

ЖИТОМИРСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ ІВАНА ФРАНКА
МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

ІНСТИТУТ ГІДРОБІОЛОГІЇ
НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

Музика Лідія Володимирівна

УДК 574.64+574.24+577.115+594.1+594.3

ДИСЕРТАЦІЯ
ВМІСТ ТА РОЛЬ РЕЧОВИН ЛІПІДНОЇ ПРИРОДИ В АДАПТАЦІЇ
ПРІСНОВОДНИХ МОЛЮСКІВ ДО ЕКОЛОГІЧНИХ ЧИННИКІВ РІЗНОЇ
ПРИРОДИ

03.00.17 – гідробіологія

Біологічні науки

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

Музика Л. В.

(підпис, ініціали та прізвище здобувача)

Науковий керівник: Киричук Галина Євгеніївна, доктор біологічних наук, професор

Житомир – 2021

АНОТАЦІЯ

Музика Л. В. Вміст та роль речовин ліпідної природи в адаптації прісноводних молюсків до екологічних чинників різної природи. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.17 «Гідробиологія». – Інститут гідробиології НАН України, Київ, 2021.

Дисертаційна праця присвячена вивченню закономірностей та тканинно-органного розподілу деяких груп біологічно активних речовин (каротиноїдні пігменти, ліпіди різних класів та жирні кислоти, зокрема родин п3 та п6) в організмі прісноводних молюсків у нормі та за дії на їхній організм екологічних чинників різної природи.

Мета роботи – установити основні закономірності зміни вмісту каротиноїдних пігментів, ліпідів різних класів і жирних кислот у тканинах та органах прісноводних молюсків за дії трематодної інвазії та полютантів різної природи (локальної, протоплазматичної та комбінованої дії).

Об'єкт дослідження – речовини ліпідної природи прісноводних молюсків різних екологічних груп та фізіологічного статусу (*Lymnaea stagnalis*, *Planorbarius purpura*, *Unio pictorum*, *Anodonta cygnea*).

Досліджено вміст β -каротину та ксантофілів у тканинах та органах прісноводних молюсків. Показано, що динаміка вмісту каротиноїдів у їхньому організмі характеризується видовою специфічністю, варіює залежно від фізіологічного стану тварини, її морфофункціональних особливостей, особливостей дихальної та репродуктивної систем. Проведено порівняльний аналіз розподілу каротиноїдів залежно від типу живлення молюсків: поліфаги-фільтратори (*U. pictorum*, *A. cygnea*), детритофаги (*L. stagnalis*) та фітофаги (*P. purpura*). Установлено, що найвищими значеннями вмісту β -каротину характеризується

L. stagnalis (вміст β -каротину в гепатопанкреасі, мантиї та нозі вищий, ніж у цих органах *P. purpura* (в 1,34–2,13 раза), *U. pictorum* (в 1,02–3,09 раза) та *A. cygnea* (в 1,24–2,64 раза). За вмістом β -каротину в гепатопанкреасі досліджувані молюски становлять низку (у порядку збільшення в них показника): *P. purpura*→*A. cygnea*→*U. pictorum*→*L. stagnalis*. Щодо значення цього показника в нозі, то є інший ряд: *A. cygnea*→*P. purpura*→*U. pictorum*→*L. stagnalis*. У мантиї найнижче значення в *U. pictorum*. Аналогічну значну варіабельність величин показника в досліджених молюсків зафіксовано і для вмісту ксантофілів. Імовірно, причиною цього є різниця в біології цих тварин, переважно тип живлення та характер мешкання у водоймі, що й визначає відмінності в надходженні та накопиченні цих сполук. Найвищі значення вмісту ксантофілів встановлено для *L. stagnalis*, які перевищували такі в гепатопанкреасі *P. purpura* у 1,5 раза, *A. cygnea* у 1,2 раза; водночас для *U. pictorum* показники вмісту перебували в межах значень, отриманих для *L. stagnalis*. Для мантиї та ноги найвищі показники вмісту ксантофілів також зафіксовано для *L. stagnalis*, що перевищували такі в цих же органах *P. purpura* (у 1,01–1,29 рази), у 1,99 ($p<0,01$) та у 2,89 ($p<0,001$) раза в нозі та мантиї *U. pictorum* та у 2,04–2,68 раза в цих же органах *A. cygnea*.

Найвищі показники, зафіксовані для *L. stagnalis*, зумовлені особливостями будови цих тварин, котрі містять каротиноксисому, до складу якої входять каротиноїди, гемопротеїни та інші дихальні протеїни і за допомогою якої відбувається адаптація організму молюсків до дефіциту кисню в умовах гіпоксії. Дещо нижчі показники отримано для молюсків-фільтраторів *U. pictorum* та *A. cygnea*, що є свідченням нижчого рівня загального обміну речовин, що призводить до менш активних захисних процесів в організмі цих молюсків порівняно з більш рухливими *L. stagnalis* та *P. purpura*.

За дії трематодної інвазії в організмі *L. stagnalis* (за 2-добової експозиції) відзначено зменшення вмісту β -каротину в гепатопанкреасі та нозі (відповідно на 28,9 та 62,9 %) ($p<0,001$), збільшення показників у мантиї на 95,2 % ($p<0,01$), а в гемолімфі інвазованих та інтактних тварин вміст β -каротину варіював в однакових межах. Трематодна інвазія призводить до зниження вмісту ксантофілів (на 17,94–

66,42 %) у гемолімфі, гепатопанкреасі, нозі та його підвищення (на 41,56 %) у мантиї досліджуваних тварин.

Установлено, що реакція *P. purpura* на дію трематодної інвазії дещо відрізнялася від такої *L. stagnalis*, адже для цього виду відзначено статистично достовірне зменшення вмісту β -каротину на 18,9–77,7 % у гепатопанкреасі, мантиї та нозі інвазованих молюсків порівняно з неінвазованими (виняток – гемолімфа інвазованих тварин, у якій відзначено зростання показників у 2,8 раза ($p < 0,01$) порівняно з контролем). Водночас, не зафіксовано статистично достовірних відмінностей вмісту ксантофілів у гемолімфі, мантиї та нозі інвазованих та інтактних *P. purpura*, а в гепатопанкреасі за дії трематодної інвазії зареєстровано зниження досліджуваних показників на 82,1 % ($p < 0,001$).

Збільшення часу експозиції (до 7 діб) призводить в організмі *L. stagnalis* до підвищення вмісту β -каротину в інвазованих особин у гемолімфі, мантиї та нозі (на 34,4–45,4 %), однак у гепатопанкреасі заражених та інтактних особин показники вмісту β -каротину перебували в одному діапазоні величин (статистично достовірної різниці не відзначено). Крім того, збільшення тривалості експозиції до 7 діб призводить до зменшення вмісту ксантофілів у гемолімфі та мантиї (відповідно на 13,6 та 18,0 %) та його збільшення в гепатопанкреасі та нозі (відповідно у 1,49 та 1,36 рази) інвазованих *L. stagnalis* порівняно з інтактними особинами.

У неінвазованих *L. stagnalis* (незалежно від тривалості експозиції) існує статистично достовірний негативний кореляційний зв'язок між масою органу (тканини) та вмістом у ньому як β -каротину, так і ксантофілів. Однак статистично достовірного зв'язку між загальною масою тварин, їхніми морфометричними показниками та вмістом β -каротину та ксантофілів у молюсків як інвазованих, так і інтактних незалежно від тривалості експозиції експерименту не відзначено.

Щодо сезонної динаміки вмісту каротиноїдів у тканинах та органах *L. stagnalis* установлено, що вміст β -каротину та ксантофілів в усьому організмі неінвазованих *L. stagnalis* є вищим (відповідно в 1,45–2,75 та 1,18–2,28 рази) ($p < 0,01$) влітку порівняно з тваринами, зібраними навесні. Подібну динаміку відзначено й для ставковиків, вражених трематодною інвазією, адже зафіксовано

вищі показники вмісту як β -каротину, так і ксантофілів у гемолімфі, гепатопанкреасі та мантиї цих тварин, зібраних улітку, порівняно з весняною вибіркою. У нозі вміст β -каротину та ксантофілів виявився більшим на 21,2–25,7 % у молюсків, що відібрані навесні.

Дослідження концентраційно-часових закономірностей впливу отрут різної дії на вміст β -каротину та ксантофілів у тканинах та органах *L. stagnalis*: локальної (іони Cd^{2+} , Zn^{2+} , Mn^{2+} , Ni^{2+} , Pb^{2+} , Cu^{2+} , Cr^{3+} , $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$), комбінованої (фенол, амонію хлорид) та протоплазматичної дії (сечовина) показали, що за дії токсикантів у концентраціях, що відповідали 0,5 та 2 ГДК_{рибогосп.} упродовж 2, 7, 14 та 21 доби вміст β -каротину та ксантофілів в організмі *L. stagnalis* характеризується тканинно-органною специфікою. Установлено, що вплив досліджених іонів на вміст цього каротиноїду в органах (тканинах) *L. stagnalis* є багатовекторним і має регуляторно-токсичний принцип дії.

З'ясовано вміст ліпідів різних класів (ТАГ, ДАГ, НЕЖК та ФЛ) та їхніх структурних компонентів жирних кислот (НЖК, МНЖК, ПНЖК) в організмі червононогих *L. stagnalis* та двостулкових молюсків *U. pictorum*. Виявлено, що загальний вміст ліпідів і їхніх окремих класів є тканинно-специфічним і залежить від фізіолого-біохімічних особливостей досліджуваних видів. У *L. stagnalis* найвищі показники вмісту ТАГ та ФЛ виявлено в метаболічно найактивніших органах – гепатопанкреасі та нозі. Щодо ДАГ та НЕЖК, то ці групи ліпідів виявлено лише в гепатопанкреасі та мантиї досліджуваних тварин. За дії трематодної інвазії на вміст ТАГ, ДАГ, НЕЖК та ФЛ в організмі *L. stagnalis* установлено зменшення кількісного вмісту ТАГ у гемолімфі, гепатопанкреасі та нозі (на 30,40–43,37 %) та його збільшення на 66,0 % у мантиї. Виявлено зменшення вмісту ДАГ у гепатопанкреасі та мантиї (на 24,0 %) інвазованих тварин порівняно з неінвазованими. Що стосується НЕЖК, то зареєстровано зменшення вмісту цієї фракції на 24,7 % у гепатопанкреасі та його збільшення в мантиї (на 32,5 %). Показано, що вміст ФЛ зростає в 1,22–3,79 рази в усіх досліджених органах ставковика звичайного. З'ясовано тканинно-органну специфічність розподілу ТАГ, ДАГ, НЕЖК та ФЛ в організмі як інвазованих, так й інтактних *L. stagnalis*.

Для двостулкового молюска *U. pictorum* встановлено специфічність у розподілі ліпідів у тканинах та органах, зумовлену метаболічною активністю досліджуваних органів, функціональною роллю ліпідних класів, а також фізіологічними особливостями досліджуваного виду. Для самців найвищі показники вмісту ТАГ зафіксовано в зябрах та гонаді, а найнижчі – у гепатопанкреасі. Найнижчі показники вмісту ДАГ має гепатопанкреас молюсків, а в усіх інших органах вміст диацилгліцеролів був в одному діапазоні величин. Найбільша частка НЕЖК припадала на гонаду, а вміст структурних фосфоліпідів кількісно переважав у гепатопанкреасі, зябрах та нозі самців *U. pictorum*. Установлено, що в самок досліджуваних молюсків показники вмісту ТАГ є найвищими в зябрах та гепатопанкреасі, нижчими – у нозі та мантиї й найнижчими – у гонаді. Вміст диацилгліцеролів зростає в такій низці: нога → зябра → мантия → гепатопанкреас → гонада. Вміст НЕЖК домінував у зябрах та був у діапазоні в гепатопанкреасі, нозі, гонаді та мантиї. Щодо структурних фосфоліпідів, то їх виявилось найбільше в зябрах, а найменше – у гепатопанкреасі.

Вивчено залежність розподілу досліджуваних фракцій ліпідів від фізіологічного статусу *U. pictorum*. Установлено, що показники вмісту ТАГ є нижчими на 20,3–48,5 % у самок порівняно із самцями в нозі, мантиї, гонаді та вищими (на 89,7 % та на 97,4 %) у гепатопанкреасі та зябрах ($p \leq 0,001$ – $\leq 0,01$). Для ДАГ та НЕЖК у самок *U. pictorum* відзначено значно нижчі показники (на 10,3–75,9 %) у гепатопанкреасі та гонаді порівняно із самцями. Для динаміки вмісту ДАГ винятком є нога досліджуваних молюсків, у якій показники вмісту цієї фракції в самок і самців були в одному діапазоні величин. Водночас, у мантиї та зябрах самок спостерігається зростання показників вмісту НЕЖК (на 27,2 % та у 2,01 раза відповідно). Вміст фосфоліпідів у гонаді, мантиї та зябрах самок був вищим відповідно на 78,00, 22,7 та на 39,1 % порівняно з цими ж органами самців. У гепатопанкреасі вміст цієї ліпідної фракції був більшим у самців (у 2,62 раза), а для ноги не встановлено статистично достовірних відмінностей між особинами різної статі.

Установлено, що жирнокислотний склад загальних ліпідів *L. stagnalis* та *U. pictorum* представлений ЖК із парною і непарною кількістю карбону, розгалуженими iso- та anteiso-кислотами, а також ЖК із цис-конфігураціями та транс-формами подвійних зв'язків. З'ясовано, що характерною особливістю жирнокислотного профілю обох досліджених видів є істотний вміст розгалужених жирних кислот (iso- та anteiso-форми).

Показано, що жирнокислотний склад загальних ліпідів *L. stagnalis* представлений 32 жирними кислотами з довжиною вуглецевих ланцюгів від C_8 до C_{24} . У гемолімфі ставковика звичайного знайдено лише НЖК $C_{16:0}$ та $C_{18:0}$, вміст яких становив 35,0 % та 34,1 % від суми всіх компонентів. Щодо досліджуваних органів цих тварин, то в них серед НЖК кількісно домінували також $C_{16:0}$ та $C_{18:0}$ ЖК, вміст яких становив 7,6–12,6 % та 4,8–9,1 % відповідно, причому найвищі величини показників зафіксовано в мантиї, а найнижчі – у нозі. Показано, що в гепатопанкреасі, мантиї та нозі *L. stagnalis* жирнокислотний спектр характеризувався високим ступенем ненасиченості (49,7–56,6 % від загальної суми). Серед МНЖК найвищі показники отримано для ЖК cis- та trans форм $C_{18:1n-9}$ та cis-13- $C_{20:1n-13}$ ЖК, вміст яких був приблизно на одному рівні для гепатопанкреасу, мантиї та ноги. Установлено наявність незамінних ПНЖК родин n-3 та n-6 в органах ставковика, однак якісний склад та кількісні показники вмісту цих ЖК мають тканинно-органну специфічність.

Щодо жирнокислотного складу загальних ліпідів *U. pictorum*, то він представлений 37 жирними кислотами з довжиною вуглецевих ланцюгів від C_{14} до C_{23} . Аналіз якісного складу жирних кислот організму *U. pictorum* показав значні кількості насичених ЖК – $C_{16:0}$ та $C_{18:0}$, вміст яких становив 8,1–11,2 % та 7,3–10,1 % від усієї суми площ отриманих піків. Серед МНЖК кількісно домінували $C_{20:1n-X}$, $C_{18:1n-9c/t}$, та $C_{16:1}$. ПНЖК в усьому організмі найбільш кількісно представлені $C_{20:4n-6}$, cis-5,8,11,14,17-ейкозапентаєновою ($C_{21:5}$), $C_{18:2n-6}$, 5,8,11,14,17-ейкозапентаєновою (all-Z)- ($C_{22:5}$) та cis-4,7,10,13,16,19-докозагексаєновою ($C_{22:6n-3}$) жирними кислотами. Окрім указаних, у певних кількостях знайдено також й інші ЖК, відносний вміст яких відзначається тканинно-органною специфічністю.

Аналіз дії трематодної інвазії на *кількісний вміст та якісний склад* ЖК в організмі *L. stagnalis* показав, що зміни, викликані чинником, є тканинноспецифічними, зумовленими як метаболічною активністю досліджуваних тканин (органів), так і функціональною роллю жирних кислот у розвитку компенсаторної реакції *L. stagnalis*, скерованої на нівелювання шкідливої дії паразитів та підтримання гомеостазу інвазованої тварини. На основі аналізу отриманих результатів встановлено, що трематодна інвазія викликає зміни в жирнокислотному спектрі загальних ліпідів організму ставковиків: відзначаємо незначне збільшення вмісту НЖК (на 1,9–25,3 %) у гемолімфі, гепатопанкреасі й нозі та їх зменшення на 5,6 % у мантиї. Для МНЖК динаміка дещо відмінна, адже за дії партеніт трематод їхній вміст збільшувався в гепатопанкреасі, у мантиї та зменшувався в нозі. Показники кількісного вмісту ПНЖК за дії трематодної інвазії в гепатопанкреасі відповідали показникам контрольної групи, у мантиї знижувалися від 32,7 % до 31,9 %, а в нозі, навпаки, збільшувалися від 36,0 % до 37,3 %.

Отже, динаміка вмісту каротиноїдних пігментів, ліпідів різних класів та жирних кислот в організмі прісноводних молюсків відзначається видовою специфічністю, варіює залежно від фізіологічного стану тварини, її морфофункціональних особливостей, особливостей дихальної та репродуктивної систем. Суттєві відмінності досліджуваних показників у тканинах та органах молюсків за дії трематодної інвазії й токсикантів різного механізму дії мають адаптивний характер, що проявляється в певних межах навантаження, і спрямовані на підтримування гомеостазу досліджуваних тварин.

Ключові слова: прісноводні молюски, каротиноїдні пігменти, ліпіди, жирні кислоти, іони важких металів, трематодна інвазія, метаболічна адаптація.

ABSTRACT

Muzyka L.V. The Level of Lipid Substances and Their Role in the Adaptation of Freshwater Mollusks to Environmental Factors of Various Nature. – Qualifying Scientific Work. Manuscript Copyright.

Dissertation for the Candidate of Biological Sciences Degree by the Specialty 03.00.17 «Hydrobiology». – Institute of Hydrobiology of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2021.

The dissertation studies the consistent patterns and tissue and organ distribution of certain groups of biologically active substances (carotenoids, lipids of various classes and fatty acids, in particular n3 and n6 families) in the freshwater mollusk's body both according to the norm and under the influence of environmental factors of various nature.

The aim of the research is to establish regular changes in the level of carotenoids, lipids of various classes, and fatty acids in the tissues and organs of freshwater mollusks under the influence of trematode infection and pollutants of various nature (of local, protoplasmic and combined action).

The object of research is lipid substances of freshwater mollusks of different ecological groups and physiological status (*Lymnaea stagnalis*, *Planorbarius purpura*, *Unio pictorum*, *Anodonta cygnea*).

The scientific work studies β -carotene and xanthophyll levels in the tissues and organs of freshwater mollusks. It demonstrates that the dynamics of the level of carotenoids in their body is characterized by species specificity, varies depending on the physiological state of the animal, its morphofunctional features, features of the respiratory and reproductive systems. The research carries out a comparative analysis of carotenoids distribution due to the mollusk's nourishment type: polyphage filter-feeding mollusks (*U. pictorum*, *A. cygnea*), detritivores (*L. stagnalis*) and phytophages (*P. purpura*). It testifies that *L. stagnalis* is characterized by the highest β -carotene values (the β -carotene level in the hepatopancreas, mantle, and foot is higher than in those of *P. purpura* (by 1.34–2.13 times), of *U. pictorum* (by 1.02–3.09 times), and of *A. cygnea* (by 1.24–2.64 times). According to β -carotene level in the hepatopancreas, the studied mollusks make up the following string (in ascending order of their indicator): *P. purpura*→*A. cygnea*→*U. pictorum*→*L. stagnalis*. As for the value of this indicator in the foot, there is another string: *A. cygnea*→*P. purpura*→*U. pictorum*→*L. stagnalis*. *U. pictorum* demonstrates the lowest value of the β -carotene in the mantle. A similar

significant variability is found for the values of the xanthophyll indicators in the studied mollusks. It may be accounted for by the difference in the biology of these animals, mainly in the nourishment type and living habits in the reservoir, which determine the differences in the intake and accumulation of these compounds. *L. stagnalis* demonstrates the highest values of xanthophyll level, which exceeds those in the hepatopancreas of *P. purpura* by 1.5 times, those of *A. cygnea* by 1.2 times; while *U. pictorum* indicators are within the values obtained for *L. stagnalis*. The highest xanthophyll level for the mantle and foot is also recorded for *L. stagnalis*, which exceeds those in the same organs of *P. purpura* (by 1.01–1.29 times), by 1.99 ($p<0.01$) and by 2.89 ($p<0.001$) times in the foot and mantle of *U. pictorum* and by 2.04–2.68 times in the same organs of *A. cygnea*.

The highest indicators recorded for *L. stagnalis* are due to the structural peculiarities of these animals, which contain carotenoxysoma with carotenoids, hemoproteins and other respiratory proteins, and which help the body of the mollusks adapt to oxygen deficiency under hypoxia conditions. Slightly lower indicators are obtained for bivalve filter-feeding mollusks *U. pictorum* and *A. cygnea*. It provides evidence for a lower level of overall metabolism, which leads to less active protective processes in the body of these mollusks in comparison with more moveable *L. stagnalis* and *P. purpura*.

The trematode infection in the *L. stagnalis* body (after a 2-day exposure) shows a decrease of the β -carotene level in the hepatopancreas and foot (by 28.9 and 62.9 %, respectively) ($p<0.001$), an increase – in the mantle by 95.2 % ($p<0.01$). The β -carotene variation in the hemolymph of infected and intact animals is within the same limits. Regarding the xanthophyll level, trematode infection leads to a decrease in its level (by 17.94–66.42 %) in the hemolymph, hepatopancreas, foot and its increase (by 41.56 %) in the mantle of the studied animals.

The research paper proves that the *P. purpura* reaction to the trematode infection is somewhat different from that of *L. stagnalis*, as this species demonstrates a statistically significant decrease in β -carotene level by 18.9–77.7 % in the hepatopancreas, mantle and foot of infected mollusks in comparison to the non-infected ones (with the exception of the hemolymph of the infected animals, which increases by 2.8 times ($p<0.01$) compared to the control indicator). At the same time, the research shows no statistically significant

differences in the xanthophyll level in the hemolymph, mantle, and foot of infected and intact *P. purpura*, while due to the action of the trematode infection in the hepatopancreas a decrease in the studied indicators by 82.1 % ($p < 0.001$) has been registered.

The increase in the exposure time (up to 7 days) leads to the rise of β -carotene level in *L. stagnalis* infected species (in the hemolymph, mantle and foot by 34.4–45.4 %), however the hepatopancreas of infected and intact species shows the same range of values of the β -carotene level indicators (no statistically significant difference has been observed). At the same time, an exposure time increase up to 7 days leads to a decrease in the level of xanthophyll in the hemolymph and mantle (by 13.6 and 18.0 %, respectively) and its increase in the hepatopancreas and foot (by 1.49 and 1.36 times, respectively) of infected *L. stagnalis* as compared to intact species.

Non-infected *L. stagnalis* (regardless of the duration of exposure) demonstrate a statistically significant negative correlation between the weight of the organ (tissue) and the levels of both β -carotene and xanthophyll in it. However, there is no statistically significant correlation between the total weight of animals, their morphometric parameters, and β -carotene and xanthophyll levels in both infected and intact mollusks, regardless of the duration of exposure time.

The seasonal dynamics of β -carotene and xanthophyll levels in tissues and organs of *L. stagnalis* testifies to the fact that β -carotene and xanthophyll levels in the body of non-infected *L. stagnalis* is higher (by 1.45–2.75 and 1.18–2.28 times, respectively) ($p < 0.01$) in summer as compared to animals collected in spring. Similar dynamics has been observed for pond snails affected by the trematode infection, because higher levels of both β -carotene and xanthophyll have been recorded in the hemolymph, hepatopancreas and mantle of these animals collected in summer as compared to spring samples. The foot β -carotene and xanthophyll levels prove to be higher by 21.2–25.7 % in mollusks selected in spring.

The analysis of concentration time patterns of various poisonous substances effects on β -carotene and xanthophyll levels in tissues and organs of *L. stagnalis*, (namely of local effect (Cd^{2+} , Zn^{2+} , Mn^{2+} , Ni^{2+} , Pb^{2+} , Cu^{2+} , Cr^{3+} , $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ -ions), combined effect (phenol, ammonium chloride), and protoplasmic (urea) effect), has proven that due to the action of

toxicants in concentrations corresponding to 0.5 and 2 of boundary concentration during 2, 7, 14 and 21 day, the β -carotene and xanthophyll levels in the body *L. stagnalis* is characterized by tissue and organ specificity. The findings of the research demonstrate that the impact of the studied ions on the level of this carotenoid in *L. stagnalis* organs (tissues) is multi-vector and has a regulatory-toxic principle of action.

The research determines the level of lipids of various classes (triacylglycerols, diacylglycerols, non-esterified fatty acids and phospholipids) and their structural components of fatty acids (SFA, MUFA, PUFA) in the bodies of gastropods *L. stagnalis* and bivalves *U. pictorum*. It states that the total level of lipids and their individual classes is tissue-specific and depends on the physiological and biochemical characteristics of the studied species. *L. stagnalis* demonstrates the highest levels of triacylglycerols and phospholipids in the hepatopancreas and foot, which are metabolically active organs. As for diacylglycerols and non-esterified fatty acids, these groups of lipids are observed only in the hepatopancreas and mantle of the studied animals. The trematode infection affects the levels of triacylglycerols, diacylglycerols, non-esterified fatty acids and phospholipids in the body *L. stagnalis*. The research demonstrates that triacylglycerols decrease in the quantity in the hemolymph, hepatopancreas and foot (by 30.40–43.37 %), increase by 66.0 % in the mantle. There is a decrease in the diacylglycerols level in the hepatopancreas and mantle (by 24.0 %) of the infected animals as compared to non-infected ones. As for non-esterified fatty acids, a decrease in the level of this fraction by 24.7 % in the hepatopancreas and an increase in the mantle (by 32.5 %) have been recorded. There is a decrease in the diacylglycerols level in the hepatopancreas and mantle (by 24.0 %) of the infected animals as compared to non-infected ones. As for non-esterified fatty acids, a decrease in the level of this fraction by 24.7 % has been recorded in the hepatopancreas and its increase in the mantle (by 32.5 %). The phospholipids level increases by 1.22–3.79 times in all the studied organs of the common pond snail. The tissue-organ specificity of the distribution of triacylglycerols, diacylglycerols, non-esterified fatty acids and phospholipids in the body of both infected and intact *L. stagnalis* has been elucidated.

The research shows that the bivalve mollusk *U. pictorum* possesses a specific distribution of lipids in tissues and organs due to the metabolic activity of the studied

organs, the functional role of lipid classes, as well as due to the physiological characteristics of the studied species. The highest levels of triacylglycerols for males has been recorded in the gills and gonad, and the lowest – in the hepatopancreas. The lowest indicators of diacylglycerols level are observed in the hepatopancreas and the level of diacylglycerols in all other organs is in the same range of values. The largest proportion of non-esterified fatty acids is accumulated in the gonad, and the level of structural phospholipids is quantitatively predominant in the hepatopancreas, gills, and foot of *U. pictorum* males. The research determines that females of the studied mollusks demonstrate the highest level of triacylglycerols in the gills and hepatopancreas, the lower level – in the foot and mantle, and the lowest level – in the gonad. The level of diacylglycerols increases in the chain: foot→gills→mantle→hepatopancreas→gonad. The non-esterified fatty acids level dominates in the gills and is in the same range in the hepatopancreas, foot, gonad, and mantle. As for structural phospholipids, they are found most in the gills, and the lowest level is observed in the hepatopancreas.

The scientific paper studies the dependence of the distribution of the studied lipid fractions on the physiological status of *U. pictorum*. It states that the indicators of triacylglycerols level are lower by 20.3–48.5 % in females as compared to males in the foot, mantle, gonad, and higher (by 89.7 % and 97.4 %) in the hepatopancreas and gills ($p \leq 0.001$ – ≤ 0.01). *U. pictorum* females show significantly lower rates of diacylglycerols and non-esterified fatty acids in the hepatopancreas and gonads (by 10.3–75.9 %) as compared to males. The exception for the dynamics of diacylglycerols level is the foot of the studied mollusks, in which the indicators of this fraction in females and males are in the same range of values. The mantle and gills of females constitute an increase in the non-esterified fatty acids level (by 27.2 % and 2.01 times, respectively). The level of phospholipids in the females' gonad, mantle and gills is higher by 78.00, 22.7 and 39.1 %, respectively, as compared to the same organs of males. The level of this lipid fraction is higher in males (2.62 times) in the hepatopancreas, and there is no statistically significant differences in the foot indicators between individuals of different sexes.

The scientific work states that the fatty acid level of lipids of *L. stagnalis* and *U. pictorum* is represented by fatty acid with even and odd amount of carbon, branched

iso- and anteiso-acids, as well as fatty acids with cis-configurations and trans-forms of double connections. It clears out that a characteristic feature of the fatty acid profile of both studied species is a significant level of branched fatty acids (iso- and anteiso-forms).

The research indicates that the fatty acid level of *L. stagnalis* lipids is represented by 32 fatty acids with carbon chain lengths from C₈ to C₂₄. The common pond snail's hemolymph includes exclusively SFA C_{16:0} and C_{18:0}, the level of which constitutes 35.0 % and 34.1 % of the total sum of all components. As for the studied organs of these animals, C_{16:0} and C_{18:0} also quantitatively dominate among SFA, their level is 7.6–12.6 % and 4.8–9.1 %, respectively, with the highest values of indicators recorded in the mantle, and the lowest – in the foot. The fatty acid spectrum is characterized by a high degree of unsaturation (49.7–56.6 % of the total amount) in the hepatopancreas, mantle, and foot of *L. stagnalis*. The highest values among MUFAs are obtained for cis- and trans-forms C_{18:1n-9} and cis-13-C_{20:1n-13}, the levels of which are approximately at the same rate for the hepatopancreas, mantle and foot. The presence of essential PUFAs of the n-3 and n-6 families in the pond snail organs has been recorded, however the qualitative composition and quantitative indicators of fatty acids levels are characterized by tissue-organ specificity.

The fatty acid composition of *U. pictorum* lipids is represented by 37 fatty acids with carbon chains from C₁₄ to C₂₃. The analysis of the qualitative composition of *U. pictorum* fatty acids has shown significant amounts of saturated fatty acids – C_{16:0} and C_{18:0}, the level of which was 8.1–11.2 % and 7.3–10.1 % of the total sum of the obtained heights. C_{20:1n-X}, C_{18:1n-9c/t}, and C_{16:1} dominate quantitatively among MUFAs. PUFAs are most quantitatively represented by fatty acids C_{20:4n-6}, cis-5,8,11,14,17-eicosapentaenoic (C_{21:5}), C_{18:2n-6}, 5,8,11,14,17-eicosapentaenoic (all-Z)- (C_{22:5}) and cis-4,7,10,13,16,19-docosahexaenoic (C_{22:6n-3}). In addition to these, other fatty acids have also been found in certain quantities, the relative level of which was characterized by tissue-organ specificity.

The analysis of the trematode infection effect on the *quantitative and qualitative composition* of fatty acids in the body *L. stagnalis* has shown that the changes caused by the factor are tissue-specific. They occur due to both the metabolic activity of the studied tissues (organs) and the functional role of fatty acids in the development of the *L. stagnalis*

compensatory response, aimed at leveling the harmful effects of parasites and maintaining the homeostasis of the infected animals. Based on the analysis of the results obtained, the findings of the research claim that the trematode infection causes changes in the fatty acid spectrum of lipids of the pond snail's body. The dissertation determines a slight increase in the content of SFA (by 1.9–25.3 %) in the hemolymph, hepatopancreas and foot and a decrease by 5.6 % in the mantle. The dynamics is somewhat different for MUFA, because under the action of trematode, its level increases in the hepatopancreas, in the mantle and decreases in the foot. The indicators of the quantitative level of PUFA under the action of trematode infection in the hepatopancreas correspond to the indicators of the control group, in the mantle they decrease from 32.7 % to 31.9 %, and in the foot, on the contrary, they increase from 36.0 % to 37.3 %.

Thus, the dynamics of the level of carotenoid pigments, lipids of various classes and fatty acids in the body of freshwater mollusks is characterized by species specificity, varies due to the physiological state of the animal, its morphofunctional features, features of the respiratory and reproductive systems. The significant differences in the studied indicators in the tissues and organs of mollusks under the action of trematode infection and under the effects of different toxicants are adaptive in nature, which is observed within certain limits of exposure and is aimed at maintaining the homeostasis of the studied animals.

Key words: freshwater mollusks, carotenoid pigments, lipids, fatty acids, heavy metal ions, trematode infection, metabolic adaptation.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

у наукових періодичних фахових виданнях України, що входять до міжнародних наукометричних баз

1. Киричук Г. Є., **Музыка Л. В.** Вплив концентрації амоній хлориду на вміст каротиноїдних пігментів в організмі *Lymnaea stagnalis*. *Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія*. 2015. 23 (2). С. 154–160 (відбір матеріалу, проведення досліджень, участь в узагальненні отриманих даних і написанні статті).
2. Kyrychuk G. Ye., **Muzyka L. V.** Peculiarities of the distribution of β -carotene in the organism of *Lymnaea stagnalis* under the influence of the ions of heavy metals. *Hydrobiological Journal*. 2016. V. 5, № 5. P. 63–72 (відбір матеріалу, проведення досліджень, участь в узагальненні отриманих даних і написанні статті).
3. Kyrychuk G. Ye., **Muzyka L. V.** Peculiarities of carotenoid pigments' distribution in organism of the freshwater mollusks. *Hydrobiological Journal*. 2017. V. 53, № 5. P. 85–93 (проведення досліджень, участь в узагальненні отриманих даних і написанні статті).

Статті в наукових періодичних фахових виданнях України

4. **Музыка Л. В.**, Киричук Г. Є. Особливості дії низьких концентрацій іонів кадмію на вміст β -каротину в організмі *Lymnaea stagnalis*. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2015. Випуск 70. С. 130–137 (проведення досліджень, участь в узагальненні отриманих даних і написанні статті).
5. **Музыка Л. В.**, Киричук Г. Є. Вплив трематодної інвазії на вміст деяких груп ліпідів в організмі ставковика звичайного. *Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки. Серія «Біологічні науки»*. 2020. Випуск 1 (389). С. 66–71 (проведення досліджень, участь в узагальненні отриманих даних і написанні статті).

Статті в інших наукових виданнях

6. **Музика Л. В.,** Киричук Г. Є. Вміст каротиноїдних пігментів в організмі прісноводних молюсків. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка: Серія: Біологія.* 2015. № 2 (63). С. 84–102 (підбір фахової літератури, участь в узагальненні отриманих даних і написанні статті).

7. **Музика Л. В.,** Киричук Г. Є. Вплив трематодної інвазії на вміст каротиноїдних пігментів в організмі *Lymnaea stagnalis*. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка: Серія: Біологія.* 2015. № 3–4 (64). С. 484–489 (проведення досліджень, участь в узагальненні отриманих даних і написанні статті).

