмі риб генетично детермінований і характеризується відносною сталістю [181]. Однак хронічний вплив несприятливих чинників може призвести до порушення роботи системи, про що можуть свідчити значення, що виходять за межі норми і є індикатором патологічних станів організму.

Для узагальнення біологічних змін ліпідного спектру нами було проаналізовано особливості перозподілу ліпідних компонентів між внутрішньою та зовнішньою поверхнею двохшарової біологічної мембрани досліджуваних тканин риб на основі низки коефіцієнтів (співвідношень): ХС/ФЛ, ФХ/ФС, ФЕА/ФС, СФМ/ФХ та ФХ/ФЕА+ФС+ФІ.

Як правило, ФЕА, ФС і ФІ розподілені на внутрішній поверхні двохшарової біомембрани, а ФХ і СФМ на зовнішній поверхні. Цей розподіл регулюється спеціальними білками переносниками: фліпазами, флопазами, скрамблазами, які також контролюють і зміни співвідношень «нейтральних» (ФХ і ФЕА) і «кислих» (ФС і фосфатидна кислота) фосфоліпідів у бішарі мембрани [14, 149].

Одним з біохімічних механізмів адаптації біліпідного шару є зміна співвідношення ХС / ФЛ, яке вважається одним з показників, що характеризують рідинність мембрани. Підвищення цього індексу, за рахунок збільшення кількості ХЛ сприяє зростанню її в'язкості і, як наслідок, зменшенню іонної проникності і зміні активності мембранозв'язаних ферментів. Найчастіше зростання даного індексу корелює з впливом низьких температур та токсичних чинників [89].

Ступінь мікровязкості ліпідного бішару контролює процес рухливості рецепторів на поверхні плазматичної мембрани, необхідний для формування специфічних біохімічних сигналів і передачі їх всередину клітини при різних умовах середовища [68].

Аналіз результатів дослідження показав, що значення відношення холестерол/фосфоліпіди було найменшим у зябрах риб, виловлених з річок Серет (табл. 1). Найвищих значень показник співвідношення холестерол/фосфоліпіди досягав у зябровій тканині досліджуваних видів риб з р. Золота Липа. При цьому у зябрах карася та окуня із р. Золота Липа відмічене більш значне, порівняно з коропом та щукою, зростання даного співвідношення - у 1,8 та 1,7 рази щодо представників із р. Серет.

Очевидно у зябрах риб із р. Золота Липа зростання частки холестеролу щодо фосфоліпідів робить мембрану клітин більш стійкою до тосичного стресу, збільшує її кристалічність і знижує проникність для речовин полярної природи [217].

Таблиця 1

Відношення холестерол/фосфоліпіди в зябрах риб ($M \pm m$, $n=5$)

Річка	Вид риб			
	Короп	Карась	Щука	Окунь
Серет	$0,30 \pm 0,04$	$0,53 \pm 0,06$	$0,46 \pm 0,10$	$0,27 \pm 0,01$
Стрипа	$0,33 \pm 0,02$	$0,58 \pm 0,04$	$0,43 \pm 0,03$	$0,30 \pm 0,06$
Золота Липа	$0,42 \pm 0,10$	$0,93 \pm 0,13^*$	$0,55 \pm 0,05$	$0,46 \pm 0,03^*$

Значення відношення холестерол/фосфоліпіди було найменшим у печінці щук і карасів, виловлених з р. Золота Липа та окунів з р. Стрипа (табл. 2). Низьке значення індексу вказує на один з механізмів адаптивної реакції до умов середовища, що зводиться до зміни (підвищення) проникності біомембран, в результаті чого змінюється функціональна активність клітинних рецепторів, а також швидкість транспорту іонів, метаболітів і води [184].

Найвищих значень показник співвідношення холестерол/фосфоліпіди досягав у гепатоцитах коропів та щук з р. Стрипа та у печінці коропів та окунів з р. Золота Липа.

Таблиця 2

Відношення холестерол/фосфоліпіди в печінці риб ($M \pm m$, $n=5$)

Річка	Вид риб			
	Короп	Карась	Щука	Окунь
Серет	$0,57 \pm 0,07$	$0,56 \pm 0,10$	$0,59 \pm 0,09$	$0,55 \pm 0,07$
Стрипа	$0,74 \pm 0,11^*$	$0,58 \pm 0,06$	$0,77 \pm 0,04^*$	$0,47 \pm 0,11$
Золота Липа	$0,69 \pm 0,07$	$0,41 \pm 0,05$	$0,46 \pm 0,02$	$0,65 \pm 0,01$

Очевидно у печінці за умов зростання частки холестеролу щодо фосфоліпідів клітинна мембрана стає менш текучою та більш стійкою до проникнення токсикантів полярної природи. Зростання частки фосфоліпідів обумовлює посилення їх регуляторної ролі у функціонуванні транспортних білків, що в цілому призводить до активнішого виведення біотрансформованих метаболітів з клітин печінки.

Аналіз отриманих результатів показав, що значення відношення холестерол/фосфоліпіди у м'язах коропа і окуня було меншим ніж у карася та щуки, виловлених з річок Серет та Стрипа (табл. 3). Максимальних значень показник співвідношення холестерол/фосфоліпіди досягав у м'язовій тканині коропа, щуки та окуня з р. Золота Липа.

Таблиця 3

Відношення холестерол/фосфоліпіди в м'язах риб ($M \pm m$, $n=5$)

Річка	Вид риб			
	Короп	Карась	Щука	Окунь
Серет	$0,31 \pm 0,03$	$0,48 \pm 0,13$	$0,46 \pm 0,08$	$0,35 \pm 0,07$
Стрипа	$0,37 \pm 0,02$	$0,53 \pm 0,09$	$0,51 \pm 0,07$	$0,36 \pm 0,09$
Золота Липа	$0,60 \pm 0,06^*$	$0,47 \pm 0,02$	$0,91 \pm 0,14^*$	$0,51 \pm 0,02^*$

Зростання частки холестеролу відносно фосфоліпідів робить мембрану клітин більш стійкою до зовнішнього стресу, збільшує її мікров'язкість і знижує проникність для води та іонів [217].

Окрім того, ступінь мікровязкості ліпідного бішару контролює процес рухливості рецепторів на поверхні плазматичної мембрани, необхідний для формування специфічних біохімічних сигналів і передачі їх всередину клітини при різних екологічних умовах [68].

Оцінку біологічних змін фосфоліпідного спектру здійснили на основі коефіцієнтів відношення вмісту фракцій цих фосфоліпідів. Було встановлено найнижче значення показника $[ФХ/(ФЕА+ФС+ФІ)]$ у зябрах усіх досліджуваних видів риб виловлених із р. Золота Липа, що вказує на посилення деструкції зовнішнього біліпідного шару (рис. 1). Це може розглядатися як адаптивна відповідь на несприятливі чинники середовища, адже відомо, що накопичення фосфоліпідів внутрішнього шару мембрани сприяє зменшенню її плинності та зниженню проникності для токсикантів [104].

Подібна асиметрія розміщення фосфоліпідів сприяє модуляції проникності біомембрани та є реакцією на несприятливі чинники зовнішнього середовища.

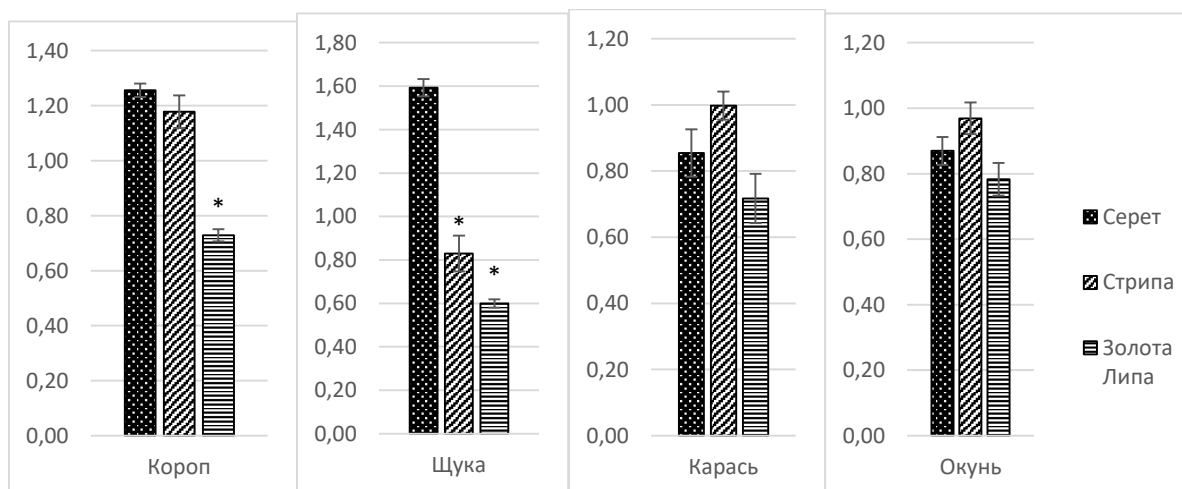


Рис. 1. Співвідношення вмісту фракцій $ФХ/(ФЕА+ФС+ФІ)$ в клітинах зябер риб з річок Західного Поділля ($M \pm m$, $n=5$)

Опосередкованим підтвердженням цього є загальна тенденція до збільшення співвідношення ФХ/ФС та ФЕА/ФС у біологічних мембранах зябер риб з р. Золота Липа (рис. 2, 3).

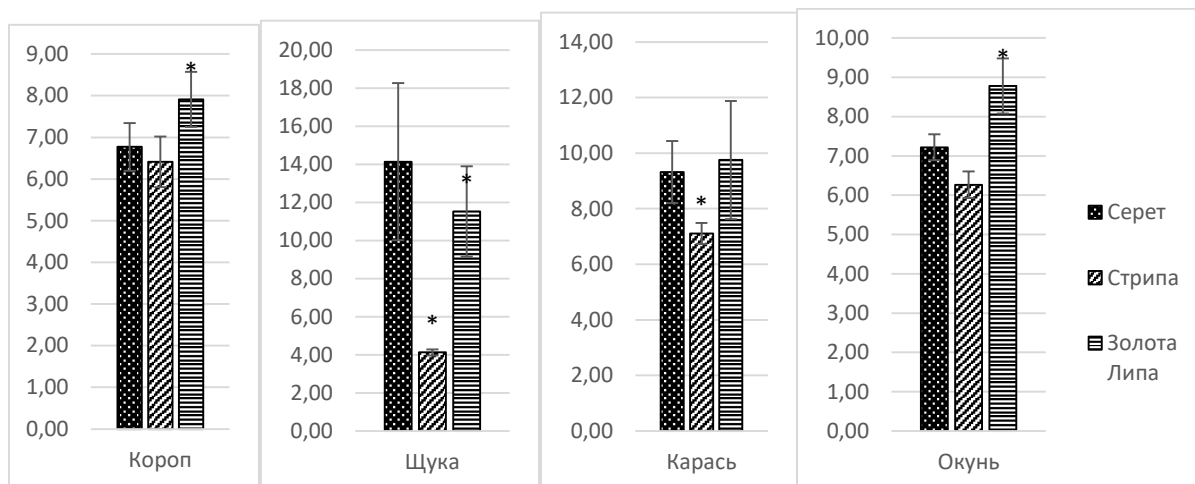


Рис. 2. Співвідношення вмісту фракцій ФХ/ФС в клітинах зябер риб з річок Західного Поділля ($M \pm m$, $n=5$)

Особливо відчутним є зростання коефіцієнта ФЕА/ФС для зябер коропа та щуки з р. Золота Липа, де значення даного індекса перевищує у 2-3 рази ці показники представників, виловлених з річок Серет та Стрипа. Опосередковано це вказує на пертворення ФС та ФХ на ФЕА [104].