8. **Музика Л. В.,** Киричук Г. Є. Особливості розподілу жирних кислот в організмі черевоногих прісноводних молюсків (Molluska:Gastropoda). *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія: Біологія.* 2016. Вип. 41. С. 93–100 (підбір фахової літератури, участь в узагальненні отриманих даних і написанні статті).

Матеріали та тези доповідей конференцій

9. Музика Л. В. Роль каротиноїдних пігментів в адаптації *Lymnaea stagnalis* до дії негативних факторів оточуючого середовища. *Біологічні дослідження – 2013 : матеріали IV науково-практичної Всеукраїнської конференції молодих учених та студентів, м. Житомир, 16–18 квітня 2013 р. Житомир : Вид-во ЖДУ ім. Івана Франка, 2013. С. 125–128.*

10. Музика Л. В. Особливості розподілу каротиноїдних пігментів в організмі *Lymnaea stagnalis*. *Актуальні проблеми сучасної гідроекології : матеріали науково-практичної конференції, присвяченої 95-річчю заснування Національної Академії наук України, м. Київ, 5–6 листопада 2013 р. Київ, 2013. С. 63–64.*

11. **Музика Л. В.,** Киричук Г. Є. Вміст каротиноїдних пігментів в організмі прісноводних молюсків : матеріали III Міжнародної наукової конференції студентів, аспірантів та молодих учених, м. Донецьк, 24–27 лютого 2014 р. Донецьк, 2014. С. 167.

12. **Музика Л. В.**, Дмитренко І. М., Слідзевський Б. Л., Киричук Г. Є. Особливості хронічної дії низьких концентрацій фенолу на вміст β -каротину в гепатопанкреасі *Lymnaea stagnalis*. *Біологічні дослідження*. – 2014 : матеріали V Всеукраїнської науково-практичної конференції молодих учених і студентів, м. Житомир, 4–5 березня 2014 р. Житомир : Вид-во ЖДУ ім. Івана Франка, 2014. С. 246–248.

13. **Музика Л. В.**, Бовсуновська М. О., Сергійчук О. С., Киричук Г. Є. Вплив сечовини на вміст β -каротину в організмі ставковика звичайного. *Біологічні дослідження*. – 2014 : матеріали V Всеукраїнської науково-практичної конференції молодих учених і студентів, м. Житомир, 4–5 березня 2014 р. Житомир : Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2014. С. 243–245.

14. **Музика Л. В.**, Бовсуновська М. О., Киричук Г. Є. Токсичний вплив NH_4Cl на вміст β -каротину в організмі *L. stagnalis*. *Біологічні дослідження*. – 2015 : матеріали VI Всеукраїнської науково-практичної конференції молодих учених і студентів, м. Житомир, 11–12 березня 2015 р. Житомир : ПП «Рута», 2015. С. 243–245.

15. **Музика Л. В.**, Киричук Г. Є. Вміст β -каротину в організмі *Lymnaea stagnalis* за токсичної дії низьких концентрацій іонів цинку : матеріали V Всеукраїнського з'їзду екологів з міжнародною участю, м. Вінниця, 23–26 вересня 2015 р. Вінниця, 2015. С. 138.

16. **Музика Л. В.**, Киричук Г. Є. Особливості вмісту триацилгліцеролів в організмі прісноводних черевоногих молюсків (Molluska:Gastropoda). *Біологічні дослідження* – 2017 : матеріали VIII Всеукраїнської науково-практичної конференції, м. Житомир, 14–16 березня. Житомир, 2017 р. С.266–267.

17. **Музика Л. В.**, Киричук Г. Є. Особливості розподілу триацилгліцеролів в організмі *Lymnaea stagnalis*. *Перспективи гідроекологічних досліджень в контексті проблем довкілля та соціальних викликів : збірник матеріалів VIII з'їзду Гідроекологічного товариства України, присвяченого 110-річчю заснування Дніпровської біологічної станції*, м. Київ, 6–8 листопада 2019 р. Київ, 2019. С. 150–152.

ЗМІСТ

	стор.
ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ	21
ВСТУП	22
РОЗДІЛ 1 Вміст біологічно активних сполук в організмі прісноводних молюсків та його регуляція біотичними, абіотичними та антропогенними чинниками (огляд літератури)	29
1.1. Кількісний вміст та якісний склад каротиноїдних пігментів в організмі прісноводних молюсків та їх функціональна роль	30
1.2. Ліпідний склад тканин та органів прісноводних молюсків	44
1.3. Жирнокислотний профіль організму прісноводних молюсків	52
РОЗДІЛ 2 Матеріали та методи дослідження	59
2.1. Загальна характеристика матеріалу дослідження	59
2.2. Препарування та лабораторна обробка матеріалу	60
2.3. Постановка токсикологічного експерименту	61
2.4. Методики біохімічних аналізів	62
2.4.1. Методика визначення сумарного вмісту β -каротину та ксантофілів	62
2.4.2. Екстракція та дослідження вмісту ліпідів	63
2.4.3. Методика визначення жирнокислотного складу загальних ліпідів	64
2.5. Статистична обробка результатів дослідження	65
РОЗДІЛ 3 Порівняльна характеристика кількісного вмісту каротиноїдів у тканинах (органах) молюсків прісноводних водойм	66
3.1. Порівняльний аналіз вмісту каротиноїдів у різних тканинах та органах прісноводних молюсків	67
3.2. Особливості вмісту каротиноїдних пігментів в організмі двостулкових молюсків залежно від фізіологічного стану тварин	70
РОЗДІЛ 4 Каротиноїдний склад прісноводних молюсків за дії чинників біотичного та антропогенного походження	75
4.1. Вплив трематодної інвазії на вміст каротиноїдних пігментів у тканинах та органах <i>L. stagnalis</i> і <i>P. purpura</i> за тривалості експозиції 2 доби	75
4.2. Особливості вмісту каротиноїдних пігментів в організмі ставковика	80

звичайного за дії трематодної інвазії при збільшенні часу експозиції до 7 діб	
4.3. Сезонна динаміка вмісту каротиноїдних пігментів в організмі <i>L. stagnalis</i> у нормі та за дії трематодної інвазії	82
4.4. Концентраційно-часові закономірності впливу токсикантів на вміст β -каротину та ксантофілів в організмі <i>L. stagnalis</i>	84
4.4.1. Особливості каротиноїдного складу <i>L. stagnalis</i> за впливу токсикантів локальної дії (Cd^{2+} , Zn^{2+} , Mn^{2+} , Ni^{2+} , Pb^{2+} , Cu^{2+} , Cr^{3+} , $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$)	84
4.4.2. Дія токсикантів комбінованої дії на вміст каротиноїдних пігментів в організмі <i>L. stagnalis</i>	102
4.4.2.1. Вплив фенолу на вміст β -каротину та ксантофілів у тканинах та органах <i>L. stagnalis</i>	102
4.4.2.2. Вплив амоній хлориду на вміст каротиноїдних пігментів у тканинах та органах <i>L. stagnalis</i>	106
4.4.3. Динаміка вмісту β -каротину та ксантофілів в організмі <i>L. stagnalis</i> за токсичного впливу токсикантів протоплазматичної дії	111
РОЗДІЛ 5 Фракційний склад ліпідів тканин та органів прісноводних молюсків	117
5.1. Особливості ліпідного складу тканин та органів <i>Lymnaea stagnalis</i> у нормі та за дії трематодної інвазії	117
5.2. Особливості ліпідного вмісту тканин та органів <i>Unio pictorum</i> залежно від фізіологічного стану тварини	121
РОЗДІЛ 6 Жирнокислотний профіль організму деяких видів прісноводних молюсків	127
6.1. Особливості жирнокислотного складу <i>L. stagnalis</i>	127
6.2. Вплив трематодної інвазії на вміст жирних кислот в організмі <i>L. stagnalis</i>	136
6.3. Особливості жирнокислотного складу тканин та органів <i>Unio pictorum</i>	147
УЗАГАЛЬНЕННЯ	159
ВИСНОВКИ	168
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	173
ДОДАТКИ	200

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

ЗЛ – загальні ліпіди

ТАГ – триацилгліцероли

ФЛ – фосфоліпіди

ЗХС – загальний холестерин

ФХ – фосфатидилхолін

ФС – фосфатидилсерин

ФЕА – фосфатидилетаноламін

ЛПВЩ – ліпопротеїди високої щільності

ЛПНЩ – ліпопротеїди низької щільності

ЖК – жирні кислоти

ЛФХ – лізофосфатидилхолін

СФМ – сфінгомієлін

ЖК – жирні кислоти

НЖК – насичені жирні кислоти

МНЖК – мононенасичені жирні кислоти

ПНЖК – поліненасичені жирні кислоти

ТШХ – тонкошарова хроматографія

ВЕРХ – високоефективна рідинна хроматографія

ВСТУП

Обґрунтування вибору теми дослідження. Фізіологічні та біохімічні показники гідробіонтів є результатом і відображенням еволюційно сформованих адаптацій до комплексу змінних чинників середовища їх існування, тому є ефективними інструментами біомоніторингу, оскільки відображають інтегральну відповідь організму на зміну умов існування та дають змогу отримувати інформацію про відновлення екосистеми на організмовому рівні її організації [29, 46, 57, 128, 191]. До перспективних об'єктів біоіндикації за комплексом критеріїв належать молюски, які домінують за чисельністю та біомасою серед гідробіонтів, є компонентами ланцюгів живлення в екосистемах, високочутливі до забруднення природних вод, відіграють важливу роль в акумуляції та переносі хімічних речовин, тим самим є основним чинником, що підвищує самоочищувальну здатність водойм та чітко відображає всі зміни водного середовища [46, 57]. Крім того, ці організми є облігатними проміжними, а іноді й додатковими хазяями великої кількості видів трематод, як одних з обов'язкових компонентів прісноводних екосистем та збудників небезпечних захворювань людини і тварин [106].

Відомо, що малакофауна характеризується видоспецифічними реакціями на дію низки абіотичних та біотичних чинників, включно до забруднення навколишнього середовища, оскільки екологічні спектри видів значною мірою визначаються фізіологічними та біохімічними процесами, що відбуваються в їхньому організмі на рівні клітинного метаболізму [184].

Серед ключових показників, які відображають стан організму молюсків та процеси, що в ньому відбуваються, є механізми іонної регуляції та фізіологічні показники стрес-адаптації, одним із молекулярних механізмів якої є вміст у тканинах та органах цих тварин різноманітних вторинних метаболітів, серед яких переважна частина представлена функціональними сполуками, до яких належать каротиноїди, ліпіди різних класів, а також поліненасичені жирні кислоти родин $n-3$ та $n-6$. Зокрема, вміст каротиноїдів у тканинах молюсків свідчить про стан

системи антиоксидантного захисту й фізіологічного стану організму загалом [23, 26]. Крім того, ці сполуки стабілізують клітинні мембрани, утворюючи неактивні перокси, попереджують ланцюгові реакції окислення, регулюють транспортну та біосинтетичну функцію мембран, а їхні антиоксидантні властивості зумовлюють фотозахисну, радіопротекторну, антимуtagenну, антиканцерогенну, імуномодулюючу дію, не пов'язану з провітамінною активністю [31, 96, 196, 212]. Ліпіди як одні з основних компонентів мембран беруть участь у всіх найважливіших фізіолого-біохімічних процесах організму та мають важливе значення в компенсаторних реакціях тварини у відповідь на вплив несприятливих умов середовища проживання [5, 17, 30, 41, 51, 77]. ПНЖК регулюють такі фундаментальні процеси в клітині, як рідинний стан клітинних мембран і їхню проникність для метаболітів і іонів, активність ліпід-залежних ферментів, впливають на функціонування імунної системи та підтримку всіх гормональних систем організму, а також є попередниками групи біологічно активних речовин із широким спектром біологічної дії – простагландинів, простацикліну, лейкотрієнів [22, 23, 77, 122, 175, 191, 253].

З огляду на те, що частина із зазначених сполук не синтезується в тканинах та органах молюсків *de novo*, а надходить як компоненти їжі, депонується в незмінному вигляді або модифікується за допомогою метаболічних реакцій, а тому дають уявлення про харчові ланцюги та метаболічні шляхи молюсків, дослідження зміни їхніх кількісних показників є актуальним.

Окрім цього, актуальність досліджень визначається не лише можливістю отримання даних про особливості біохімічної організації в різних по екології груп тварин та зміни біохімічних показників у межах норми реакції за адаптацій до змінних умов середовища, а також і даних про виникнення патології у зв'язку зі зростанням антропогенного навантаження. Вивчення перебігу реакцій також необхідне і для вирішення завдань, пов'язаних із тестуванням та моніторингом природних вод.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.
Дисертаційну роботу виконували в Житомирському державному університеті

імені Івана Франка в рамках науково-дослідної теми Міністерства освіти і науки України «Вплив антропогенного навантаження на біорізноманіття водних екосистем Центрального Полісся» (номер державної реєстрації НДР: 0113U002157, 2013–2015 рр.).

Мета і завдання дослідження.

Мета роботи – установити основні закономірності зміни вмісту каротиноїдних пігментів, ліпідів різних класів і жирних кислот у тканинах та органах прісноводних молюсків за дії трематодної інвазії та полютантів різної природи (локальної, протоплазматичної та комбінованої дії).

Для досягнення поставленої мети необхідно було виконати такі **завдання**:

1. Установити кількісний вміст каротиноїдних пігментів (β -каротину та ксантофілів) в організмі прісноводних молюсків різних трофічних груп: поліфаги (*U. pictorum*, *A. cygnea*), детритофаги (*L. stagnalis*) та фітофаги (*P. purpura*).

2. Здійснити порівняльний аналіз вмісту каротиноїдів в організмі прісноводних молюсків із різною морфо-функціональною організацією органів дихання: фільтратори (*U. pictorum*, *A. cygnea*) та легеневі (*L. stagnalis*, *P. purpura*).

3. Вивчити вплив фізіологічного статусу *Unio pictorum* та *Anodonta cygnea* на вміст каротиноїдних пігментів в їхньому організмі.

4. Установити вплив трематодної інвазії на вміст β -каротину та ксантофілів у тканинах та органах *L. stagnalis* та *P. purpura*.

5. Вивчити сезонну динаміку вмісту каротиноїдних пігментів в організмі *L. stagnalis* у нормі та за дії трематодної інвазії.

6. З'ясувати особливості різнотривалого впливу токсикантів із різним механізмом дії на вміст каротиноїдних пігментів у тканинах та органах ставковика звичайного.

7. Установити ліпідний вміст (ТАГ, ДАГ, НЕЖК та ФЛ) *Lymnaea stagnalis* та *Unio pictorum* у нормі, за дії трематодної інвазії та залежно від фізіологічного стану цих тварин.

8. Установити жирнокислотний профіль організму *L. stagnalis* та *U. pictorum* у нормі та залежно від дії на організм трематодної інвазії.

Об'єкт дослідження – речовини ліпідної природи прісноводних молюсків різних екологічних груп та фізіологічного статусу (*Lymnaea stagnalis*, *Planorbarius purpura*, *Unio pictorum*, *Anodonta cygnea*).

Предмет дослідження – адаптивне значення деяких біологічно активних речовин (каротиноїдних пігментів, ліпідів, жирних кислот) у організмі прісноводних молюсків до дії екологічних чинників.

Методи дослідження: *біохімічні* (колориметричний – визначення вмісту каротиноїдних пігментів; *хроматографічні* – визначення вмісту ліпідів (тонкошарова хроматографія), визначення вмісту жирних кислот (газова хромато-мас-спектрометрія); *загальногідробіологічні* методи відбору проб матеріалу та його опрацювання; *паразитологічні* методи; *токсикологічні* методи, *статистичний аналіз* (кластерний аналіз – оцінка ступеня впливу іонів важких металів на вміст каротиноїдних пігментів; *кореляційний аналіз* – вивчення залежності між морфометричними параметрами молюсків (діаметр і висота черепашки), масою тіла та вмістом β -каротину й ксантофілів; *методи варіаційної статистики* з використанням t-критерію Ст'юдента).

У процесі роботи над дисертацією не були порушені норми біоетики.

Наукова новизна одержаних результатів. Уперше досліджено накопичення й розподіл β -каротину та ксантофілів у тканинах (органах) прісноводних молюсків *U. pictorum*, *A. cygnea*, *L. stagnalis*, *P. purpura* гідроценозів Житомирського Полісся, які відрізняються екологічними вимогами, анатомо-морфологічною будовою, специфікою фізіологічних функцій (насамперед дихання та розмноження) та характеризуються різнотиповістю спектрів живлення. Установлено, що види, органами дихання яких є зябра (*U. pictorum* та *A. cygnea*) мають нижчі показники вмісту як β -каротину, так і ксантофілів у тканинах (органах) порівняно з *L. stagnalis* та *P. purpura*, для яких характерне легеневе дихання. З'ясовано особливості вмісту каротиноїдних пігментів в організмі *Unio pictorum* та *Anodonta cygnea* залежно від фізіологічного стану тварин. Показано міжвидові відмінності досліджуваних двостулкових молюсків щодо вмісту в їхніх органах β -каротину та ксантофілів. Показано, що вміст β -каротину та ксантофілів

у самок *U. pictorum* у гонаді та гепатопанкреасі більший, ніж у цих самих органах самців, що може сприяти підтриманню гомеостазу антиоксидантної системи (неспецифічним елементом якої є β -каротин) у самок порівняно із самцями. У зябрах та мантиї *U. pictorum* показники β -каротину та ксантофілів були в однакових межах та не залежали від статі досліджуваних тварин. Для *A. cygnea* зафіксовано значно нижчі показники вмісту β -каротину в гепатопанкреасі, зябрах та нозі самок порівняно з цими органами самців.

Виявлено суттєвий вплив трематодної інвазії на вміст каротиноїдних пігментів в організмі *L. stagnalis* та *P. purpura*. Показано, що підвищення вмісту каротиноїдних пігментів є адаптивною відповіддю хазяїна на підтримку гомеостазу функціонування організму.

З'ясовано вплив токсикантів локальної (іони ВМ), протоплазматичної (сечовина) та комбінованої дії (фенол, хлорид амонію) за різної тривалості експозиції на вміст каротиноїдних пігментів у тканинах ставковика звичайного. Установлено, що вплив досліджених іонів на вміст цих каротиноїдів в органах (тканинах) *L. stagnalis* є багатовекторним і має регуляторно-токсичний принцип дії.

З'ясовано фракційний склад ліпідів тканин й органів *Lymnaea stagnalis* та *Unio pictorum* у нормі, за дії трематодної інвазії та залежно від фізіологічного стану організму цих тварин. Досліджено жирнокислотний профіль тканин та органів *L. stagnalis* та *U. pictorum*.

Практичне значення отриманих результатів. Результати роботи можуть бути теоретичним підґрунтям для вирішення завдань, пов'язаних з удосконаленням гідробіологічного моніторингу водойм, а також у процесі побудови прогнозних сценаріїв стійкості екосистем до дії екологічних чинників різної природи, дадуть змогу розкрити механізми індивідуальної резистентності й адаптивних здатностей прісноводних молюсків до чинників зовнішнього середовища, які формуються в результаті антропогенного пресингу.

Окрім цього, результати дослідження дають змогу оцінити екологічні умови окремих гідроекосистем, допоможуть визначити роль досліджуваних біологічно

активних речовин (каротиноїдних пігментів, ліпідів та ЖК) у процесах адаптації прісноводних молюсків як специфічних стрес-редуючих чинників й уможливають розшифрування механізмів стрес-реакції та адаптації, а також можуть бути використані під час розробки методів біоіндикації та прогнозування змін у водних екосистемах.

Теоретичні положення та практичні результати роботи також можуть бути використані для підготовки фахівців біологічного, екологічного профілів у закладах вищої освіти та в процесі викладання дисциплін біологічного циклу «Біомоніторинг природних вод», «Екологічна біохімія», «Гідробіологія».

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота ґрунтується на результатах експериментальних досліджень, які виконані особисто дисертанткою. Авторка поставила завдання, визначені метою дисертаційної праці, особисто проаналізувала наукову фахову літературу, виконала експериментальні дослідження, під керівництвом наукового керівника здійснила аналіз та інтерпретацію отриманих результатів і сформулювала основні положення та висновки. У співавторстві з науковим керівником підготовлено до друку наукові праці, у яких викладено матеріали дисертації.

Апробація результатів дисертації. Основні положення дисертаційної праці було оприлюднено на міжнародних наукових, науково-практичних конференціях і з'їздах: IV науково-практичній Всеукраїнській конференції молодих учених та студентів «Біологічні дослідження – 2013» (м. Житомир, 2013 р.), науково-практичній конференції, присвяченій 95-річчю заснування Національної Академії наук України «Актуальні проблеми сучасної гідроекології» (5–6 листопада 2013 р., м. Київ), III Міжнародній науковій конференції студентів, аспірантів та молодих учених (24–27 лютого 2014 р., м. Донецьк), V Всеукраїнській науково-практичній конференції молодих учених і студентів «Біологічні дослідження – 2014» (4–5 березня 2014 р., м. Житомир), VI Всеукраїнській науково-практичній конференції молодих учених і студентів «Біологічні дослідження – 2015» (11–12 березня 2015 р., м. Житомир), V Всеукраїнському з'їзді екологів з міжнародною участю (23–26 вересня 2015, м. Вінниця), VII з'їзді Гідроекологічного товариства

України (5–8 жовтня 2015 р., м. Київ), V Міжнародній науковій малакологічній конференції «Молюски: результати, проблеми і перспективи досліджень» (6–7 жовтня 2016 р., м. Житомир), VIII Всеукраїнській науково-практичній конференції «Біологічні дослідження – 2017» (14–16 березня 2017 р., м. Житомир), VIII з'їзді Гідроекологічного товариства України, присвяченому 110-річчю заснування Дніпровської біологічної станції «Перспективи гідроекологічних досліджень в контексті проблем довкілля та соціальних викликів» (6–8 листопада 2019 р., м. Київ).

Публікації. За матеріалами дисертаційної роботи опубліковано 17 наукових праць, із них 5 статей у фахових наукових журналах (зокрема, 3 – у виданнях, які внесені до міжнародних наукометричних баз Web of Science Core Collection та Scopus), 3 – наукові статті, решта – в інших наукових журналах, матеріалах наукових конференцій та з'їздів.

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна праця складається зі вступу, VI розділів, узагальнень, висновків, списку використаних джерел та додатків. Загальний обсяг дослідження – 225 сторінок, із яких загального тексту – 165 сторінок. Список використаних джерел містить 270 найменувань, із них іноземних – 149. Робота ілюстрована 5 таблицями та 55 рисунками.

РОЗДІЛ 1 ВМІСТ БІОЛОГІЧНО АКТИВНИХ СПОЛУК В ОРГАНІЗМІ ПРІСНОВОДНИХ МОЛЮСКІВ ТА ЙОГО РЕГУЛЯЦІЯ БІОТИЧНИМИ, АБІОТИЧНИМИ ТА АНТРОПОГЕННИМИ ЧИННИКАМИ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)

Прісноводні молюски різних екологічних груп різняться за своїми морфофункціональними та фізіологічними властивостями, екологічними спектрами та ланцюгами живлення. У їхньому організмі наявні вторинні метаболіти, серед яких переважна частка представлена сполуками, до яких належать каротиноїди, ліпіди різних класів, а також поліненасичені жирні кислоти родин n-3 та n-6. Відомо, що ці сполуки володіють широким спектром біологічної активності, відіграють важливу роль у підтримці життєдіяльності молюсків за зміни умов водного середовища. Зокрема, каротиноїдні пігменти виявляють антиоксидантну (АОА), імуномодулюючу, радіопротекторну, гіполіпідемічну, протипухлинну активність, що зумовлено їхньою хімічною природою, а також розподілом в організмі [34]. Ліпіди є не лише джерелами метаболічної енергії, але й забезпечують структуру й цілісність біологічних мембран, у яких функціонує велика кількість білків (ферментів, рецепторів, іонних каналів та ін.), а також є найважливішими біологічними ефекторами, регуляторами й медіаторами, які беруть участь практично в усіх найважливіших фізіологічних процесах організму [51]. Незамінними компонентами в реалізації комплексу сформованих у процесі еволюції біохімічних адаптацій, спрямованих на запуск компенсаторних реакцій клітини, є ліпіди як важливі структурні та функціональні компоненти всіх живих систем, які відіграють важливу роль у регуляції різноманітних фізіолого-біохімічних процесів. Однією з показових особливостей метаболізму ліпідів у гідробіонтів є значна амплітуда складу та інтенсивності накопичення їх в організмі, що поступають у результаті як ендогенних змін, так і впливу умов зовнішнього середовища. ПНЖК, які є структурними компонентами ліпідів, регулюють такі фундаментальні процеси в клітині, як рідинний стан клітинних мембран і їхню проникність для метаболітів та іонів, активність ліпід-залежних

ферментів, впливають на функціонування імунної системи та підтримку всіх гормональних систем організму, а також є попередниками групи біологічно активних речовин із широким спектром біологічної дії – простагландинів, простацикліну, лейкотрієнів [22].

Однак аналіз літературних джерел показує, що вміст цих сполук в органах та тканинах представників прісноводної малакофауни вивчено недостатньо, відомості про нього малочисленні, фрагментарні та часто досить суперечливі. У зв'язку з цим дослідження особливостей вмісту біологічно активних сполук у тканинах та органах прісноводних молюсків є актуальним, адже дає змогу розкрити механізми індивідуальної резистентності й адаптивних здібностей цих тварин до чинників зовнішнього середовища, які формуються в результаті антропогенного пресингу на гідроекосистеми, оцінити екологічні умови окремих екосистем, а також можуть бути використані в процесі розробки методів біоіндикації та прогнозуванні змін у водних екосистемах.

1.1. Кількісний вміст та якісний склад каротиноїдних пігментів в організмі прісноводних молюсків та їх функціональна роль

Каротиноїди – найбільш багаточисленна, поширена й важлива група пігментів. Уперше згадки про каротиноїди сягають початку XIX століття, коли німецький учений Генріх Вакенродер із моркви виділив β -каротин. Термін β -каротин запропонував М. С. Цвет [257] після дослідження спектроскопічних і хімічних характеристик цих сполук, виявивши різноманітність каротинів і ксантофілів [256]. Ці сполуки беруть участь у перенесенні електронів [15, 182, 203, 237], захисті тканин організмів від ультрафіолетового опромінення [189]. Їхні антиоксидантні властивості зумовлюють фотозахисну, радіопротекторну, антимуtagenну, антиканцерогенну, імуномодулюючу, антиінфекційну дію, не пов'язану з провітамінною активністю [34, 96, 196, 212]. Вони забезпечують зовнішнє забарвлення тварин [15, 19, 39, 181, 259] та їхніх яєць [143–145, 149], мають здатність дезактивувати високореакційні вільні радикали кисню,

надпероксидів, пероксидів і ксенобіотиків, беруть участь у світлочутливих реакціях, у регуляції репродуктивних властивостей організму та активності низки ферментів [15, 37, 84], є попередниками вітаміну А та використовуються як біохімічні маркери, що характеризують стан гідробіонтів за дії антропогенного впливу [7, 24, 25, 39, 88]. У клітинах молюсків каротиноїди можуть бути протекторами мембранних ліпідів від активних форм кисню [15, 37].

Відомо [37, 199, 201, 267], що ці сполуки мають здатність енергозалежного накопичення Sr^{2+} в умовах гіпоксії, можуть забезпечити енергією, необхідною для клітини за умови низької швидкості проникнення кисню в тканинах та згідно з теорією Zs.-Nagy [266] є компонентами гіпотетичного електронно-транспортного ланцюга [268, 270]. Функціональні властивості каротиноїдів визначаються будовою їхньої молекули. Зокрема, зміни їх концентрації в тканинах молюсків пояснюються наявністю в молекулах довгого ланцюга спряжених подвійних зв'язків, які зумовлюють їхню здатність зворотньо зв'язувати молекулу кисню, утрачаючи при цьому забарвлення [24, 37, 199]. Гіпотеза про те, що каротиноїди в «каротиноксисомах» можуть утворювати депо кисню в безкисневих умовах шляхом зв'язування декількох атомів кисню або молекул із їх ненасиченими вуглець-вуглецевими зв'язками [200], неодноразово була піддана критиці та спростована [178, 234, 266, 269]. Установлено, що передбачена «киснева форма» каротиноїдів є 7-дегідрохолестерином [18] та цитосоми не здатні синтезувати АТФ в умовах аноксії [192].

Сьогодні відкрито та ідентифіковано понад 750 каротиноїдів [138].

Локалізація каротиноїдних пігментів

Початково всі дослідження каротиноїдних пігментів в організмі прісноводних молюсків зводилися до вивчення «пігментованих гранул», які, як вважали, були єдиним і спеціальним місцем локалізації цих сполук у їхніх клітинах. Вважали, що каротиноїди містяться в гранульованих утвореннях діаметром 0,5–10 мкм, які різні автори називали «цитосомами», «ліпохондріями» або «каротеноксисомами». Існує значна різноманітність ультраструктури цих структур [133, 200, 266], і з цієї причини їх важко віднести до будь-якого відомого

типу клітинних структур. Дослідження гістохімічних властивостей цитоплазматичних гранул нейронів у *Helix aspersa* та *Lymnaea stagnalis* показало, що найбільші з них містили каротиноїдні пігменти [146]. Вивчена ультраструктурна форма цих гранул, зазвичай відомих як ліпохондрії [131, 136, 142]. Показано, що вони містять лізосомальні ферменти [207, 228]. Установлено [82], що участь каротиноїдів у будь-якій функціональній системі обов'язково пов'язана з їхньою чіткою локалізацією в клітинних структурах, бо вільні каротиноїди гідрофобні. Досить фрагментарна та неоднозначна інформація щодо тканинно-органного розподілу каротиноїдів в організмі молюсків [19, 24, 25, 99, 141, 233, 234, 259]. З'ясовано, що високий вміст каротиноїдів відзначено в органах, у яких накопичується кальцій або де відбувається його інтенсивний трансмембранний транспорт [234], що припускає безпосередню участь цих гідрофобних пігментів у механізмах мембранного зв'язування, транспорту й накопичення кальцію. Однак інші дослідники заперечили наявність будь-якої кореляційної залежності між розподіленням в організмі молюсків кальцію та каротиноїдів [19]. Відзначено певну закономірність локалізації каротиноїдних пігментів, пов'язану з метаболічною активністю тканин та органів досліджуваних видів молюсків [24, 25]. Загалом, каротиноїди розподілені нерівномірно в тканинах тварин. Найвищі показники вмісту цих сполук в організмі *Unio pictorum*, *Anodonta cygnea*, *Dreissena polymorpha* (Bivalvia), *Viviparus contectus* (Gastropoda) відзначено в гепатопанкреасі, оскільки він може слугувати місцем накопичення пігментів, як і багатьох інших сполук ліпідної природи, та є найактивнішим органом, що виконує бар'єрну функцію [19, 25, 37]. Крім того, відзначено, що гепатопанкреас є місцем перетворення каротиноїдів їжі, як це показано для ракоподібних [141]. Виявлено, що гонади також містять велику кількість каротиноїдів [31].

Вміст каротиноїдів в організмі прісноводних молюсків у нормі

В організмі молюсків каротиноїди можуть перебувати в різних станах: у вільному та зв'язаному у вигляді ефірів жирних кислот і глікозидів, а також у каротинопротеїнових комплексах [15, 84].

Для прісноводних молюсків виділено дві основні групи каротиноїдних пігментів: 1) ті, чия основна функція полягає в забезпеченні зовнішнього кольору тварин; 2) ті, які, окрім забезпечення кольору, виконують важливі метаболічні функції [179]. З'ясовано, що каротиноїди молюски використовують для забарвлення [15, 19, 39, 181, 259], однак не описано їх синтез *de novo*. Ці сполуки не утворюються в тканинах та органах молюсків [31, 111], вони надходять як компоненти їжі [34, 95], депонуються в незмінному вигляді або модифікуються за допомогою метаболічних реакцій (частково шляхом введення кетогрупи в положення С-4 та включення оксигеновмісних функціональних груп) [15], з огляду на що прослідковуються харчові ланцюги й метаболічні шляхи [220].

Прісноводні молюски належать до різних трофічних груп: фітофаги, детритофаги та фільтратори [132]. Відзначено, що в організмів поліфагів переважають ксантофіли, у фітофагів і детритофагів – α та β -каротини [107, 260]. Каротиноїдний склад хижаків представлений майже тільки вільними ксантофілами та їхніми складними ефірами. Можливо також, що каротиноїди з'являються в тканинах молюсків від симбіотичних мікроорганізмів, які виробляють каротин [198, 213, 217, 218, 221].

Уперше каротиноїди в організмі молюсків знайшов Комфорт [149]. Подальше вивчення каротиноїдного складу представників роду *Pomacea* дало змогу виявити каротиноїди в декількох його видів, однак не у вільному вигляді, а в стехіометричному комплексі з білком. Наприклад, із яєць *Pomacea canaliculata* виділено хромопротеїн, який дещо нагадував астацин із гіподерми омарів, однак він не був ідентифікований. Установлено лише, що простетичною групою такого каротенопротеїну був астаксантин [143, 151]. Астаксантин, наявний у вільній, моно- диефірних формах, є також частиною пігментованого каротенопротеїнового комплексу оворубіну, який становить 75% від загального нітрогену яєць і створює резерв білка для ембріонального розвитку *P. canaliculata* [181, 202]. Згідно з іншими дослідженнями у *P. canaliculata* комплекс, названий «оворубіном», окрім астаксантину, містив кантаксантин [160, 161]. Передбачають, що каротиноїди в яйцях молюсків стабілізують структуру запасних білків і захищають їх від дії

протеаз [183]. Із яскраво-червоних яєць *Pomacea haustum* та *P. dolioides* виділено складні ефіри ксантофілів та суміш 3-х вільних ксантофілів із максимумами поглинання в 480-490 нм та невеликі кількості каротину [260]. Траводні види *Pomacea sordida* (в оранжево-жовтих яйцях) та *P. decussata* (у світло-зелених яйцях) містили лише каротини. Крім β -каротину, було виявлено групу, відповідну α -каротину.

Електронномікроскопічний аналіз гігантських нейронів *L. stagnalis* показав, що вони містять субклітинні фракції з високим вмістом каротиноїдів. Ці структури аналогічні до компонентів фракцій деяких типів хромопластів рослин (каротиноїдпластів) [82, 165]. Подібні структури трапляються також в ембріональних клітинах деяких молюсків [171]. Хроматографічний аналіз дав змогу виділити 10 фракцій каротиноїдних пігментів з організму *L. stagnalis*. Найбільш різкі зміни їхньої концентрації залежно від фізіологічного стану спостерігаються в сполуках з високою рухливістю. Різні за своєю функціональною роллю, структурною організацією та метаболічною активністю ганглії мозку цього молюска характеризуються різним кількісним співвідношенням каротиноїдів [197, 199]. Висунуто припущення, що концентрація каротиноїдів із малою (3–4) і великою (9–10) кількістю спряжених подвійних зв'язків відрізняється в клітинах із різною метаболічною активністю [199].

У багатьох прісноводних молюсків домінує каротиноїд, представлений не у вільній формі, а у вигляді стехіометричного комплексу з білками [15, 84]. Каротиноїди та каротенопротеїни найчастіше містяться в епідермісі або черепашці, а також (іноді у високих концентраціях) у репродуктивних органах і яйцях. Важливу роль у спектральному зміщенні відіграють простетичні групи, представлені астаксантином і кантаксантином [151]. У молюсків роду *Lymnaea* знайдено сім каротиноїдних фракцій, які, як вважали, були пов'язані з ксантофілами, зокрема з лютеїном. Установлено, що найбільше пігментів локалізовано в нейронних тілах клітин і проксимальних частинах аксонів нервових клітин [135]. Екстракція каротиноїдів з *Aplysia* з наступною

хроматографією показала наявність двох фракцій, із яких переважає α -каротин [145]. Існує й інша думка, згідно з якою заперечується наявність каротенопротеїнових комплексів та припускається здатність каротиноїдів до розчинення в ліпідній матриці мембрани [19].

Каротиноїдні пігменти знайдені в гепатопанкреасі, нирці, нозі й особливо в гермафродитній залозі *L. stagnalis*, *Radix auricularia*, *R. peregra* і *Planorbis corneus* [204]. Установлено, що вміст каротиноїдів у *L. stagnalis* у 3 рази вищий ніж у *P. corneus* та в 1,5 рази вищий за такий у передньозябрового *Viviparus viviparus* [90].

Указано, що каротиноїдвмісні гранули нейронів *L. stagnalis* за своїм хімічним складом та структурою ідентичні жовтому пігменту старіння ліпофусцину теплокровних тварин [40, 137], на основі чого зроблено висновок про взаємозв'язок між каротиноїдами й відтворювальними процесами, що є адаптивною реакцією організму, спрямованою на максимальне виживання потомства в умовах можливого кисневого дефіциту [111, 199]. Щодо молюсків-фільтраторів, то в *Anodonta cygnea* виділено та ідентифіковано β -каротин, ехіненон, криптоксантин, зеаксантин, віолаксантин та ауроксантин [178]. Крім того, в *A. cygnea* виявлено й атаксантин [129, 162]. Показано, що *A. cygnea* відповідно до морських Lamellibranchs, накопичує значно більші кількості ксантофілів, ніж каротинів, причому мажорним пігментом є зеаксантин [180]. Така ж картина характерна й для морської *Mytilus californicus* [241]. У нейронах цього моллюска каротиноїдний склад може досягати вищої концентрації, ніж 10 мг/100 г сирої тканини [225, 264]. У зябрах, мантиї, нервових гангліях, нозі, м'язах аддуктора та гепатопанкреасі *A. cygnea* ідентифіковано 4-кето- α -каротин, 4-гідрокси- α -каротин, гідрокси-4-кето- α -каротин, дигідрокси-4-кето- α -каротин. Подібну динаміку зареєстровано й для *U. pictorum* [259].

Диференціальне центрифугування *U. pictorum* дало змогу виявити наявність каротиноїдів в органелах клітин і відсутність їх у цитозолі. У соматичних тканинах та органах зафіксовано лише C_{40} -ксантофіли у транс-конфігурації, причому всі вони не зв'язані з білками, а перебувають у вільній формі. Усього

виділено й ідентифіковано 17 ксантофілів. У травних органах, окрім ксантофілів, знайдено також каротини, що, імовірно, мають безпосереднє харчове походження [19]. У м'якому тілі *U. pictorum* виділено дві фракції жовтого каротенопротеїнового комплексу [129, 151].

Аналіз літературних джерел показує, що питання кількісного вмісту каротиноїдів в *U. pictorum* є досить суперечливими. Зокрема, тварини зазначеного виду характеризуються мінімальним вмістом каротиноїдів у всьому тілі (окрім вмісту шлунку та черепашки, які не вивчалися) [90]. Щодо тканинно-органного розподілу каротиноїдів в *U. pictorum*, то найвищі показники має гепатопанкреас. Далі в порядку зменшення кількісних показників тканини та органи розміщуються так: залишок тіла → нога → зябра → мантия [25]. У м'якому тілі *U. douglasiae nipponensis* із використанням низки методів (спектрофотометричних, методів UV-Vis та FAB-MS, препаративної HPLC та ¹H-ЯМР і спектрального CD аналізу) ідентифіковано β-каротин, зеаксантин, діатоксантин, діатоксантин-3,6-епоксид, алоксантин, галоцинтиаксантин 3'-ацетат, фукоксантин, фукоксантинол, пектенол А та інші й визначено сумарний кількісний вміст досліджених сполук [220]. В *A. lauta* за допомогою описаних вище методів знайдено β-каротин, зеаксантин, діатоксантин, діатоксантин-3,6-епоксид, алоксантин, галоцинтиаксантин 3'-ацетат, фукоксантин, фукоксантинол, пектенол А та інші неідентифіковані каротиноїди. Домінуючими каротиноїдами у вищезазначених молюсків виступають діатоксантин та фукоксантин, які є основними характерними пігментами, знайденими в діатомових водоростей [220]. У зябрах, мантиї, м'язах аддуктора та гепатопанкреасі *D. polymorpha* ідентифіковано 4-кет-α-каротин, гідрокси-4-кет-α-каротин, дигідрокси-4-кет-α-каротин. Крім цього, в *D. polymorpha* знайдено β-каротин, лютеїн, астаксантин, α-каротин, лютеїн-5,6-епоксид, алоксантин [129].

Досліджено, що каротиноїдний склад прісноводних двостулкових молюсків родини Corbicula є більш складним, ніж у двостулкових молюсків родини Unionidae [219]. Основним каротиноїдом *C. sandai* був лютеїн, що є похідним каротиноїдів зелених водоростей, якими він живиться. У *C. sandai* також виявлено

лороксантин (характерний каротиноїд зелених водоростей [185], фукоксантин, діатоксантин та їх похідні. Джерелом останніх є діатомові водорості. Відмінності якісного складу каротиноїдів в основному відображають різнотиповість ланцюгів живлення між молюсками родин Unionidae та Corbicula. Усього для *Corbicula sandai* і *Chinese corbicula* виділено 43 каротиноїди. Під час вивчення тканинно-органного розподілу сумарного вмісту каротиноїдів тіла *Ampullaria gigas* встановлено, що найвищими показниками характеризується гепатопанкреас, найнижчими – нога та мантия [24].

Описано вміст та якісний склад каротиноїдів, знайдених у прісноводних черевоногих молюсків *Cipangopaludina chinensis laeta* та *Semisulcospira libertina* й обговорено їх походження та метаболізм [220]. Основними каротиноїдами для цього виду були β -каротин, лютеїн, зеаксантин і фукоксантин, які є основними каротиноїдами, що містяться в зелених водоростях (β -каротин і лютеїн), ціанобактеріях (β -каротин і зеаксантин) і діатомових водоростях (фукоксантин) [220].

Вплив абіотичних чинників на каротиноїдний склад різних за способом живлення молюсків

Установлено, що кількість каротиноїдів, зафіксована в молюсків у певний час, залежить від статевої зрілості тварин, сезонних коливань водоростевого складу, які споживає тварина, та особливостей її вирощування (природні умови чи штучне виведення) [237]. Також вміст цих сполук у тканинах молюсків залежить від фізіологічного стану тварини та зміни умов навколишнього середовища [111].

Аналіз літературних джерел показав, що досить велика кількість експериментальних досліджень присвячена вивченню впливу абіотичних чинників на каротиноїдний склад різних прісноводних молюсків. Зокрема, вивчено вплив аноксії на вміст каротиноїдів у тканинах молюсків *D. polymorpha* та *U. pictorum* [19]. Показано, що в зябрах *D. polymorpha* за дії аноксії збільшення тривалості експозиції до 30 год. прямо пропорційне збільшенню вмісту каротиноїдів, а в гепатопанкреасі за цих умов не зареєстровано статистично достовірних відмінностей значення показника. Припускають, що такі протилежно

спрямовані зміни в цих органах пов'язані з явищами перерозподілу каротиноїдів між органами [19].

Для молюска *V. viviparus* показано, що зниження вмісту кисню до 8 мг/дм³ призводить до достовірного підвищення сумарного вмісту каротиноїдів у всьому тілі (за винятком вмісту шлунку та черепашки). Концентрація кисню на рівні 6 та 4 мг/дм³ не виявила достовірних змін вмісту досліджених сполук [88].

Установлено, що вміст каротиноїдів певною мірою корелює з інтенсивністю процесів дихання *L. stagnalis*, *P. corneus*, *U. pictorum*, *A. cygnea*, *V. viviparus* як у нормальних умовах, так і за нестачі кисню. З'ясовано, що однією з ранніх адаптивних реакцій молюсків указаних видів на флуктуацію температури та вмісту кисню у воді є збільшення вмісту каротиноїдів, причому процес має видоспецифічний характер і залежить не стільки від морфофункціональної організації органів дихання, скільки від характеру й глибини змін умов середовища проживання [89].

Аналіз літературних джерел показує, що певну кількість досліджень присвячено вивченню впливу голодування та зміни харчового раціону на вміст каротиноїдних пігментів в організмі молюсків. Установлено, що утримання без їжі протягом 10 днів не призводить до статистично достовірних змін вмісту каротиноїдів або каротиноїдного складу в усьому тілі *D. polymorpha*, *U. pictorum* та *V. contectus*. Вивчення змін вмісту каротиноїдів в ізольованих зябрах *U. pictorum* упродовж 2 діб голодування також не дало змоги виявити статистично достовірних відмінностей вмісту та складу каротиноїдів. Така сама закономірність характерна й для *D. polymorpha* протягом 40 год. відсутності їжі, що пояснюється відсутністю зв'язку між функцією каротиноїдів у молюсків та їхньою необоротною деградацією [19, 259]. Інший автор відзначає, що голодування призводить до поступового зникнення каротиноїдів із гепатопанкреасу молюсків [237].

Вивчення впливу харчового раціону на кількісні показники вмісту каротиноїдів в усьому організмі *L. stagnalis* не виявило достовірних відмінностей концентрації цих сполук у тварин, які отримували впродовж першого та другого

місяців як корм капусту, від такого в молюсків, які споживали моркву [90]. Здійснено спробу змінити розподіл каротиноїдів у яйцях *Pomacea haustrum*, *P. dolioides* (хижо-всеїдні) та *P. sordida* (фітофаг). Для цього травоядних тварин годували раціоном хижаків, однак така спроба виявилася невдалою [260].

Вивчено вплив температурних умов на вміст каротиноїдів, на основі чого показано, що зміна вмісту каротиноїдних пігментів в організмі молюсків у відповідь на варіацію температури навколишнього середовища є неспецифічною компенсаторною реакцією та пов'язана з перерозподілом цих сполук між органами та тканинами [19, 199]. У *L. stagnalis* при адаптації до підвищення температури зовнішнього середовища беруть участь два взаємопов'язаних пристосувальних механізми: підключення анаеробних процесів до аеробного дихання та збільшення концентрації каротиноїдів, що пов'язано з особливостями морфофункціональної організації органів дихання [89]. Установлено, що підвищення активності *L. stagnalis* із підвищенням температури призводить до підвищення окислювального обміну в нервовій системі [61]. Реакція *U. pictorum* на зміну температурного режиму відрізняється від реакції інших прісноводних молюсків. Зокрема, за дії температури води +4°C сумарний вміст каротиноїдів зростає, причому споживання кисню тваринами при цьому фактично не змінюється. При підвищенні температури води до +28°C вміст каротиноїдів не змінюється. Припускають, що *U. pictorum* має мінімальні адаптивні можливості до дії цього чинника [89]. Інший температурний діапазон (20°C – контрольна група і 0°C, 2°C, 8°C, 10°C, 30°C – дослідні) та 2-годинна експозиція призводить до зменшення вмісту каротиноїдів в нозі *U. pictorum* при зниженні температури інкубації молюсків і навпаки [19]. Порушення цієї залежності відбувається лише за дії 2°C, що пояснюється різким переохолодженням молюсків і, як наслідок, зниженням їхніх адаптивних можливостей [259]. У тілі іншого фільтратора *D. polymorpha* за тих самих умов не виявлено статистично достовірних відмінностей вмісту каротиноїдних пігментів зі зміною температури. В особин, які були вилучені з-під льоду на початку весни, майже не було знайдено каротиноїдів у тканинах; після перенесення молюсків у воду кімнатної

температури та їх годування нормальний вміст каротиноїдів було відновлено протягом декількох діб [19]. Інкубація *A. cygnea* упродовж 2 год у воді різної температури (20°C – контрольна група і 8°C, 30°C – дослідні) дала змогу виявити таку динаміку: у нозі та зябрах цих тварин найвищі показники одержано за дії температури 20°C (0,8 та 1,2 мг/100 г сирової тканини відповідно), а найнижчі – при зниженні температури води до 8°C [19]. Подібні результати отримано й для *V. contectus*, для яких вміст каротиноїдних пігментів у нозі прямо пропорційний підвищенню температури [19]. Інший температурний діапазон (+18°C – контрольна група і +4, +24, +28°C – дослідні) виявив значне збільшення сумарного вмісту каротиноїдів у всьому тілі (за винятком вмісту шлунку та черепашки) *V. viviparus*, особливо при екстремальних температурах (28°C) [89].

Отже, аналіз літературних джерел показав, що вплив абіотичних чинників на вміст каротиноїдних пігментів в організмі прісноводних молюсків вивчено досить повно й не потребує додаткових досліджень.

Особливості вмісту та розподілу каротиноїдних пігментів за дії різних поліутантів

Вплив іонів важких металів на накопичення каротиноїдів в організмі молюсків різноманітний, залежить від багатьох чинників та відображає рівень забруднення гідроценозів [52]. Механізм пристосування молюсків до підвищення токсичності середовища тісно пов'язаний зі змінами вмісту каротиноїдів, що багато дослідників розглядає як молекулярний механізм адаптації, який спирається на кумуляцію й використання екзогенного кисню в найбільш важливих для життєзабезпечення тварин тканинах [38, 61], оскільки вони мають здатність утворювати систему його внутрішньоклітинного депо [7, 8, 37, 83, 85], беруть участь в окисненні ненасичених жирних кислот, є потужним інгібітором оксидзації ліпідів, у зв'язку з чим виконують захисну роль в організмі молюсків щодо активних форм кисню та сприяють підвищенню імунітету тварин [265].

Установлено, що токсиканти фосфамід, дельтаметрин, циперметрин, тотрил та іони плюмбуму в сублетальних концентраціях викликають не лише зміни вмісту каротиноїдів, але й дисбаланс між споживанням кисню та виділенням

вуглекислого газу. Зміни значною мірою мають видоспецифічний характер і залежать не тільки від концентрації токсиканту, але й від його хімічної природи [89]. Установлено, що у відповідь на дію токсичних сполук відбувається підвищення вмісту каротиноїдів у тканинах *L. stagnalis*, *P. corneus*, *U. pictorum*, *A. cygnea*, *V. viviparus*, що пов'язано зі збільшенням концентрації у воді токсичної речовини [37, 48, 89].

Вміст каротиноїдів у зябрах, мантиї, нозі та гепатопанкреасі молюсків *U. pictorum* також може бути індикатором під час забруднення водного середовища сульфатом цинку, сульфатом міді, перманганатом калію, кадмієм оцтовокислим, фенолом і сумішшю цих речовин у концентраціях, рівних ГДК і 10 ГДК [25]. З'ясовано вплив фенолу в концентраціях ГДК і 10 ГДК на співвідношення різних видів каротиноїдів у гепатопанкреасі, мантиї, нозі, зябрах та залишку тіла *A. gigas* й *U. pictorum* [24].

Вміст та якісний склад каротиноїдів у тканинах прісноводних молюсків за дії біотичних чинників

В інвазованих *L. stagnalis* рівень вмісту каротиноїдних пігментів у гемолімфі нижчий, ніж у неінвазованих особин. Відзначено залежність вмісту каротиноїдних пігментів від інтенсивності інвазії. Зокрема, при слабкому ураженні статистично вірогідні зміни показника відсутні. Висока ж інтенсивність інвазії супроводжується зниженням вмісту каротиноїдних пігментів у гемолімфі *L. fragilis*, *P. corneus* та *P. purpura* в декілька разів [104, 107, 108]. В *Unio rostratus gentilis* трематодна інвазія призводить до пониження рівня каротиноїдів у тканинах [209, 246].

Однак існує інша думка щодо впливу екстенсивності інвазії на вміст каротиноїдів у тканинах молюсків. Установлено [21], що в самок *V. viviparus* вміст каротиноїдних пігментів є вищим у тканинах інвазованих особин, ніж в особин, вільних від паразитів, як у весняний період, так і влітку. У самців *V. viviparus* виявлено статистично достовірні відмінності між зараженими та незараженими особинами, що полягають у кількісному переважанні указаних сполук у тканинах інвазованих особин [21].

Сезонна динаміка та популяційна мінливість вмісту каротиноїдів у прісноводних молюсків

Вміст каротиноїдних пігментів у прісноводних молюсків варіює в широких межах і підпадає віковій, статевій, сезонній та екотопній мінливості [84]. З'ясовано, що концентрація каротиноїдів у внутрішньому середовищі *L. stagnalis* коливається в дуже широких межах і характеризується сезонною мінливістю. Установлено, що рівень вмісту досліджуваних сполук у гемолімфі найвищий улітку та восени та є досить стабільним. Узимку ж і рано навесні спостерігається статистично ймовірне зниження значення обговорюваного показника [107]. Така сама тенденція відзначена й для *D. polymorpha*, адже мінімальні показники вмісту каротиноїдів у цього виду виявлено в зимовий період [259].

Установлено популяційні відмінності концентрації каротиноїдів у гемолімфі *L. stagnalis*, зумовлені особливостями біотопу, насамперед – якісним складом і ступенем розвитку водних макрофітів, які переважають у складі харчової грудки [84, 107].

Сумісна дія кількох чинників на вміст каротиноїдних пігментів

У несприятливих умовах середовища інвазія трематодами навіть при невисокій її інтенсивності належить до негативних чинників. Сумісна дія сульфату міді в концентраціях 0,2; 1; 1,8 мг/дм³ та трематодної інвазії на організм *L. stagnalis* призводить до статистично вірогідного зниження вмісту каротиноїдів у гемолімфі як в інвазованих, так і у вільних від трематодної інвазії тварин [107].

Одночасний вплив на організм *L. fragilis* фенолу в концентраціях 50, 100, 200, 300, 400, 500, 600, 700, 800, 900 и 1000 мг/дм³ та спороцист *Xiphidiocercaria* sp. зумовлює зниження рівня вмісту каротиноїдних пігментів у гемолімфі хазяїна. Не виявлено статистично достовірних відмінностей між інвазованими та неінвазованими особинами за вмістом у них каротиноїдів, а за дії більш високих концентрацій токсиканту (500–1000 мг/дм³) виявлено статистично достовірні відмінності між значеннями показників досліджених пігментів у вільних від трематодної інвазії та в інвазованих особин [104]. У гемолімфі *P. corneus*, заражених спороцистами *Cotylurus cornutus* (Rud.) за умови токсичної дії фенолу в

концентраціях 50–1000 мг/дм³, встановлено, що концентрація токсиканту 1000 мг/дм³ призводить до зменшення вмісту каротиноїдних пігментів у неінвазованих особин та в заражених тварин. Така сама динаміка відзначена й у *P. purpura*, заражених спороцистами *Cotylurus cornutus* (Rud.) при дії фенолу [104].

За сумісної дії сульфату міді, сульфату цинку, кадмію оцтовокислого, перманганату калію та фенолу в концентраціях, рівних ГДК, 3 ГДК та 10 ГДК, на організм *U. pictorum* та 18-годинної експозиції встановлено, що за дії суміші речовин концентрація каротиноїдів у більшості тканин змінюється не так різко, як при окремому впливі цих речовин. Автори висувають припущення, що за сумісної дії ці токсиканти нейтралізують один одного [25].

Залежність вмісту каротиноїдів у тканинах молюсків від ступеня забруднення середовища

За допомогою дисперсійного аналізу встановлено, що між концентрацією каротиноїдів у тканинах молюсків і фізико-хімічним складом води відкритих водойм існує позитивний корелятивний зв'язок, на основі чого рівень каротиноїдів у молюсків можна розглядати як один з інформативних показників під час оцінки екологічного стану водойми. Зокрема, у зябрах, мантиї, нозі, нутрощах *V. viviparus* та *U. pictorum* вміст каротиноїдів достовірно вищий у біотопах із більш високим рівнем забруднення. Показано, що *U. pictorum* є більш чутливими до забруднення порівняно з *V. viviparus*, про що свідчать більш високі показники вмісту каротиноїдних пігментів у *V. viviparus* порівняно з *U. pictorum* [52]. Дещо протилежні дані отримали інші дослідники.

Останні дослідження [221] також узгоджуються з даними більш ранніми: визначено вміст β-каротину в мантиї, зябрах та гепатопанкреасі *U. pictorum*, *U. crassus*, *U. tumidis* та *A. cygnea*, зібраних із різних за ступенем антропогенного забруднення ділянок р. Урал. Показано, що показник вмісту β-каротину вищий у молюсків більш забруднених територій, ніж у тих, які живуть у відносно чистій воді [99]. Указано, що незалежно від початкових концентрацій каротиноїдів тканини та органи молюсків однаково реагують на забруднення середовища значним зростанням рівня досліджуваного показника [25]. Виняток становить

гемолімфа *L. stagnalis*, у якій відзначено зниження рівня досліджуваного показника як у нормі, так і за дії токсичних сполук [61, 104, 107, 108].

1.2. Ліпідний склад тканин та органів прісноводних молюсків

Оскільки первинною відповіддю на стресовий вплив є модифікації фізико-хімічного стану клітинних мембран [252], ліпіди, як один з основних компонентів бішару, відіграють важливу роль у процесах адаптації молюсків до мінливих умов середовища. Із вивченням регуляторної ролі ліпідів у метаболізмі різних організмів у літературі з'являлися відомості про можливу участь фізіологічно-активних ліпідів в адаптивних процесах. Ліпіди, як один з основних компонентів біологічних мембран, впливають на їхню проникність, регуляцію активності мембранних ферментів, беруть участь у передачі нервового імпульсу, окислювальному фосфорилуванні, транспорті речовин і катіонів, зв'язуванні гормонів, регулюванні матричної активності хроматину, створюють міжклітинні контакти, виконують функції вторинних месенджерів у передачі сигналів у клітину. Фосфоліпіди впливають на функціонування рецепторів, можуть регулювати їхню кількість, взаємодіяти з токсинами [1, 114]. При стресових ситуаціях або за дії токсикантів у мембранах можуть накопичуватися мінорні фосфоліпіди: сульфоліпіди, фосфатидилгліцерин, фосфатидна кислота, плазмалогени, діольні ліпіди, лізофосфоліпіди та ін.

Також важливим компонентом плазматичної мембрани є холестерин, який регулює проникність клітинних мембран, впливає на мікров'язість і молекулярну рухливість ліпідів у мембрані, на мембранні білки, що функціонують як іонні канали, транспортери або рецептори [51]. Вільний холестерин і його ефіри трапляються в організмі в нормальних умовах лише в невеликій кількості. Холестерин, вбудовуючись у мембрани, обмежує рухливість жирнокислотних залишків фосфоліпідів, тим самим підвищуючи в'язкість та знижуючи проникність біологічних мембран для іонів [51, 120].

Окрім цього, в організмі гідробіонтів ліпіди є основними джерелами метаболічної енергії та ефірними сполуками для формування клітинних і тканинних мембран, а також забезпечують енергію для росту в умовах обмеженого постачання поживними речовинами, коли рівні вуглеводів є низькими. Окислення ліпідів є важливим компонентом живлення молюсків, слугують енергетичним резервом [242].

Вміст ліпідів у тканинах та органах молюсків у нормі

За допомогою експериментів з'ясовано, що специфічні відмінності в ліпідному складі організму молюсків зумовлені раціоном, рослинністю, температурою, солоністю, забрудненістю води, підлягають сезонній, віковій мінливості [242]. Окрім цього, коливання вмісту ліпідів в організмі двостулкових молюсків пов'язані з репродуктивним циклом та розвитком гамет, причому найвищі показники відзначено саме в період дозрівання гонад. Місце локалізації ліпідів залежить від виду, розміру, віку, а також зумовлене абіотичними (температура, солоність води, харчування) та біотичними (трематодна інвазія) чинниками [242].

Вивчено ліпідний вміст тканин *Corbicula sandai*, на основі чого показано значні кількості в них сфінголіпідів [195]. Окрім цього, у *C. sandai* встановлено наявність церамідо-2-аміноетилфосфонатів, що знайдені в різних прісноводних і морських двостулкових та черевоногих молюсків [193].

Вивчено вміст фосфоліпідів у травній залозі видів прісноводних черевоногих молюсків *L. stagnalis*, *Radix auricularia*, *Galba palustris*, *Coretus corneus*, *Viviparus viviparus*, *V. contectus*, *Bithynia tentaculata*, на основі чого показано наявність у їхніх клітинах великої кількості фосфоліпідів у вигляді великих грудок, сформованих із 3–9 гранул. Поряд із грудочками та гранулами виявлено також дуже дрібні зерна фосфоліпідів, дифузно розподілені в цитоплазмі [101].

Декількома роками пізніше вивчено вміст триацилгліцеролів, фосфоліпідів, складних ефірів стеринів в організмі прісноводних молюсків *Anodonta sp.*, на

основі чого показано домінування фракції фосфоліпідів, частка яких становила 53 % вмісту загальних ліпідів [170].

Вивчено ліпідний склад гонади *Diplodon delodontus*, на основі чого встановлено, що цей показник представлений переважно нейтральними ліпідами (приблизно 80 % усіх ліпідів). Такі самі дані отримано й для прісноводних молюсків видів *D. patagonicus* і *D. variabilis* [235]. Вивчено загальний ліпідний вміст зябер, мантиї, ноги та цілих зразків прісноводних молюсків *U. elongatus* із річки Тигр (Туреччина) та встановлено тканинно-органну специфічність за цим показником [236].

Виявлені яскраво виражені видові відмінності в кількісних показниках вмісту загальних ліпідів між *V. viviparus* і *L. stagnalis*, а от статевих відмінностей за цією ознакою не знайдено. Окрім цього, у живородки річкової виявлені вікові зміни вмісту загальних ліпідів, адже в самців і самок *V. viviparus* максимум вмісту загальних ліпідів припадає на 2- або 3-річний вік [32].

Установлено, що вміст загальних ліпідів у зябрах *C. texasensis*, зібраних весною, становив $11,3 \pm 1,7$ мг ліпиду/г сирої ваги. При цьому приблизно половину загального ліпідного екстракту займали фосфоліпіди й близько третини триацилгдіцери [187]. Показано, що у фракції фосфоліпідів із зябер *C. texasensis* переважають жирні кислоти родини n-6 [157].

Здійснено порівняльне вивчення вмісту фосфоліпідів прісноводних молюсків басейну р. Волга, що належали до різних класів: *C. corneus*, *L. stagnalis*, *R. auricularia* і *V. viviparus* (клас Gastropoda) та *D. polymorpha* й *Unio* sp. (клас Bivalvia). Показано, що ці молюски мало відрізняються в ліпідних і жирнокислотних композиціях від морських видів, що належать до того самого класу, хоча різноманітність жирних кислот, наявних у прісноводній групі, є більш скромною, ніж у морських видів [153]. У попередніх дослідженнях зазначено, що у *L. stagnalis* серед індивідуальних фракцій фосфоліпідів основними є ФХ і ФЕ. Виявлено також незначні кількості церамідо-2-аміноетилфосфонатів, що становили 7,5 % від загальної кількості [214]. Таку саму наявність однієї або двох похідних церамідів – церамідо-2-аміноетилфосфонатів – в організмі

двостулкових, черевоногих та головоногих молюсків було продемонстровано й раніше [153, 194].

Досліджено загальний ліпідний вміст організму *L. fragilis* та здійснено порівняння за цим показником із двостулковим молюском *A. piscinalis*. Доведено, що вміст ЗЛ в обох досліджених видів виявився близьким за кількісними показниками. Однак відзначено видові відмінності вмісту окремих ліпідних класів. Зокрема, у *L. fragilis* домінантною групою визначено ФЛ, а в *A. piscinalis* переважають нейтральні ліпіди [155, 156].

Вивчено фосфоліпідні композиції ендемічних прісноводних молюсків *Valvata baicalensis* та *V. piligera*, на основі чого зауважено, що вміст ЗЛ для цих видів варіював від 4,6 до 6,3 % сухої маси. Серед ФЛ у *V. baicalensis* та *V. piligera* домінували холінвмісні ліпіди. Як й інші прісноводні молюски, ці два види характеризуються наявністю в їхньому організмі ЦАЕФ. Окрім цього, у *V. baicalensis* та *V. piligera* знайдено фракції ФЕ та ФС [154].

Аналіз ліпідного вмісту одинадцяти видів прісноводних молюсків *Baicalia oviformis*, *Benedictia baicalensis*, *V. baicalensis*, *V. piligera*, *V. viviparus*, *L. stagnalis*, *L. fragilis*, *R. auricularia*, *Planorbias* sp, *C. corneus*, *P. acuta* (клас Gastropoda), зібраних у р. Волга, показав, що вміст загальних ліпідів у досліджуваних видів становив від 21,4 мг/г в *B. oviformis* до 102,6 мг/г сухої ваги у *L. fragilis*. У сирій тканині вміст ЗЛ виявлено від 8,7 мг/г у *V. viviparus* до 10,7 мг/г в *C. corneus* [41].

Вивчено розподіл жирних кислот і жирних альдегідів у мантиї, нозі та травній залозі *Bellamya bengalensis* і *Pila globosa* (Індія). Відзначено приблизно однакові показники загального вмісту ліпідів у травній залозі й нозі цих двох видів, однак для мантиї показано іншу закономірність ліпідного вмісту [223].

Проаналізовано ліпідний склад чотирьох видів прісноводних двостулкових молюсків *U. pictorum*, *A. piscinalis*, *S. rivicola* і *D. polymorpha*, зібраних у р. Волга [41]. Показано, що за вмістом ЗЛ та їх основних класів досліджувані двостулкові молюски суттєво не відрізняються від морських представників цього самого класу. Вміст ЗЛ у досліджуваних молюсків варіював від 59,5 в *U. pictorum* до 104,8 мг/г сухої ваги в *A. piscinalis*.

Вивчено вміст плазмалогенів, жирних кислот та алкілгліцеринових ефірів в організмі *Corbicula fluminalis*, *Potomida littoralis semirugatus* й *Unio terminalis*. Показано, що основними ліпідами цих молюсків є (у % від вмісту ЗЛ) триацилгліцерили, вільні жирні кислоти, стерини та фосфоліпіди. Якісний склад ФЛ представлений в основному ФЕ, ФС, лецитинами, дифосфатгліцерином і церамідо-2-аміноетилфосфонатами [188, 249].

Вивчено вплив ліпідного екстракту молюсків *Corbicula spp.* на метаболізм триацилгліцеридів і холестерину в пацюків, на основі чого показано, що ліпідний екстракт молюска знижує вміст холестерину в крові й має тенденцію до зменшення концентрації триацилгліцеридів у сироватці. За його дії посилюється екскреція стеролів і печінкові рівні мРНК, що кодуються CYP7A1 і ABCG5 та знижується рівень холестерину в печінці [208].

Досліджено зв'язок між екологією черевоногих молюсків *Littorina obtusata*, *L. littorea*, *B. undatum*, *L. stagnalis* і *L. ovata* і складом загальних ліпідів у функціонально важливих органах – травній залозі та педальному м'язі ноги. Показано, що і в травній залозі, і в педальному м'язі кількісні показники вмісту ТАГ нижчі в рухливих видів порівняно з мешканцями літоралі, активність яких пов'язана з регулярними добовими змінами рівня води. Що стосується кількості загальних фосфоліпідів залози, то показники їх вмісту є майже однаковими в усіх випадках і не залежать від типу живлення та якості корму. Показано зв'язок між розмірами тіла, стандартним енергетичним обміном молюсків і кількістю загальних фосфоліпідів у метаболічно активних органах [5].

Сезонна динаміка ліпідного вмісту тканин та органів прісноводних молюсків

Аналіз літературних джерел дав змогу виявити, що вміст ліпідів (як загальних, так і окремих їх фракцій) в організмі прісноводних молюсків коливається в широких межах і підпадає сезонній мінливості.

У *V. viviparus* виявлені достовірні сезонні відмінності у вмісті загальних ліпідів, концентрація яких у гемолімфі зростає з $81,70 \pm 4,27$ мг% на початку

червня до $216,65 \pm 9,19$ в кінці місяця. Окрім цього, у живородок також чітко видна сезонна мінливість вмісту холестерину [32].

Вивчено сезонну динаміку вмісту ліпідів *D. patagonicus* Аргентини із природного середовища існування, на основі чого показано коливання загального вмісту ліпідів протягом року, переважно завдяки зниженню кількісних показників триацилгліцеролів у зимовий період [235].

Подальше вивчення сезонної динаміки ліпідного вмісту органів та тканин *D. patagonicus* дало змогу виявити найнижчі показники вмісту ЗЛ у зимовий період, а найвищі – навесні. Такі відмінності визначаються передусім вмістом ТАГ, а сезонні зміни фосфоліпідів були незначними [210].

Сезонні варіації вмісту ЗЛ відзначено й для зябрової тканини *C. texensis*. Зокрема, найвищі показники для зябер цього виду зафіксовано восени, а найнижчі – узимку. Однак автори не відзначають сезонної залежності вмісту фосфоліпідів, вільних жирних кислот та складних ефірів стеринів. Водночас, частка вільних стеринів досягала свого піку в літній період, знижувалася в осінньо-зимовий період і була мінімальною навесні. Незважаючи на те, що не встановлено сезонних змін у загальній сумі фосфоліпідів, відзначено коливання в співвідношеннях пропорцій їхніх індивідуальних фракцій. Зокрема, частка ФЕ збільшувалася протягом весни й зменшувалася наприкінці літа, натомість кількісна динаміка ФІ змінювалась у протилежному напрямку [187].

Залежність кількісних показників ліпідного вмісту від сезону відзначена й для молюсків *Parreysia* spp. із максимальними показниками влітку та мінімальними взимку [245]. Установлено, що в організмі двостулкових молюсків *Lamellidens* spp. із річки Tunga (Індія) ліпіди посилено накопичуються до та після сезону дощів, що співвідноситься з періодом розвитку гонад, а взимку та під час сезону дощів (саме в цей період відбувається нерест) зафіксовано помірне зменшення їх кількісного вмісту [242]. Таку саму динаміку коливань вмісту ліпідів у різні сезони протягом року показали дослідження ліпідного вмісту всього тіла *Parreysia corrugata* і *P. corrugata* sub sp. *nagpoorensis* із річки Periyar River (Індія) [242].

Охарактеризовано ліпідний склад передніх привідних м'язів прісноводного молюска *Lamellidens corrianus*, зібраного з Нандрабат – ставка біля Аурангабада (Індія) у різні пори року. Показано, що в передніх привідних м'язах контрольної групи молюсків ліпідний вміст влітку був значно вищим порівняно з експериментальними молюсками, а в сезон дощів у контрольній групі молюсків відзначено зниження вмісту цих сполук [159].

Голодування та зміна харчового раціону

Аналіз літературних джерел показує, що питання впливу голодування на ліпідний вміст прісноводних молюсків висвітлено фрагментарно. Показано, що при голодуванні *D. patagonicus* ($t=15-20^{\circ}\text{C}$) протягом 55 діб вміст ліпідів у його організмі зменшується [235].