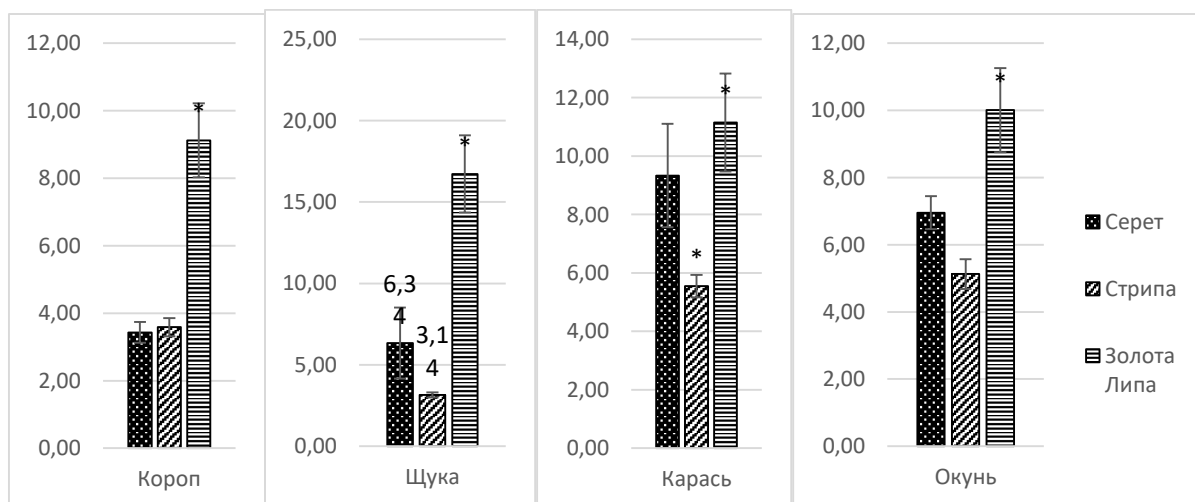


Рис. 3. Співвідношення вмісту фракцій ФЕА/ФС в клітинах зябер риб з річок Західного Поділля ($M \pm m$, $n=5$)

Було відмічено для коропа та щуки в низці річок Серет - Стрипа – Золота Липа достовірне збільшення співвідношення СФМ/ФХ у біологічних мембранах зябер, що, очевидно, обумовлено модуляцією каталітичної активності церамідхолінфосфотрансферази та вказує на перерозподіл фракцій фосфоліпідів зовнішнього шару біомембрани (рис. 4).

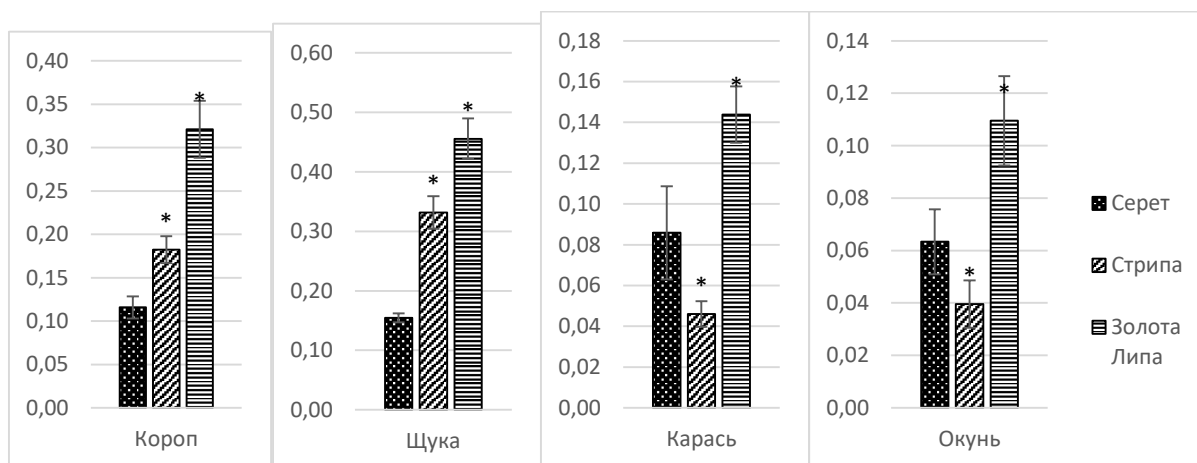


Рис. 4. Співвідношення вмісту фракцій СФМ/ФХ в клітинах зябер риби з річок Західного Поділля ($M \pm m$, $n=5$)

У цілому досліджувані коефіцієнти-співвідношення ліпідних фракцій у зябрах риби насамперед визначаються екологічними умовами існування гідробіонтів.

Печінка є основним органом метаболізму ліпідів, де синтезуються основні їх фракції. Тому важливо проаналізувати характер змін фосфоліпідного профілю даного органу досліджуваних видів риби. Результати аналізу показали, що, на відміну від зябер, у печінці риби встановлено як видові, так і екологічні особливості модуляції індексу ФХ/(ФЕА+ФС+ФІ) (рис. 5). Так, було відмічено, що значення показника $[ФХ/(ФЕА+ФС+ФІ)]$ у печінці досліджуваних видів риби з річок Стрипа та Серет практично не відрізнялися, тоді як у печінці коропа і щуки з р. Золота Липа дане співвідношення значимо зростало, а у мембранах гепатоцитів карася та окуня – знижувалося.

Такі зміни показують, що ліпідний склад біологічних мембран печінки різних видів риб по різному реагує на несприятливі екологічні умови.

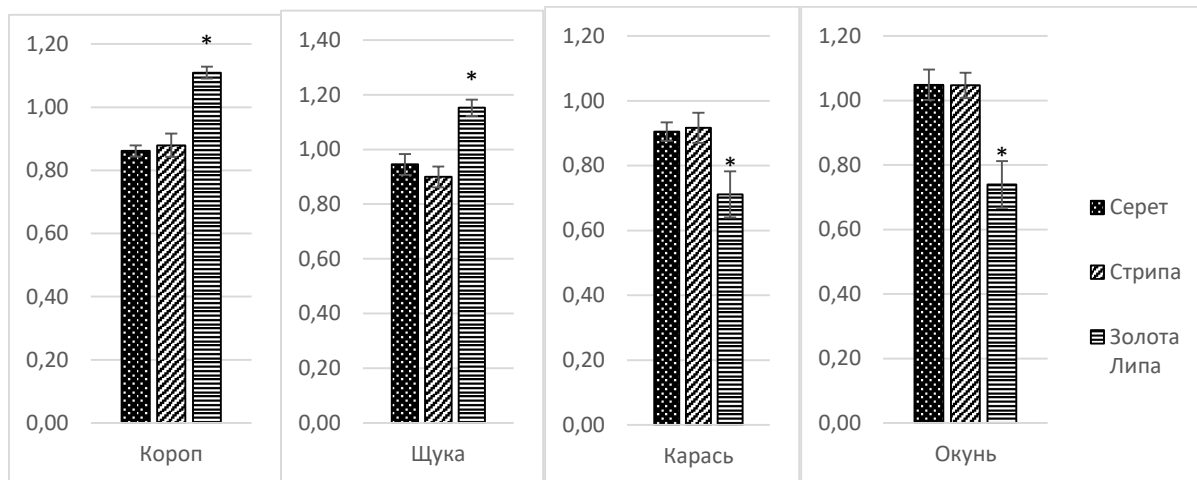


Рис. 5. Співвідношення вмісту фракцій ФХ/ФЕА+ФС+ФІ в клітинах печінки риб з річок Західного Поділля ($M \pm m$, $n=5$)

Було встановлено, що профілі індексів ФХ/ФС та ФЕА/ФС для печінки риб практично співпадають, проте абсолютні їх значення є нижчими для коропа та щуки (рис. 6,7). Так, у печінці коропа та щуки максимальні значення даних співвідношень були відмічені для коропів та щук із р. Стрипа, а мінімальні у гепатоцитах риб із р. Золота Липа.

Для карасів та окунів найнижче значення даних показників було відмічено в печінці риб з р. Стрипа, що свідчить про зростання частки ФС щодо ФХ та ФЕА. Відомо, що накопичення ФС поряд з ФІ бере участь в індукції активності комплексу Na^+ , K^+ -АТФ-ази - ключового ферменту осморегуляції [14].

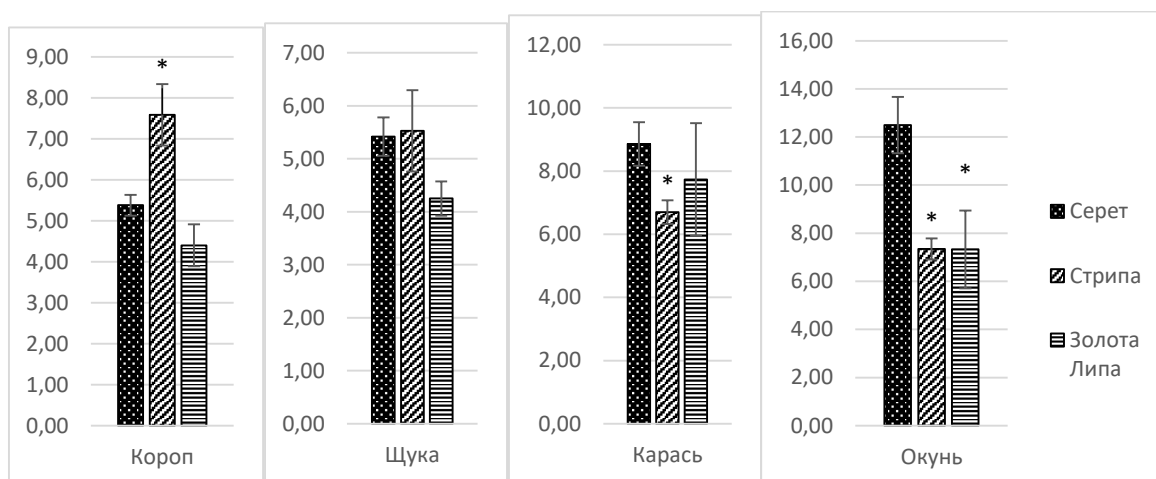


Рис. 6. Співвідношення вмісту фракцій ФХ/ФС в клітинах печінки риб з річок Західного Поділля ($M \pm m$, $n=5$)

Найвищого значення індекси ФХ/ФС та ФЕА/ФС набували у печінці окуня з р. Серет – 12,5 та 10,2 відповідно. Очевидно, це пояснюється активною участю ФС як попередника синтезу ФЕА за участю фосфатидилсериндекарбоксилази. Відомо, що в гепатоцитах печінки форелі реалізуються шляхи перетворення ФЕА в ФС та зворотнього за участі ФЕА-метилтрансферази і ФС-декарбоксилази відповідно [168].