Вплив температурних умов на динаміку ліпідного вмісту

Адаптивна відповідь на рівні ліпідного складу та мікрров'язкості мембран на зміну температури навколишнього середовища добре вивчена й докладно описана для пойкилотермних тварин [51, 53, 120]. На метаболічному рівні температурні адаптації реалізуються через зміну швидкостей ферментативних реакцій та інших внутрішньоклітинних процесів, а також через порушення структури та властивостей основних макромолекул (білків і нуклеїнових кислот) та біологічних мембран [79, 81]. Модулююча роль ліпідного складу водних організмів у температурних адаптаціях порівняно добре вивчена. Однак для малакофауни кореляційні залежності вмісту ліпідів від зміни температури водного середовища вивчено досить поверхнево й фрагментарно.

Показано, що при перебуванні молюсків *D. patagonicus* у водному середовищі температурою 9°C і 20°C на 17 та 60-ту добу експозиції відзначено зниження загального вмісту ліпідів, що відповідало зменшенню триацилгліцеролів та ефірів диацилгліцерилацилтрансферази, що викликало збільшення співвідношення полярних ліпідів до неполярних [235].

Дослідження зв'язку між температурою води, температурою повітря та загальною концентрацією загальних ліпідів в *U. tigris* та *V. bengalensis* показало коливання концентрації загальних ліпідів в *U. tigris* та *V. bengalensis*. Показано

позитивну кореляцію між температурою повітря, води та концентрацією загальних ліпідів. Найвищі значення в *U. tigris* та *V. bengalensis* було зафіксовано в літню пору, а найнижчі – узимку [239].

Вплив антропогенного навантаження та дії токсикантів на вміст ліпідів в організмі прісноводних молюсків

Проведено дослідження впливу клофібрату на організм *D. polymorpha* у двох різних експозиціях впливу клофібрату в лютому (експеримент 1: 0,02, 0,2, 2 мкг клофібрат/л) та в травні (експеримент 2: 20, 200, 2000 мкг клофібрат/л). Показано, що за токсичного впливу клофібрату майже всіх використаних концентрацій вміст триацилгліцеролів значно зменшувався в діапазоні [210].

Вивчено вміст ліпідів у зябрах диких прісноводних молюсків *L. costata* з 4 пунктів збору з різним ступенем забруднення, на основі чого не відзначено статистично достовірної різниці за наведеним показником між місцями проведення дослідження [172].

Вплив трематодної інвазії на ліпідний вміст тканин та органів прісноводних молюсків

За допомогою гістохімічного методу вивчено вплив на вміст фосфоліпідів у травній залозі прісноводних черевоногих молюсків *L. stagnalis*, *Radix auricularia*, *Galba palustris*, *Coretus corneus*, *V. viviparus*, *V. contectus*, *Bithynia tentaculata* личинками трематод, що належали до родини Notocotylidae, Echinostomatidae, Plagiorchiidae и Cyathocotylidae. Показано різке зменшення кількості фосфоліпідів у тканинах травної залози інвазованих тварин [101]. Не виявлено достовірних відмінностей вмісту загальних ліпідів та холестерину між зараженими та вільними від інвазії *V. viviparus*. Установлено, що вміст холестерину достовірно зменшується з віком (від 1 до 4 років) як у заражених, так і у вільних від інвазії самок [32].

Залежність вмісту ліпідів від репродуктивного циклу молюсків

Ліпіди відіграють визначальну роль у розмноженні молюсків і задовольняють енергетичні потреби для пріоритетних функцій метаболізму в періоди дефіциту продуктів живлення, коли запаси вуглеводів вичерпуються.

Показано, що варіації ліпідного вмісту пов'язані з репродуктивним циклом двостулкових *Parreysia corrugata* і *P. corrugata* sub sp. *nagpoorensis*, передусім із розвитком гамет. Найбільш високі рівні накопичення ліпідів спостерігаються протягом дозрівання гонад [242].

Вивчено склад ліпідів і жирнокислотний склад чоловічих та жіночих гонад *D. delodontus* на різних стадіях репродуктивного циклу. Установлено, що жіночі статеві органи з невеликою кількістю незрілих статевих клітин містять більше ТАГ і менше ФЛ, ніж чоловічі статеві залози, в аналогічних умовах. При сперматогенезі відзначено збільшення вмісту ефірів стеролу в чоловічих статевих залозах, а при оогенезі збільшилася кількість ТАГ і складних ефірів стеринів жіночих статевих залоз. Незапліднені яйця містили високий відсоток ТАГ і низький відсоток ефірів стеролу [236].

Здійснено порівняльний аналіз вмісту ліпідів у чоловічих і жіночих гонадах *D. delodontus* на різних стадіях репродуктивного розвитку [236].

Отже, аналіз літературних джерел дав змогу виявити, що в дослідженнях різних авторів у різний час обговорювані показники значно варіювали для одного й того самого виду не лише в кількісному аспекті, але й за якісними характеристиками. Зазначене вище, може підтверджувати вказану тезу про вплив на ліпідний склад організму молюсків як різних чинників біотичного, абіотичного, антропогенного походження, так і фізіологічних, анатомічних та вікових особливостей самого організму тварини.

1.3 . Жирнокислотний профіль організму прісноводних молюсків

Жирні кислоти (ЖК) – важливий компонент метаболізму в усіх живих організмів, біологічна і фармакологічна роль яких зумовлена широким спектром їхньої біологічної активності [22]. Зокрема, ЖК є важливим чинником регулювання проникності мембран, оскільки впливають на поверхневі властивості фосфоліпідів, на білок-ліпідні та ліпід-ліпідні взаємодії, на регуляцію функціонування мембрано-зв'язаних ферментів, на функціонування імунної

системи та підтримку всіх гормональних систем організму [120, 173, 174], зокрема й аденілатциклазної і Na^+ , K^+ -АТФ-азної. Особливо велика біологічна роль відводиться поліненасиченим жирним кислотам (ПНЖК), які, порівняно з насиченими кислотами (НЖК), мають більш низьку температуру плавлення, яка, як відомо, поряд із їхньою асиметричною будовою і є основними характеристиками, які збільшують плинність біологічних мембран і, відповідно, зумовлюють високу метаболічну активність мембранних ферментів. Відомо [173, 174], що чим більше подвійних зв'язків у молекулі, тим складніша просторова конфігурація радикалів ЖК, що й зумовлює більш «рихлу» структуру ліпідного бішару. Крім того, ПНЖК родин n-3 (ω -3) та n-6 (ω -6) відрізняються між собою за фізичними властивостями: температура плавлення кислот n-6 вища, ніж у n-3 кислот, тому мембрани, збагачені n-6 кислотами, більш стабільні до впливу несприятливих чинників середовища [51]. Співвідношення ПНЖК n-3/n-6 є одним із важливих показників, що характеризує в'язкість і плинність біологічних мембран [173, 174].

Крім цього, ПНЖК є субстратом для біосинтезу великої кількості ефемерних фізіологічно активних речовин та кофактором низки ферментів, які беруть участь у синтезі ендогормонів – ейкозаноїдів (простагландинів, лейкотрієнів, тромбоксанів) [122, 251, 253]. Зокрема, найхарактерніша для прісноводних молюсків ПНЖК $\text{C}_{20:4\omega6}$ є найбільш важливим попередником простагландинів, які є медіаторами в основних фізіологічних функціях, іонній регуляції, функціях нирок, репродуктивному процесі [247] та регулюванні поглинання Na^+ [187]. Вміст арахідонової кислоти та її метаболітів у тваринному організмі збільшується при багатьох патологічних станах, зокрема при запальних процесах, а зниження її вмісту свідчить про інтенсивне використання як у процесах ферментативного (генерація простагландинів), так і неферментативного пероксидного окиснення [113]. Незвичайна структура виявлених у прісноводних молюсків неметиленроздільних жирних кислот (НМРЖК) надає їм фізико-хімічних властивостей, що дають змогу компенсувати недолік полієнів звичайної будови, забезпечуючи організм молюсків киснем, здійснюючи адсорбцію речовин

із води та захищаючи організм цих тварин від впливу мікроорганізмів [230]. У тканинах та органах прісноводних молюсків жирні кислоти також відіграють важливу роль у фізіологічних та відтворювальних процесах, є основними джерелами метаболічної енергії та будівельним матеріалом для формування клітин і тканинних мембран [51].

В умовах зростого антропогенного навантаження на водні екосистеми жирні кислоти гідробіонтів у зв'язку з їхньою високою лабільністю швидко й чітко реагують на постійно мінливі умови водного середовища, забезпечують адаптивні можливості організму молюсків [23, 51, 80, 116] та відображають особливі гідрохімічні умови водного середовища, що допоможе виявити фізіолого-біохімічні порушення в їхньому організмі ще до прояву морфологічних і популяційних змін.

Відомо, що ЖК надходять до організму людини, проходячи через відповідний трофічний ланцюг. У прісноводних екосистемах харчові ланцюги беруть початок від фітопланктону (первинні продуценти), після чого передача та трансформація речовини здійснюється шляхом поглинання фітопланктону рослиноїдними організмами – зоопланктоном – рибами – до ссавців більш високих трофічних рівнів, зокрема й людини [97, 110]. Практично всі живі організми здатні синтезувати насичені ЖК. Водночас, ненасичені жирні кислоти *de novo* майже винятково синтезуються як вищими, так і нижчими рослинами, оскільки ці організми здатні утворювати ЖК із подвійними зв'язками в положенні n-6 і n-3, оскільки мають гени, що кодують десатурази $\Delta 15$ та $\Delta 12$ [148]. Деякі дрібні види фітопланктону (діатомові, джгутикові та евгленові), як важлива ланка ланцюгів живлення, містять значну кількість ПНЖК із довгим ланцюгом (особливо $C_{20:5\omega 3}$ і $C_{22:6\omega 3}$, а також $C_{16:0}$, $C_{16:1\omega 7}$ і $C_{14:0}$ [231], а більші за розміром фітопланктонні організми (дінофлагеляти) переважно містять $C_{20:5\omega 3}$, $C_{22:6\omega 3}$, $C_{16:0}$ і $C_{18:4\omega 3}$ [211]. Маркером діатомових водоростей вважають $C_{16:1\omega 7}$, натомість кислота $C_{18:1\omega 9}$ не обмежується однією групою фітопланктону. Важливим джерелом для молюсків ЖК типу $C_{18\omega 3}$ можуть слугувати також ціанобактерії і зелені водорості [59, 124]. Переважна ж більшість безхребетних тварин, зокрема молюски та всі

хребетні, включаючи людину, не здатні синтезувати ряд поліненасичених жирних кислот через відсутність ферментів-десатураз, які виконують функцію введення подвійного зв'язку в певне місце вуглецевого ланцюга жирних кислот [56, 134]. Зокрема, тварини не здатні синтезувати незамінні 18-атомні ЖК родин n-6 та n-3 – лінолеву ($C_{18:2n-6}$) і ліноленову кислоти ($C_{18:3n-3}$), а отримують їх, як й інші ПНЖК, лише з харчового раціону, перетворюють їх з однієї форми в іншу шляхом елонгації та десатурації. Основна функціональна роль цих ЖК полягає в тому, що вони можуть бути біохімічними попередниками фізіологічно значимих довголанцюгових ПНЖК з 20–22 атомами карбону, які є частково незамінними в організмі тварин: арахідонова кислота ($C_{20:4n-6}$, АРК), ейкозапентаєнова кислота ($C_{20:5n-3}$, ЕПК) та докозагексаєнова кислота ($C_{22:6n-3}$, ДГК) [248]. У синтезі цих речовин беруть участь ферменти, що подовжують вуглецевий скелет (елонгази), а також десатурази $\Delta 5$ та $\Delta 6$.

Вміст жирних кислот в організмі прісноводних молюсків

Досліджено 18 видів прісноводних черевоногих молюсків *B. bengalensis* (Lamarck, 1882), *P. globosa* (Swainson, 1822) [223], *P. corneus* (Linnaeus, 1758), *L. stagnalis* (Linnaeus, 1758), *R. auricularia* (Linnaeus, 1758), *V. viviparus* (Linnaeus, 1758) [153], *L. fragilis* (Linnaeus, 1758) [155], *E. virginica* (Say, 1817), *Physa* sp. (Draparnaud, 1801), *C. malleata* (Reeve, 1863) [167], *M. baicalensis* (G. Gerstfeldt, 1859), *M. piligera* (Lindholm, 1909) [154], *M. tuberculata* (Muller, 1774), *T. jordani* (Sowerby, 1832), *F. barroisi* (Dautzenberg, 1894), *M. praemorsa* (Linnaeus, 1785) [177], *B. oviformus* (W. Dybowski, 1875) та *B. baicalensis* (Gerstfeldt, 1859) [155, 156].

Порівняльний аналіз вмісту жирних кислот прісноводних молюсків басейну р. Волга: *P. corneus*, *L. stagnalis*, *R. auricularia* і *V. viviparus* показав однотипові композиції ліпідів і жирних кислот із представниками морської малакофауни, що належать до того самого класу, хоча різноманітність ЖК, виявлених у прісноводній групі є меншою за якісним складом, ніж у морських видів [153]. У *P. corneus* виявлено широкий діапазон насичених C_{25} кислот: від C_{12} до C_{27} у кількостях, як правило, менших, ніж 1 %, однак вміст кислот $C_{14:0}$, $C_{16:0}$, $C_{17:0}$ та

$C_{18:0}$, які були характерні для всіх досліджених видів молюсків, значно перевищував 1 %. Загальна частка ненасичених жирних кислот у *L. stagnalis* становила 33,77 %, із яких переважали $C_{16:1n-7}$, $C_{16:1n-9}$ та $C_{18:1n-9}$. В організмі *P. corneus* зафіксовано 24 жирних кислоти від $C_{12:1}$ до $C_{26:1}$ та trans жирні кислоти $C_{16:1n-13}$, які не виявлені в *L. stagnalis*, *R. auricularia* і *V. viviparus*. Стосовно ізомерів, то їхній діапазон був найширшим для кислот $C_{16:1}$ і $C_{18:1}$: п'ять та чотири ізомери відповідно. У *P. corneus*, *L. stagnalis*, *R. auricularia* і *V. viviparus* відзначено кількісне переважання дієнових, трієнових та полієнових ЖК, основними серед яких визначено ейкозопентаєнову (9,43–20,06 %), арахідонову (3,69–12,18 %) та НМРЖК [153]. Високі показники вмісту кислот $C_{20:5n-3}$ і $C_{20:4n-6}$ узгоджуються з раніше отриманими даними [154].

Установлено, що в організмі *L. fragilis*, *B. oviformus*, *B. baicalensis*, *M. baicalensis* та *M. piligera* жирнокислотні композиції у фосфо-, гліко- й нейтральних ліпідних фракціях представлені дев'яносто п'ятьма жирними кислотами, серед яких 23 – насичені, 28 – моноєнові, 14 – дієнові та 30 – полієнові ЖК. Зафіксовано наявність нетипових жирних кислот, таких як, $C_{19:4}$, $C_{18:5n-3}$, $C_{24:4n-6}$, $C_{24:5n-6}$, $C_{24:6n-3}$ та фуранових кислот [153–156].

У молюсків *B. oviformus* та *B. baicalensis* частка НЖК варіювала від 17,14 до 18,20 % у загальноліпідній фракції [155, 156]. Установлено, що в *M. baicalensis* та *M. piligera* з о. Байкал за кількісним вмістом переважають ПНЖК [153]. Частка насичених жирних кислот у досліджених видів варіювала від 43,93 до 41,16 % у нейтральних ліпідів [153].

Аналіз літературних джерел показав, що переважна більшість досліджень жирнокислотного складу прісноводних молюсків здійснено на цілісному організмі, а тканинно-органний розподіл цих сполук досліджено частково. Вивчено розподіл жирних кислот і жирних альдегідів у мантиї, нозі та «травній залозі» *B. bengalensis* і *P. globosa* [223]. Основними ЖК цих молюсків є насичені кислоти (48–60 %), натомість частка МНЖК та ПНЖК становить 18–30 % та 21–33 % відповідно. Також у «травній залозі» обох видів ідентифіковано циклопропанові жирні кислоти [223], досить поширені в організмі бактерій та риб

[147, 150]. У мантиї *B. bengalensis* і *P. globosa* зафіксовано приблизно рівні кількості насичених, мононенасичених та поліненасичених жирних кислот, в той час як у нозі обох видів відзначено різні кількісні показники вмісту НЖК і МНЖК та значення одного порядку ПНЖК. Таку саму динаміку відзначено й для гепатопанкреасу. Серед НЖК у мантиї, нозі та гепатопанкреасі *B. bengalensis* і *P. globosa* переважають $C_{14:0}$, $C_{16:0}$ і $C_{18:0}$. Окрім цього, у гепатопанкреасі *B. bengalensis* та *P. globosa* зафіксовано високі показники 4,8,12-триметил- $C_{13:0}$ кислоти. Серед МНЖК переважають цис-9- $C_{18:1}$ жирні кислоти, які в основному знайдені в гепатопанкреасі обох молюсків [223]. Ліпідний вміст травної залози визначено й для *Pila globosa* [224]. Пальмітинова та стеаринова кислоти були насиченими жирними кислотами, які переважали й у *E. virginica*, *Physa* sp., і *C. malleata* з о. Масконетконг (Нью-Джерсі) [167]. В організмі *E. virginica* ідентифіковано 44 ЖК, у *Physa* sp. та *C. malleata* – по 43. У всіх трьох видів 50–55 % вмісту припадало на $C_{16:0}$, $C_{18:0}$, $C_{20:4n-6}$, $C_{20:1n-11+9}$, $C_{18:1n-9}$, $C_{20:5n-3}$, $C_{18:2n-6}$. Загальний відсоток насичених жирних кислот наявний в діапазоні від 28 до 32 %. Основною жирною кислотою серед насичених кислот була пальмітинова. Серед МНЖК, ідентифіковано $C_{16:1n-7}$, $C_{18:1n-9}$; $C_{18:1n-7}$; $C_{20:1n-1+9}$ і $C_{22:1n-11+13}$. В *E. virginica*, *Physa* sp. та *C. malleata* виявлено значну кількість ліноленової та арахідонової кислот, однак відсотковий вміст ДГК був нижчим порівняно з вмістом ЕПК. Вміст НМРЖК, які характерні, як правило, для морських молюсків, варіював від 2 до 3 % в *E. virginica*, *Physa* sp. та *C. malleata*. Кількість олеїнової кислоти в *Physa* та *Cirangopaludina* була у два рази більшою, ніж у *Goniobasis*. Кількісні показники тетраєнових кислот були в межах від 9,9 % (в *Elimia*) до 16,2 % (в *Physa*). Діапазон ПНЖК (6,2–18 %) був ширшим, ніж у дієнових (8–12 %). Велика кількість пальмітинової, арахідонової, стеаринової, олеїнової й ейкозапентаєнової кислот в організмі цих молюсків не є незвичною, оскільки ці кислоти були зафіксовані як основні жирні кислоти в *Biomphalaria glabrata* й іншими дослідниками [153, 168]. Відмінності в жирнокислотних профілях цих трьох молюсків, імовірно, відображають внутрішні відмінності в ліпідному складі кожного виду. Окрім цього, зауважено, що використані в експерименті молюски

Physa й *Cirangopaludina* були не інвазованими, водночас як усі *Elimia* були враженими, не ідентифікованими спороцистами трематод [166, 167]. Добре відомо, що личинкові трематоди впливають на склад жирних кислот їхніх проміжних хазяїв молюсків [166, 167, 216]. Основними компонентами жирних кислот у *M. tuberculata*, *T. jordani*, *F. barroisi* та *M. praemorsa* були ПНЖК [177]. У всіх видів виявлено невелику кількість $C_{24:5n-6}$ та $C_{24:6n-3}$, зовсім незначні показники вмісту $C_{18:4n-3}$ та $C_{16:4n-1}$ (менше 1 %), а також високий відсотковий вміст (до 12,63 %) $C_{22:6n-3}$. Основними жирними кислотами в *M. tuberculata*, *T. jordani*, *F. barroisi* та *M. praemorsa* були $C_{16:3n-6}$, $C_{18:3n-6}$, $C_{20:4n-6}$ і $C_{22:6n-3}$. Визначальними НЖК були $C_{14:0}$ та $C_{16:0}$ [177]. Виявлено високий вміст ненасичених жирних кислот $C_{20:1}$ у гепатопанкреасі *B. glabrata* [125]. Переважно, вони були представлені $C_{16:0}$, $C_{18:2}$ і $C_{14:0}$ кислотами в усьому організмі *B. alexandrina* [168, 226].

Отже, аналіз літератури засвідчив, що хоча дослідження вмісту каротиноїдів, ліпідів та ЖК в організмі прісноводних молюсків і проводилися, однак результати, отримані різними авторами, значно варіюють для одного і того самого виду не лише в кількісному аспекті, але й за якісними характеристиками. Різнострамовані дані щодо залежності варіативності вмісту та якісного представлення каротиноїдів і ліпідів залежно від рівня й типу забруднення не дають змоги встановити тісної залежності в системі аналізу «доза – ефект», що унеможливорює класифікацію реакції організму молюсків на дію цих чинників.

Щодо показників вмісту цих речовин в організмі обраних нами об'єктів, відзначимо деяку фрагментарність та неоднозначність представлених даних. Окрім цього, у літературних джерелах наявність інформації щодо вмісту каротиноїдів, ліпідів та ЖК в органах і тканинах прісноводних молюсків гідроценозів Житомирського Полісся є поодиноким.

Основні положення розділу викладено у таких публікаціях [63, 68, 69, 71, 74].

РОЗДІЛ 2 МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

У цьому розділі дисертаційної праці представлено загальну характеристику досліджуваного матеріалу, описано процедуру його транспортування та препарування, лабораторного опрацювання проб матеріалу. Наведено використані методики біохімічних досліджень, а також представлено інформацію про методи статистичного опрацювання цифрової інформації.

В основу дисертаційної праці покладено результати експериментальних досліджень, отриманих у лабораторних умовах. Вивчення біохімічних показників молюсків проводили в період з 2013 по 2016 рік.

2.1. Загальна характеристика матеріалу дослідження

Матеріалом для дослідження обрано найпоширенішого представника прісноводної малакофауни Житомирського Полісся – *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) – 1220 екз.

В окремих випадках для виявлення відмінностей за досліджуваними показниками в організмі прісноводних молюсків, які відрізняються екологічними спектрами, анатомо-морфологічною будовою, специфікою низки фізіологічних функцій, включаючи систему дихання та розмноження, а також характеризувалися різнотиповістю спектрів живлення, як матеріал дослідження використано молюски видів *Planorbarius purpura* (O. F. Müller, 1774) – 60 екз., *Unio pictorum* – 140 екз. (Linnaeus, 1758) та *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758) – 60 екз. Видову належність молюсків визначали за [102, 103].

Для вивчення сезонної динаміки вмісту β -каротину та ксантофілів в організмі *L. stagnalis* матеріал був зібраний у різні періоди – навесні (квітень) та влітку (серпень) 2014 року.

Матеріал транспортували в лабораторію живцем, використовуючи трилітрові банки, заповнені водою з водойми, і поміщали в акваріуми з дехлорованою шляхом відстоювання упродовж доби водопровідною водою (вміст

Na^+ – 18 мг/дм³; K^+ – 1 мг/дм³; Cl^- – 10 мг/дм³; Ca^{2+} – 50 мг/дм³; Mg^{2+} – 9 мг/дм³; HCO_3^- – 115 мг/дм³; SO_4^{2-} – 10 мг/дм³) за однакових умов освітлення, температури та кисневого режиму (pH=7,3–7,7; t=18–20°C). Щоб запобігти хронічному впливу на досліджуваних тварин їхніх власних екзометаболітів, щодоби змінювали воду. Для кращої аерації води в ємність поміщали фільтр. Тварин підгодовували листям мацерованої у воді капусти. У таких умовах молюски утримувалися 14 діб. Такий період часу достатній для зняття стресу та відновлення функціональної норми у молюсків [119].

Усього досліджено 1480 особин.

Усього виконано 11860 біохімічних аналізи.

2.2. Препарування та лабораторна обробка матеріалу

Перед препаруванням штангенциркулем визначали розміри черепашки (з точністю до 0,05 мм); у двостулкових молюсків додатково визначали вік [3]. Для експерименту відібрано двостулкових молюсків лише 3-річного віку. Під час розтину методом мікроскопування тимчасових гістологічних препаратів, виготовлених із тканин статевих залоз, визначали стать молюска. Масу тіла, тканин (органів) вимірювали на електронних вагах (WPS 1200) із точністю до 0,01 г. Препарування молюсків здійснювали за кімнатної температури. Досліджували біохімічні показники в молюсків загалом, а також аналізували тканинну специфіку накопичення цих сполук. Для цього у тварин виділяли: для черевоногих – гемолімфу, гепатопанкреас, мантию та ногу; для двостулкових – гепатопанкреас, мантию, ногу, зябра та гонаду. Гемолімфа отримана методом повного знекровлення молюсків безпосередньо перед дослідженням.

Для черевоногих молюсків *P. purpura* та *L. stagnalis* визначали трематодну інвазію за результатами мікроскопічного дослідження тканин їхнього гепатопанкреасу; видову належність трематод – на живому матеріалі. Для дослідження відібрано молюсків, інвазованих трематодами *Echinoparyphium aconiatum* Dietz, 1909.

2.3. Постановка токсикологічного експерименту

Токсикологічні дослідження поставлено за методикою В. А. Алексєєва [1]. Для моделювання забруднення водного середовища ВМ використовували водні розчини з додаванням у відстояну водопровідну воду необхідної кількості хлоридів металів $\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, PbCl_2 , $\text{CdCl}_2 \cdot 2,5\text{H}_2\text{O}$, ZnCl_2 , $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, $\text{NiCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ та $\text{Cr}(\text{CH}_3\text{COO})_3$ (розрахунок концентрацій токсикантів проведено на іон). Додатково як токсиканти також обрано речовини з комбінованою (NH_4Cl , фенол) та протоплазматичною дією (сечовина) на організм молюсків. Вибір токсикантів зумовлений есенціальністю та великою їх наявністю в природних водах.

В основному токсикологічному експерименті використано концентрації токсикантів, які відповідали 0,5 та 2 ГДК_{рибогосп.} [28].

Експозиція – 2, 7, 14 та 21 доба.

ГДК_{рибогосп.} $\text{Cd}^{2+} = 0,005 \text{ мг/дм}^3$; ГДК_{рибогосп.} $\text{Zn}^{2+} = 0,01 \text{ мг/дм}^3$; ГДК_{рибогосп.} $\text{Cu}^{2+} = 0,001 \text{ мг/дм}^3$; ГДК_{рибогосп.} $\text{Pb}^{2+} = 0,01 \text{ мг/дм}^3$; ГДК_{рибогосп.} $\text{Ni}^{2+} = 0,01 \text{ мг/дм}^3$; ГДК_{рибогосп.} $\text{Mn}^{2+} = 0,01 \text{ мг/дм}^3$; ГДК_{рибогосп.} $\text{Cr}^{3+} = 0,005 \text{ мг/дм}^3$; ГДК_{рибогосп.} $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-} = 0,02 \text{ мг/дм}^3$; ГДК_{рибогосп.} $\text{NH}_4^+ = 0,5 \text{ мг/дм}^3$; ГДК_{рибогосп.} фенолу = $0,001 \text{ мг/дм}^3$; ГДК_{рибогосп.} сечовини = 80 мг/дм^3 [28].

Тому в експериментах використано такі концентрації токсикантів (табл. 2.1).

Таблиця 2.1.

Концентрації токсикантів, використані в експериментах (мг/дм³)

Cd^{2+}	0,0025	0,01	Cr^{3+}	0,0025	0,01
Zn^{2+}	0,005	0,02	$\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$	0,01	0,04
Cu^{2+}	0,0005	0,002	NH_4^+	0,25	1
Pb^{2+}	0,005	0,02	фенол	0,0005	0,002
Ni^{2+}	0,005	0,02	сечовина	40	160
Mn^{2+}	0,005	0,02			

Розчини готували на дехлорованій воді ($\text{pH}=7,3\text{--}7,7$, $t=18\text{--}20^\circ\text{C}$) та щодоби замінювали свіжими. Заміну токсичного середовища здійснювали також

щодобово для видалення метаболітів тварин та підтримання постійної концентрації токсиканту. Усі досліди супроводжувались контролем, яким було водне середовище без додавання токсикантів, але з такими самими гідрохімічними показниками.

2.4. Методики біохімічних аналізів

2.4.1. Методика визначення сумарного вмісту β -каротину та ксантофілів [250]

Для визначення каротиноїдів зі зразка тканини готували гомогенат на дистильованій воді в співвідношенні 1 : 3 (сира маса : вода). До підготовленої суміші етилового спирту (1 мл) і 25% водного розчину аскорбінової кислоти (0,5 мл) вносили 1 мл отриманого гомогенату. Після попереднього прогріву проб до 70°C упродовж 5 хв. у суміш доливали 1 мл 10Н розчину КОН й інкубували упродовж 30 хв при 70°C для омилення ліпідів, що заважають визначенню каротиноїдів. Після закінчення інкубації проби охолоджували під струменем холодної води, додавали 4 мл гексану, енергійно струшували суміш до однорідної емульсії впродовж 1 хв, після чого центрифугували 15 хв при 400 g для відділення гексанової фракції, яка містить каротиноїди.

Для визначення каротиноїдів гексанову фракцію спектрофотометрували за довжини хвиль 450 і 475 нм.

Вміст відновленого β -каротину визначали за формулою:

$$C_{\beta\text{-каротин}} (\text{мг/г сирі тканини}) = 16 E_{450} / M_{\text{тканини}}, \text{ мг}$$

де: $C_{\beta\text{-каротин}}$ – вміст каротиноїдів у тканині; E_{450} – оптична густина розчину при довжині хвилі 450 нм; $M_{\text{тканини}}$ – маса наважки тканини, використаної в аналізі, у мг.

Вміст ксантофілів визначають за формулою:

$$C_{\text{ксантофіли}} (\text{мг/г сирі тканини}) = 108,5 E_{475} / M_{\text{тканини}}, \text{ мг}$$

де: $C_{\text{ксантофіли}}$ – вміст ксантофілів у тканині; E_{475} – оптична густина розчину при довжині хвилі 475 нм; $M_{\text{тканина}}$ – маса наважки тканини, використаної в аналізі, у мг.

2.4.2. Екстракція та дослідження вмісту ліпідів

Ліпіди екстрагували за методом Фолча [163]. Наважку тканини гомогенізували в суміші метанол : хлороформ (1:2): 1 г тканини в 20 мл екстракційної суміші. Після гомогенізації суміш змішували на вортексі впродовж 10–15 хв. та центрифугували впродовж 5 хв при 10 тис. об./хв. Надосадову рідину відбирали та додавали 0,9 % розчин NaCl у співвідношенні 1 мл до 5 мл екстракту. Суміш змішували на вортексі впродовж 5 хв та центрифугували при 10 тис. об./хв. упродовж 5 хв для чіткого розділення фаз. Відбирали нижню фазу хлороформу, яка містить ліпіди, та випарювали на роторному випаровувачі досуха при 40°C.

Розділення ліпідів на окремі фракції проводили методом висхідної одномірної тонкошарової хроматографії в герметичних камерах на пластинках «Silufol UV-154» [49]. Перед роботою пластинки активували 30 хв при температурі 105°C у сушильній шафі, обробляли 10 % спиртовим розчином фосформолібденової кислоти й висушували в потоці теплого повітря впродовж 10–15 хв. Хлороформний розчин проби ліпідів наносили на пластинку мікродозатором у кількості, яка не перевищує 200 мкг ліпідів, і повільно поміщали пластинки в хроматографічні камери. Рухомою фазою слугувала суміш гексану, диетилового ефіру й льодяної оцтової кислоти у відношенні 70:30:1 [87]. При цьому виявилися: фосфоліпіди, триацилгліцероли, неетерифіковані жирні кислоти, вільний та ефірнозв'язаний холестерол. Одержані хроматограми проявляли в камері, насиченій парами йоду, для ідентифікації окремих фракцій ліпідів використовували специфічні реагенти й очищені стандарти [42].

Кількість неполярних ліпідів визначали дихроматним методом [87]. До проби ліпідів додавали 1Н розчин дихромату калію й концентровану сірчану

кислоту. Спалювання ліпідів у досліджуваних зразках проводили при температурі 160–180°C. Інтенсивність оранжевого забарвлення визначали на спектрофотометрі СФ-46 при довжині хвилі 615 нм. Вміст окремих класів ліпідів у тканині визначали за калібрувальною кривою.

Вміст фосфоліпідів у досліджуваних тканинах та органах визначали за кількістю неорганічного фосфору за методом Васьковського [258].

2.4.3. Методика визначення жирнокислотного складу загальних ліпідів

Для визначення жирнокислотного складу загальних ліпідів із тканин молюсків попередньо здійснювали екстракцію ліпідів за методом Фолча [163], який докладно описано в попередньому підрозділі 2.4.2.

Метилювання жирних кислот

Для виділення жирних кислот із ліпідів та їх метилювання до висушеного екстракту додавали 1 мл 2 % розчину хлористого ацетилу в метанолі [123, 126]. Суміш поміщали у віалу з тефлоновою кришкою та прогрівали при 80°C упродовж 1 год. Реакційну суміш охолоджували до кімнатної температури, послідовно додавали 1 мл води та 1 мл гептану. Реакційну суміш інтенсивно струшували упродовж 3 хв. Для розділення фаз вміст віали центрифугували при 5 тис. об./хв. впродовж 3 хв. Відбирали верхній гептановий шар.

Хроматографічне розділення метилових ефірів жирних кислот

Розділення метилових ефірів жирних кислот проводили методом газової хромато-мас-спектрометрії на газовій хромато-мас-спектрометричній системі Agilent 6890N/5973inert (Agilent technologies, USA). Колонка капілярна HP-INNOWAX (30mЧ0,25mmЧ0,25mkm, Agilent technologies, USA). Температура випаровувача 250°C, температура інтерфейсу 280°C. Розділення проводили в градієнтному режимі, початкову температуру 150°C витримували впродовж 5 хв, піднімали з градієнтом 4°C/хв до 240°C. Кінцеву температуру витримували впродовж 6 хв. Пробу об'ємом 1 мкл вводили в режимі поділу потоку 1:50. Детектування проводили в режимі SCAN у діапазоні (38-400 m/z). Швидкість

поток газу носія через колонку 1 мл/хв. Ідентифікацію проводили шляхом порівняння часів утримання зі стандартом метилових ефірів жирних кислот (47885-U – Supelco® 37 Component FAME Mix) та з використанням бібліотеки мас-спектрів NIST 02. Вміст виражали у відсотках площі хроматографічного піка кожного компонента суміші до загальної суми площ піків.

2.5. Статистична обробка результатів дослідження

Для обробки кількісних результатів використовували стандартні методи математичної статистики за допомогою стандартних пакетів «Microsoft Excel 2003», «Statistica-6.0». В експериментах розраховували середнє арифметичне, стандартне відхилення, показник достовірності різниці досліджуваних і контрольних значень, який порівнювали з t-критерієм Ст'юдента для рівня достовірності. Для оцінки достовірності зрушень використовували ступінь достовірності $p < 0,001-0,05$. На діаграмах показані середні значення та стандартна похибка середнього (std. error). Для оцінки ступеня впливу іонів важких металів на вміст каротиноїдних пігментів використовувався метод деревоподібної кластеризації (ієрархічна кластеризація, tree clustering) за допомогою стандартних пакетів «Statistica-6.0».