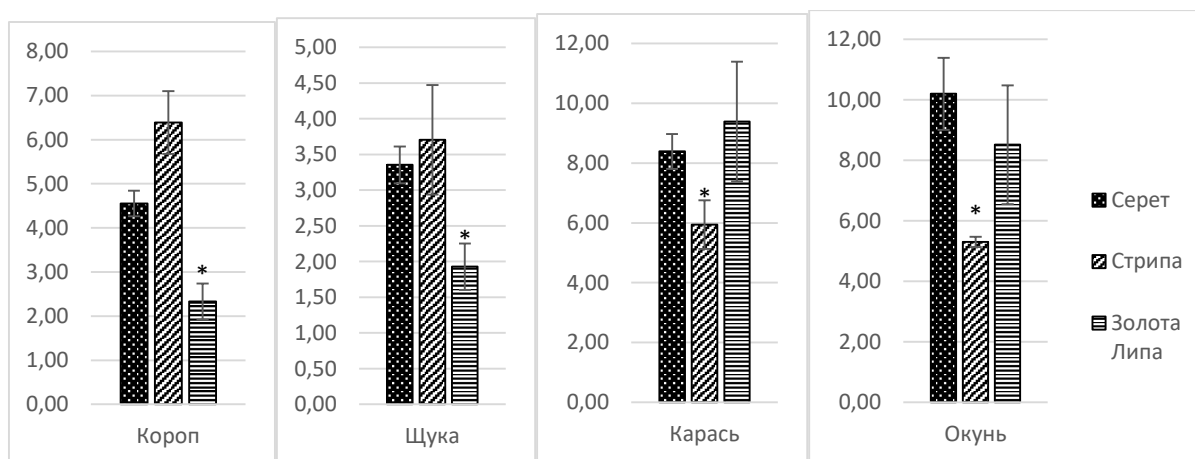


Рис. 7. Співвідношення вмісту фракцій ФЕА/ФС в клітинах печінки риб з річок Західного Поділля ($M \pm m$, $n=5$)

На відміну від зябер, у тканинах печінки коропа та щуки було відмічено протилежний характер змін співвідношення СФМ/ФХ (рис. 8). Так, даний індекс в гепатоцитах коропа та щуки, в цілому, пропорційно

знижувався в низці Серет – Стрипа – Золота Липа, що, очевидно, може бути свідченням зростання частки ФХ відносно СФМ у біомембранах печінки риб у даному переліку річок.

Насьогодні відомо, що сфінголіпіди і метаболіти сфінгомієлінового циклу (сфінгозин, сфінгозин-1-фосфат, цераміди) можуть виступати як вторинні месенджери в процесах росту, диференціювання та апоптозу клітин [127].

Разом з тим, слід відмітити, що найвищого значення індекс СФМ/ФХ досягав у мембранах гепатоцитів карасів та окунів, виловлених із річки Золота Липа. Відомо, що в молекулах СФМ містяться насичені і мононенасичені жирні кислоти з ланцюгом, що містить понад 22 атоми вуглецю, тому збільшення його вмісту в біомембранах призводить до підвищення їх мікророзчинності [58].

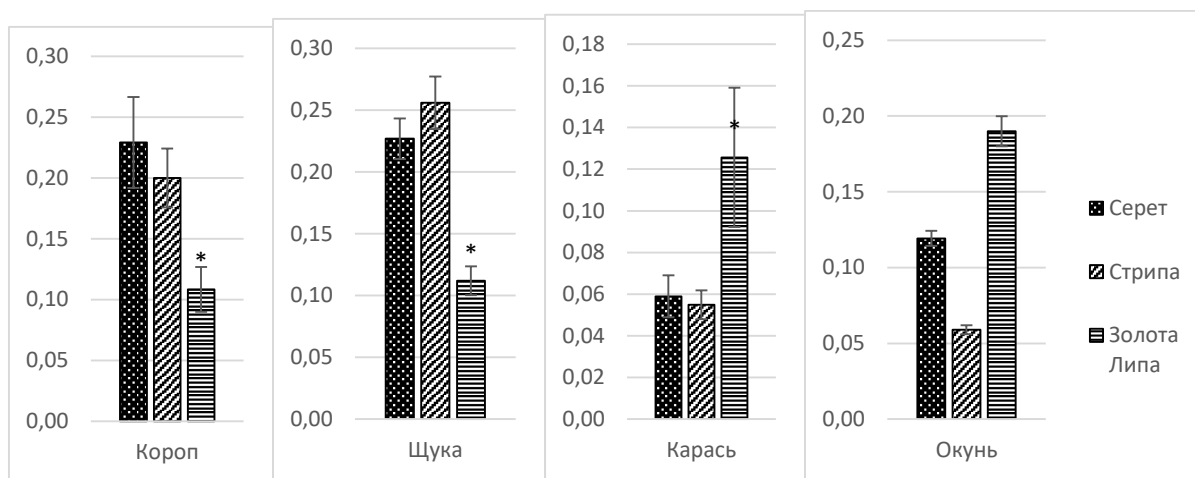


Рис. 8. Співвідношення вмісту фракцій СФМ/ФХ в клітинах печінки риб з річок Західного Поділля ($M \pm m$, $n=5$)

Окрім того, довгий час вважали, що єдиною функцією СФМ є заміна ФХ, як будівельної одиниці для утворення стабільної зовнішньої поверхні ліпідного бішару [126]

Аналіз коефіцієнтів співвідношення вмісту фосфоліпідів у тканинах м'язів риб показав їх більшу видову варіабельність порівняно з зябрами та печінкою. Так, індекс ФХ/ФЕА+ФС+ФІ у м'язовій тканині досліджуваних

видів набував вищих значень у хижих риб (від 1,5 до 2,33), порівняно з мирними (від 0,87 до 1,35) (рис. 9). Було відмічено також залежність даного співвідношення від екологічного стану малих річок. Так, у коропа та карася мало місце зростання вмісту ФХ на фоні зниження суми ФЕА+ФС+ФІ в низці річок Серет-Стрипа-Золота Липа. Очевидно, має місце ущільнення зовнішньої та зростання плинності внутрішньої поверхні біологічної мембрани даних видів як адаптивне пристосування до екологічних умов за рахунок модуляції ферментних систем [149]. На відміну від мирних риб, нами було відмічене мінімальне значення даного коефіцієнта у м'язах окуня та щуки з р. Золота Липа.

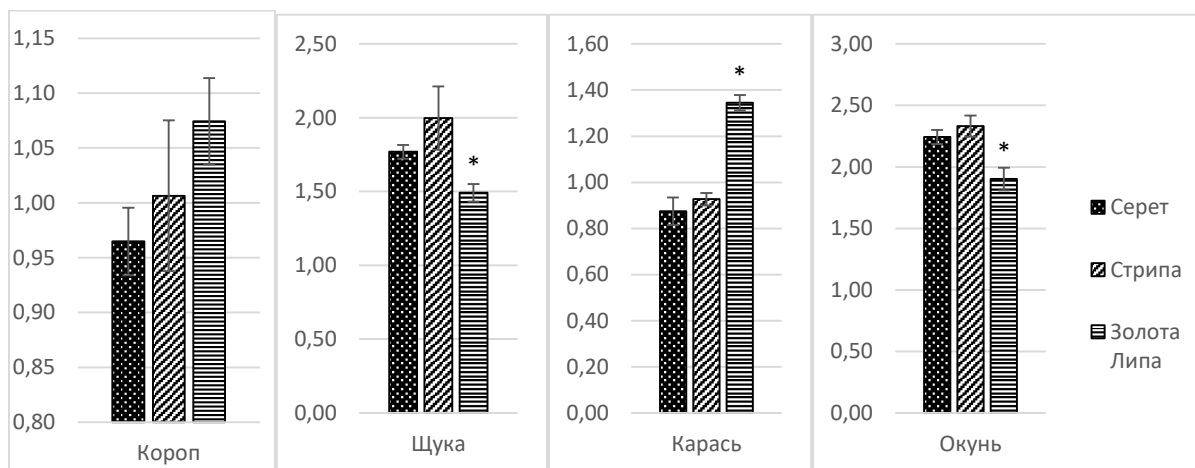


Рис. 9. Співвідношення вмісту фракцій ФХ/ФЕА+ФС+ФІ в клітинах м'язів риб з річок Західного Поділля ($M \pm m$, $n=5$)

Індекси ФХ/ФС та ФЕА/ФС у м'язах риб відзначалися значною видовою варіабельністю (рис. 10, 11).

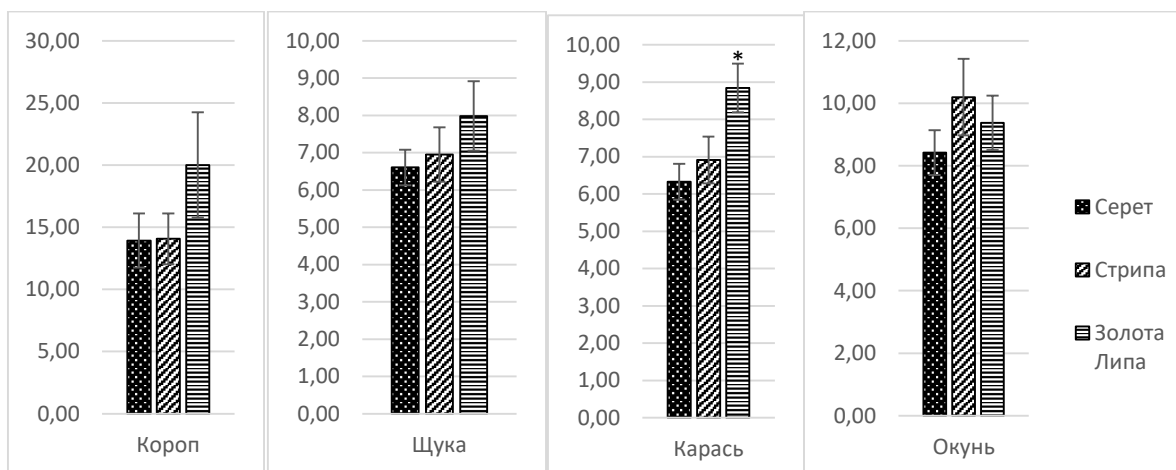


Рис. 10. Співвідношення вмісту фракцій ФХ/ФС в клітинах м'язів риб з річок Західного Поділля ($M \pm m$, $n=5$)

Максимальних значень дані показники досягали у м'язовій тканині коропа та були, у загальному, в 2-3 рази вищими від співвідношення ФХ/ФС в інших видів риб. Разом з тим, найвищим значення даного індексу було у м'язах усіх видів риб із р. Золота Липа, що, в цілому, показує зниження частки кислих фосфоліпідів на внутрішній поверхні біологічної мембрани та може бути пов'язане з модуляцією осморегуляції [14].