РОЗДІЛ 3 ПОРІВНЯЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА КІЛЬКІСНОГО ВМІСТУ КАРОТИНОЇДІВ У ТКАНИНАХ (ОРГАНАХ) МОЛЮСКІВ ПРІСНОВОДНИХ ВОДОЙМ

До найважливіших фізико-хімічних показників, які впливають на екологічний стан водних екосистем, належить розчинений у воді кисень, концентрація якого значною мірою визначає якість води завдяки інтенсифікації процесів самоочищення, фізико-хімічної трансформації й колообігу речовин. Відомо, що, поглинаючи розчинений у воді кисень, водні організми задовольняють енергетичні потреби через його участь в окисненні енергетичних субстратів [81]. Періодичне існування гідробіонтів в умовах гіпоксії призвело до виникнення в них низки пристосувальних механізмів, що дають змогу їм пережити несприятливі екологічні умови, зокрема й за допомогою часткового або повного переходу на анаеробний тип дихання, за якого скорочується поглинання кисню та підвищується виділення вуглекислого газу.

Відомо, що вміст каротиноїдів в організмі прісноводних молюсків певною мірою корелює з інтенсивністю процесів дихання як у нормальних умовах, так і за нестачі кисню [89]. Крім цього, встановлено, що максимальна стійкість до дії абіотичних, біотичних та антропогенних чинників властива видам із високим вмістом каротиноїдів – здатних до зворотного зв'язування молекул кисню за подвійними зв'язками пігменту та кумуляції й віддачі його при екстремальних умовах [8, 37].

Саме тому в експерименті використано прісноводні молюски, які відрізняються не лише анатомо-морфологічною будовою та спектрами живлення, але й специфікою цілої низки фізіологічних функцій, включаючи систему дихання [62, 205].

L. stagnalis та *P. purpura* використовують для дихання кисень приблизно однаково двома шляхами: з атмосферним повітрям через примітивну непарну легеню, здійснюючи для його забирання періодичні підйоми до плівки поверхневого натягу води та дифузно з води – через шкіру [105]. Окрім цього,

варто зауважити, що в молюсків роду *Planorbarius* у процесі еволюції виникла морфологічна адаптація до умов дефіциту кисню – у них з'явилася добре розвинена шкірна зябра, якої немає в ставковиків [105].

U. pictorum та *A. cygnea* – молюски-фільтратори, які дихають зябрами, котрі завдяки складній структурній організації виконують не лише дихальну, але й трофічну функцію [3].

3.1. Порівняльний аналіз вмісту каротиноїдів у різних тканинах та органах прісноводних молюсків

Дослідження дало змогу встановити деякі закономірності та особливості накопичення β -каротину та ксантофілів у тканинах (органах) прісноводних молюсків залежно від їх видової належності та типу живлення [205]. Проаналізовано різні за типом живлення молюски – поліфаги-фільтратори (*U. pictorum*, *A. cygnea*), детритофаги (*L. stagnalis*) та фітофаги (*P. purpura*) [44]. Досліджувані об'єкти відрізняються не лише екологічними спектрами, але й анатомо-морфологічною будовою та специфікою цілої низки фізіологічних функцій, включаючи систему дихання, яка є найбільш чутливою до зміни концентрації кисню у водному середовищі [89].

Установлено, що червоногі легеневі молюски (Gastropoda) в силу особливостей будови дихальної системи виявляють більшу стійкість до дефіциту кисню, водночас для двостулкових (Bivalvia) цей чинник багато в чому є лімітуючим.

Найвищими значеннями вмісту β -каротину характеризується легеневий молюск *L. stagnalis*. Зокрема, показники вмісту цього каротиноїду у гепатопанкреасі, мантиї та нозі *L. stagnalis* перевищували такі в цих самих органах *P. purpura* (відповідно в 1,78 разів ($p < 0,01$), 1,34 рази й у 2,13 разів ($p < 0,01$) та *U. pictorum* (в 1,02 рази в гепатопанкреасі, у 3,09 разів ($p < 0,001$) у мантиї та в 1,93 ($p < 0,01$) у нозі). В *A. cygnea* показники вмісту β -каротину були нижчими відносно

величин *L. stagnalis* у 1,24 раза в гепатопанкреасі, у 2,64 раза ($p<0,01$) у мантиї та у 2,26 раза ($p<0,01$) у нозі (рис. 3.1.1).

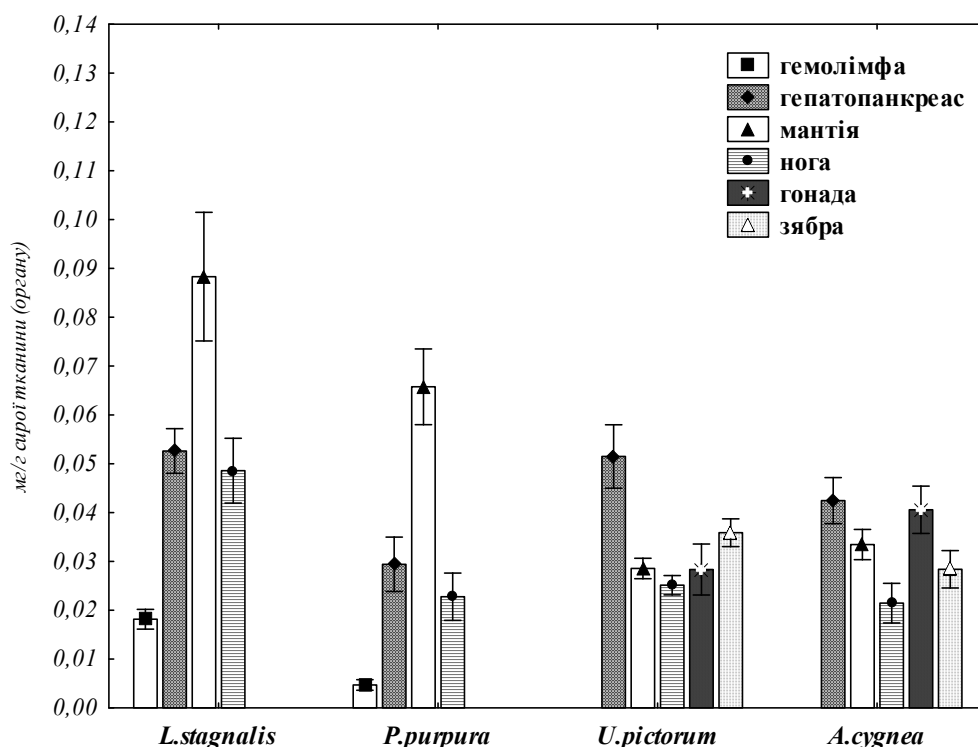


Рис. 3.1.1. Вміст β -каротину в організмі прісноводних молюсків; $M\pm m$; $n=10$ для кожного варіанту досліджу

За вмістом β -каротину в гепатопанкреасі досліджувані молюски можна розмістити (в порядку збільшення в них показника) так: *P. purpura* $\rightarrow$ *A. cygnea* $\rightarrow$ *U. pictorum* $\rightarrow$ *L. stagnalis*. У нозі спостерігаємо дещо іншу низку: *A. cygnea* $\rightarrow$ *P. purpura* $\rightarrow$ *U. pictorum* $\rightarrow$ *L. stagnalis*. У мантиї найнижчі значення отримано для *U. pictorum*. Таку саму динаміку відзначено й для гемолімфи, у якій вміст β -каротину *L. stagnalis* на 74,1 % ($p<0,001$) більший від такого *P. purpura*.

Порівнюючи показники вмісту β -каротину в зябрах та гонаді *U. pictorum* й *A. cygnea*, можемо відзначити вищі показники для зябер *U. pictorum* (на 20,9 %), натомість у гонаді вміст β -каротину більший в *A. cygnea* (на 43,1 %).

Найвищі показники, зафіксовані для *L. stagnalis*, зумовлені особливостями будови цих тварин, котрі містять каротиноксисому, до складу якої входять каротиноїди, гемопротеїни та інші дихальні протеїни й за допомогою якої

відбувається адаптація організму молюсків до дефіциту кисню в умовах гіпоксії, коли функцію енергозабезпечення беруть на себе каротиноїди, які здатні зв'язувати кисень за рахунок системи спряжених подвійних зв'язків і системи термінального окиснення та виробляти енергію за умов нестачі кисню у водному середовищі або при забрудненні його різними токсикантами [8]. Найсуттєвіше збільшення вмісту каротиноїдів саме в *L. stagnalis* порівняно з *P. purpura*, *U. pictorum* та *A. cygnea* підтверджено й іншими дослідниками [6].

Дещо нижчі показники отримано для молюсків-фільтраторів *U. pictorum* та *A. cygnea*, що є свідченням більш низького рівня їхнього загального обміну речовин, оскільки відомо, що ці молюски ведуть малорухливий спосіб життя і є бентосними організмами, а тому мають нижчий рівень і швидкість метаболізму, що призводить до менш активних захисних процесів в організмі цих молюсків, порівняно з більш рухливими *L. stagnalis* та *P. purpura*.

Для вмісту ксантофілів зафіксовано значну варіабельність величин показника в досліджених молюсків (рис. 3.1.2).

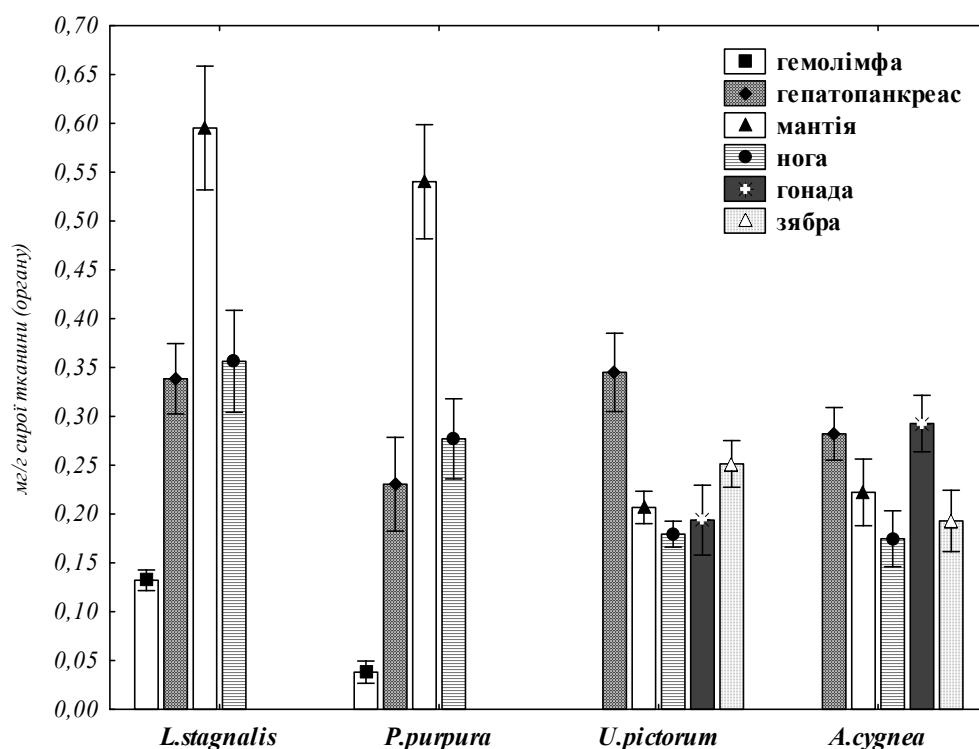


Рис. 3.1.2. Вміст ксантофілів в організмі прісноводних молюсків; $M \pm m$; $n=10$ для кожного варіанту досліджу

Причиною цього є відмінність у біології цих тварин, головню тип живлення та характер мешкання у водоймі, що визначає відмінності в надходженні та накопиченні цих сполук. Відзначено аналогічний до β -каротину ефект. Найвищі показники отримано для *L. stagnalis*, які перевищували такі в гепатопанкреасі *P. purpura* в 1,47 рази, *A. cygnea* в 1,2 рази; водночас для *U. pictorum* показники вмісту були в межах значень, отриманих для *L. stagnalis*. Для мантиї та ноги найвищі показники також зафіксовано для *L. stagnalis*, що перевищували такі в цих самих органах *P. purpura* (у 1,01–1,29 рази), у 1,99 ($p < 0,01$) та у 2,89 ($p < 0,001$) рази в нозі та мантиї *U. pictorum* та у 2,04–2,68 рази в цих самих органах *A. cygnea*.

Отже, динаміка вмісту β -каротину та ксантофілів в організмі прісноводних молюсків характеризується видовою специфічністю, варіює залежно від фізіологічного стану тварини, її морфо-функціональних особливостей, особливостей дихальної та репродуктивної систем.

Установлено, що види, органами дихання яких є зябра – *U. pictorum* та *A. cygnea*, характеризуються нижчими показниками вмісту як β -каротину, так і ксантофілів у тканинах (органах) порівняно з *L. stagnalis* та *P. purpura*, що мають «легеню». Найвищі показники вмісту β -каротину та ксантофілів зафіксовано в *L. stagnalis*. Найнижчі значення характеризувались видовою та тканинно-органною специфічністю.

3.2. Особливості вмісту каротиноїдних пігментів в організмі двостулкових молюсків залежно від фізіологічного стану тварин

З'ясовано, що вміст β -каротину в самок *U. pictorum* у гонаді та гепатопанкреасі є більшим, ніж у самців на 52,3 % ($p < 0,05$) та на 42,2 % ($p < 0,05$) відповідно.

Такі статеві відмінності молюсків свідчать про виражений гомеостаз антиоксидантної системи (неспецифічним елементом якої є β -каротин) у самок порівняно із самцями. Однак у мантиї, зябрах та нозі цих тварин не зафіксовано статистично достовірних відмінностей за величинами обговорюваного показника.

Аналіз тканинно-органного розподілу β -каротину показав, що найвищими показниками його вмісту незалежно від статі характеризувався гепатопанкреас (рис. 3.2.1).

Щодо найнижчих значень, то в самців вони зафіксовані в гонаді, а в самок – в нозі.

Низки вмісту β -каротину мали такий вигляд:

Самці: гонада→нога→мантия→зябра→гепатопанкреас.

Самки: нога→мантия→ гонада→ зябра →гепатопанкреас.

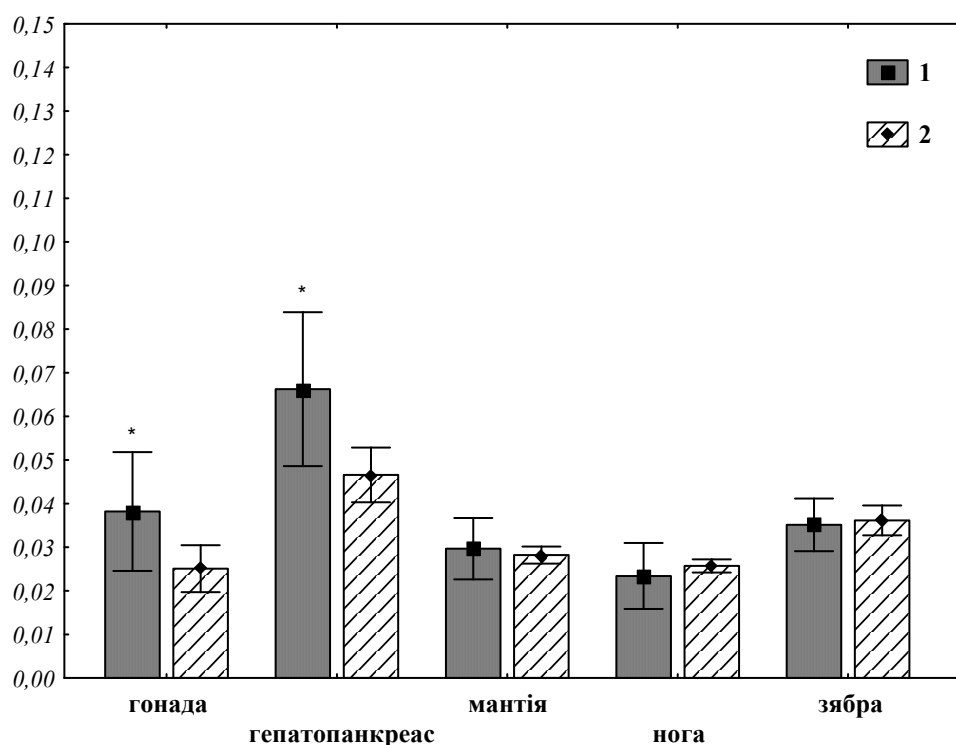


Рис. 3.2.1. Вміст β -каротину в організмі *U. pictorum* (1 – ♀, 2 – ♂): по осі абсцис – тканини (органи) моллюсків, по осі ординат – вміст β -каротину (мг/г сирової маси тканини); $M \pm m$; $n=10$; $*p < 0,05$

Такі показники, імовірно, не є випадковими, бо пов'язані зі специфікою окислювального статусу гепатопанкреасу, що, насамперед, визначається процесами біоаккумуляції та детоксикації різних хімічних сполук у цьому органі. Крім цього, гепатопанкреас відрізняється значними показниками каталазної активності, яка бере участь у системі знешкодження продуктів ПОЛ [26, 33].

Зябра молюсків є адсотрофними структурами, виконують важливу бар'єрну функцію від токсичних сполук, що надходять із навколишнього середовища.

У самок *A. sугnea* зафіксовано зменшення вмісту β -каротину в гонаді, гепатопанкреасі, зябрах (на 10,5–30,4 %) та нозі (на 49,9 % ($p < 0,05$) порівняно із самцями (рис. 3.2.2).

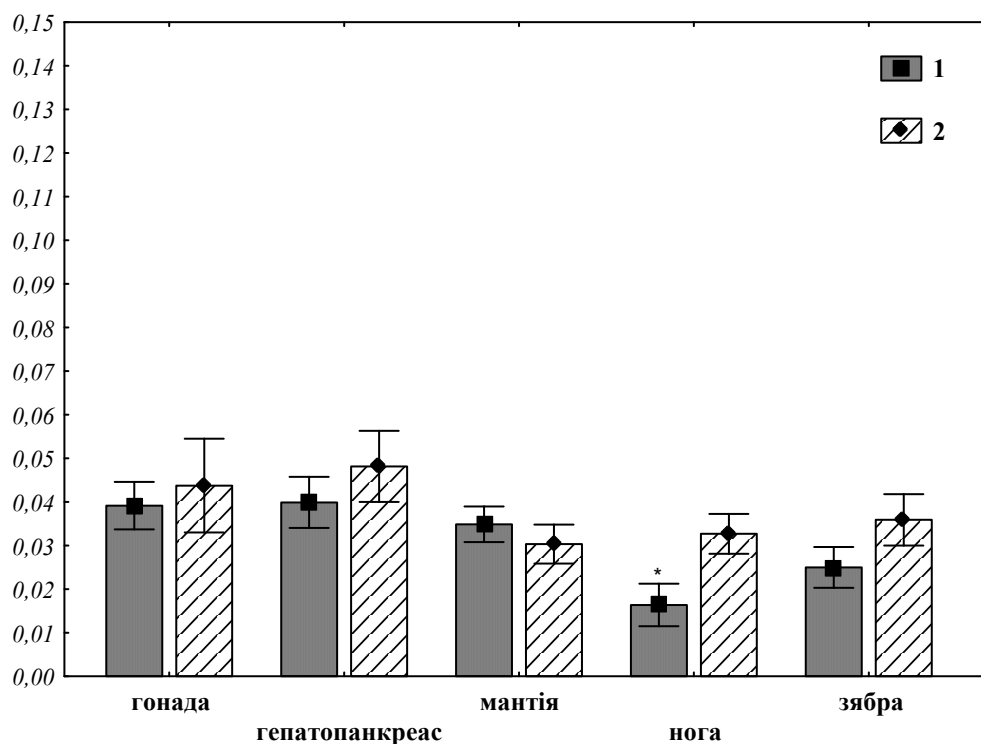


Рис. 3.2.2. Вміст β -каротину в організмі *A. sугnea* (1 – ♀, 2 – ♂): по осі абсцис – тканини (органи) молюсків, по осі ординат – вміст β -каротину (мг/г сирої маси тканини); $M \pm m$; $n=10$; * $p < 0,05$

Це, імовірно, зумовлено більшими енергетичними затратами самок, оскільки відомо, що у зв'язку з проходженням оогенезу саме на їх організм припадає більше функціональне навантаження.

У мантиї зареєстровано протилежну тенденцію: у самок вміст досліджуваного показника зріс на 15,0 % порівняно із самцями. Такі міжвидові відмінності двостулкових молюсків пояснюють особливостями їхнього життєвого циклу, у якому спостерігаються 4 фази розмноження і які, як відомо, у видів *Unio* й *Anodonta* не збігаються в часі [109]. Досліджені нами *U. pictorum* були зібрані в період, коли їх самки перебували на четвертій фазі циклу розмноження (фаза

згасання). У марсупіях їх містилися лише нечисленні ембріони третіх кладок. В *A. sугнеа*, як у всіх видів *Anodonta*, репродуктивний цикл трифазний (дві фази осінні й одна весняна). Використані в нашому дослідженні особини були виловлені на піку оогенезу, адже саме в літні місяці інтенсивно відбувається гаметогенез, зародкові фолікули добре розвинені та присутні уже дозрілі гамети [169, 215].

Вміст ксантофілів в організмі самок *A. sугнеа* на 19,45–29,6 % нижчий, ніж у самців (рис. 3.2.3).

Винятком є гонада, для якої не вдалося встановити статистично достовірних відмінностей за величинами показника обох досліджених груп тварин.

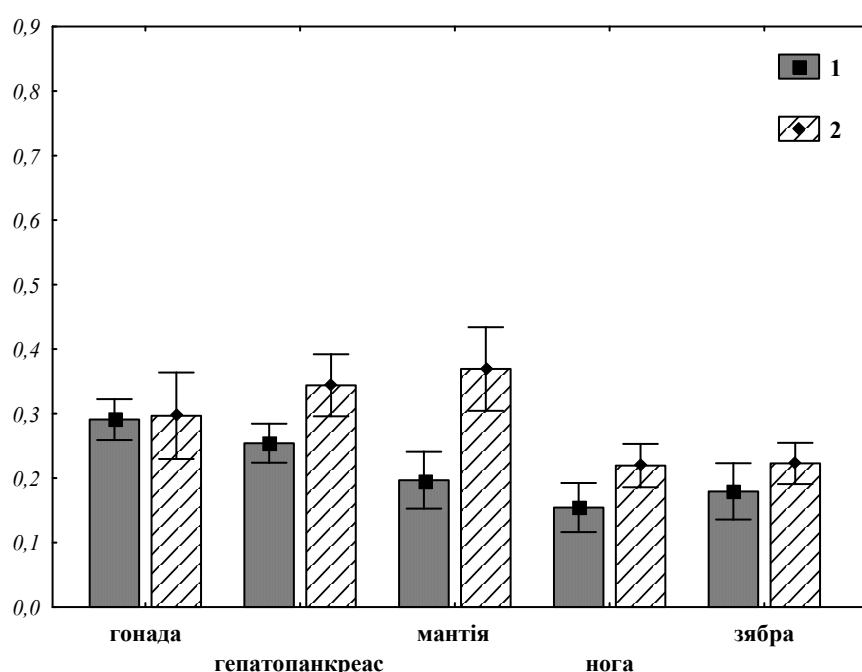


Рис. 3.2.3. Вміст ксантофілів в організмі *A. sугнеа* (1 – ♀, 2 – ♂): по осі абсцис – тканини (органи) молюсків, по осі ординат – вміст β -каротину (мг/г сирої маси тканини); $M \pm m$; $n=10$

В *U. pictorum* вміст ксантофілів у гонаді та гепатопанкреасі був вищим на 41,1 та 33,5 % у самок, однак у нозі більші показники зафіксовано для чоловічих особин (рис. 3.2.4). У зябрах та мантії вміст ксантофілів був в однакових межах та не залежав від статі досліджуваних тварин.

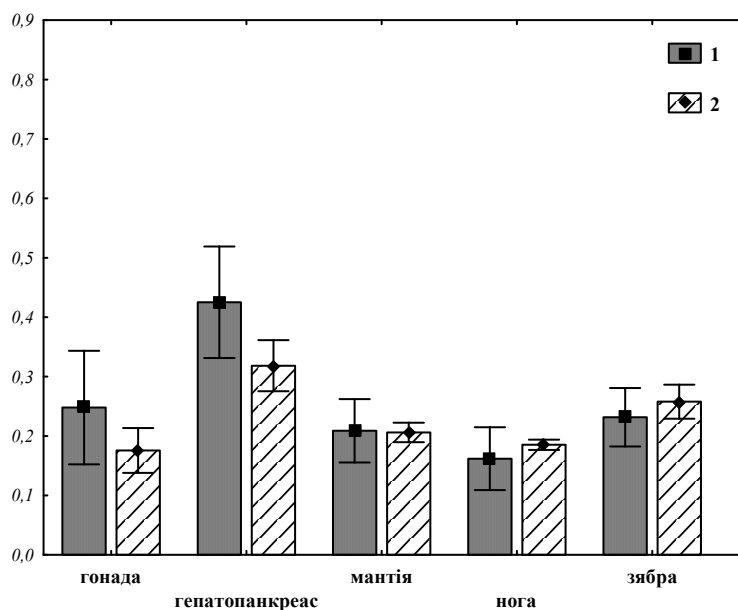


Рис. 3.2.4. Вміст ксантофілів в організмі *U. pictorum* (1 – ♀, 2 – ♂): по осі абсцис – тканини (органи) молюсків, по осі ординат – вміст β -каротину (мг/г сирої маси тканини); $M \pm m$; $n=10$.

Результати цього дослідження можуть бути використані в прогнозуванні стійкості екосистем до антропогенного забруднення, адже оцінка якості середовища за станом та функціями відгуку самих біосистем дає змогу розкрити механізми індивідуальної резистентності й адаптивних здатностей досліджуваних тварин до чинників зовнішнього середовища, які формуються в результаті антропогенного пресингу, оцінити екологічні умови окремих екосистем, а також можуть бути використані в процесі розробки методів біоіндикації та прогнозування змін у водних екосистемах. Однак у процесі використання концентрації каротиноїдних пігментів як біомаркера необхідно враховувати, що цей показник відрізняється в різних систематичних груп молюсків. Крім того, досліджені нами молюски перебували на різних стадіях життєвого циклу, хоч і були одночасно взяті з одного біотопу для аналізу, а це, імовірно, могло вплинути на особливості накопичення β -каротину та ксантофілів їхнім організмом. Надалі доцільно вивчити кількісний вміст цих сполук у молюсків на однотипових етапах репродуктивного циклу.

Основні положення розділу викладено у таких публікаціях [62, 205].

РОЗДІЛ 4 КАРОТИНОЇДНИЙ СКЛАД ПРІСНОВОДНИХ МОЛЮСКІВ ЗА ДІЇ ЧИННИКІВ БІОТИЧНОГО ТА АНТРОПОГЕННОГО ПОХОДЖЕННЯ

4.1. Вплив трематодної інвазії на вміст каротиноїдних пігментів у тканинах та органах *L. stagnalis* і *P. purpura* за тривалості експозиції 2 доби

Відомо, що вторгнення паразита в організм хазяїна, виділення метаболітів та внесення інфекції посилюють процеси вільнорадикального окислення, що є потужними чинниками, котрі модулюють активність їхньої антиоксидантної системи (АОС) [17]. Стійкість молюсків до біотичних та токсичних навантажень визначається наявністю в їхніх тканинах високоефективного антиоксидантного ферментного комплексу [176]. Важливою ланкою неспецифічної АОС організму молюсків є каротиноїдні пігменти, які, як відомо, здатні нейтралізувати активні форми кисню, високоефективно перехоплювати синглетний кисень, підтримуючи необхідний рівень окислювальних процесів у тканинах та забезпечуючи регуляцію протиінфекційної відповіді молюсків, спрямованої на знешкодження негативного впливу, знищення впливу токсичних метаболітів та підтримання функціонування інвазованих органів [17, 27].

Саме тому метою досліджень, результати яких представлено в цьому розділі [70], стало вивчення впливу трематодної інвазії на кількісний вміст каротиноїдних пігментів у тканинах та органах прісноводних молюсків, оскільки ці організми є облігатними проміжними, а іноді й додатковими хазяями великої кількості видів трематод, які є одним з обов'язкових компонентів прісноводних екосистем та виступають збудниками небезпечних захворювань людини та тварин.

Установлено, що в гемолімфі *L. stagnalis* відсутні статистично достовірні відмінності щодо вмісту β -каротину між зараженими й вільними від інвазії особинами (рис. 4.1.1).

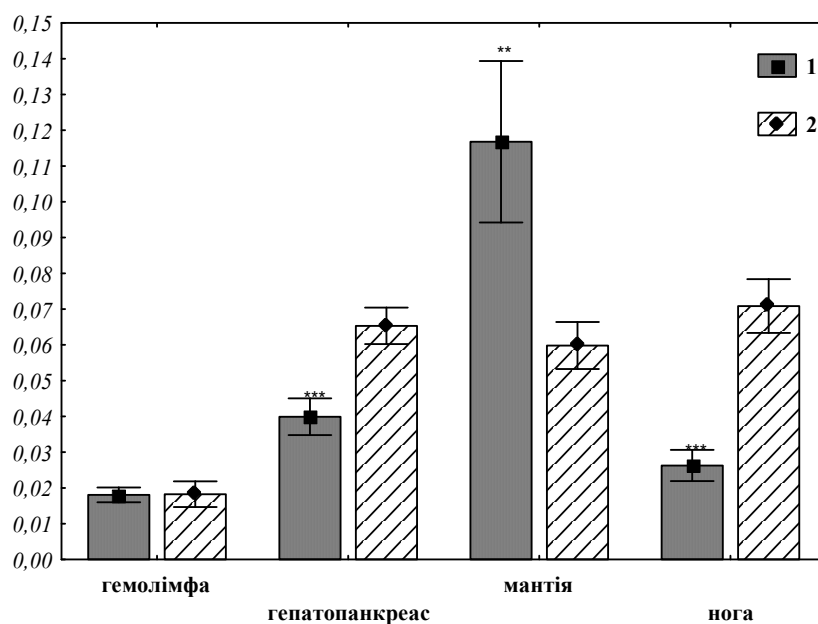


Рис. 4.1.1. Вміст β -каротину в організмі *L. stagnalis* (1 – вражені трематодною інвазією, 2 – інтактні): по осі абсцис – тканини (органи) молюсків, по осі ординат – вміст β -каротину (мг/г сирової маси тканини); $M \pm m$; $n=10$. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Це пояснюють вмістом у плазмі цієї тканини дихального протеїну – гемоціаніну, вміст якого, як відомо, за умови інвазії трематодами зростає в середньому на 20 % [106]. В організмі ставковиків цей протеїн переносить та депонує кисень, бере участь у збереженні кислотно-лужної рівноваги, підтриманні колоїдно-осмотичного тиску та виконує роль запасної поживної речовини [103]. Тому кисневий дефіцит, викликаний партенітами трематод, у досліджуваній тканині компенсується інтенсифікацією транспорту кисню гемоціаніном. Одночасно з цим у гепатопанкреасі та нозі інвазованих тварин зафіксовано статистично достовірне ($p < 0,001$) зниження досліджуваного показника на 28,9 % та 62,9 % порівняно з неінвазованими *L. stagnalis*. Такі зміни зумовлені розвитком антагоністичних взаємовідносин у системі хазяїн-паразит, що має вираз у зниженні життєздатності інвазованої тварини та її адаптаційних можливостей. Окрім цього, відомо, що партеніти трематод локалізуються в гепатопанкреасі, який унаслідок ураження втрачає здатність засвоювати та депонувати каротиноїди в таких масштабах, як це відбувається в організмі

незаражених особин. У зв'язку з цим велика кількість цих сполук проходить через травний тракт інвазованих молюсків транзитно, не засвоюючись. Водночас у мантиї зафіксовано збільшення вмісту β -каротину на 95,2 % ($p < 0,01$) в інвазованих молюсків, що за помірної інвазії трематодами *L. stagnalis* (ураження паразитами від 10 до 50 % об'єму гепатопанкреасу) сприяє підтриманню молюсками їхньої життєздатності на рівні, достатньому для протистояння паразитам.

У *P. purpura* відзначено статистично достовірне зменшення вмісту β -каротину майже в усьому організмі інвазованих молюсків порівняно з інтактними: на 77,7 % ($p < 0,001$) у гепатопанкреасі, на 18,9 % ($p < 0,05$) у мантиї та на 50,8 % ($p < 0,05$) у нозі (рис. 4.1.2).

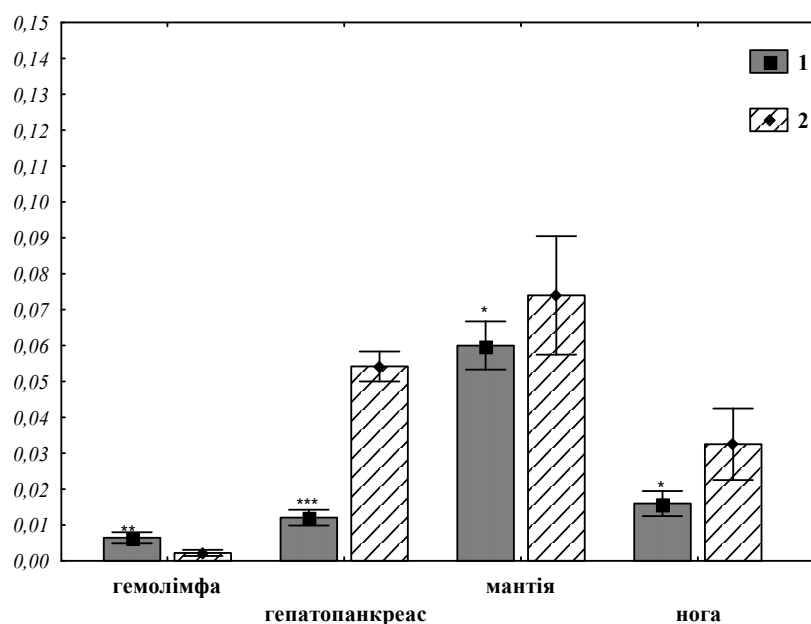


Рис. 4.1.2. Вміст β -каротину в організмі *P. purpura* (1 – вражені трематодною інвазією, 2 – інтактні): по осі абсцис – тканини (органи) молюсків, по осі ординат – вміст β -каротину (мг/г сир'ї маси тканини); $M \pm m$; $n=10$. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Імовірно, трематодна інвазія є додатковим стрес-чинником, що призводить до швидшого, ніж у неінвазованих молюсків, вичерпання пластичних та енергетичних ресурсів та ємності гомеостатичних систем.