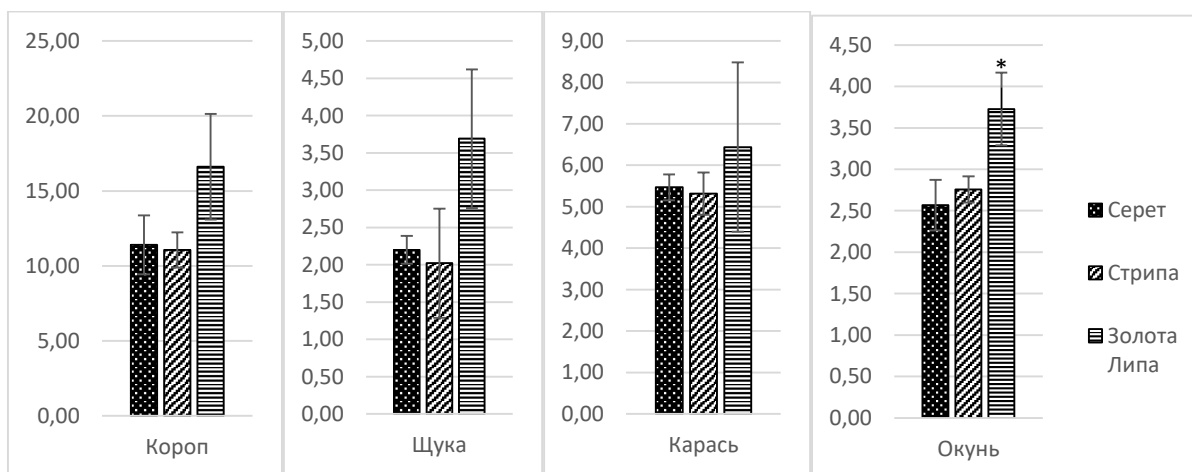


Рис. 11. Співвідношення вмісту фракцій ФЕА/ФС в клітинах м'язів риб з річок Західного Поділля ($M \pm m$, $n=5$)

На відміну від печінки та зябер, у тканинах м'язів співвідношення СФМ/ФХ практично не змінювалося та мало залежало від виду риб та екологічних умов їх існування (рис. 12). Відомо [181], що в окремих

випадках співвідношення фосфоліпідів у біомембранах може бути відносно постійним.

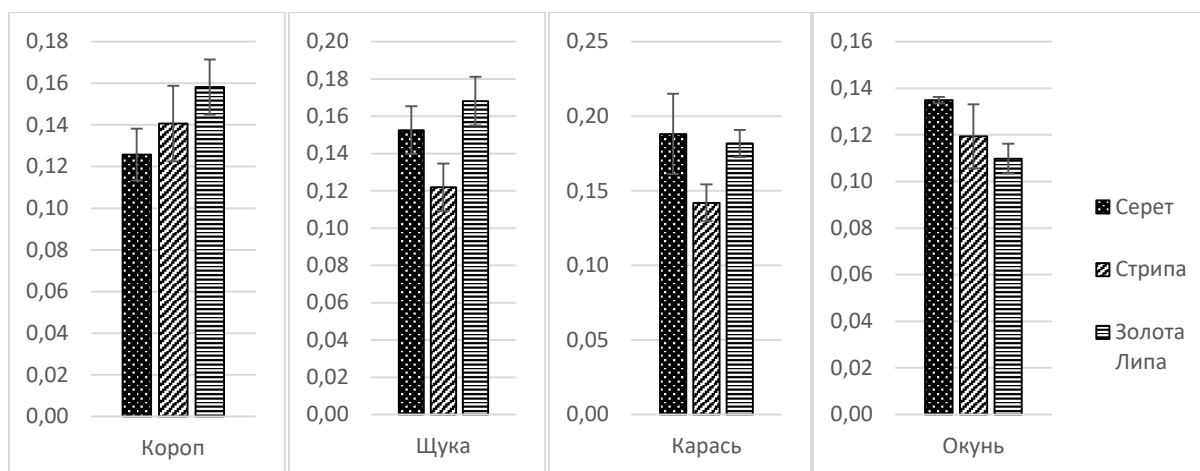


Рис. 12. Співвідношення вмісту фракцій СФМ/ФХ в клітинах м'язів риб з річок Західного Поділля ($M \pm m$, $n=5$)

Отже, ліпідний статус може бути одним з показників інтенсивності обмінних процесів в організмі тварин, зокрема у риб, і непрямим показником умов їх середовищ існування. Пристосування до несприятливих умов забезпечується фізіолого-біохімічними механізмами, що включають перебудови ліпідних систем організму, які є наслідком зміни співвідношень окремих класів ліпідів. На основі проаналізованих співвідношень слід зазначити, що індекси зябер особливо чітко відображають екологічні умови водойми та порівняно мало залежать від виду риб. Так, у зябрах усіх досліджуваних видів риб з р. Золота Липа відмічено найнижчі значення $ФХ/ФЕА+ФС+ФІ$, тоді індекси $ФЕА/ФС$ та $СФМ/ФХ$ були максимальними. Співвідношення фосфоліпідів у печінці володіють як видовою специфікою, так і обумовлюються рівнем антропогенного навантаження на водойму. Було відмічено однаковий характер змін співвідношень $ФХ/ФЕА+ФС+ФІ$ та $ФЕА/ФС$ у печінці коропа та щуки і окуня та карася. Значення індексів $ФХ/ФС$ та $СФМ/ФХ$ носили різновекторний характер та залежали як від виду риб, так і

гідрохімічних характеристик водойми. У м'язовій тканині, як і в печінці значення досліджуваних індексів залежали від виду риб та екологічних особливостей досліджуваних річок.

ВИСНОВКИ

На підставі порівняння загального вмісту, фракційного складу ліпідів і продуктів їх пероксидного окиснення в тканинах *Cyprinus carpio* L., *Carassius gibelio* Bloch., *Perca fluviatilis* L., *Esox lucius* L з малих річок Західного Поділля (Серет, Стрипа, Золота Липа) встановлено особливості ліпідного обміну та механізми формування резистентності поширених прісноводних видів риби в умовах антропогенного навантаження.

1. Вміст Феруму у воді всіх досліджених річок перебуває майже на одному рівні (76–81 мкг/л). Найвищий вміст Мангану виявлено у воді урбановантаженої р. Золота Липа (45 мкг/л). У цій річці також зафіксовано найвищу концентрацію Цинку, Кобальту та Купруму в донних відкладах (210, 67, 16 та 38 мг/кг відповідно). Відмічений значно нижчий вміст металів у воді, донних відкладах та береговому ґрунті р. Стрипи, яка є умовно чистою.
2. Відзначено вищий вміст загальних ліпідів у тканинах риби з річок Стрипа (умовно чиста зона) та Серет (сільськогосподарськонантажена зона). При цьому максимальна кількість загальних ліпідів відмічена в печінці коропа з р. Серет (71,3 мг/г). Найнижчий сумарний вміст ліпідів та фосфоліпідів було відмічено у зябрах, печінці та м'язах усіх видів риби з р. Золота Липа (урбановантажена зона).
3. У зябрах, печінці та м'язах усіх видів риби з р. Золота Липа відмічено високі концентрації моноацилгліцеролів та неестерифікованих жирних кислот, що вказує на переважання ліполітичних процесів у клітинах тканин та активне використання ліпідних резервів для адаптації до токсичних чинників водного середовища.
4. Профілі співвідношення фосфоліпідів у зябрах коропа, карася, щуки та окуня мають подібний характер. У всіх тканинах риби найвищими є частки фосфатидилхоліну та фосфатидилетаноламіну. У зябрах коропа та щуки в

низці водотоків Серет→Стрипа→Золота Липа зростає кількість сфінгомієліну, фосфатидилетаноламіну та зменшується вміст фосфатидилхоліну, у печінці – зростає кількість фосфатидилхоліну та зменшується частка сфінгомієліну. У м'язах риб з р. Золота Липа, порівняно з річками Серет та Стрипа, відмічена менша кількість триацилгліцеролів та вища частка лізофосфатидилхоліну, що є наслідком антропогенного впливу.

5. Найвищими показники ПОЛ є у тканинах риб, виловлених з р. Золота Липа, що є наслідком підвищених концентрацій токсикантів у даній річці. Найнижчий рівень ТБК-активних продуктів та гідропероксидів відмічений у представників з р. Стрипа, що, очевидно, обумовлено найменшим антропогенним тиском на цей водотік.
6. Вміст гемоглобіну був найвищим у крові коропів з р. Стрипа, а найнижчим – у карасів та окунів, виловлених із р. Золота Липа і у щук із р. Серет. Найвищою концентрація гемоглобіну була в крові усіх досліджених видів риб, виловлених з р. Стрипа. Найбільше ТБК-активних продуктів накопичується в еритроцитах риб із р. Золота Липа, а гідропероксидів ліпідів – в клітинах крові представників із р. Серет, що може бути індикатором антропогенного (токсичного) тиску на риб. Найменший вміст гідропероксидів ліпідів та вторинних продуктів ПОЛ спостерігали в еритроцитах представників із р. Стрипа з найменшим антропогенним навантаженням.
7. Значення відношення холестерол/фосфоліпіди було найнижчим у зябрах риб, виловлених з річки Серет, а найвищим – у зябровій тканині карася та окуня з найбільш антропогенно трансформованої р. Золота Липа. У печінці відношення холестерол/фосфоліпіди було найменшим у щук і карасів, виловлених з р. Золота Липа та окунів з р. Стрипа. Найвищих значень цей показник досягав у печінці коропів та щук з р. Стрипа, а також коропів та окунів з р. Золота Липа. У м'язах представників усіх

досліджених видів риб, за винятком карася, з р. Золота Липа, відмічені найвищі значення відношення холестерол/фосфоліпіди, що вказує на зростання мікров'язкості мембран та зниження їх проникності.

8. Індокси зябер особливо чітко відображають екологічні умови водойми та порівняно мало залежать від виду риби. У зябрах усіх досліджених видів риби з р. Золота Липа відмічено найнижчі значення ФХ/ФЕА+ФС+ФІ , тоді як індокси ФЕА/ФС та СФМ/ФХ були максимальними. Співвідношення фосфоліпідів у печінці та м'язах мають як видову специфіку, так і обумовлені рівнем антропогенного навантаження на водойму. Зміни співвідношень ФХ/ФЕА+ФС+ФІ та ФЕА/ФС носять однаковий характер у печінці коропа та щуки і окуня та карася.
9. Згідно результатів гідрохімічного аналізу, найбільш антропогенно трансформованою із досліджених водотоків є р. Золота Липа, а найменш забрудненою – р. Стрипа, що підтверджується змінами показників ліпідного складу тканин риби. Одержані в дисертаційній роботі результати щодо зміни вмісту ліпідів, їх фракцій, активності процесу пероксидного окиснення ліпідів, а також гематологічні показники можуть бути використані як біомаркери інтоксикації організму риби та для біоіндикації забруднення прісноводних водойм.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. А.с. №1084681 СССР, МКИ 9"Способ определения гидроперекисей липидов в биологических тканях" / Мирончик В. В. — №3468369/28-13; заявл.08.07.82; опубл. 07.04.84 Бюл. № 13
2. Абрамова Ж.И., Оксенгендлер Г.И. Человек и противокислительные вещества. Л.: Наука, 1985. 230 с.
3. Алабастер Дж. Ллойд Р.М. Критерии качества воды для пресноводных рыб. Легкая и пищевая промышленность. 1984. 344 с
4. Арсан О. М., Давидов О. А., Дьяченко Т. М. та ін. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / За ред. Романенко В. Д. К.: Логос, 2006. 408с.
5. Батраков С.Г., Никитин Д.И., Ружицкий А.О., Оранская М.С. Сфинголипиды – основной тип полярных липидов пресноводной грамотрицательной бактерии *Arcocella aquatica*. *Биоорг. химия*. 1998. Т. 24 (10). Р. 768–777.
6. Бергельсон Л.Д. Мембраны, молекулы, клетки / отв. ред. М. В. Волькенштейн: Академия наук [АН] СССР. М.: Наука, 1982. 183 с.
7. Бергельсон Л.Д. О возможном участии липидов в накоплении и усилении биологических сигналов. *Журн. эволюц. биохим. и физиол.* 1986. Т. 22, № 4. С. 357-360.
8. Биоиндикация экологического состояния морских акваторий с помощью биомаркеров рыб / Руднева И. И. та ін. *Водные ресурсы*. 2011. Т. 38, № 1. С. 92–97.
9. Биохимия : [учеб. для вузов] / Алейникова Т. Л., Авдеева Л. В., Андрианова Л. Е. и др. : под ред. Е. С. Северина. М. : ГЭОТАР–МЕД, 2003. 779 с.
10. Бияк В. Я. , Ляврін Б. З., Хоменчук В. О., Курант В.З. Аналіз окремих гідрохімічних показників деяких малих річок Західного Поділля.

- Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія.* Тернопіль, 2010. № 4 (45). С. 115–121.
11. Бияк В.Я. Білково-нуклеїновий обмін у риб малих річок Західного Поділля. Дис. на здоб. наук. ступеня канд.. біологічних наук. Тернопіль 2013р., 163 с.
 12. Богдан В.В. Влияние тяжелых металлов на липиды молоди осетра. *Экологическая физиология и биохимия рыб.* Т. 1. 2000. С. 29-30.
 13. Болгова О.М. Рипати П.О, Полина А.В. Жирные кислоты кур и рыб при включении в их рационы комплексов кобальта и никеля. *Сравнительная биохимия водных животных.* Петрозаводск, 1983. С. 93-98.
 14. Болдырев А.А., Кяйвярйнен Е.И., Илюха В.А. Биомембранология: учебное пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 226 с.
 15. Болдырев А.А., Прокопьева В.Д. Как регулируется активность мембранных ферментов. *Биологические науки.* 1985. N 3. С. 5–13.
 16. Бурлакова Е.Б. Влияние липидов мембран на ферментативную активность. *Липиды. Структура, биосинтез, превращения и функции.* М.: Наука, 1977. С. 16–27.
 17. Васьковский В. Е. Липиды. *Соросовский образовательный журнал.* 1997. № 3. С.32
 18. Владимиров Ю.А. Нарушение барьерных свойств внутренней и наружной мембран митохондрий, некроз и апоптоз. // *Биологические мембраны.* 2002. № 19. С. 356–377.
 19. Водний Кодекс України. Постанова Верховної Ради № 214/95. ВР від 06.06.95.
 20. Водогрецкий В. Е. Антропогенное изменение стока малых рек. Л.: Гидрометеоиздат, 1990. 176 с.

21. Воробьев В. И. Микроэлементы и их применение в рыбоводстве. М.: Пищевая промышленность, 1979. 183с.
22. Высоцкая Р.У. Руоколайнен Т.Р. Эколого-биохимические аспекты изучения реакции рыб на действие токсических веществ. *Первый симп. по биол. биох. рыб*: Тез. докл., Ярославль, октябрь, 1991 г. Ярославль, 1991. С.43–45.
23. Галичева Е. Е. Егорова М. Н. Влияние микроэлементов кобальта, цинка, молибдена при введении их в корм на рыбоводные и физиологические показатели сеголетков карпа. *Индустриальные методы рыбоводства*: научн.труды ВНИИРХ. М. 1972. Вып. 1. С. 46–60.
24. Гандзюра В.П. Игнатюк А.А. Влияние ионов свинца и аммония на биопродуктивные параметры молоди рыб. *Гидробиол. журн.* 1998. Т. 34, № 1. С. 85-90.
25. Геннис Р. Биомембраны: Молекулярная структура и функции. М.: Мир, 1997. 624 с.
26. Германович А.Д. Чекалтана Д.А., Пименова Т.В. Динамика липидного состава тела молоди стальноголового лосося *Salmo gairdneri rich.* при адаптации к солоноватой воде. *ДАН СССР*. 1988. Т. 30, № 3. С. 764-769.
27. Гершанович А.Д. Лаптин В.И., Шатуновский М.И. Особенности обмена липидов у рыб. *Успехи совр. биологии*. 1991. Т. 111, №2. С. 207–218.
28. Гнатишин Л. Застосування системи класифікації ґрунтів ФАО / WRB до ґрунтової карти Тернопільської області. *Матер. наук. студент. конф., присвяченої 130-річчю Чернівецького університету*. Біологічні, хімічні та географічні науки. Чернівці 2005. С. 41-42.
29. Головина Н. А. Кровь как диагностическая система физиологического состояния организма. *Первый конгресс ихтиологов России: сб. тез.* Астрахань 1997. С. 215-216.

30. Грициняк І.І. Смолянінов К.Б., Янович В.Г. Обмін ліпідів у риб: монографія. Львів: Тріада плюс, 2010. 336 с.
31. Грубинко В.В., Леус Ю.В., Арсан О.М. Перекисное окисление липидов в тканях карпа при действии аммиака. *Гидробиол. журнал*. 1996. Т. 32. № 4. С. 52-57.
32. Грубінко В.В., Смольський О.С., Коновец І.М., Арсан О.М. Гемоглобін риб при дії аміаку та солей важких металів. *Гідробіол. журн*. 1995. № 4. С. 82-87.
33. Гулан П.В. Физиологические аспекты метаболизма фосфоинозитидов. *Успехи совр. биол.* 1981. Т. 91, № 2. С. 162 – 177.
34. Давыдов О. Н. Исаева Н. М., Куровская Л. Я. Роль гидробионтов в онкоэкологическом мониторинге. *Наук. зап. Тернопіл. держ. пед. ун-ту. Серія: Біологія*. 2001. №. 4(15). С. 41-42.
35. Долішній М.І., Єпіфанов А.О. Основні напрямки вирішення еколого-економічних проблем Північного Причорномор'я. К.: РВПС України НАН України, 2006. 180с.
36. Дятловицкая Э. В. Безуглов В. В. Липиды как биоэффекторы. Введение. *Биохимия*. 1998. Т. 63. № 1. С.3-5.
37. Евтушенко Н.Ю. Борисюк А.Б. Влияние растворенной водой меди на биосинтетическую направленность обменных процессов в печени карпа. *Тр. в ВИНИТИ*. 1986. Т. 805. С. 11-16.
38. Евтушенко Н.Ю. Интенсивность липидного обмена в печени карпа в зависимости от концентрации марганца в воде. *Гидробиол. журн*. 1985. Т. 21, № 6. С. 62-66.
39. Евтушенко Н. Ю. Физиологическое значение отдельных микроэлементов в механизмах регуляции липидного обмена у рыб. *Тез. докл 6-ой Всесоюз. конф. по эколог. физиол. и биохим. рыб*. Вильнюс 1985. С. 772.

- 40.Жиденко А.О. Особенности метаболизма энергетических компонентов у зимующей молодежи карпа и роль адаптивных механизмов в ее выживаемости: Автореф. дис. канд. биол. наук: 03.00.04. К., 1990. 18 с.
- 41.Забокрицька М. Р. Гідрохімічний режим та оцінка якості річкових вод басейну Західного Бугу на території України. Автореф. дис. н. геогр. н. КНУ.Київ, 2005. 19 с.
- 42.Загальні етичні принципи експериментів на тваринах. *Ендокринологія*. 2003. Т. 8. № 1. С.142-145
- 43.Зверев В. П. Гидрогеохимия осадочного процесса. М.: Наука, 1993. 176с.
- 44.Зиновьев Е. А., Мандрица С. А. Методы исследования пресноводных рыб: учебное пособие по спецкурсу. Пермь: Пермский ун-т., 2003. 113с.
- 45.Ипатова О.М. Фосфогливы: механизм действия и применение в клинике. М.: ГУ НИИ биомедицинской химии РАМН, 2005. 318 с.
- 46.Искра Т. Д. Влияние цинка, марганца и меди на функциональное состояние гибрида пестрого и белого толстолобиков и карпа в раннем онтогенезе в условиях правобережья р. Волги Саратовской области: автореф. дисс. на соискание уч. степени канд. биолог. наук : спец. 03.00.13 “Физиология”. Астрахань, 2002. 23 с.
- 47.Калачнюк Г. І., Грабовенський І. Й., Савка О. Г. та ін. Про оцінку метаболічної активності вмісту рубця. *Вісник с/г науки*. 1978. №5. С.72—77.
- 48.Карагезян К. Фосфолипиды и их роль в жизнедеятельности организма. – Ереван: Айастан, 1972. – 264 с.
- 49.Карпов В. І, Сіренький С. П., Данилко В. К. Еколого-економічні проблеми довкілля Житомирщини: монографія / Під заг. ред. П. П. Михайленка. Житомир, 2001. 320с.
- 50.Кейтс М. Техника липидологии. Выделение анализ и идентификация липидов. М.: Мир, 1975. 322с.

- 51.Клименко М. О., Вознюк Н. М. Екологічний стан української частини євро регіону. Рівне: НУВГП, 2007. 203 с.
- 52.Климов А. Н., Никульчева А. Н. . Обмен липидов и липопротеидов и его нарушения. СПб.: Питер-ком., 1999. 512с.
- 53.Козловская В. И., Павлов Д. Ф., Селютин А. П и др. Содержание коллагена позвоночника и активность ацетилхолинэстеразы мозга у плотвы Рыбинского водохранилища. *Физиол. аспекты токсикол. гидробионтов : сб. научн. трудов*. Ярославль: Ярославский гос. ун-т, 1989. С. 14—30.
- 54.Коломийцева И. К., Перепелкина Н. И., Патрушев И. В., Попов В.И. Роль липидов в сборке эндоплазматического ретикулума и диктиосом нейрональных клеток коры головного мозга якутского суслика *Citellus undulates* при гибернации. *Биохимия*. 2003. Т. 68. Вып. 7. С. 954—967.
- 55.Копытов Ю. П. Новый вариант тонкослойной хроматографии липидов. *Экология моря*. 1983. № 12. С.76-80.
- 56.Костецкий Э.Я., Веланский П.В., Санина Н.М. Состав фосфолипидов и жирных кислот фосфатидилхолина и фосфатидилэтаноламина темной камбалы *Pleuronectes obscura* при термоадаптации. *Журн. эволюционной биохимии и физиологии*. 2018. Т. 54, N 2. С. 96—104.
- 57.Котов А.М. Сезонная динамика гематологических показателей у некоторых черноморских рыб и их изменение при экспериментальном отравлении нефтепродуктами. *Гидробиол. журн*. 1976. Т. XII, № 4. С. 63-68.
- 58.Крепс Е.М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. СПб: Наука, 1981. 339 с.
- 59.Крепс Е.М. Тюрин В.А., Челомин В.П. Исследование механизмов инициирования перекисного окисления липидов в синапсосах морских костистых рыб. *Журн. эволюц. биохим. и физиол*. 1987. Т. 23, № 4. С. 461-467.

60. Кудрявцев А. А., Кудрявцева Л. А., Привольнев Т. И. Гематология животных и рыб. М.: Колос, 1969. 320с.
61. Курант В.З. Роль білкового обміну в адаптації риб до дії іонів важких металів: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня докт. біол. наук: спец. 03.00.10 «Іхтіологія». К., 2003. – 38 с.
62. Лав Р. М. Химическая биология рыб. М.: Пищевая промышленность, 1976. 349с.
63. Лакин Г. Ф. Биометрия: Учебное пособие для биол. спец. Вузов. М.: Высш. шк., 1990. 352с.
64. Левина Э.Н. Общая токсикология металлов. Медгиз, Ленинградское отделение, 1972. 183 с.
65. Ленинджер А. Основы биохимии. М.: Мир, 1985. В 3-х т., Т 1. 367 с.
66. Лесников Л. А. Теоретические и методические аспекты разработки рыбохозяйственных ПДК. *Вод. ресурсы*. 1973. № 4. С. 154—158.
67. Линник П.Н., Набиванец В.И. Формы миграции металлов в пресных поверхностных водах. Л.: Гидрометеиздат, 1986. 270 с.
68. Лопухин Ю.М., Арчаков А.И., Владимиров Ю.А., Коган Э.М. Холестериноз. М.: Медицина, 1985. 350 с.
69. Лукьянова О.Н. Молекулярные биомаркеры. Владивосток: изд-во ДВГАЭУ, 2001. 196 с.
70. Ляврін Б. З., Бияк В. Я., Хоменчук В. О., Курант В. З. Фосфоліпідний склад клітин печінки та зябер риб як індикатор стану поверхневих вод річок Тернопільщини // *Біологія тварин*. 2014. Т. 16, № 2. С. 56- 65.
71. Ляврін Б. З., Хоменчук В. О., Курант В. З. Особливості гідрохімічного стану малих річок Західного Поділля // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. — Тернопіль, 2014. — № 2(59). - С. 38-44.

- 72.Ляврін Б. З., Хоменчук В. О., Курант В. З., Грубінко В. В. Видові особливості ліпідного складу деяких тканин прісноводних риб Західного Поділля // Доповіді НАН України. – 2014. – № 8. - С. 123-127.
- 73.Ляврін Б.З. Міжвидові відмінності вмісту та співвідношення фракцій фосфоліпідів деяких видів риб малих річок Західного Поділля // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. — Тернопіль, 2018. — № 2(73). – С. 102-105.
- 74.Мазманиди Н. Д., Зобова Н. А. и др. Изучение влияния нефтяного загрязнения морей на гидробионтов. М.: ВНИРО, 1972. 76 с.
- 75.Меерсон Ф. З. Основные закономерности индивидуальной адаптации. *В сб.: Физиология адаптационных процессов.* М.: Наука, 1986. С. 10-76.
- 76.Мельник В. Й. Антропогенне навантаження і класифікація екологічного стану басейнів малих річок. *Екологія, економіка, ринок:* Сб. наук. Труд. Одеса, 1999. С. 82-86.
- 77.Мельник В. Й. Екологічна оцінка та екологічні нормативи якості води річок Рівненської області. Дис. на здоб. наук. ступеня канд.. географічних наук. Рівне, 2001. 249 с.
- 78.Мелякина Э. И. Эколого-физиологические особенности видовых адаптаций карповых рыб к низкому уровню микроэлементов в водных экосистемах : автореф. дисс. на соискание уч. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.18 “Гидробиология”. Астрахань, 1984. 19 с.
- 79.Мецлер Д. Биохимия: Химические реакции в живой клетке. М.: Мир, 1990, Т. 2. 608 с.
- 80.Мисковец И. Я., Мольчак Я. О. Малые реки в структуре водного хозяйства Украины. *XV пленарное межвузовское совещание по проблеме эрозионных, русловых и устьевых процессов.* Волгоград: Перемена, 2000. с.129-130.

- 81.Моисеенко Т.И., 2009. Водная экотоксикология: Теоретические и прикладные аспекты. М: Наука, 2009. 400 с.
- 82.Мольчак Я. О., Герасимчук З. В., Мисковець І. Я. Річки та їх басейни в умовах техногенезу. Луцьк: РВВ ЛДТУ. 2004. 336 с.
- 83.Мур Дж., Рамамурти С. Тяжелые металлы в природных водах (контроль и оценка влияния). М.: Мир, 1987. 286 с.
- 84.Мурадеева Г.В., Серова С.С., Шандрагулина С.В. Основы лабораторной диагностики: Учебно-методическое пособие. Архангельск: ГОУ СПО «АМК», 2008. 208 с.
- 85.Мурзина С.А. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в эколого-биохимических адаптациях рыб северных морей. Дисс. на соиск. уч. степ. доктора биологических наук. М., 2019. 376 с.
- 86.Немова Н.Н. Биохимические эффекты накопления ртути у рыб. М. 2005. 135 с.
- 87.Немова Н.Н., Высоцкая Р.У. Биохимическая индикация состояния рыб. М: Наука, 2004. 316 с.
- 88.Немова Н.Н., Нефедова З.А., Мурзина С.А. Оценка динамики липидов в раннем развитии атлантического лосося *Salmo salar*. *Труды Карельского научного центра РАН*. 2014. N 5. С. 44–52.
- 89.Нетюхайло Л.Г., Тарасенко Л.М. Особенности липидного состава плазматических мембран тканей легких при остром эмоционально-болевым стрессе у крыс . *Укр. биохим. ж.* 2001. Т. 73, №. 1. С. 115–117.
- 90.Никаноров А.М., Жулидов А.В., Покаржевский А.Д. Биомониторинг тяжелых металлов в пресноводных экосистемах. Л.: Гидрометеиздат, 1985. 144 с.
- 91.Никаноров А.М., Иваник В.М. Словарь-справочник по гидрохимии и качеству вод суши. Ростов-на-Дону: ООО «Центр Печатных Технологий АртАртель», 2014. 548 с.

92. Никаноров А. М. Гидрохимия: Учебник. СПб.: Гидрометеиздат, 2001. 444 с.
93. Озернюк Н.Д. Онтогенетические температурные адаптации ферментов пойкилотермных животных. *Успехи современной биологии*. 2004. Т. 124, N 6. С. 534–541.
94. Озернюк Н.Д. Разнообразие онтогенезов: иерархия механизмов. *Онтогенез*. 2010. Т. 41, N 5. С. 323–324.
95. Орел Н. М. Биохимия липидов. Минск, 2007. 37с.
96. Осадчая Л. М., Галкина О. В., Ещенко Н. Д. Влияние коразола на активность Na^+/K^+ АТФ – азы и интенсивность ПОЛ в нейронах и нейроглии. *Биохимические и молекулярно-биологические основы физиологических функций*. Вып. 37. СПб.: Издательство СПбГУ, 2004. С. 220–226.
97. Особа І.А. Вміст продуктів вільнорадикального перекисного окиснення ліпідів у скелетних м'язах та печінці однорічок лускатих та рамчастих коропів несвицького зонального типу. *Біологія тварин*. 2012. Т. 14, № 1–2. С. 179–183.
98. Павлов Д.С., Немова Н.Н., Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Нефедова З.А., Мурзина С.А. Содержание липидов у сеголетков нерки *Oncorhynchus nerka* в период нагульной миграции (р. Озерная, Камчатка). *Доклады АН*. 2012. Т. 445, № 1. С. 114–117.
99. Папина Т. С. Транспорт и особенности распределения тяжелых металлов в ряду: вода – взвешенное вещество – донные отложения речных экосистем. *Экология*. Новосибирск. 2001. № 62. С.58.
100. Прохорова М. И. Методы биохимического исследования. Л.: Изд.ЛГУ, 1982. 222с.
101. Рабченюк О.О., Хоменчук В.О., Курант В.З. Ферум у водних екосистемах: форми знаходження, біологічне значення та токсичність

- для риб. *Наукові записки ТНПУ ім. Володимира Гнатюка. Серія: Біологія*. 2016. №3–4 (67). С. 77–89.
102. Романенко В. Д., Арсан О. М., Соломатина В. Д. Механизмы температурной акклимации рыб. К.: Наукова думка, 1991. 192с.
 103. Свинко Й.М. Нарис про природу Тернопільської області: геологічне минуле, сучасний стан. Тернопіль: Навчальна книга – Богдан, 2007. 192 с.
 104. Сеник Ю.І. Зміни ліпідного складу тканин прісноводних риб за дії цинку та кадмію. Дис. на здоб. наук. ступеня канд.. біологічних наук. Тернопіль, 2015. 198 с.
 105. Сергеева М.Г., Варфоломеева А.Т. Каскад арахидоновой кислоты. М.: Народное образование, 2006. 256 с.
 106. Сидоров В.С. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л.: Наука, 1983. 240 с.
 107. Силкина Н. И., Жарикова А. Н. Влияние *Ligula intestinalis* на характер липидного обмена крови хозяина *Abramis brama*. *Паразитология*. СПб: Наука. 2003. Т. 37. № 3. С.201-206.
 108. Сніжко С. І. Оцінка та прогнозування якості природних вод. К.: Ніка–Центр, 2001. 204с.
 109. Стальная И. Д., Гаришвили Т. Т. Метод определения малонового диальдегида с помощью тиобарбитуровой кислоты. *Современные методы в биохимии*. М.: Медицина. 1977. С.66-68.
 110. Сташишен М.С. Екологізбалансований розвиток рибогосподарського комплексу України. К.: РВПС України НАН України, 2010. 323 с.
 111. Строганов Н.С., 1968. Загрязнение вод и задачи водной токсикологии. *Тезисы докладов на всесоюзной научной конференции по вопросам водной токсикологии*. 30 января 2 февраля 1968 г., МГУ, Москва. М.: Наука, 1968. С. 7-9.

112. Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во Московского ун-та., 1962. 443 с.
113. Уайт А., Хендлер Ф., Смит Э. и др. Основы биохимии. М.: Мир, 1981. Т.2. С. 739-740.
114. Филова В.А. Вредные химические вещества. Неорганические соединения I-IV групп: Справ. изд. / Под. ред. Филова В. А. Л.: Химия, 1988. 512с.
115. Флинт М.В. Биоресурсы арктических морей России: влияние природных изменений и антропогенных воздействий, научные основы и перспективы охраны. *Научно-технические проблемы освоения Арктики*. М.: Наука, 2014. С. 48–59.
116. Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. М.: Мир, 1988. 568 с.
117. Хухрянский В. Г., Цыганенко А. Я., Павленко Н. В. Химия биогенных элементов. К. : Выща школа. 1990. 207 с.
118. Чуйко Г.М. Биомаркеры в гидроэкотоксикологии: принципы, методы и методология, практика использования. Гл XV. *Экологический мониторинг. Часть VIII. Современные проблемы мониторинга пресноводных экосистем: Учебное пособие* / Под ред. проф. Д.Б. Гелашвили, проф. Г.В. Шургановой. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского госуниверситета, 2014. С. 310-326.
119. Шатуновский М.И., Рубан Г.И. Изменчивость репродуктивных стратегий у атлантической трески *Gadus morhua* L. *Успехи современной биологии*. 2013. Т. 133, N 4. С. 367–377.
120. Шахмаев Н. К. Влияние марганца на обмен липидов. *Химическое и биохимическое окисление систем, содержащих элементы*. Челябинск. 1979. С.40-41.
121. Шульман Г.Е. Яковлева К.К. Гексаеновая кислота и естественная подвижность рыб. *Журн. общ. биол.* 1983. Т. 44, № 4. С. 529–540.