З іншого боку, варто зауважити, що інвазія стимулює формування організму до реакції на стрес-чинник, що проявляється підвищенням рівня метаболізму [46,

106] та збільшенням інтенсивності споживання корму молюсками [16, 106], про що свідчить зростання вмісту досліджуваного пігменту в гемолімфі у 2,8 рази ($p < 0,01$). Це, можливо, також зумовлено особливостями етіології *P. purpura*, який є типовим бентичним організмом та у зв'язку з приуроченістю до біотопів мулистих водойм значну частину свого життя проводить в умовах несприятливого кисневого режиму, а тому забезпечує потребу в цьому газі частково завдяки наявності адаптивної зябри, але здебільшого за рахунок гемоглобіну, що міститься в їхній гемолімфі, та бере участь у транспортуванні кисню до тканин та вуглекислого газу від них, підтримує колоїдно-осмотичний тиск гемолімфи, забезпечує високу буферну ємність гемолімфи тоді, коли молюски переходять на анаеробний шлях обміну, і тим, власне, і визначає всю енергетику організму цих тварин [14, 43].

Щодо вмісту ксантофілів, то в організмі інвазованих *L. stagnalis* зафіксовано зниження їх рівня на 17,9 % у гемолімфі, на 45,7 % ($p < 0,01$) у гепатопанкреасі та на 66,4 % ($p < 0,001$) у нозі порівняно з інтактними особинами (рис. 4.1.3).

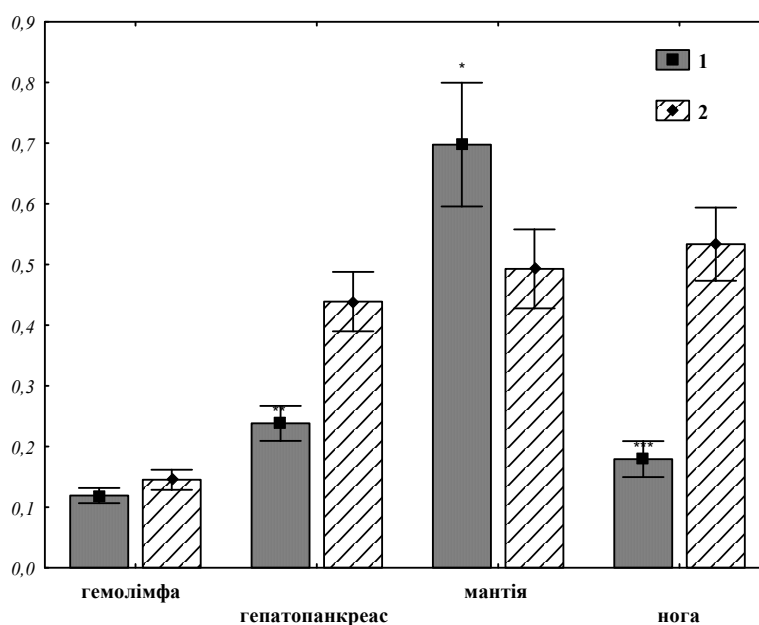


Рис. 4.1.3. Вміст ксантофілів в організмі *L. stagnalis* (1 – вражені трематодною інвазією, 2 – інтактні): по осі абсцис – тканини (органи) молюсків, по осі ординат – вміст β -каротину (мг/г сирої тканини); $M \pm m$; $n=10$. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Водночас у мантиї інвазованих особин відзначено підвищення вмісту ксантофілів на 41,6 % ($p < 0,05$) порівняно з неінвазованими тваринами.

У *P. purpura* не встановлено статистично достовірних відмінностей між вмістом досліджуваних пігментів в інвазованих та інтактних тварин у їхній гемолімфі, мантиї та нозі. Крім того, зареєстровано зниження досліджуваних показників на 82,1 % ($p < 0,001$) у гепатопанкреасі цих моллюсків (рис. 4.1.4).

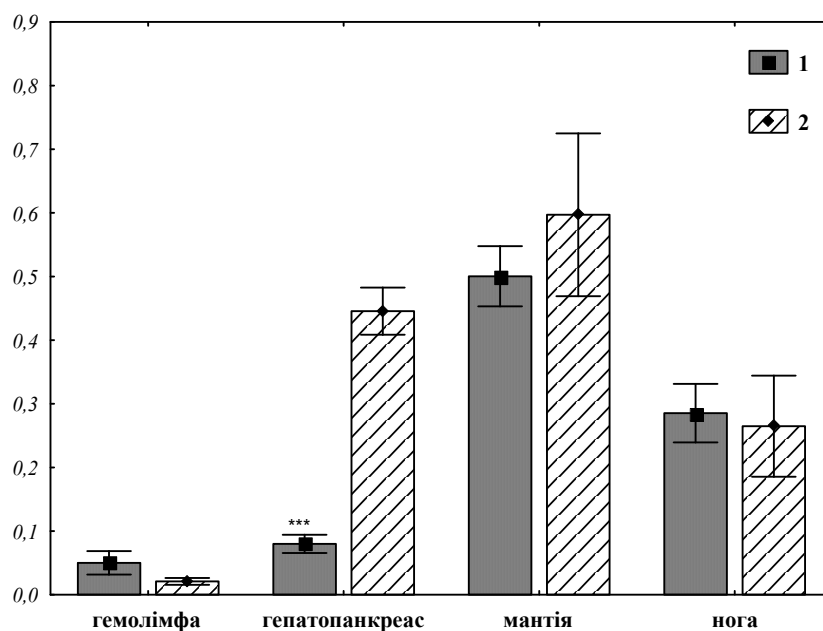


Рис. 4.1.4. Вміст ксантофілів в організмі *P. purpura* (1 – вражені трематодною інвазією, 2 – інтактні): по осі абсцис – тканини (органи) моллюсків, по осі ординат – вміст β -каротину (мг/г сирової тканини); $M \pm m$; $n=10$. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Така асиметрія метаболізму, імовірно, зумовлена екологічними та етологічними особливостями *P. purpura*. Крім цього, незначна варіабельність цього показника зумовлена фізико-хімічними властивостями гемолімфи цих тварин, а саме наявністю гемоглобіну, котрий допомагає підтримувати метаболізм інвазованих особин гомеостатичними системами на відносно стабільному рівні та проявляє дещо більшу активність порівняно з гемоціаніном *Lymnaea* [4]. Відсутність змін майже в усьому тілі також може зумовлюватися виробленою в

процесі тривалої спільної еволюції певною сумісністю паразита й хазяїна, що можливо лише в облігатних хазяїно-паразитарних системах.

4.2. Особливості вмісту каротиноїдних пігментів в організмі ставковика звичайного за дії трематодної інвазії при збільшенні часу експозиції до 7 діб

При збільшенні часу експозиції (7 діб) спостерігається підвищення концентрації β -каротину в інвазованих особин у гемолімфі на 45,4 %, у мантиї – на 34,4 % та нозі – на 42,3 %.

Вмісту β -каротину

Збільшення концентрації показника зумовлено адаптивною відповіддю організму на викликаний паразитом окислювальний стрес, оскільки, як уже зазначено вище, каротиноїди мають антиоксидантні властивості [27, 92, 140]. Зазначимо, що дещо відрізняється від цієї тенденції гепатопанкреас, у якому показники вмісту β -каротину в заражених та інтактних особин лежать в одному діапазоні величин (статистично достовірної різниці не відзначено). Імовірно, що діяльність гепатопанкреасу в *L. stagnalis* за слабкої інтенсивності інвазії не порушується, і він виконує притаманні йому функції – біосинтетичну, секреторну, екскреторну та детоксикаційну [107].

Вміст ксантофілів

Щодо ксантофілів ми встановили, що збільшення тривалості експозиції від 2 до 7 діб призводить до зниження їх вмісту в інвазованих *L. stagnalis* у гемолімфі – на 13,6 % та в мантиї – на 18,0 %. Однак в інвазованих ставковиків зафіксовано зростання вмісту ксантофілів у гепатопанкреасі в 1,49 раза та в нозі в 1,36 раза порівняно з інтактними особинами. Відомо [17], що ферментні системи паразитів викликають розрідження мембран клітин зараженого органу для отримання поживних речовин, у зв'язку з чим у гепатопанкреасі хазяїна активується компенсаторна реакція у вигляді модифікації каротиноїдного складу, спрямована на відновлення фізичного стану мембран, який був до дії паразитарного чинника. Це зумовлено одним із регуляторних ефектів цих сполук,

який полягає в їхній здатності вбудовуватися в мембранні фосфоліпідно-білкові структури та змінювати плинність мембран [17].

Дослідження залежності між морфометричними параметрами молюсків (діаметр та висота черепашки), масою тіла та вмістом β -каротину й ксантофілів показало, що незалежно від тривалості експозиції в неінвазованих *L. stagnalis* існує статистично достовірний негативний кореляційний зв'язок між масою органу (тканини) та вмістом у ньому як β -каротину, так і ксантофілів. Однак не відзначено статистично достовірного зв'язку між загальною масою тварин і вмістом β -каротину та ксантофілів у молюсків як інвазованих, так й інтактних незалежно від експозиції експерименту. Щодо кореляційного зв'язку між вмістом обговорюваних пігментів в організмі молюсків та його морфометричними показниками зауважимо, що чіткої закономірності не встановлено (додаток Б).

Отже, ми встановили, що в інвазованих тварин незалежно від тривалості експозиції максимальні показники вмісту як β -каротину, так і ксантофілів зафіксовано в мантиї, мінімальні – у гемолімфі. В інтактних тварин (експозиція 7 діб) найвищі показники зареєстровані в мантиї, найнижчі – у гемолімфі. При експозиції 2 доби відзначено такий розподіл: найвищі показники вмісту β -каротину в цієї самої групи тварин характерні для гепатопанкреасу, а ксантофілів – для ноги.

Найменшими величинами вмісту як β -каротину, так і ксантофілів характеризувалася гемолімфа *L. stagnalis*. Для гепатопанкреасу встановлено статистично достовірну різницю між інвазованими та інтактними особинами як для вмісту β -каротину, так і для вмісту ксантофілів. Незалежно від тривалості експозиції зареєстровано статистично достовірний негативний кореляційний зв'язок в організмі неінвазованих *L. stagnalis* між показниками маси органу (тканини) та вмістом у ньому як β -каротину, так і ксантофілів.

4.3. Сезонна динаміка вмісту каротиноїдних пігментів в організмі *L. stagnalis* у нормі та за дії трематодної інвазії

У цьому підрозділі представлено результати дослідження вмісту β -каротину та ксантофілів у тканинах та органах *L. stagnalis*, які були зібрані з однієї водойми (басейн р. Тетерів, м. Житомир), але в різні сезони року (квітень та серпень 2014 року).

На основі отриманих результатів встановлено, що вміст β -каротину в усьому організмі неінвазованих *L. stagnalis* є достовірно вищим в 1,45–2,75 раза влітку порівняно з тваринами, зібраними навесні.

Подібну динаміку відзначено і для інвазованих ставковиків, адже виявлено вищі показники (в 1,54–2,53 раза) в гемолімфі, гепатопанкреасі та мантиї цих тварин, зібраних улітку порівняно з весняною вибіркою. Водночас зафіксовано нижчі показники (на 21,2 %) для ноги молюсків, відібраних улітку.

Таке статистично вірогідне зниження величин обговорюваного показника навесні можна пояснити анабіотичним станом тварин узимку, відсутністю в них процесів живлення та несприятливими умовами живлення навесні [107].

Щодо ксантофілів, то незалежно від впливу трематодної інвазії значно вищі показники зафіксовано для літньої вибірки: на 18–30 % у гепатопанкреасі, в 1,94–2,31 раза в мантиї та у 2,28–3,6 раза в гемолімфі. Виняток становила нога досліджуваних молюсків, адже динаміка у тварин, вражених трематодами та вільних від інвазії, була різною: зокрема, показники вмісту ксантофілів у нозі влітку були вищими на 57 % у інтактних *L. stagnalis* та нижчими на 25,7 % у молюсків, вражених трематодною інвазією.

Окрім цього, відзначено різну тканинноспецифічну реакцію досліджуваних тварин на дію трематодної інвазії в різні пори року.

У гемолімфі *L. stagnalis*, зібраних як навесні, так і влітку, не виявлено статистично достовірних відмінностей щодо вмісту β -каротину між зараженими й вільними від інвазії особинами. Це, імовірно, пов'язано з невеликою кількістю інвазованих молюсків та порівняно невисокою інтенсивністю зараження. Відомо,

що причиною низької екстенсивності зараження молюсків може бути істотний рівень їхнього імунітету. Окрім цього, уповільнення засвоєння й мобілізації каротиноїдів в інвазованих молюсків може бути також пов'язане з ослабленням захисно-пристосувальних механізмів організму хазяїв [107]. А оскільки запаси каротиноїдних пігментів в інтактних молюсків більші, ніж у інвазованих, то мобілізація їх із гепатопанкреасу й надходження в гемолімфу здійснюються в меншій кількості [107].

Відсутність таких відмінностей у гемолімфі *L. stagnalis* в умовах низької інтенсивності інвазії підтверджено й іншими дослідженнями [107].

У гепатопанкреасі, аналогічно до гемолімфи, сезонної динаміки встановлено не було, адже незалежно від періоду збору матеріалу зафіксовано статистично достовірне зниження досліджуваного показника ($p < 0,001$) в цьому органі інвазованих молюсків порівняно з неінвазованими *L. stagnalis* (на 42,2 та 28,9 % для весняної та літньої вибірки відповідно). Така закономірність, імовірно, можлива при інтенсивному використанні цих пігментів паразитами, оскільки відомо, що личинки та партеніти трематод споживають суттєву частину резервів хазяїна [107]. Таке зниження показників у гепатопанкреасі інвазованих молюсків також може бути зумовлено некротичним розпадом значних ділянок гепатопанкреасу та транзитним проходженням каротиноїдів крізь травний тракт тварини.

Водночас для мантиї та ноги досліджуваних тварин відзначаємо сезонну динаміку вмісту β -каротину, адже для весняної вибірки не встановлено статистично достовірних відмінностей вмісту β -каротину в цих органах заражених і вільних від інвазії молюсків, натомість для тварин, зібраних в осінній період, установлено зниження досліджуваного показника на 62,9 % у нозі та його збільшення на 95,2 % у мантиї інвазованих тварин порівняно з неінвазованими ($p < 0,001$).

Щодо ксантофілів, то ми встановили, що показники їх вмісту в інвазованих особин, зібраних навесні, перебувають на рівні показників молюсків контрольної групи, за винятком гепатопанкреасу, у якому вміст цих сполук у заражених

тварин нижчий на 42,1 %. В організмі інвазованих *L. stagnalis*, зібраних восени, зафіксовано зниження рівня вмісту ксантофілів на 17,9 % у гемолімфі, на 45,7 % ($p < 0,01$) у гепатопанкреасі, на 66,4 % ($p < 0,001$) у нозі та їх підвищення в мантиї на 41,6 % ($p < 0,05$) порівняно з інтактними особинами.

4.4. Концентраційно-часові закономірності впливу токсикантів на вміст β -каротину та ксантофілів в організмі *L. stagnalis*

4.4.1. Особливості каротиноїдного складу *L. stagnalis* за впливу токсикантів локальної дії (Cd^{2+} , Zn^{2+} , Mn^{2+} , Ni^{2+} , Pb^{2+} , Cu^{2+} , Cr^{3+} , $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$)

Відомо [60], що до групи токсикантів умовно локальної дії належать солі ВМ, що викликають дистрофічні та некробіотичні зміни тканин у місцях їхнього контакту з тваринами, і, насамперед, уражають клітини поверхневого мерехтливого епітелію, у результаті чого безперешкодно надходять до організму тварин. У клітинах тіла молюсків ВМ утворюють комплексні сполуки з ферментами, що визначає енергетику кожної особи [11]. Оскільки іони ВМ є неоднаково токсичними для гідробіонтів, вони викликають розвиток компенсаційних процесів в організмі *L. stagnalis*. Ми отримали досить цікаву картину динаміки зміни вмісту каротиноїдів (як β -каротину, так і ксантофілів) у тканинах та органах досліджуваних тварин залежно від дії обраних токсикантів різної концентрації та тривалості дії [67, 72, 206].

Вміст β -каротину

Установлено, що в гемолімфі тварин підпорогова доза більшості досліджених іонів (0,5 ГДК) уже на кінець 2 доби експозиції викликала збільшення вмісту β -каротину. Зокрема, максимальне зростання показника спостерігалось за дії Cu^{2+} (у 2,01 раза) та Cr^{3+} (у 2,00 рази). Збільшення вмісту каротиноїду зафіксовано й за дії Zn^{2+} , $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ та Ni^{2+} (у 1,2–1,6 раза). Такий ефект може бути зумовлений зміною каротиноїдами просторової конфігурації та переходом їх зі зв'язаної з ліпідами та білками форми (шляхом денатурації) у

вільну [24]. Водночас виявлено, що іони кадмію та мангану спричинили зменшення вмісту досліджуваного пігменту в гемолімфі *L. stagnalis* на 27,5 % та 33,3 % відповідно. Pb^{2+} не викликає статистично достовірних змін вмісту β -каротину. Збільшення концентрації токсикантів у водному середовищі до 2 ГДК упродовж 48-годинної експозиції призвело до формування в організмі *L. stagnalis* у відповідь на стрес механізмів неспецифічного захисту клітинного рівня, що забезпечують стійкість цих тварин в умовах токсичної дії, що також проявилось зростанням показників вмісту β -каротину за впливу переважної більшості досліджуваних іонів. Зокрема, максимальні показники пігменту порівняно з контрольною групою тварин зафіксовано за дії $Cr_2O_7^{2-}$ (у 2,05 раза) та на 81,5 % за дії Cr^{3+} і Mn^{2+} . Збільшення вмісту (на 11,1–33,3 %) спостерігалось за дії Cu^{2+} , Ni^{2+} та Cd^{2+} . Водночас вплив Zn^{2+} у цій концентрації призводив до зниження показника на 62,6 % щодо контролю (додаток В. 1).

Pb^{2+} навіть при збільшенні концентрації до 2 ГДК не призводив до статистично достовірних змін вмісту β -каротину в гемолімфі (розходження показника становило лише 5,5 %). Відомо, що цей метал не бере участі в метаболічних процесах, є типовим токсикантом і відповідно до чинної класифікації отруйних речовини за ступенем їх токсичності для *L. stagnalis* є токсичним реагентом [76]. Тому використані концентрації іонів Pb^{2+} (0,5 та 2 ГДК) ще не викликали посилення метаболічних процесів.

У процесі збільшення часу контакту тварин із токсикантами (7 діб) у середовищі з Cr^{3+} , $Cr_2O_7^{2-}$, Mn^{2+} та Ni^{2+} спостерігається зменшення вмісту β -каротину в гемолімфі *L. stagnalis* на 11,5–60,4 % щодо контролю. При внесенні в середовище Zn^{2+} , Cd^{2+} , Cu^{2+} та Pb^{2+} (0,5 ГДК) статистично достовірної різниці за значеннями досліджуваного показника між дослідними та контрольною групами не зафіксовано. Підвищення концентрації іонів ВМ у водному середовищі до 2 ГДК за цієї ж експозиції призводить до збільшення на 14,5–35,4 % вмісту β -каротину за дії Ni^{2+} , Cd^{2+} , Cr^{3+} та $Cr_2O_7^{2-}$. Водночас іони Mn^{2+} інгібували на 13,5 % накопичення цих каротиноїдів у гемолімфі. Зменшення вмісту β -каротину зафіксовано й за дії Zn^{2+} (на 29,0 %). Указана концентрація Pb^{2+} та Cu^{2+} за 7-

добової експозиції (аналогічно дії токсиканту протягом 2 діб) не призводить до кількісних змін вмісту β -каротину в гемолімфі.

У міру збільшення часу (14 діб) наявності у водному середовищі Pb^{2+} та Cr (незалежно від ступеня окислення) відзначено збільшення вмісту β -каротину в гемолімфі *L. stagnalis* на 25,0–222,3 % щодо контролю. При інкубуванні молюсків у розчинах із Zn^{2+} , Cd^{2+} , Mn^{2+} , Ni^{2+} та Cu^{2+} (0,5 ГДК) зафіксовано зменшення вмісту β -каротину в їхній гемолімфі на 18,7–79,4 %, що відповідає депресивній фазі патологічного процесу, зумовленого отруєнням тварин [86].

Таку саму динаміку зафіксовано й під час збільшення токсичності середовища до 2 ГДК: зафіксовано статистично достовірне збільшення вмісту β -каротину в 1,84–3,22 раза за дії хрому (незалежно від ступеня окислення) та зниження показників відносно контрольних на 14,3–66,9 % під час перебування молюсків у розчинах із Ni^{2+} , Mn^{2+} , Zn^{2+} , Cd^{2+} та Cu^{2+} .

Збільшення часу контакту *L. stagnalis* з токсикантами підпорогової концентрації до 21 доби призвело до статистично достовірного зменшення вмісту дослідженого каротиноїду за дії Cr^{3+} (в 1,3 раза), $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ (в 1,2 раза), Mn^{2+} (в 1,7 раза) та Ni^{2+} (в 1,8 раза). Водночас зафіксовано збільшення вмісту β -каротину за дії Zn^{2+} (на 26,1 %), Cd^{2+} (на 47,7 %), Cu^{2+} (на 24,6 %) та Pb^{2+} (на 22,9 %). При збільшенні концентрації досліджуваних іонів у середовищі до 2 ГДК (21 добова експозиція) вміст β -каротину продовжував незначно збільшуватися лише за дії Cu^{2+} – на 13,1 % порівняно з контролем. Натомість дія Cr^{3+} вказаної концентрації не призвела до статистично достовірних змін вмісту β -каротину в тканині, а всі інші досліджені нами іони викликали зниження кількісних показників вмісту цього пігменту: на 67,7 % за дії іонів Zn^{2+} , на 47,6 % за дії Ni^{2+} , на 32,3 % за дії Cd^{2+} , на 28,2 % за дії Mn^{2+} , на 18,0 % за дії Pb^{2+} та на 16,5 % за токсичного впливу іонів $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$.

У гепатопанкреасі *L. stagnalis* іони досліджених металів виявляють різноплановий вплив на вміст β -каротину, що залежить від тривалості їх дії. Установлено, що вміст досліджуваного пігменту за інтоксикації Zn^{2+} , Cu^{2+} , Cr^{3+} та $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ в концентрації, що відповідала 0,5 ГДК після закінчення 2 діб експозиції,

збільшувався на 31,1–54,6 % порівняно з особинами контрольної групи (додаток В. 2). Це можна пояснити метаболічною трансформацією акумульованих із їжі каротиноїдів, зумовлену функціональною доцільністю наявності тих чи інших каротиноїдів у тканинах [10].

Імовірно, зростання величин показника при короткотривалій дії зазначених іонів ВМ сприяє розвитку неспецифічної компенсаторної реакції. Результати досліджень дії Mn^{2+} та Ni^{2+} показують, що ці іони спричиняють зниження показника на 26,9–40,8 % порівняно з особинами контрольної групи. Низька концентрація Cd^{2+} та Pb^{2+} (0,5 ГДК) за короткострокової експозиції (2 доби) не призводить до кількісних змін вмісту β -каротину в органі *L. stagnalis*.

У процесі збільшення концентрації досліджуваних іонів до 2 ГДК за короткострокової експозиції (2 доби) у гепатопанкреасі молюсків відзначено збільшення вмісту β -каротину за дії Zn^{2+} (на 18,5 %), Cr (на 42,8 % та 45,7 %) та Cd^{2+} (на 31,1 %). Водночас, зареєстровано зниження показників на 37,9 % та 40,8 % відповідно за впливу Mn^{2+} та Ni^{2+} та рівень контролю за дії Cu^{2+} та Pb^{2+} .

При підвищенні часу взаємодії організму молюсків із токсикантами в підпороговій концентрації (0,5 ГДК) до 7 діб відзначено збільшення значення досліджуваного показника за дії Cr^{3+} (на 32,0 %), Zn^{2+} (на 10,8 %) та Cd^{2+} (на 39,5%). За дії Mn^{2+} , Cu^{2+} , Pb^{2+} , $Cr_2O_7^{2-}$ та Ni^{2+} вміст каротиноїду в гепатопанкреасі виявився на 10,4–48,1 % нижчим від такого у тварин контрольної групи.

Підвищення токсичності середовища до 2 ГДК призводить до збільшення вмісту пігменту в 1,4–2,2 раза за дії Cr, Cd^{2+} , Zn^{2+} та Ni^{2+} , причому найбільші зрушення зафіксовано за дії іонів цинку, а найменші – під час інкубування молюсків у розчинах з іонами хрому (III). Дія іонів купруму, мангану та плумбуму, як і в нижчій концентрації, призвела до зменшення вмісту каротиноїду на 21,3–38,4 % щодо контролю.

При пролонгуванні впливу до 14 діб відзначено зменшення концентрації β -каротину за дії Mn^{2+} , Ni^{2+} , Cd^{2+} , $Cr_2O_7^{2-}$ (на 14,2–63,5 %). Pb^{2+} , Cr^{3+} та Zn^{2+} стимулювали метаболічну активність молюсків, про що свідчить збільшення вмісту β -каротину на 78,0, 36,6 та 55,6 % відповідно.

Водночас допорогова концентрація (0,5 ГДК) іонів купруму не призвела до статистично достовірних змін у дослідній групі тварин порівняно з контрольною. Така закономірність пов'язана з фізіологічною роллю цього іону в організмі *L. stagnalis*, оскільки відомо, що значна кількість Cu^{2+} використовується в процесі біосинтезу гемоціаніну – багатофункціонального білка, який, окрім дихальної функції, підтримує колоїдно-осмотичний тиск гемолімфи, забезпечує її сталість і є потенційним резервним джерелом поживних речовин [4].

При збільшенні вмісту іонів до 2 ГДК (експозиція 14 діб) встановлено збільшення вмісту β -каротину лише за дії Pb^{2+} та $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ (на 12,8 % та 27,9 % відповідно). Усі інші використані нами іони ВМ у вказаній концентрації викликали зменшення вмісту досліджуваного пігменту на 12,2–63,1 % щодо контролю. При цьому зазначений ефект (у порядку збільшення показника) можна зобразити так: $\text{Cu}^{2+} < \text{Zn}^{2+} < \text{Cr}^{3+} < \text{Ni}^{2+} < \text{Cd}^{2+} < \text{Mn}^{2+}$.

Довготривала експозиція (21 доба) в токсичних розчинах (0,5 ГДК токсиканту) викликала зростання показника за дії Cr^{3+} (на 20,0 %), Cu^{2+} (на 23,6 %), Pb^{2+} (на 27,5 %), Zn^{2+} (на 77,9 %), Cd^{2+} (на 20,8 %) та його зменшення за дії Mn^{2+} (на 32,2 %), Ni^{2+} (на 55,0 %), $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ (на 19,7 %). Дія всіх досліджуваних нами іонів (за винятком Cd^{2+} , що не викликали статистично достовірних змін) в концентрації, що відповідала 2 ГДК за найтривалішої експозиції (21 доба), виявилася стимулювальною та призводила до збільшення вмісту β -каротину на 15,8–65,1 %.

Зазначений ефект (у порядку збільшення відхилення від контролю) можна зобразити так: $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ (на 15,8 %) $< \text{Cr}^{3+}$ (на 18,2 %) $< \text{Pb}^{2+}$ (на 19,8 %) $< \text{Zn}^{2+}$ (на 20,8 %) $< \text{Cu}^{2+}$ (на 44,5 %) $< \text{Mn}^{2+}$ (на 56,3 %) $< \text{Ni}^{2+}$ (на 65,1 %).

У мантиї тварин, підданих 48-годинній дії розчинів іонів ВМ, відзначено збільшення вмісту β -каротину на 14,7–102,1 % за дії Cr^{3+} , $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$, Ni^{2+} , Cu^{2+} та Cd^{2+} , що є наслідком прояву в моллюсків неспецифічного захисно-приспосувального процесу, суть якого полягає в підвищенні рівня загального обміну речовин та вилученні каротиноїдів із депо у відповідь на дію стресового чинника, зокрема й до гіпоксії, викликаной цими токсикантами (додаток В. 3).

При цьому найбільш виразне збільшення показників встановлено за кадмієвої інтоксикації, що пояснюємо активацією енерговиробництва каротиноксисомами під час пошкодження цим токсикантом мітохондріального енергопродукуючого апарату клітини. Найнижчі показники вмісту β -каротину отримано за дії Cr^{3+} . Незначне зменшення вмісту досліджуваного каротиноїду відзначено за дії Pb^{2+} (у 1,18 раза) та Mn^{2+} (у 1,15 раза). Іони Zn^{2+} не викликають кількісних змін вмісту β -каротину. При збільшенні токсичності розчинів (2 ГДК іону) отримано досить нелінійну динаміку: показники зростали на 23,2–52,4 % за дії Cr (незалежно від ступеня окислення), Ni^{2+} та Mn^{2+} , знижувались на 15,5–34,8 % за дії Pb^{2+} , Zn^{2+} , Cu^{2+} та відповідали таким контрольної групи молюсків за токсичного впливу іонів Cd^{2+} та Cu^{2+} . Зниження показників при підвищенні токсичності середовища може свідчити про тимчасовий характер адаптації молюсків до дії токсикантів, що змінюється фазою виснаження внаслідок порушення адаптаційних механізмів [20].

У міру збільшення часу контакту з токсикантами (7 діб) відзначено зменшення вмісту β -каротину в мантиї молюсків за дії переважної більшості досліджуваних іонів. Зокрема, збільшення вмісту каротиноїду в цьому органі відзначено лише за дії Zn^{2+} (24,0 % порівняно з контрольною групою тварин). Усі інші іони (Cr^{3+} , $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$, Mn^{2+} , Ni^{2+} , Cu^{2+}) в концентрації, що відповідала 0,5 ГДК, викликали зниження показника на 11,1–49,7 %. Виняток становлять Cd^{2+} та Pb^{2+} , за дії яких не встановлено статистично достовірних відмінностей між дослідною та контрольною групами тварин. Зовсім іншу картину виявлено під час збільшення концентрації токсикантів до 2 ГДК, у якій $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ та Cd^{2+} викликали збільшення вмісту β -каротину порівняно з контролем на 15,0 % та 49,7 %, а інкубування молюсків у розчинах Pb^{2+} , Mn^{2+} та Cu^{2+} призводило до зниження показників на 20,2–46,2 %. Cr^{3+} , Ni^{2+} та Zn^{2+} за цих умов не викликали статистично достовірних змін вмісту β -каротину в мантиї тварин.

Експеримент дав змогу встановити, що збільшення експозиції до 14 діб посилило токсичну дію іонів ВМ на організм молюсків і сприяло подальшому зниженню показника за дії майже всіх досліджених токсикантів, зокрема на

10,1 % за дії $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$, на 12,1 % за дії Mn^{2+} , на 19,6 % за дії Cu^{2+} , на 22,6 % за дії Zn^{2+} , на 29,3 % за дії Ni^{2+} та на 46,3 % за токсичного впливу Cd^{2+} . Дія іонів хрому (III) та плюмбуму призвела до збільшення вмісту β -каротину на 17,5–21,6 %. Найтриваліша експозиція (21 доба) показала, що вміст β -каротину в мантиї перебуває в оберненій залежності від токсичного впливу майже всіх використаних іонів металів: спостерігається зменшення вмісту цього каротиноїду за дії Cd^{2+} (на 17,2 %), Zn^{2+} (на 12,5 %), $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ (на 57,4 %), Mn^{2+} (на 15,3 %), Ni^{2+} (на 30,7 %) та Cr^{3+} (на 14,1 %). Зниження показників за дії переважної більшості досліджуваних іонів може свідчити про вичерпання пластичних та енергетичних ресурсів, ємності гомеостатичних систем та виснаження пулу низькомолекулярних антиоксидантів у мантиї тварин, адже відомо, що зниження вмісту каротиноїдів впливає на стан всього АО комплексу тканин молюсків та призводить до його якісної трансформації [13]. За дії іонів купруму зафіксовано збільшення показника на 17,5 %, а іони плюмбуму у використаній концентрації не призвели до виникнення статистично достовірної різниці між контрольною та дослідною групою за значенням вмісту в них β -каротину.

При збільшенні токсичності середовища (2 ГДК) та довгострокової експозиції (14–21 доба) показники вмісту β -каротину знижувались у мантиї молюсків за дії переважної більшості іонів. Так, після закінчення 14-добової експозиції вміст β -каротину в мантиї зменшувався на 15,6–46,3 % щодо контролю. При цьому можна вибудувати таку низку токсикантів, що викликали зазначений ефект (в порядку збільшення показника): Zn^{2+} (на 15,6 %) < Mn^{2+} (на 16,5 %) < Ni^{2+} (на 18,7 %) < Cu^{2+} (на 21,9 %) < Pb^{2+} (на 26,8 %) < Cr^{3+} (на 27,1 %) < Cd^{2+} (на 46,3 %). За дії $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ відзначено незначне збільшення вмісту β -каротину на 10,7 % порівняно з контрольною групою тварин. Тенденцію до зниження показників (однак більш значного порівняно з динамікою, отриманою для 14-добової експозиції) спостерігали й під час перебування тварин у середовищах із токсикантами впродовж 21 доби, а саме на 12,1 % за дії $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$, на 20,2 % за дії Zn^{2+} , на 40,6 % за дії Cd^{2+} , на 42,3 % за дії Pb^{2+} , на 49,2 % за дії Ni^{2+} та на 63,2 % за дії Mn^{2+} . При інтоксикації Cr^{3+} та Cu^{2+} показники були на рівні показників контрольної групи.

Такий ефект зумовлений низкою причин: по-перше, інгібуючою дією іонів ВМ на метаболічні процеси в організмі молюсків, по-друге, порушенням механізму транспорту β -каротину в клітини внаслідок деструктивного впливу їхніх іонів на мембрани. Також, на думку вчених [31], зниження може пояснюватися розвитком у молюсків пасивного механізму адаптації – переходом в анабіоз, що дає змогу знизити загальне енергоспоживання, швидкість усіх метаболічних процесів у клітинах тварини і, відповідно, швидкість споживання ними кисню із середовища.

У нозі молюсків за дії концентрації токсикантів, що відповідала 0,5 ГДК (48-годинна експозиція), зафіксовано стимулюючий прояв, який викликав збільшення вмісту обговорюваного пігменту за дії всіх використаних токсикантів на 18,2–173,1 % щодо контрольної групи тварин (додаток В. 4).

Таку динаміку пояснюють участю цих пігментів у процесах адаптації тварин до гіпоксії, викликаній дією токсикантів та вилученням кисню, депонованого за рахунок використання спряжених подвійних зв'язків у молекулі каротиноїдів, що супроводжується відповідним збільшенням концентрації досліджуваних сполук у видимій області спектра [24, 39].

При цьому зазначений ефект (у порядку збільшення вмісту β -каротину за їх дії) можна зобразити так: контроль < Pb^{2+} < Cu^{2+} < Cd^{2+} < Cr^{3+} < Zn^{2+} < Mn^{2+} < Ni^{2+} < $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$.

Подібну динаміку відзначено й під час збільшення концентрації токсикантів у воді до такої, що відповідала рівню 2 ГДК. При цьому максимальні відхилення від показників контрольної групи (у 2,01 та у 2,29 раза) зафіксовано за дії іонів хрому (як III, так і VI). Збільшення вмісту β -каротину порівняно з контролем на 13,2–46,6 % зафіксовано й при дії Pb^{2+} , Cd^{2+} та Zn^{2+} . За дії ж іонів купруму, мангану та нікелю кількісні значення відповідали показникам, отриманим для контрольної групи (розходження становило лише 5,3–8,6 % на користь дослідної групи). Під час збільшення тривалості експозиції до 7 діб відзначено зростання вмісту β -каротину за дії Cd^{2+} (на 35,9 %), Zn^{2+} (на 28,7 %) та Cr^{3+} (на 21,1 %). Водночас зафіксовано їх зниження на 22,3–61,9 % за дії Mn^{2+} , Ni^{2+} та Cu^{2+} та рівень показників контрольної групи тварин за дії на організм молюсків $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ та

Pb^{2+} . Таке саме збільшення вмісту каротиноїду відзначено й при підвищенні до 2 ГДК концентрації Zn^{2+} (у 2,01 раза) та Cd^{2+} (на 68,0 %). Збільшення ж кількості іонів Mn^{2+} у водному середовищі зумовлювало зменшення вмісту β -каротину в нозі на 38,0 %. Водночас токсичний вплив Cr , Cu^{2+} , Ni^{2+} , Pb^{2+} не призводив до відхилень від показників контрольної групи.

Ми встановили, що тривала наявність у воді іонів досліджених металів (14 діб) призводить до посилення токсичності середовища для *L. stagnalis*. Зокрема, при інтоксикації Cd^{2+} , Mn^{2+} , Ni^{2+} та Cu^{2+} (0,5 ГДК) зареєстровано зменшення значення показника на 11,9–33,5 % щодо контролю.

Однак за дії цієї концентрації Cr (незалежно від ступеня окислення) відзначено збільшення вмісту β -каротину, причому більш суттєво отримано за дії Cr^{3+} (на 44,1 %), а за дії іонів $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ показник підвищився лише на 19,3 % щодо контрольної групи молюсків. За дії Zn^{2+} та Pb^{2+} не зареєстровано статистично достовірної різниці між показниками контрольної та дослідної групи для дослідженого органу.

Збільшення вмісту у воді $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ викликало збільшення вмісту β -каротину на 25,7 %, однак дія Cu^{2+} , Cr^{3+} , Cd^{2+} , Zn^{2+} , Mn^{2+} , Pb^{2+} в кількості 2 ГДК викликала зниження показників на 15,5–51,0 %. Дія Ni^{2+} не викликала змін вмісту каротиноїду в цьому органі.

Експозиція у 21 добу в токсичних розчинах призвела до збільшення вмісту досліджуваного пігменту за дії Cd^{2+} (75,6 %), Zn^{2+} (63,7 %), Cr^{3+} (23,2 %), Cu^{2+} (19,8 %), його зменшення за дії цієї ж концентрації Mn^{2+} (29,7 %) та Ni^{2+} (50,25 %) та рівень величин показників контрольної групи за дії $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ та Pb^{2+} .

У процесі збільшення концентрації досліджуваних іонів до 2 ГДК відзначаємо збільшення вмісту β -каротину за дії $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ (на 22,4 %), Cr^{3+} (на 53,6 %), зменшення за дії Zn^{2+} (на 34,0 %), Mn^{2+} (на 55,5 %), Ni^{2+} (на 65,2 %), Pb^{2+} (на 32,8 %) та рівень контролю за дії Cu^{2+} та Cd^{2+} .

За допомогою ієрархічного кластерного аналізу вдалося виявити наявні закономірності впливу досліджених іонів важких металів на вміст β -каротину в організмі *L. stagnalis*. У процесі аналізу структур сформованих кластерів для

вмісту β -каротину встановлені неоднакові реакції тканин (органів) *L. stagnalis* на наявність різних іонів ВМ, концентрацією, що відповідала 0,5 ГДК. Аналіз вмісту β -каротину в гемолімфі *L. stagnalis* за дії різних іонів ВМ дав змогу на основі показників обговорюваного каротиноїду виділити їх 2 групи. Для регуляторних ефектів визначено подібність Cd^{2+} , Pb^{2+} , Cr^{6+} , Mn^{2+} , Ni^{2+} , Zn^{2+} та Cr^{3+} . Крім цього, в окремий кластер виокремлено Cu^{2+} , що пов'язано з участю цих іонів у синтезі багатофункціонального пігменту гемолімфи – гемоціаніну (рис. 4.4.1.1).

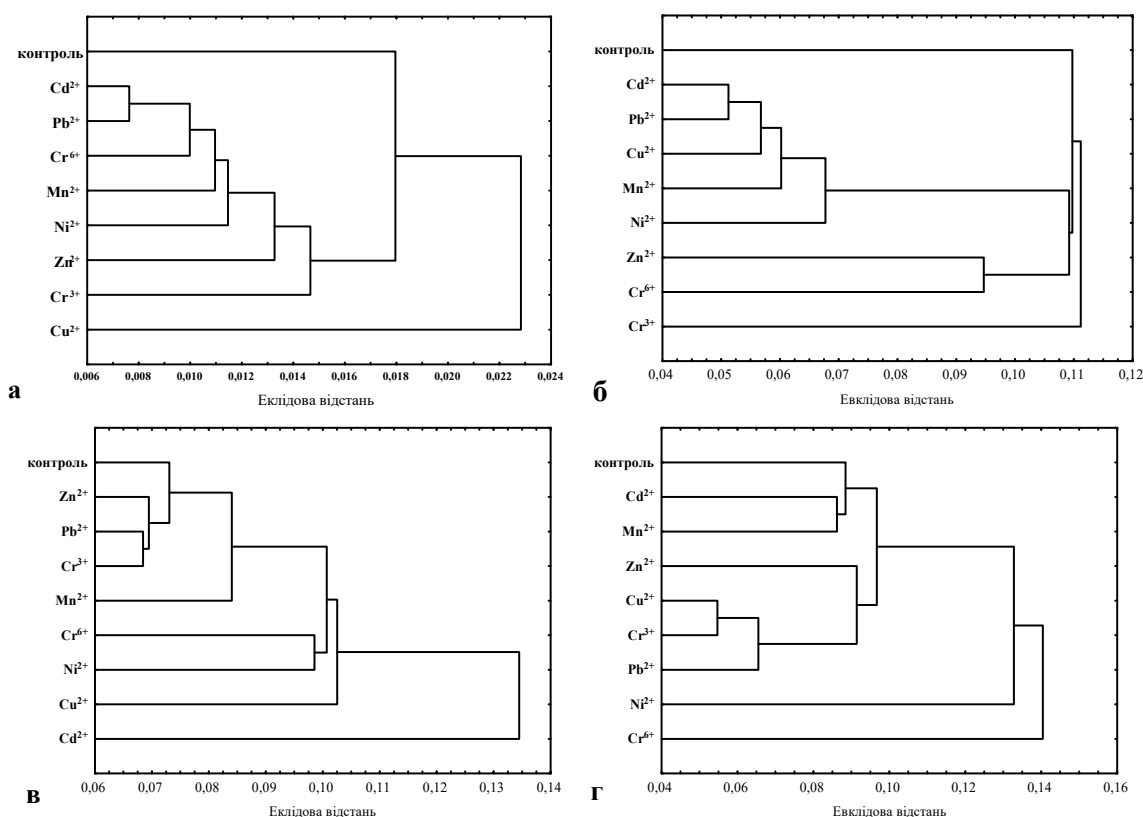


Рис. 4.4.1.1. Дендрограма подібності впливу іонів важких металів (0,5 ГДК) на вміст β -каротину в організмі *L. stagnalis*: а – гемолімфа; б – гепатопанкреас; в – мантія; г – нога (експозиція 2 доби)

Для гепатопанкреасу встановлено іншу тенденцію: в окремий кластер виділяється біохімічний ефект за дії Cr^{3+} , який має подвійну дію, виступаючи одночасно антиоксидантом і прооксидантом, що обґрунтовано його здатністю брати участь в окисно-відновних реакціях [130]. Імовірно, на початку своєї дії Cr^{3+} посилює прооксидантні процеси, що в подальшому супроводжується зростанням

антиоксидантного захисту та збільшенням їх активності у вигляді збільшення вмісту β -каротину, а отже, і зниженням рівня продуктів ПОЛ [130]. Усі інші іони входять до другого кластеру.

У мантиї *L. stagnalis* близькими за регуляторними ефектами є Zn^{2+} , Pb^{2+} , Cr^{3+} , Mn^{2+} , $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$, Ni^{2+} та Cu^{2+} . За дії Cd^{2+} сформувався окремий кластер, бо ці іони не виконують в організмі молюсків фізіологічних функцій, а тому вже на початку діють як токсикант, водночас інші метали включаються в регуляторні процеси.

Щодо ноги *L. stagnalis*, то відзначено виділення в окремий кластер біохімічного ефекту, отриманого за дії $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$, що, можливо, пов'язано з активацією ними вільнорадикального окиснення. Усі інші іони металів утворили інший кластер.

Із проведеного багатомірного кластерного аналізу помітно, що в досліджуваних тканинах (органах) біохімічні реакції на вплив іонів ВМ протягом двох діб у концентрації, що вже відповідала 2 ГДК, є різними (рис. 4.4.1.2). Зокрема, за результатами аналізу спорідненості іонів за їх впливом на вміст β -каротину в гемолімфі досліджуваних молюсків було виокремлено 2 кластери: 1 – усі досліджені нами іони; 2 – контроль, що свідчить про те, що навіть незначне збільшення концентрації досліджуваних токсикантів викликає відповідь на введення токсичної речовини. Для гепатопанкреасу можна відзначити відмежування в окремий кластер токсичного ефекту, викликаного дією іонів цинку, що, очевидно, пов'язано з особливостями впливу цього іону на організм тварин, який, потрапляючи в організм, уже на початкових етапах отруєння викликає місцеві пошкодження покривів тіла та порожнини легені цих тварин, що призводить до обмеження можливостей їх шкірного та легеневого дихання, порушення окисно-відновних процесів в клітині та зв'язування кисню тканинами [60]. Особливу роль у процесах відповіді відіграють каротиноїдні пігменти, що мають здатність утворювати систему внутрішньоклітинного депо кисню [37].

У мантиї в окремий кластер відділився ефект дії іонів Ni^{2+} . А для ноги за подібністю впливу на вміст β -каротину виділено три групи досліджуваних іонів (рис. 4.4.1.2).

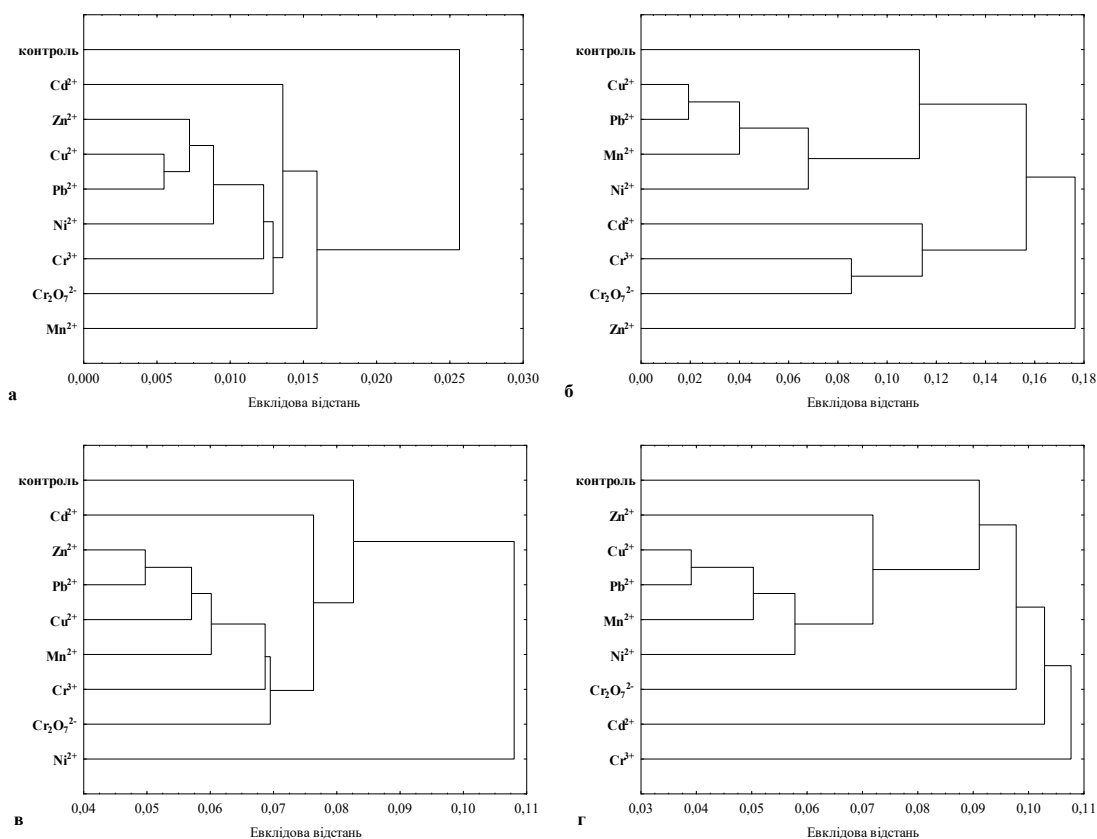


Рис. 4.4.1.2. Дендрограма подібності впливу іонів важких металів (2 ГДК) на вміст β -каротину в організмі *L. stagnalis*: а – гемолімфа; б – гепатопанкреас; в – мантія; г – нога (експозиція 2 доби)

Вміст ксантофілів

Аналіз експериментальних даних щодо вмісту ксантофілів за токсичної дії досліджуваних іонів важких металів у концентраціях, що відповідали 0,5 та 2 ГДК упродовж різнотривалої експозиції (2, 7, 14, 21 доба), дав змогу виявити, що подібно до вмісту β -каротину в організмі досліджуваних тварин кількісні показники вмісту ксантофілів коливалися залежно від природи токсиканту, тривалості його дії та значно відрізнялись в окремих тканинах та органах молюсків.

Зокрема, за короткострокової експозиції (2 доби) уже підпорогова доза (0,5 ГДК) майже всіх використаних у досліді токсикантів стимулювала значне збільшення вмісту ксантофілів у їхній гемолімфі. При цьому найбільші

відхилення (у 2,04–2,45 раза) від показників контрольної групи виявлено за дії іонів хрому (незалежно від ступеня окислення) та купруму. Значне збільшення вмісту цих пігментів (на 83,0 % та 97,4 %) зафіксовано й під час перебування молюсків у розчинах з Ni^{2+} та Cd^{2+} . Зростання показників спостерігалось і за дії Pb^{2+} (на 36,5 %) та Zn^{2+} (на 17,2 %) (додаток В. 5). Таке нарощування ресурсів ксантофілів можна розглядати як тканинну нейтралізацію продуктів ПОЛ, коли активуються механізми неспецифічного антиоксидантного захисту. Однак зауважимо, що дещо вибивається із загальної тенденції дія Mn^{2+} , які за цих умов викликали зниження на 17,7 % щодо контролю.

Підвищення концентрації всіх досліджених нами іонів до рівня 2 ГДК викликало збільшення вмісту ксантофілів у тканині. При цьому найсуттєвіші зміни щодо контролю спостерігалися за дії Cr^{3+} (у 2,63 раза), $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ (у 2,74 раза) та Mn^{2+} (у 2,53 рази) (додаток В. 5).

Стимулюючою виявилася також дія плюмбуму, нікелю, кадмію та купруму, які викликали збільшення вмісту ксантофілів у гемолімфі на 17,2–80,4 %. Така динаміка може свідчити про посилення ролі ксантофілів у захисті клітини від пошкоджуючого впливу. Відомо, що переважна більшість ксенобіотиків реалізують свій токсичний вплив через механізми пероксидного окиснення ліпідів (ПОЛ), а це, зі свого боку, провокує посилення накопичення потужних антиоксидантів у клітині.

Крім того, ми виявили негативний вплив іонів цинку на накопичення ксантофілів: показники знизилися на 64,0 % щодо контролю.

У процесі збільшення часу експозиції до 7 діб спостерігалася досить нелінійна динаміка за дії різних іонів, що пов'язано з особливостями їхнього впливу на організм: зафіксовано збільшення вмісту ксантофілів за дії Cd^{2+} та $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ (на 12,4 % та 21,5 %), зменшення за дії Cu^{2+} , Cr^{3+} , Ni^{2+} та Mn^{2+} (на 11,8–56,5 %) та рівень значень контрольної групи за дії Pb^{2+} та Zn^{2+} .

Порівнюючи вплив досліджуваних іонів у концентрації 2 ГДК, відзначимо статистично достовірне збільшення вмісту ксантофілів за дії $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ (на 14,5 %), Cd^{2+} (на 24,9 %) та Ni^{2+} (на 28,9 %). Pb^{2+} та Zn^{2+} виявили інгібуючу дію та

зумовили зниження показників на 18,0 та 18,9 % щодо контролю. Іони хрому (III), мангану та купруму за цієї експозиції не викликали кількісних змін у гемолімфі молюсків.

Отримані результати показали, що на 14 добу експозиції молюсків у токсичних середовищах вміст ксантофілів у гемолімфі збільшується лише за дії Cr (на 15,2 % та 54,2 %) та Pb^{2+} (на 49,7 %). Під час перебування тварин у середовищах, затруєних усіма іншими іонами, зафіксовано зниження величин на 19,2–79,8 % щодо контролю. Така сама динаміка до збільшення вмісту ксантофілів за дії хрому (незалежно від ступеня його окислення) зафіксована й під час підвищення їх концентрації у водному середовищі до 2 ГДК. Однак зауважимо, що, на відміну від дії 0,5 ГДК токсикантів, відхилення від контролю виявилися більш значними – в 1,75–3,42 рази. Усі інші досліджені нами токсиканти (за винятком іонів плюмбуму, дія яких не викликала достовірних змін) призводили до зменшення вмісту ксантофілів у тканині на 14,3–60,8 % щодо контролю. При цьому найменші відхилення спостерігали за дії іонів купруму, а найбільші – за токсичного впливу іонів цинку.

За найтривалішої інкубації (21 доба) вміст досліджуваних пігментів збільшується на 19,1–70,9 % за дії Pb^{2+} , Cu^{2+} , Zn^{2+} та Cd^{2+} , зменшується (на 28,7–42,4 %) за дії Cr^{3+} , $Cr_2O_7^{2-}$, Ni^{2+} та Mn^{2+} .

Підвищення концентрації переважної більшості іонів до 2 ГДК відбувалося одночасно зі зменшенням кількості ксантофілів у гемолімфі молюсків. Зокрема, зафіксовано зниження показників щодо контролю на 18,1–44,9 %. Зазначений ефект (у порядку збільшення відхилення від показників контрольної групи) можна зобразити так: $Cr^{3+} < Cr_2O_7^{2-} < Zn^{2+} < Cd^{2+} < Mn^{2+} < Ni^{2+}$. Зменшення вмісту ксантофілів може свідчити про виснаження пулу ксантофілів за довготривалого впливу [91]. Виняток становила дія Pb^{2+} та Cu^{2+} , що призводила до досить незначного збільшення вмісту ксантофілів щодо контролю (на 15,2 % та 16,2 % відповідно).

У гепатопанкреасі (експозиція 2 доби) дія підпорогової концентрації (0,5 ГДК) переважної більшості іонів викликає зростання показників вмісту

ксантофілів: у 2,08–2,87 раза за дії іонів хрому та на 24,2–55,7 % за дії іонів цинку, мангану, нікелю та купруму. Збільшення вмісту цих низькомолекулярних антиоксидантів за дії стресорів хімічної природи спрямоване на підвищення резистентності досліджуваних тварин в екстремальних умовах. Водночас іони кадмію знижували на 26,8 % вміст ксантофілів у гепатопанкреасі молюсків, а плумбуму – не викликали будь-яких перебудов метаболічних процесів у цьому органі. Під час підвищення токсичності середовища до 2 ГДК зафіксовано збільшення місту ксантофілів за дії $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ (в 3,23 раза), Cr^{3+} (в 3,18 раза), Mn^{2+} (на 25,5 %), Cd^{2+} (на 24,2 %), Cu^{2+} (на 16,5 %) та Pb^{2+} (на 15,3 %). За дії 2 ГДК Ni^{2+} та Zn^{2+} зафіксовано показники контрольної групи молюсків (додаток В. 6).

Збільшення часу (7 діб) перебування у водному середовищі Cd^{2+} , Zn^{2+} та Cr^{3+} (0,5 ГДК) прямо пропорційне динаміці накопичення вмісту ксантофілів у гепатопанкреасі тварин. За дії цих токсикантів зареєстровано збільшення вмісту ксантофілів на 26,7–72,8 %. Водночас спостерігаємо пригнічення накопичення ксантофілів за дії $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ (на 21,2 %), Mn^{2+} (на 42,0 %) та Ni^{2+} (на 46,5 %). За дії Cu^{2+} та Pb^{2+} не встановлено відмінностей від контролю. Перебування досліджуваних тварин у токсичних розчинах уже вищої концентрації (2 ГДК) упродовж 7 діб призводить до того, що вміст ксантофілів збільшувався за дії Zn^{2+} (на 98,2 %), Ni^{2+} (на 30,6 %), $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ (на 43,7 %), Cd^{2+} (на 18,1 %), зменшувався за дії Cu^{2+} (на 26,7 %) та Mn^{2+} (на 35,1 %). Показники, отримані за дії Pb^{2+} та Cr^{3+} , практично не відрізнялися від контрольних.

За довгострокової експозиції (14–21 доба) спостерігалось збільшення вмісту ксантофілів за дії Zn^{2+} (на 17,6 % та 60,8 %), Pb^{2+} (на 48,9 % та 32,3 %), зменшення за дії Mn^{2+} (на 58,4 % та на 42,2 %), Ni^{2+} (на 50,4 % та на 66,6 %), рівень контролю за дії Cr^{3+} .

Щодо інших, використаних в досліді іонів, то іони кадмію помітно зменшували вміст ксантофілів упродовж 14 діб (на 48,2 %), однак за 21-добової інкубації не викликали статистично достовірних відмінностей від показників у тварин контрольної групи. Іони хрому (VI) та купруму діяли протилежно: не

викликали змін за 14-добової експозиції та зумовлювали збільшення на 39,5 % та на 20,4 % вмісту при збільшенні часу контакту тварин із ними до 21 доби.

У процесі підвищення концентрації токсикантів до 2 ГДК в умовах довгострокового інкубування (14–21 доба) у досліджуваних молюсків встановлено зниження показників за дії Cd^{2+} (відповідно на 48,2 % та 13,1 %), Mn^{2+} (на 70,2 % та 27,2 %), Ni^{2+} (на 53,6 % та 69,2 %). Іони $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ викликали несуттєве збільшення вмісту ксантофілів (на 13,0 %) за 14-добової експозиції та не призводили до суттєвих змін при збільшенні часу контакту з цим токсикантом до 21 доби. За найтривалішої експозиції іони хрому (III) також не призводили до змін вмісту ксантофілів у цьому органі, однак за 14-добової експозиції зумовлювали зменшення вмісту пігментів на 35,0 %. Для іонів цинку відзначено збільшення показників на 12,8 % за їх дії упродовж 21 доби та рівень контролю за експозиції в 14 діб. Щодо дії іонів купруму, то за експозиції 14 діб вони призводять до зменшення вмісту ксантофілів на 23,7 % та збільшення на 47,1 % при збільшенні тривалості токсичного впливу до 21 доби. За дії Pb^{2+} упродовж 14 діб відзначено рівень показників контрольної групи (8,6 %) та дуже незначне зменшення (на 11,7 %) при 21-добовому впливі.

У мантиї за 48-годинної експозиції використані в досліді іони в концентрації 0,5 ГДК викликають збільшення вмісту ксантофілів: у 2,34–2,57 раза за дії Cr^{3+} , $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$, Cd^{2+} , Ni^{2+} та на 24,1–75,4 % за дії Zn^{2+} , Cu^{2+} , Mn^{2+} . Дія ж Pb^{2+} не викликали будь-яких змін. Збільшення вмісту ксантофілів у мантиї *L. stagnalis* в 1,24–2,93 раза корелює зі збільшенням у воді дози $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$, Cr^{3+} , Ni^{2+} , Mn^{2+} та Cd^{2+} до концентрації, що відповідала 2 ГДК, що є результатом підвищення неспецифічної резистентності організму молюсків при інтоксикації. Водночас встановлено незначне зниження значень за дії Zn^{2+} (на 25,2 %), а при токсичному впливі Pb^{2+} та Cu^{2+} не встановлено статистично достовірних відмінностей від контрольної групи.

Досить цікаву динаміку отримано в процесі збільшення часу контакту організму тварин із затруєним середовищем (0,5 ГДК) до 7 діб (додаток В. 7). Зокрема, збільшення вмісту ксантофілів викликають лише Zn^{2+} (на 24,7 %).

Водночас Ni^{2+} , Mn^{2+} та Cu^{2+} пригнічують накопичення ксантофілів у мантиї (встановлено зниження показників на 11,4–29,6 %). За дії Cr^{3+} , Pb^{2+} , Cd^{2+} та $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ не встановлено достовірних відмінностей від показників контрольної групи. У відповідь на підвищення концентрації іонів Cr^{3+} , $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ та Cd^{2+} до рівня 2 ГДК у мантиї ставковиків відбувалося збільшення вмісту ксантофілів на 33,4–51,0 %. Однак збільшення у водному середовищі Pb^{2+} , Cu^{2+} та Mn^{2+} призвело до зниження показників вмісту цих пігментів на 16,4–41,6 % щодо контролю. За дії Ni^{2+} та Zn^{2+} не встановлено відмінностей від показників контролю.

За експозиції 21 доба вміст ксантофілів у цьому органі збільшується за дії Cu^{2+} (на 13,2 %), зменшується за дії Cr^{3+} (на 17,8 %), Pb^{2+} (на 10,9 %), Ni^{2+} (на 36,4 %), Mn^{2+} (на 20,4 %), Cd^{2+} (на 18,6 %), $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ (на 55,9 %) та відзначається рівень контролю за дії Zn^{2+} (7,5 %). Обернено пропорційна залежність спостерігається під час збільшення концентрації до 2 ГДК (21-добова експозиція): вміст ксантофілів зменшується за дії переважної більшості токсикантів: на 11,3 % за дії Cr^{3+} , на 34,7 % за дії Pb^{2+} , на 44,9 % за дії Cd^{2+} , на 52,5 % за дії Ni^{2+} та на 64,1 % за дії Mn^{2+} . Zn^{2+} та Cu^{2+} не викликали статистично достовірних змін вмісту ксантофілів.

Установлено, що використані в досліді іони (0,5 ГДК) за короткочасної дії (2 доби) викликали збільшення вмісту ксантофілів у нозі досліджуваних тварин. Зокрема, відхилення від контролю відзначено за дії $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ (у 2,73 раза), Cr^{3+} (у 2,46 раза), Ni^{2+} (у 2,38 раза), Zn^{2+} (на 95,1 %), Mn^{2+} (на 59,3 %), Pb^{2+} (на 38,8 %), Cd^{2+} (на 35,7 %) (додаток В. 8). Крім того, іони купруму не викликали суттєвих змін вмісту досліджуваних показників. Таке саме збільшення показників відзначено й під час збільшення затруєності середовища до 2 ГДК (48-годинна експозиція). Усі використані токсиканти викликали збільшення вмісту ксантофілів у нозі в 1,13–2,71 раза. При цьому зазначений ефект (у порядку збільшення показника) можна зобразити так:
 $\text{Cu}^{2+} < \text{Mn}^{2+} < \text{Pb}^{2+} < \text{Ni}^{2+} < \text{Zn}^{2+} < \text{Cd}^{2+} < \text{Cr}^{3+} < \text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$.

При збільшенні часу перебування тварин у токсичних розчинах до 7 діб відзначалося збільшення вмісту ксантофілів: Cd^{2+} (на 64,9 %), Zn^{2+} (на 33,5 %),

Pb^{2+} (на 25,9 %), Cr^{3+} (на 29,6 %), зменшення за дії Ni^{2+} (на 50,9 %) та рівень контролю за дії $Cr_2O_7^{2-}$ (8,7 %), Cu^{2+} (3,0 %), Mn^{2+} (5,8 %). Під час збільшення концентрації токсикантів до 2 ГДК виявлено незначне зростання показників за дії Ni^{2+} (на 14,2 %), $Cr_2O_7^{2-}$ (на 14,8 %), Cu^{2+} (на 18,0 %) та досить значне підвищення значень за дії Cr^{3+} (на 52,2 %), Cd^{2+} (на 63,5 %) та Zn^{2+} (на 99,3 %). Водночас зафіксовано зниження значень відносно контролю на 27,3 % за дії іонів мангану та відсутність статистично достовірних відмінностей від контролю за дії іонів плумбуму (додаток В. 8).

Під час збільшення контакту тварин із токсичними розчинами до 14 діб підпорогова концентрація (0,5 ГДК) іонів хрому призвела до збільшення вмісту ксантофілів на 37,8 % та на 28,5 % відповідно. Водночас показники знижувалися за дії Cu^{2+} (на 19,7 %), Cd^{2+} (на 23,8 %), Mn^{2+} (на 13,0 %), Ni^{2+} (на 34,3 %) та відзначено рівень контролю за дії Zn^{2+} та Pb^{2+} (на 5,8 %). Збільшення токсичності до 2 ГДК показало зростання кількісних значень лише за дії $Cr_2O_7^{2-}$ (на 38,5 %). Усі ж інші токсиканти спричинили зниження показників щодо контролю на 12,3 % (Zn^{2+}), на 15,6 % (Cu^{2+}), на 17,5 % (Ni^{2+}), на 19,4 % (Cr^{3+}), на 23,8 % (Cd^{2+}), на 26,1 % (Pb^{2+}) та на 54,3 % (Mn^{2+}). Зменшення вмісту ксантофілів може свідчити про пригнічення досліджуваними іонами метаболізму молюсків або ж про посилене використання депонованих пігментів для захисту від токсичного впливу.

З'ясовано, що дія 0,5 ГДК Cu^{2+} , Cd^{2+} , Zn^{2+} , Cr^{3+} упродовж 21 доби викликала збільшення показників на 21,8–84,2 %. Токсичний вплив Mn^{2+} та Ni^{2+} зумовив зниження показників на 28,4 % та 50,4 %, а $Cr_2O_7^{2-}$ та Pb^{2+} не викликали статистично достовірних відмінностей від показників контрольної групи. Збільшення концентрації іонів до 2 ГДК за 21-добової експозиції супроводжувалося зменшенням вмісту ксантофілів при дії Mn^{2+} (на 54,2 %), Ni^{2+} (на 51,6 %), Pb^{2+} (на 21,9 %) та його збільшенням на 17,4–75,2 % за дії Zn^{2+} , $Cr_2O_7^{2-}$ та Cr^{3+} . Водночас за токсичного впливу Cu^{2+} та Cd^{2+} показники вмісту досліджених пігментів не відрізнялися від контрольних.

4.4.2. Дія токсикантів комбінованої дії на вміст каротиноїдних пігментів в організмі *L. stagnalis*

4.4.2.1. Вплив фенолу на вміст β -каротину та ксантофілів у тканинах та органах *L. stagnalis*

У результаті проведених експериментів встановлено, що затруєння водного середовища фенолом призводить до адаптивних перебудов метаболізму в організмі *L. stagnalis*, що виявляються у вигляді зміни вмісту β -каротину та ксантофілів у його тканинах та органах, які є відображенням процесів неспецифічної адаптації до дії цього токсиканту [66].

Вміст β -каротину

Наше дослідження дало змогу встановити, що перебування тварин у розчинах фенолу, концентрація якого відповідає 0,5 ГДК (експозиція 2 доби), призводить до зменшення вмісту β -каротину в усьому організмі досліджених молюсків (додаток Г. 1). Така тенденція може бути пов'язана зі зниженням адаптивних біохімічних можливостей молюска через вплив токсиканту, які зі збільшенням часу токсичного впливу й дозового навантаження (до певної межі) активізуються та посилюються, про що свідчить зростання рівня досліджених пігментів у тканинах та органах.

При підвищенні концентрації токсиканту до 2 ГДК відзначено зниження досліджуваного показника в гемолімфі в 1,47 раза та його зростання в мантиї у 2,08 раза відносно контрольної групи тварин. У гепатопанкреасі й нозі вміст β -каротину був на рівні показників контрольної групи тварин. Можливо, відсутність відмінностей у вмісті досліджуваного пігменту пов'язана з високою метаболічною активністю цих органів. Зокрема, гепатопанкреас акумулює в собі різні речовини, які беруть участь у процесах життєдіяльності тварин і забезпечують їх захист, тому така концентрація токсиканту ще не сприймається ним як дієва й не викликає посилення метаболічних процесів [44].

Збільшення експозиції від 2 до 7 діб супроводжується подальшим зниженням вмісту β -каротину за дії низької концентрації токсиканту в гемолімфі

(в 1,53 раза) та гепатопанкреасі (в 1,88 раза); проте в мантиї відзначаємо збільшення вмісту β -каротину в 1,29 раза. У нозі не зафіксовано статистично достовірної різниці між експериментальною та контрольною групами тварин. Підвищення концентрації токсиканту до 0,002 мг/дм³ (2 ГДК) сприяє зростанню вмісту β -каротину в усьому організмі *L. stagnalis* (на 13,6–106,0 % щодо контролю). Можливо, це зумовлено активізацією захисних механізмів організму й початком фази отруєння, яку прийнято називати фазою підвищення активності або фазою стимуляції [20]. При збільшенні терміну експозиції до 14 діб відзначено підвищення рівня каротиноїдів у всіх тканинах та органах досліджених молюсків майже за всіх використаних концентрацій токсиканту (виняток становив вплив фенолу концентрацією 10 ГДК). При цій експозиції відзначено зменшення вмісту β -каротину в гемолімфі (в 1,18 раза) і його збільшення в мантиї (в 1,34 раза) і нозі (в 1,64 раза). У міру збільшення концентрації токсиканту відзначаємо зміни в порядку розташування тканин та органів за кількісним вмістом у них досліджуваного пігменту. Метаболічні низки мають такий вигляд (у порядку зростання значення показника):

Контроль: гемолімфа → нога → гепатопанкреас → мантия

0,5 ГДК токсиканту: гемолімфа → нога → гепатопанкреас → мантия

2 ГДК токсиканту: гемолімфа → нога → гепатопанкреас → мантия

Як видно, за дії всіх використаних концентрацій найнижчими показниками характеризується гемолімфа молюсків, хоча її значення здебільшого все ж вищі за показники, отримані для контрольної групи молюсків.

Ми встановили, що збільшення терміну експозиції до 21 доби незалежно від концентрації токсиканту (0,5–2 ГДК) призводить до збільшення вмісту β -каротину в гемолімфі (на 30,4–41,3 %) і гепатопанкреасі (на 18,3–31,4 %) досліджуваних тварин. Цей факт можна розглядати як адаптивну реакцію й продовження фази стимуляції метаболічних процесів. Можливе підвищення відбувається завдяки активації анаеробного гліколізу й накопичення лактату, наслідком чого є закислення внутрішньоклітинного середовища та активація кислих фосфатаз каротиноксисом, які здійснюють утворення жирних кислот із їх

подальшим окисленням дихальним ланцюгом каротиноксисом із використанням депонованого в оксигенованих каротиноїдах кисню [12, 25, 37]. Щодо мантиї та ноги тварин, то за експозиції 21 доба й дії токсиканту концентрацією 0,5 ГДК не відзначено статистично достовірної відмінності від контрольної групи молюсків. Однак дія токсикантів на рівні 2 ГДК при цій експозиції призводить до невеликого підвищення вмісту пігменту в досліджених органах (на 15,9 % в мантиї і 17,9 % в нозі).