122. Шульман Г. Е., Юнева Т. Г. ДГК и ненасыщенность липидов у рыб. *Гидробиол. журнал*. 1990. Т. 26. № 6. С. 50-55.
123. Юнева Т.В., Никольский В.Н., Забелинский С.А., Щепкина А.М., Булли Л.И., Шульман Г.Е. Межгодовая изменчивость содержания липидов и жирных кислот у азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* (Engraulidae) в период современного осолонения Азовского моря. *Вопросы ихтиологии*. 2019. Т. 59, № 1. С. 94–102.
124. Яржомбек А. А. Лиманский В. К. Справочник по физиологии рыб. М.: Агропромиздат., 1986. 192с.
125. Adams S.M. Biological indicators of aquatic ecosystem stress. Bethesda, Maryland: Am. Fish. Soc., 2002. 644 p.
126. Albers K. M., Wright D. E., Davis B. M. Overexpression of nerve growth factor in epidermis of transgenic mice causes hypertrophy of the peripheral nervous system. *J. Neurosci*. 1994. Vol. 14. P. 1422–1432.
127. Aleksenko A. V. The role of sphingomyelin cycle metabolites in transduction of signals of cell proliferation, differentiation and death. *Membrane and Cell Biology*. 2000. Vol. 13, № 2. P. 303–320.
128. Allen T., Singhal R., Rana S.V. Resistance to oxidative stress in a freshwater fish *Channa punctatus* after exposure to inorganic arsenic. *Biological Trace Element Research*. 2004. Vol. 98. P. 63–72.
129. Amaguchi M. Role of zinc as an activator of mitochondrial function in rat liver. *Biochem. Pharm*. 1982. Vol. 31. №. 7. P. 1289-1293.
130. Aquatic toxicology and hazard assessment. ASTMSTP 971. *Philadelphia: American Society for Testing Materials*, 1988. P. 289-306.
131. Babin P. J. Plasma lipoproteins in fish. *Journal of lipid research*. 1989. Vol. 30. P.467–485.
132. Balla T., Szentpetery Z., Kim Y.J. Phosphoinositide Signaling: New Tools and Insights. *Physiology*. 2009. Vol. 24. P. 231–244.

133. Baranska J. Influence of temperature on the composition of fatty acids and on lipogenesis in frog tissues. *Comp. Biochem. Physiol.* 1989. Vol. 28. № 2. P. 553-570.
134. Belyaeva E.A., Glazunov V.V., Sergey M. Cd²⁺-promoted mitochondrial permeability transition: a comparison with other heavy metals. *Acta Biochimica Polonia.* 2004. Vol. 51. P. 545–551.
135. Berge J., Renaud P.E., Darnis G., et. all. In the dark: A review of ecosystem processes during the Arctic polar night. *Progress in Oceanography.* 2015. Vol. 139. P. 258–271.
136. Berge J., Varpe O., Moline M.A., et al. Retention of ice-associated amphipods: possible consequences for an ice-free Arctic Ocean. *Biology Letters.* 2012. Vol. 8. P. 1012–1015.
137. Berrigge M.J. Inositol Triphosphate and Diacylglycerol: Two Interacting Second Messengers. *Ann. Rev. Biochem.* 1987. Vol. 56. P. 159–193.
138. Boissonnot L., Niehoff B., Hagen W., et. all. Lipid turnover reflects life-cycle strategies of small-sized Arctic copepods. *Journal of Plankton Research.* 2016. Vol. 38, N 6. P. 1420–1432.
139. Brown D.A. Structure and function of sphingolipid and cholesterol rich membrane rafts. *J. Biol. Chem.* 2000. Vol. 275. P. 17221-17224.
140. Bulkin B. Lipids-protein interactions. Role of divelant ions in binding of glycyglycine to phosphatidye serine. *Biochim. Biophys. Acta.* 1985. Vol. 406, № 3. P. 415-425.
141. Bury N. R., Walker P. A., Glover C. N. Nutritive metal uptake in teleost fish. *J. Exp. Biol.* 2003. Vol. 206. P. 11–23.
142. Calamari D. R. Influences of water hardness on cadmium toxicity to *Salmo gairdneri* Rich. *Water Research.* 1980. Vol. 14. P. 1421–1426.
143. Clark G.F., Stark J.S., Johnston E.L., et al. Light-driven points in polar ecosystems. *Global Change Biology.* 2013. Vol. 19. P. 3749–3761.

144. Clearwater S.J., Baskin S.J., Wood C.M., McDonald D.G. Gastrointestinal uptake and distribution of copper in rainbow trout. *J. Exp. Biol.* 2000. Vol. 203. P. 2455-2466.
145. Committee on Biological Markers of the National Research Council. Biological Markers in Environmental Health. *Environmental Health Perspectives.* 1987. V. 74, P. 3-9.
146. Copeman L.A., Parrich C.C., Brown J.A., Harel M. Effects of docosahexaenoic, eicosapentaenoic, and arachidonic acids on the early growth, survival, lipid composition and pigmentation of yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*): a live food enrichment experiment. *Aquaculture.* 2002. Vol. 210. P. 285–304.
147. Cousins R. J. Absorption, transport and hepatic metabolism of copper and zinc: special reference to metallothionein and ceruloplasmin. *Physiol. Rev.* 1985. Vol.65. P. 238–309.
148. Crook T.H., Tinklenberg J., Yesavage J., Petrie, W., Nunzi, M. G., Massari, D. C. Effects of phosphatidylserine in age-associated memory impairment. *Neurol.* 1991. Vol. 41. P. 644–649.
149. Daleke D.L. Regulation of transbilayer plasma membrane phospholipid asymmetry. *J. Lipid Res.* 2003. Vol. 44, N 2. P. 233–242.
150. Davies K. J. A. Oxidative stress the paradox of life. *Biochemical Societies Symposia.* 2000. Vol. 61. P. 1–31.
151. Di Giulio R.T., Hinton D.E. Reactive oxygen species and oxidative stress. *The Toxicology of Fishes.* CRC Press, Taylor and Francis Group. 2008. P. 273–324.
152. Doherty V.F., Ogunkuade O.O., Kanife U.C. Biomarkers of oxidative stress and heavy metal levels as indicators of environmental pollution in some selected fishes in Lagos, Nigeria. *American-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci.* 2010. Vol. 7 (3). P. 359–365.

153. Eastman J.T. Lipid storage systems and the biology of two neutrally buoyant Antarctic Notothenioid fishes. *Comparative biochemistry and physiology*. 1988. Vol. 90B. P. 529–537.
154. Eichenberger E. The interrelation between essentiality and toxicity of metals in the aquatic ecosystem. *Metal ions in biological systems*: New-York and Basel. 1982. Vol.20. P.67-100.
155. Eide D.J. Multiple regulatory mechanisms maintain zinc homeostasis in *Saccharomyces cerevisiae*. *J. Nutr.* 2003. Vol. 133. P. 153-157.
156. Ercal N., Gurer-Orhan H., Aykin-Burns N. Toxic metals and oxidative stress part I : Mechanisms involved in metal induced oxidative damage. *Current Topics in Medicinal Chemistry*. 2001. Vol. 1. P. 529–539.
157. European convention for the protection of vertebrate animals used for experimental and other scientific purposes. *Strasbourg: Council of Europe*. 1986. № 123. P.52.
158. Exton J. H. Phosphatidylcholine breakdown and signal transduction. *Biochim. Biophys. Acta*.
159. Falk-Petersen S., Hopkins C.E., Sargent J.R. Trophic relationships in the pelagic, arctic food web. *Trophic relationships in the Marine Environment. Proceedings of the 24th European Marine Biology Symposium*. Aberdeen University Press: Aberdeen, 1990. P. 315–333.
160. Farcas T. Adaptation of fatty acid composition to temperature. A study on carp (*Cyprinus carpio* L.) liver slices. *Comp. Biochem. Physiol.* 1984. Vol. 79B, № 4. P.531-535.
161. Feder M., Hofmann G. Heat-shock proteins, molecular chaperones and the stress response: Evolutionary and ecological physiology. *Annu. Rev. Physiol.* 1999. Vol. 61. P. 243—282.
162. Fish Physiology: Homeostasis and Toxicology of Essential Metals / by Chris M. Wood. Academic Press, 2011. 520 p.

163. Gray N.C. Strickland N.C. On the specificity of phospholipase A2 purified from the 106000 g pellet of bovin brain. *Lipids*. 1992. Vol. 17, № 2. P.91-96.
164. Gulik-Krzywicki T. Structural studies of the associations between biological membrane components. *Comp. Biochem. Physiol.* 1995. Vol. 105. № 1. P.161-214.
165. Hagen W., Auel H. Seasonal adaptations and the role of lipids in oceanic zooplankton. *Zoology*. 2001. N 104. P. 313–326.
166. Haubert D., Pollierer M.M., Scheu S. Fatty acid patterns as bio-marker for trophic interactions: changes after dietary switch and starvation. *Soil Biol Biochem*. 2011. Vol. 43. P. 490–494.
167. Hazel J.R. Landrey-Scott R. Time course of thermal adaptation in plasma membranes of trout kidney. *Am. J. Physiol.* 1988. Vol. 255, №4. P. 622-634.
168. Hazel J.R., Williams E.E. The role of alterations in membrane lipid composition in enabling physiological adaptation of organisms to their physical environmental. *Prog. Lipid Res.* 1990. Vol. 26. P. 281–347.
169. Hegseth E.N., Tvelberg V. Effect of Atlantic water inflow on timing of the phytoplankton spring bloom in a high Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard). *Journal of Marine Systems*. 2013. Vol. 113–114. P. 94–105
170. Henderson R.J. Tocher D.R. The lipid composition and biochemistry of dreshwater fish. *Prog. Lipid Res.* 1997. P. 281-347.
171. Henderson R.J., Sargent J.R., Hopkins C.E. Changes in the content and fatty acid composition of lipid in an isolated population of capelin *Mallotus vilosus* during sexual maturation and spawning. *Mar. Biol.* 1994. Vol. 78, № 3. P.255-263.
172. Hilmy A. M. Domiati N. A., Daabees A. J. The toxicity to *Claris lozera* of copper and zinc applied jointly. *Comp. Biochem. and Phisiol.* 1987. Vol. 2. P.309-314.

173. Hirche H.J. Life cycle of the copepod *Calanus hyperboreus* in the Greenland Sea. *Mar. Biol.* 1997. Vol. 128, N. 4. P. 607–618.
174. Hla T., Dannenberg A.J. Sphingolipid signaling in metabolic disorders. *Cell metabolism.* 2012. Vol.16. P. 420–434.
175. Hochachka P.W., Somero G.N. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. N.Y.: Oxford University Press, 2002. 466 p.
176. Hokin L.E. Hexum T.D. Studies on the characterization of the sodium-potassium transport adenosine triphosphatase IX. On the role of phospholipids in the enzyme. *Arch. Biochem. and Biophys.* 1992. Vol. 151, №2 P. 58–61.
177. Hop H., Falk-Petersen S., Svendsen H., Kwasniewski S., Pavlov V., Pavlova O., Soreide J.E. Physical and biological characteristics of the pelagic system across Fram Strait to Kongsfjorden. *Progress in Oceanography.* 2006. Vol. 71. P. 182–231.
178. Hop H., Graham M., Trudeau V.L. Spawning energetics of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in relation to seasonal development of the ovary and plasma sex steroid levels. *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 1995. Vol. 52. P. 541–550.
179. Imbs A.B., Vologodskaya A.V., Nevshupova N.V., Khotimchenko S.V., Titlyanov E.A. Response of prostaglandin content in the red alga *Gracilaria verrucosa* to season and solar irradiance. *Phytochemistry.* 2001. Vol. 58, N 7. P. 1067–1072.
180. Jaikishan S.J., Slotte P. Stabilization of sphingomyelin interactions by interfacial hydroxyls – A study of phytosphingomyelin properties. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes.* 2013. Vol. 1828, Issue 2. P. 391–397.
181. Joensen H., Grahl-Nielsen O. Discrimination of *Sebastes viviparus*, *S. Marinus* and *S. mentella* from Faroe Islands by chemometry of the fatty acid

- profile in heart and gill tissues and in the skull oil. *Comp. Biochem. Physiol.* Part B. 2000. Vol. 126. P. 69–79.
182. Kagan V.E., Tyurin V.A., Gorbunov N.V., Prilipko L.L., Chelomin V.P. Are changes in the microviscosity and an asymmetrical distribution of phospholipids in the membrane necessary conditions for signal transmission. A comparison of the mechanisms of signal transmission in plasma membranes of brain synaptosomes and photoreceptor membranes of the retina. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 1984. Vol. 20. P. 6–11.
 183. Katz B. Relationship of aquatic organisms to the letality of toxicants: a broad overview with emphasis on membrane permeability. *Aquatic toxicology*. Philadelphia: American society for testing and materials. 1989. P.62-76.
 184. Khelashvili G., Johner N., Zhao J., Harries D., Scott H.L. Molecular origins of bending rigidity in lipids with in isolated and conjugated double bonds: The effect of cholesterol. *Chemistry and Physics of lipids*. 2014. Vol. 178. P. 18–26.
 185. Killian J.A. van Meer G. The "double life" of membrane lipids. *EMBO Reports*. 2001. Vol. 21 P. 91-95
 186. Kim Y.J., Guzman-Hernandez M.L., Balla T. Inositol lipid regulation of lipid transfer in specialized membrane domains. *Trends in Cell Biology*. 2013. Vol. 23, N 6. P. 270–278.
 187. Kishimoto A.Y., Takai Y., Mori T., Kikkawa U., Nishizuka Y. Activation of calcium and phospholipid-dependent protein kinase by diacylglycerol, its possible relation to phosphatidylinositol turnover. *Journal of Biological Chemistry*. 1980. Vol. 255, N 6. P. 2273–2276.
 188. Knoll W., Frank C.W., Heibel C. Functionalte the red lipidbilayers. *J. Biotechnol.* 2000. Vol. 74. P. 137-158.

189. Komori T. The effects of phosphatidylserine and omega-3 Fatty acid-containing supplement on late life depression // *Ment. Illn.* – 2015. – Vol. 7, N 1. – P. 5647.
190. Kostál V., Simek P. Changes in fatty acid composition of phospholipids and triacylglycerols after cold-acclimation of an aestivating insect prepupa. *J. Comp. Physiol.* 1998. Vol. 168. P. 453–460.
191. Kraffe E., Marty Y., Guderley H. Changes in mitochondrial oxidative capacity during thermal acclimation of rainbow trout: roles of membrane proteins, phospholipids and its fatty acide composition. *J. Exper. Biology.* 2007. Vol. 210. P. 149–165.
192. Kraft A., Berge J., Varpe O., Falk-Petersen S. Feeding in Arctic darkness: mid-winter diet of the pelagic amphipods *Themisto abyssorum* and *T. Libellula*. *Marine biology.* 2012. Vol. 160(1). P. 241–248.
193. Last K., Hobbs L., Berge J., Brierley A.S., Cottier F. Moonlight Drives Ocean-Scale Mass Migration of Zooplankton during the Arctic Winter. 2016. Vol. 26, Issue 2. P. 244–251.
194. Leray C. Chapelle S., Duportail G. Changes in fluidity and 22:6(n-3) content in phospholipids of trout in testinal brush-boder membrane as related to environmental salinity. *Biochim. et Biophys. Acta: Biomembranes.* 1994. Vol. 778, № 2. P. 233-238.
195. Leslie J.M. Buckley J.T. Phospholipid composition of gold fish (*Carassius auratus* L.) liver and brain and temperature-depence of phosphatidylcholine synthesis. *Comp. Biochem. Physiol.* 2006. Vol. 53B, № 3. P. 335-337.
196. Lewis R.N.A.H. McElhaney R. N. Surface charge markedly attenuates the nonlamellar phase-forming properties of lipid bilayer membranes: calorimetric and ³¹P-nuclear magnetic resonance studies of mixtures of cationic, anionic, and zwitterionic lipids. *Biophys. J.* 2000. Vol. 79. № 3. P.1455-1464.

197. Li M., Xia T., Jiang C.S et al. Cadmium directly induced the opening of membrane permeability pore of mitochondria which possibly involved in cadmium-triggered apoptosis. *Toxicology*. 2003. Vol. 194. P. 19–33.
198. Liavrin B. Z., Senyk Yu. I., Khomenchuk V. O. & Kurant V. Z. Content of Nonpolar Lipids in Liver of Fishes of Small Rivers of the Western Podillya (Ukraine) // *Hydrobiol. Journ.* – 2015. – Vol. 51, № 2. – P. 53-59.
199. Lushchak V.I. Environmentally induced oxidative stress in aquatic animals. *Aquatic Toxicology*. 2011. Vol. 1. P. 13–30.
200. Mahboob S. Environmental pollution of heavy metals as a cause of oxidative stress in fish : a review. *Life Sci. J.* 2013. Vol. 10. P. 336–347.
201. Maltby L. Stress, shredders and streams: using gammarus energetics to assess water quality. In: Sutcliffe, D.W. (ed.) *Water quality & stress indicators in marine and freshwater systems: linking levels of organisation / Ambleside, UK, Freshwater Biological Association*, 1994. P. 98-110.
202. Marggraf W.D., Zertani R., Anderer F.A. The role of endogenous phosphatidylcholine and ceramide in the biosynthesis of sphingomyelin in mouse fibroblasts. *Biochim. Biophys. Acta*. 1982. Vol. 710. P. 314-323.
203. Merrill A.H. Sweely C.C. Sphingolipid: metabolism and cell signaling. In *Biochem. of lipids, lipoproteins and membranes*. 1996. Vol. 31. P. 309–339.
204. Minghetti M., Leaver M.J., Tocher D.R. Transcriptional control mechanisms of genes of lipid and fatty acid metabolism in the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) established cell line, SHK-1. *BBA-Mol. Cel. Biol.* 2011. Vol. 1811. P. 194-202.
205. Molecular biomarkers of oxidative stress in aquatic organisms in relation to toxic environmental pollutants / Valavanidis Athanasios, Vlahogianni Thomais, Dassenakis Manos, Scoullous Michael. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2006. Vol. 64. P. 178–189.

206. Morata N., Michaud E., Włodarska-Kowalczyk M. Impact of early food input on the Arctic benthos activities during the polar night. *Polar Biology*. 2013. Vol. 38, Issue 1. P. 99–114.
207. Mozzi R., Goracci G., Buratta S. Metabolism and functions of phosphatidylserine in mammalian brain. *Neurochemical research*. 2003. Vol. 28, N 2. P. 195–214.
208. Mukherjee A. B. Miele L., Pattabiraman N. Phospholipase A2 enzymes. Regulation and physiological role. *Bioch. pharmacology*. 1994. Vol. 48. № 1. P.1-10.
209. Murphy J.M., Mitchell J.F.B. Transient response of the Hadley Centre coupled ocean-atmosphere model to increasing carbon dioxide. Part II: Spatial and temporal structure of response. *J. Clim.* 1995. N 8. P. 57–80.
210. Nahrgang J., Varpe Ø., Korshunova E., Murzina S., Hallanger I.G. et al. Gender specific reproductive strategies of an arctic key species (*Boreogadus saida*) and implications of climate change. *PLoS One*. 2014. Vol. 9:e98452.
211. Neves A.A., Brindle K.M. Imaging cell death. *J. Nucl. Med.* 2014. Vol.55, N 1. P. 1–4.
212. Olivera A., Spiegel S. Sphingosine-1-phosphate as second messenger in cell proliferation induced by PDGF and FCS mitogens. *Nature*. 1993. Vol. 365. P. 557-560.
213. Olsen R. E., Ringø E. Lipid digestibility in fish: a review. *Recent Research Developments in Lipid Research*. 1997. Vol 1, P. 199-264.
214. Patton J.S. The effect of pressure and temperature on phospholipid and triglyceride fatty acids of fish white muscle: a comparison of deepwater and surface marine species. *Comp. Biochem. Physiol.* 1995. Vol. 52B, №1. P. 105-110.
215. Pond D., Harris R., Head R., Harbour D. Environmental and nutritional factors determining seasonal variability in the fecundity and egg viability of

- Calanus helgolandicus in coastal waters off Plymouth, UK. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1996. Vol. 143. P. 45–63.
216. Renaud P.E., Tessmann M., Evenset A., Christensen G.N. Benthic food-web structure of an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard). *Marine Biology Research*. 2011. Vol. 7. P. 13–26.
217. Rog T., Pasenkiewicz-Gierula M., Vattulainen I., Karttunen M. Ordering effects of cholesterol and its analogues. *Biochim. et Biophys. Acta*. 2009. Vol. 1788. P. 97–121.
218. Sargent J.R., Williamson I.P., Towse J. B. Metabolism of mevalonic acid in the liver of the dogfish *Scyliorhinus caniculus*. *Biochem. J.* 1998. Vol. 117, № 2. P. 24–26.
219. Scanu A. M. Structural studies on serum lipoproteins. *Biochem. and Biophys. Acta*. 1972. Vol. 265, №3. P. 471—508.
220. Schlenk, D., Benson, W.H., Target Organ Toxicity in Marine and Freshwater Teleosts: Organs, Taylor & Francis. 2003. 536 p.
221. Scott C.L., Kwasniewski S., Falk-Petersen S. et al. Species differences, origins and functions of fatty alcohols and fatty acids in the wax esters and phospholipids of *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis* and *C. finmarchicus* from Arctic waters. *Marine ecology Progress Series*. 2002. Vol. 235. P. 127–134.
222. Scott C.L., Kwasniewski S., Falk-Petersen S., Sargent J.R. Lipids and life strategies of *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis* and *Calanus hyperboreus* in late autumn, Kongsfjorden, Svalbard. *Polar Biol.* 2000. Vol. 23. P. 510–516.
223. Silkin Yu.A. Silkina E.N. Effect of Hypoxia on Physiological and Biochemical Blood Parameters in Some Marine Fish. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 2005. Vol. 41, No. 5. P. 527–532.

224. Somero G.N. Protein adaptations to temperature and pressure: complementary roles of adaptive changes in amino acid sequence and internal milieu. *Comparative biochemistry and physiology B: Biochem Mol. Biol.* 2003. Vol. 136(4). P. 577–91.
225. Soreide J.E., Falk-Petersen S., Hegseth E.N., Hop H., Carroll M.L., Hobson K.A., Blachowiak-Samolyk K. Seasonal feeding strategies of *Calanus* in the high-Arctic Svalbard region. *Deep-Sea Research II*. 2008. Vol. 55. P. 2225–2244.
226. Vaskovsky V. E. A universal reagent for fosfolipid analisis. 1985. Vol. 144. P. 129-141.
227. Versteeg D.J., Graney R.L., Giesy J.P. Field Utilization of Clinical Measures for the Assessment of Xenobiotic Stress in Aquatic Organisms, in *Aquatic Toxicology and Hazard Assessment: 10th Volume*, ed. W. Adams, G. Chapman, and W. Landis (West Conshohocken, PA: ASTM International, 1988, P. 289-306.
228. Water Quality Assessments - A Guide to Use of Biota, Sediments and Water in Environmental Monitoring – Second Edition Edited by Deborah Chapman UNESCO/WHO/UNEP Chapter 6, 1996. 79p.
229. Yang Z.H., Emma-Okon B., Remaley A.T. Dietary marine-derived long-chain monounsaturated fatty acids and cardiovascular disease risk: a mini review. *Lipids in health and disease*. 2016. Vol. 15(1). P. 201.
230. Zambonino Infante J.L., Cahu C.L. Ontogeny of the gastrointestinal tract of marine fish larvae. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 2001. Vol. 130. P. 477–487.