Вміст ксантофілів

Установлено, що перебування тварин у розчинах фенолу, концентрація якого відповідає 0,5 ГДК (експозиція 2 доби), викликає зменшення вмісту ксантофілів аналогічно до динаміки змін вмісту β -каротину за цієї експозиції у всьому організмі досліджуваних тварин на 18,8 % у гемолімфі, на 30,1 % у мантиї, на 31,0 % у нозі та 37,6 % у гепатопанкреасі. Під час збільшення концентрації фенолу у водному середовищі до такої, що відповідала 2 ГДК, відзначено зниження досліджуваного показника щодо контролю лише в гемолімфі (на 33,9 %), однак у мантиї зафіксовано збільшення вмісту ксантофілів на 38,1 %. У метаболічно найактивніших органах молюсків (гепатопанкреасі та нозі) кількісні показники вмісту ксантофілів були на рівні таких контрольної групи тварин. При збільшенні часу контакту з токсикантом до 7 діб відзначено зменшення вмісту ксантофілів у гепатопанкреасі та гемолімфі (відповідно на 23,6 та 31,4 %) (додаток Г. 2). Водночас зафіксовано незначне (на 15,8 %) підвищення показників у мантиї та рівень контрольної групи в нозі (розходження показника всього 2,3 %). Концентрація фенолу на рівні 2 ГДК за цієї експозиції викликала зменшення вмісту каротиноїдів у гемолімфі (на 13,3 %), їх збільшення в мантиї (на 36,5 %) та нозі (на 72,7 %) та не призвела до статистично достовірних змін у гепатопанкреасі. При збільшенні часу перебування досліджуваних тварин у затруєному середовищі (0,5–2 ГДК) до 14 діб виявлено, що вміст ксантофілів збільшується майже в усіх вивчених органах та тканинах: на 31,6–47,2 % та в 1,41–2,01 раза щодо контрольних показників. Отримані результати співвідносяться з даними інших дослідників [24, 25], які вказували на підвищення

вмісту каротиноїдних пігментів у зябрах, мантиї, нозі та гепатопанкреасі *U. pictorum* у відповідь на дію ZnSO_4 , CuSO_4 , KMnO_4 , $\text{Cd}(\text{CH}_3\text{COO})_2$ та фенолу вже в концентрації, що відповідала ГДК (експозиція 18 год.). Виняток становить гепатопанкреас молюсків, для якого незалежно від концентрації токсиканту не зафіксовано відмінностей від контрольної групи. Довгострокова експозиція (21 доба) молюсків у токсичних розчинах дала змогу виявити, що динаміка зміни вмісту ксантофілів в організмі досліджуваних тварин була подібною за дії переважної більшості досліджених нами концентрацій фенолу: відзначаємо зростання показників на 14,2–28,2 % у гепатопанкреасі та гемолімфі та не фіксуємо змін у мантиї й нозі. Винятком є динаміка змін у нозі молюсків, для якої зафіксовано досить незначне підвищення показників щодо контрольних (на 13,8 %) за дії концентрації токсиканту на рівні 2 ГДК.

Аналізуючи тканинно-органну динаміку накопичення ксантофілів за дії цього токсиканту, зауважимо, що в гемолімфі незалежно від концентрації фенолу в середовищі вміст ксантофілів зменшується за короткострокової експозиції (2 та 7 діб) на 18,8–31,4 % (0,5 ГДК) та на 13,3–33,9 % (2 ГДК). Водночас зафіксовано зростання показників при збільшенні часу перебування тварин у затруєному середовищі до 14 та 21 доби: на 27,6–47,2 % та 14,1–19,0 % за дії 0,5 та 2 ГДК токсиканту відповідно. У гепатопанкреасі тварин підпорогова доза фенолу (0,5 ГДК) за короткотривалої дії (2 та 7 діб) викликала зниження показників відповідно на 23,6 та 37,6 % щодо контролю. При збільшенні терміну експозиції до 14 діб не встановлено достовірних відмінностей від контрольної групи, а от найтриваліша (21 доба) дія фенолу цієї концентрації зумовила збільшення вмісту ксантофілів у гепатопанкреасі на 25,6%. Під час додавання у водне середовище фенолу в концентрації, що відповідала 2 ГДК, майже за всіх використаних експозицій (2, 7 та 14 діб) вміст ксантофілів у гепатопанкреасі зменшувався, однак при збільшенні часу інкубування до 21 доби встановлено незначне підвищення показників порівняно з контролем на 28,2 %. У мантиї досліджуваних молюсків дія токсиканту в підпороговій концентрації (0,5 ГДК) призвела до зниження показників при експозиції 2 доби (на 30,1 %), їх підвищення при

збільшенні часу до 7 та 14 діб (15,8–31,6 %) та не зумовила змін у кількісному вмісті цих пігментів за найтривалішої експозиції (21 доба). Щодо дії фенолу в концентрації, що відповідала 2 ГДК, то вона викликала збільшення вмісту каротиноїдів у мантиї на 36,5–89,7 % (експозиція 2, 7, 14 діб) та не спричиняла відхилень від контролю за експозиції тварин у токсичному розчині впродовж 21 доби. Установлено, що в нозі відзначається зниження вмісту ксантофілів за експозиції 2 доби (31,0 %), їх збільшення на 41,5 % за дії токсиканту протягом 14 діб, а також рівень контролю за експозиції 7 та 21 доба. Збільшення концентрації фенолу (2 ГДК) не призводить до змін показників за короткострокової експозиції (2 доби) та викликає різке підвищення показників при більш тривалому впливі (7, 14 та 21 доба) в 1,14–2,01 рази.

Аналізуючи тканинно-органну специфічність накопичення ксантофілів, зауважимо, що в середовищі, яке не містило токсиканту (контрольне середовище) незалежно від тривалості експозиції найвищими показниками характеризується мантия молюсків, а найнижчими – гемолімфа. Така сама специфіка накопичення помічена й при додаванні у водне середовище фенолу в концентрації, що відповідала 0,5 та 2 ГДК.

4.4.2.2. Вплив амоній хлориду на вміст каротиноїдних пігментів у тканинах та органах *L. stagnalis*

Вміст β -каротину

Установлено, що підпорогова концентрація амоній хлориду (0,5 ГДК) за 48-годинної експозиції стимулювала обмінні процеси в організмі *L. stagnalis*, що проявилася збільшенням вмісту β -каротину майже в усьому тілі досліджуваних тварин: на 62,7 % у гепатопанкреасі, на 71,6 % у мантиї та на 81,3 % у нозі ($p < 0,01$) [45].

Для гемолімфи відзначено зниження обговорюваного показника на 35,2 %. Збільшення вмісту β -каротину в усьому організмі *L. stagnalis* (у 2,09–5,97 рази) корелює зі збільшенням концентрації токсиканту у воді, яка відповідала 2 ГДК, що є результатом підвищення неспецифічної резистентності організму молюсків

при інтоксикації та, імовірно, указує на адаптаційну фазу стресу, пов'язану з мобілізацією енергетичних ресурсів, необхідних для життєзабезпечення та виживання цих тварин у токсичному середовищі [20]. Аналіз тканинно-органного розподілу β -каротину в організмі *L. stagnalis* за обговорюваних вище умов дає змогу вибудувати таку метаболічну низку тканин та органів у порядку зменшення в них вмісту досліджуваних сполук: мантия>гепатопанкреас>нога>гемолімфа [65].

При пролонгуванні дії NH_4Cl (7 діб) посилюється його інгібуючий вплив на активність компонентів антиоксидантного захисту в організмі *L. stagnalis*, оскільки відомо, що зниження вмісту каротиноїдів у тканинах під час впливу забруднення супроводжується депресією ключових ферментів антирадикального захисту СОД і КАТ та зменшенням ресурсу відновленого глутатіону (GSH) [98]. Установлено, що незалежно від концентрації токсичного агента вміст β -каротину зменшується в усіх тканинах та органах *L. stagnalis*: на 45,6–79,9 % у гемолімфі, на 34,3–73,8 % у гепатопанкреасі, на 31,7–38,8 % у мантиї та на 23,5–72,7 % у нозі досліджених тварин порівняно з показниками тварин контрольної групи ($p < 0,01$) (додаток Д. 1). Подальше пролонгування експозиції молюсків у середовищі з NH_4Cl до 14 діб (0,5 ГДК токсиканту) призводило до збільшення вмісту β -каротину в усьому організмі *L. stagnalis*: у 1,79 раза в гемолімфі, у 2,04 раза в гепатопанкреасі, у 1,68 раза в мантиї та у 2,24 раза в нозі. Такий ефект зумовлений зміною каротиноїдами просторової конфігурації та переходом їх зі зв'язаної з ліпідами та білками форми (шляхом денатурації) у вільну [24, 37]. Крім цього, відомо, що іони амонію пошкоджують мітохондрії клітини та негативно впливають на процеси дихання в них [255], а тому функцію енергозабезпечення клітин перебирають каротиноксисоми, які містять каротиноїди та систему термінального окислення. Зі зростанням токсичності середовища до 2 ГДК зафіксовано зменшення показників на 44,4–63,0 % у гепатопанкреасі, мантиї та нозі тварин. Щодо гемолімфи тварин відзначено збільшення вмісту β -каротину (на 85,0 %) за дії 2 ГДК токсиканту. Така дещо нелінійна динаміка вмісту β -каротину в організмі *L. stagnalis* пов'язана з метаболічними перетвореннями β -каротину в інші каротиноїди, які не фіксуються при використаній нами довжині

хвилі, однак така тенденція була відзначена й для морських гідробіонтів [98]. Установлено, що збільшення терміну контакту *L. stagnalis* з NH_4Cl (0,5 ГДК) до 21 доби призвело до значного зростання досліджуваних показників (у 3,89–7,38 рази) у всьому організмі *L. stagnalis* ($p < 0,01$). Як уже зазначено, однією з фізіологічно-біохімічних змін організму гідробіонтів при інтоксикаціях є комплексні перебудови структури та функцій клітинних мембран, зміна їхньої проникності, функціонування транспортних систем та іонного гомеостазу [50], а тому таке зростання показників можна пояснити участю пігментів у стабілізації мембран за токсичної дії, оскільки збільшення вмісту каротиноїдів співвідноситься з ущільненням і зменшенням плинності мембран [239], що свідчить про їх участь у формуванні бар'єрів, що перешкоджають проникненню токсиканту в клітину. Однак зі збільшенням концентрації полютанту (2 ГДК) зафіксовано посилення токсичного ефекту амоній хлориду, що проявляється в зменшенні вмісту β -каротину в тканинах (органах) тварин: на 52,1–80,6 % за дії 2 ГДК токсиканту порівняно з контрольною групою тварин.

Отже, одночасне зростання концентрації токсиканту та часу перебування в забрудненому середовищі призводить до пригнічення метаболізму молюсків та до пошкодження структури молекул і мульtimoлекулярних комплексів, що зумовлює незворотні зміни, які супроводжуються зниженням показників організму цих тварин.

Вміст ксантофілів

Установлено, що зміна показників вмісту ксантофілів за дії амоній хлориду є тканинноспецифічною, має концентраційнозалежний характер та значно варіює залежно від тривалості експозиції молюсків у розчинах із досліджуваним токсикантом.

Зокрема, при короткостроковому перебуванні молюсків (2 доби) у розчинах амоній хлориду з концентрацією, що відповідала 0,5 ГДК, вміст цих пігментів збільшується в гепатопанкреасі на 72,0 %, мантиї – на 71,3 % та нозі – на 88,6 % (додаток Д. 2).

Це зумовлено антиоксидантними властивостями цих сполук, що здатні ефективно захищати мембрани й ліпіди клітин від руйнування вільними радикалами [203]. Зауважимо, що із загальної динаміки винятком є гемолімфа, для якої за цих умов зафіксовано зменшення вмісту ксантофілів на 36,5 % порівняно з показниками тварин контрольної групи. Зазначимо, що гемолімфа слугує лише джерелом перенесення каротиноїдів [100], а депонування цих сполук активно відбувається в гепатопанкреасі. Отримані результати узгоджуються з раніше отриманими експериментальними даними [104, 107], що свідчать про зниження рівня вмісту каротиноїдів у гемолімфі *L. stagnalis* за дії сульфату міді та фенолу. Таку саму динаміку вмісту досліджуваних пігментів у гемолімфі за дії фенолу (50–1000 мг/дм³) відзначено й для *L. fragilis*, *Planorbarius corneus* та *P. purpura* [108], які належать до фітофагів на відміну від молюсків родини Lymnaeidae, які в переважній більшості є детритофагами [44].

Зі зростанням токсичного навантаження до 2 ГДК зафіксовано статистично достовірне збільшення вмісту ксантофілів у гемолімфі тварин (у 6,49 раза), оскільки гемолімфа є основним детермінантом розповсюдження речовин до тканин та органів тварин.

Збільшення часу перебування молюсків у токсичних розчинах до 7 діб призвело до пригнічення їхнього метаболізму й викликало, незалежно від концентрації токсиканту, прямо пропорційне зниження зазначених вище показників (на 49,0–79,4 %) у їх гемолімфі. У гепатопанкреасі та мантиї тварин також зареєстровано зменшення вмісту каротиноїдів за дії амоній хлориду, концентрацією 0,5 та 2 ГДК (на 40,4–82,6 % та 47,7–54,5 %). Щодо ноги *L. stagnalis*, то в цьому органі 0,5 ГДК та 2 ГДК токсиканту спричинювали зменшення вмісту ксантофілів (на 32,2–78,1 %).

Отримані результати свідчать про те, що на 14 добу експозиції молюсків у водному середовищі з амоній хлоридом спостерігаються різноспрямовані зміни вмісту сумарних ксантофілів у їхньому організмі. Ми встановили, що в гепатопанкреасі, мантиї та нозі *L. stagnalis* зростання показників викликала лише допорогова концентрація (0,5 ГДК) на 107,0, 57,8, 87,8 % відповідно, водночас

концентрація токсиканту, що відповідала 2 ГДК, проявила інгібуючу дію, бо зумовлювала статистично достовірне зниження вмісту ксантофілів у цих органах.

Збільшення часу (21 доба) перебування у водному середовищі амоній хлориду (0,5 ГДК) призвело до підвищення вмісту ксантофілів у гемолімфі досліджених гідробіонтів (на 21,0 %), однак у мантиї та нозі зафіксовано його зменшення на 20,9 % та на 40,7 % відповідно ($p < 0,01$). Щодо гепатопанкреасу, то в цьому органі не вдалося встановити статистично достовірних відмінностей між дослідною та контрольною групами тварин за величинами вмісту в ньому досліджених каротиноїдів. Витримування *L. stagnalis* (21 доба) у розчині NH_4Cl , концентрацією 2 ГДК викликало зниження показників у всьому їхньому організмі: на 35,2 % у гемолімфі, на 44,6 % у гепатопанкреасі, на 51,6 % у мантиї та на 75,6 % у нозі тварин, що зумовлено пошкодженням мембран (через посилення окислювальних процесів), які є першим бар'єром на шляху зовнішніх стресорів, і, як наслідок, порушенням механізмів транспорту ксантофілів у клітини.

Отже, амоній хлорид у низьких концентраціях (0,5 ГДК та 2 ГДК) за короткострокової експозиції (2 доби) стимулює його адаптивні процеси, що, як правило, виявляється в збільшенні вмісту як β -каротину, так і ксантофілів в усьому організмі *L. stagnalis* (виняток становить гемолімфа за дії 0,5 ГДК токсиканту). Збільшення терміну експозиції до 7 діб незалежно від концентрації токсиканту призводить до статистично достовірного зменшення вмісту β -каротину та ксантофілів у тканинах (гемолімфа) та органах (гепатопанкреас, мантия, нога) *L. stagnalis*.

Зі збільшенням часу інтоксикації амоній хлоридом до 14 діб зафіксовано збільшення вмісту як β -каротину, так і ксантофілів у гемолімфі, гепатопанкреасі, мантиї та нозі тварин за дії найнижчої дози токсиканту (0,5 ГДК), який через збільшення токсичності середовища до 2 ГДК знижується відносно контролю в усіх досліджених органах моллюсків.

Установлено, що збільшення часу контакту *L. stagnalis* з NH_4Cl до 21 доби призвело до статистично достовірного збільшення вмісту β -каротину (у 3,89–7,38

раза) у всьому організмі *L. stagnalis* за дії допорогової концентрації (0,5 ГДК) токсиканту та його зменшення ($p < 0,01$) під час збільшення токсичності водного середовища до 2 ГДК.

Виявлено, що мінімальними значеннями вмісту β -каротину та ксантофілів характеризується гемолімфа тварин незалежно від концентрації токсиканту та тривалості його дії на організм. Максимальні показники мають дозозалежний характер та варіювали між органами (тканинами) залежно від тривалості експозиції тварин у токсичному розчині.

4.4.3. Динаміка вмісту β -каротину та ксантофілів в організмі *L. stagnalis* за токсичного впливу токсикантів протоплазматичної дії

За шкалою токсичності отруйних речовин для гідробіонтів одним із реагентів протоплазматичної дії є сечовина, яка для організму *L. stagnalis* є отрутою слабкотоксичною [60], однак значні концентрації аміаку як продукту її ензиматичного розщеплення є досить небезпечними.

У результаті проведених експериментів встановлено, що динаміка змін каротиноїдних пігментів за впливу цього токсиканту, подібно до дії інших попередньо обговорених токсикантів, залежать від його концентрації, тривалості впливу на організм та характеризується тканинно-органною специфікою [64].

Динаміка вмісту β -каротину

За допомогою експериментів встановлено, що підпорогова доза сечовини (0,5 ГДК) викликає збільшення кількісного вмісту β -каротину в 14,63 та 1,13 рази в гепатопанкреасі та мантиї досліджуваних тварин (додаток Е. 1). Крім того, не відзначено статистично достовірних відмінностей між дослідною та контрольною групами молюсків за вмістом досліджуваних каротиноїдів у їхній гемолімфі та нозі.

Однак зі збільшенням часу контакту з токсикантом до 7 діб сечовина в дослідженій концентрації викликає зниження показників на 12,4 % у мантиї, на 29,0 % у нозі та на 61,5 % у гемолімфі. Щодо гепатопанкреасу, то в цьому органі,

навпаки, відзначено суттєве збільшення вмісту β -каротину (в 14,97 рази порівняно з контролем).

За довгострокової експозиції (14, 21 доба) зафіксовано однотипове збільшення вмісту β -каротину в організмі *L. stagnalis*. Зокрема, за дії токсиканту впродовж 14 діб спостерігається збільшення вмісту β -каротину в гепатопанкреасі (у 20,7 рази), нозі (на 27,2 %) та мантиї (на 25,6 %), а в гемолімфі відзначено зменшення вмісту порівняно з контролем на 36,2 %. Дія сечовини впродовж 21 доби виявилася стимулюючою абсолютно для всіх тканин та органів тварин: спостерігається збільшення вмісту β -каротину у 2,27 рази в нозі, у 2,94 рази в гемолімфі, у 4,72 рази в мантиї та у 12,84 рази в гепатопанкреасі.

Збільшення показників дає змогу зробити припущення, що сечовина вже при низькій концентрації в середовищі викликає стрес в організмі *L. stagnalis* через утворення підвищеної кількості АФК й активації пероксидного окиснення ліпідів. Окрім цього, можна припустити, що зростання показників може бути зумовлено відповіддю організму молюсків на зневоднення, викликане сечовиною [60], оскільки відомо, що виживання молюсків при зневодненні пов'язане з накопиченням каротиноїдів [36].

Аналізуючи тканино-органну специфіку накопичення пігментів, зауважимо, що в гемолімфі досліджуваних тварин вміст цього пігменту не змінюється за 48-годинної експозиції, однак зменшується на 61,5 % та 36,2 % за дії токсиканту впродовж 7 та 14 діб та суттєво збільшується (майже у 2 рази) за найтривалішої експозиції. Для гепатопанкресу зафіксовано однотипове зростання цього показника як за короткострокової, так і за довгострокової експозиції. Пік збільшення концентрації β -каротину відзначено при експозиції 14 діб (20,7 рази). У мантиї досліджуваних тварин також виявлено збільшення вмісту β -каротину при експозиції 2 та 14 діб на 33,9 %, та 25,6 % відповідно, а при 21 добі – у 3,7 рази. Зазначимо, що за дії токсиканту впродовж 7 діб спостерігаємо зменшення вмісту досліджуваного пігменту в органі на 12,4 %.

Установлено, що в нозі тварин за дії сечовини концентрацією 0,5 ГДК відбувається зниження показника за короткотривалої експозиції та його

збільшення при зростанні терміну перебування в затруєному середовищі. Зокрема, за короткострокової дії токсиканту (2 та 7 діб) реєструється зниження вмісту β -каротину на 9,2 % та 29,0 % відповідно. Збільшення терміну дії сечовини до 14 та 21 діб сприяє зростанню значення досліджуваного показника на 27,2 % та 127,0 % відповідно.

Зі збільшенням концентрації у водному середовищі сечовини до 2 ГДК відзначаємо дещо нелінійну динаміку накопичення каротину в організмі *L. stagnalis*: за 2-добової експозиції показники вмісту зростають у мантиї (у 2,88 раза) та нозі (на 92,6 %), знижуються на 41,8 % у гепатопанкреасі та не змінюються в гемолімфі. Зі збільшенням часу контакту з токсикантом (7 діб) спостерігається подальше накопичення β -каротину в мантиї (на 31,4 %), однак у всіх інших досліджених тканинах та органах відзначаємо зниження показників на 56,4–63,7 % щодо контролю. Довготривала експозиція (14–21 доба) викликала зменшення вмісту β -каротину майже в усьому організмі досліджених молюсків. За дії токсиканту впродовж 14 діб показники знижувалися на 69,2 % у гепатопанкреасі, на 29,9 % у мантиї, на 26,8 % у нозі та збільшувалися на 25,7 % у гемолімфі. Збільшення терміну дії сечовини до 21 діб сприяє зниженню значення досліджуваного показника на 64,2–93,2 % порівняно з контрольними показниками.

Аналіз динаміки накопичення β -каротину окремими тканинами та органами за дії сечовини (2 ГДК) показав, що в гемолімфі аналогічно до дії підпорогової концентрації вміст не змінювався за короткострокової експозиції (2 доби) та зменшувався за дії токсиканту протягом 7 та 21 доби (на 63,7 та 92,2 % відповідно). Крім того, за 14-добового інкубування спостерігалось незначне посилення накопичення каротиноїду, адже показники зростали на 25,7 % порівняно з контролем. У гепатопанкреасі відзначено прямо пропорційне тривалості експозиції зниження вмісту β -каротину на 41,8–77,8 %. У мантиї короткострокова експозиція в розчинах сечовини (2 та 7 діб) зумовлює збільшення вмісту досліджуваної речовини у 2,88 та 1,13 раза відповідно, а при збільшенні часу контакту з токсичною речовиною до 14–21 доби відбувається

зниження показників на 25,9–64,2 % щодо контролю. У нозі також зафіксовано загальну динаміку до зниження показників щодо контролю на 26,8–76,6 % (винятком є експозиція в розчині у 2 доби, за якої спостерігалось збільшення показників на 92,6 %).

Отже, проведені дослідження показали, що сечовина, незважаючи на те що згідно з класифікацією отруйних речовин є слаботоксичною для гідробіонтів, уже в підпороговій концентрації (0,5 ГДК) впливає на метаболізм прісноводного легеневого молюска *L. stagnalis* як безпосередньо, так й опосередковано, імовірно, провокуючи утворення активних форм кисню й розвиток окислювального стресу, бо виявлено накопичення β -каротину в окремих тканинах (органах) за дії допорогової концентрації токсиканту (0,5 ГДК). Зрозуміло, що такі коливання вмісту також значно залежать і від метаболічної активності тканин та органів молюсків та їхньої здатності швидко реагувати на несприятливі умови довкілля кількісними змінами складу.

Динаміка вмісту ксантофілів

Під час перебування тварин у розчинах сечовини, концентрація якої відповідає 0,5 ГДК (експозиція 2 доби), простежується збільшення показників у мантиї (на 32,0 %) та їх зниження на 11,6 та 27,1 % у нозі та гепатопанкреасі. Дещо відрізняється від цієї тенденції гемолімфа, у якій показники вмісту ксантофілів у контрольної та дослідної групи особин лежать в одному діапазоні величин (статистично достовірної різниці не відзначено). Збільшення часу дії токсиканту до 7 діб призводить до зменшення вмісту ксантофілів майже в усьому організмі *L. stagnalis*: на 34,1 % у нозі, на 42,8 % у мантиї та на 60,9 % у гемолімфі. Винятком був гепатопанкреас молюсків, у якому кількісні показники незначно зростали на 15,6 %. Збільшення часу дії токсиканту до 14-діб призвело до збільшення вмісту ксантофілів на 13,6–49,8 % у всіх органах та його зменшення на 43,9 % у гемолімфі. За найтривалішої дії токсиканту (21 доба) відзначено зменшення їх величини у гепатопанкреасі та гемолімфі (на 18,7 % та 41,8 %), збільшення в мантиї (на 16,2 %) та не встановлено відмінностей від контролю в нозі (додаток Е. 2).

Аналіз отриманих даних показав, що в гемолімфі вміст ксантофілів достовірно знижується на 41,8–60,9 % за токсичного впливу сечовини упродовж 7, 14 та 21 доби. Перебування досліджуваних тварин у токсичних розчинах упродовж 2 діб ще не призводить до змін вмісту ксантофілів у цій тканині. Для гепатопанкреасу відзначено зростання показників на 15,6–49,8 % (експозиція 7 та 14 діб) та їх зниження на 18,7–27,1 % за експозиції 21 та 2 доби відповідно. У мантиї спостерігається тенденція до підвищення показників за майже всіх досліджених експозицій: на 32,0 % (2 доби), 14,5 % (14 діб), 16,2 % (21 доба). Водночас дія сечовини в концентрації, що відповідала 0,5 ГДК, упродовж 7 діб призводила до зменшення вмісту ксантофілів на 42,8 % щодо контролю. Для ноги зафіксовано зниження показників за 2, 7 та 21-добової експозиції (на 11,6–67,5 %), а також їх зростання на 13,6 % за дії токсиканту впродовж 14 діб. Зі збільшенням концентрації сечовини в середовищі до такої, що відповідала 2 ГДК, помічено загальну тенденцію до зниження показників вмісту ксантофілів порівняно з контролем. Зокрема, за дії сечовини впродовж 2 діб вміст ксантофілів зменшився на 50,7–56,7 % у нозі та мантиї, збільшився на 73,1 % у гемолімфі та не змінювався в гепатопанкреасі. Зі збільшенням часу перебування молюсків у середовищі (7 діб) відзначено зменшення величин в усьому організмі *L. stagnalis*: на 20,1–57,3 %. При цьому найсуттєвіше відхилення зареєстровано в нозі, а найменше – у гемолімфі. За дії сечовини впродовж 14 діб динаміка подібна: відзначено зменшення вмісту ксантофілів на 81,26–88,41 % у нозі, мантиї та гепатопанкреасі, однак у гемолімфі встановлено значення на рівні показників групи контролю. Найтриваліша експозиція викликала зниження показників: на 38,9 % у гепатопанкреасі, на 55,7 % у мантиї, на 76,2 % у нозі та на 90,5 % у гемолімфі. У гемолімфі у відповідь на дію 2 ГДК карбаміду вміст ксантофілів збільшується лише за 48-годинної експозиції. За дії ж токсиканту впродовж 7 та 21 доби рівень ксантофілів падає на 20,1 % та 90,5 % щодо контролю. Перебування досліджуваних молюсків у затруєному сечовиною середовищі впродовж 14 діб не призвело до статистично достовірних змін вмісту ксантофілів у їхній гемолімфі. У гепатопанкреасі спостерігалось зниження вмісту ксантофілів

за дії токсиканту впродовж 7, 14 та 21 доби на 38,9–88,4 %, а за 2-добової експозиції не відзначено зміни вмісту ксантофілів. Для мантиї та ноги динаміка виявилася подібною: незалежно від тривалості експозиції спостерігалось зниження значень щодо контролю – на 49,5–84,5 % у мантиї та на 50,7–81,3 % у нозі.

Отже, у процесі дослідження змін кількісного вмісту β -каротину та ксантофілів в організмі *L. stagnalis* у відповідь на дію токсикантів різної природи встановлено високу реактивність тварин, спрямовану на підтримання відповідного адаптивного рівня функціонування організму. Такі зміни кількісних показників каротиноїдного вмісту в тканинах (органах) цих тварин, з одного боку, свідчать про розвиток компенсаторного механізму у відповідь на дію токсикантів, а з іншого – про можливі патологічні зміни в їхньому організмі. Експеримент дав змогу визначити, що вміст каротиноїдів у тканинах (органах) *L. stagnalis* за дії досліджуваних чинників залежить від часу експозиції, природи токсиканту, що визначає специфічність його дії та характеризується тканинно-органною специфічністю. Мінімальними значеннями вмісту β -каротину та ксантофілів як у нормі, так і за дії токсичних агентів характеризується гемолімфа тварин незалежно від тривалості їх дії. Максимальні показники варіювали між органами (тканинами) залежно від природи токсиканту та тривалості експозиції тварин у токсичному розчині.

Основні положення розділу викладено в таких публікаціях [45, 64, 65, 66, 67, 70, 72, 206].

РОЗДІЛ 5 ФРАКЦІЙНИЙ СКЛАД ЛІПІДІВ ТКАНИН ТА ОРГАНІВ ПРІСНОВОДНИХ МОЛЮСКІВ

5.1. Особливості ліпідного складу тканин та органів *Lymnaea stagnalis* у нормі та за дії трематодної інвазії

Відомо, що вміст ліпідів та співвідношення окремих їх класів в організмі гідробіонтів залежить як від фізіологічного стану тварини, так і від дії на організм різних чинників середовища, зокрема й біотичної природи (трематодна інвазія) [222]. Паразитування партеногенетичних поколінь трематод в організмі моллюсків роду *Lymnaea* призводить до глибоких гістопатологічних змін різних органів хазяїна та часто порушує його нормальну метаболічну активність, що спричиняє ослаблення організму моллюска та втрату його лабільності, яка є необхідною для адаптації до видозміненого водного середовища (це підтверджується підвищеним рівнем смертності інвазованих особин за коливань та дивергенції параметрів навколишнього середовища від оптимальних для цього виду) [244]. Загальновідомо, що модифікації в складі мембранних ліпідів відображають негативний вплив чинників на цілісність та проникність ліпідного бішару [51], водночас альтерації запасних ліпідних фракцій свідчать про зміни в енергетичному обміні організму у відповідь на негативний вплив навколишнього середовища [53]. Важливим механізмом протиінфекційної відповіді моллюска є структурні модифікації вмісту ліпідів клітинних мембран, а також зміни характеристик їхнього ліпідного складу, які спрямовані на повернення фізичного стану мембран до такого, який був до дії стресового чинника та підтримання функціонування інвазованих органів [17, 54].

Ми встановили, що дія трематодної інвазії викликає статистично достовірні зміни вмісту загальних ліпідів в організмі *L. stagnalis* та супроводжується змінами кількісних показників їхніх окремих класів [75]. Виявлено зменшення вмісту ТАГ у деяких органах інвазованих ставковиків (ураження від 1/10 до 1/2 об'єму

гепатопанкреасу): у гепатопанкреасі на 43,4 % ($p<0,001$), у нозі на 30,4 % ($p<0,001$) та на 31,3 % ($p<0,01$) у гемолімфі порівняно з контролем.

Така динаміка, імовірно, пов'язана з дією на організм моллюска трематодної інвазії та різким зниженням у її гепатопанкреасі запасів глікогену внаслідок використання його паразитами для власних енергетичних потреб [9, 78]. У зв'язку з цим моллюск використовує ТАГ як запасне джерело енергії, оскільки відомо, що триацилгліцероли в складі загальних ліпідів заповнюють дефіцит енергетичних ресурсів організму тварини та під час стресу витрачаються насамперед [117, 253]. У зв'язку із зазначеним виявлено зниження резерву цих ліпідів в організмі інвазованих ставковиків.

Водночас зафіксовано статистично достовірне збільшення вмісту ТАГ у мантиї (на 66,0 %, $p<0,01$) *L. stagnalis*. Зі зниженням вмісту ТАГ зафіксовано зменшення вмісту ДАГ на 24,0 % у гепатопанкреасі ($p<0,01$) та мантиї ($p<0,05$) інвазованих ставковиків щодо контролю. Аналогічну тенденцію зафіксовано й для НЕЖК: статистично достовірне ($p<0,01$) зниження вмісту цієї фракції на 24,7 % у гепатопанкреасі ставковиків, що може свідчити про інгібування ліпаз і фосфоліпаз та послаблення процесів ліполізу [58]. Однак, при цьому відзначено збільшення вмісту НЕЖК на 32,5 % у мантиї *L. stagnalis*, що може свідчити про пригнічення синтезу ліпідів в цьому органі, адже зміни вмісту НЕЖК, як попередників синтезу ліпідів, так і продуктів їх розпаду в тканинах, є одним із критеріїв оцінки спрямування ліпідного метаболізму [93]. Окрім цього, підвищення вмісту НЕЖК може бути пов'язано з окисленням ліпідів в результаті стресу [115].

Щодо структурних фосфоліпідів, то встановлено збільшення кількісних показників вмісту цієї фракції в усьому тілі інвазованих тварин (виняток – гемолімфа, у якій цих сполук не виявлено): від 22,1 % у гепатопанкреасі ($p<0,01$), до 34,6 % ($p<0,05$) у нозі та в 3,79 раза у мантиї ($p<0,001$) (додаток Ж. 1).

Такі зміни, очевидно, зумовлені участю структурних ФЛ у процесі адаптації досліджуваних моллюсків до дії трематодної інвазії та їхньою здатністю стабілізувати структурно-функціональний стан клітинних мембран за стресових

впливів, адже кількісні варіації загальних фосфоліпідів підтримують та забезпечують необхідну плинність клітинних мембран, необхідну для їх функціонування в змінних умовах [117]. Оскільки ферментні системи паразитів викликають розрідження мембран клітин зараженого органу, в організмі хазяїна розвивається відповідна компенсаторна реакція у вигляді модифікації ліпідного складу, спрямована на повернення фізичного стану мембрани до дії паразитарного чинника [222]. Окрім цього, установлене зниження вмісту ДАГ та НЕЖК є опосередкованим підтвердженням ферментативного синтезу фосфоліпідів [93]. Отримані результати співвідносяться з результатами, отриманими іншими авторами, які вказували на зміни ліпідного обміну в організмі гідробіонтів за дії паразитів та на важливу роль ФЛ у регуляції та підтриманні гомеостазу хазяїна [127, 222].

Аналіз тканинно-органного розподілу досліджуваних фракцій ліпідів показав, що в неінвазованих ставковиків найвищі показники вмісту ТАГ є в метаболічно найактивніших органах – гепатопанкреасі та нозі (рис. 5.1.1 А). Зокрема, вміст цих ліпідів у гепатопанкреасі перевищують такі в гемолімфі та мантиї у 2,13 та 2,16 раза відповідно ($p < 0,001$) та перебувають у межах показників, установлених для ноги [73].

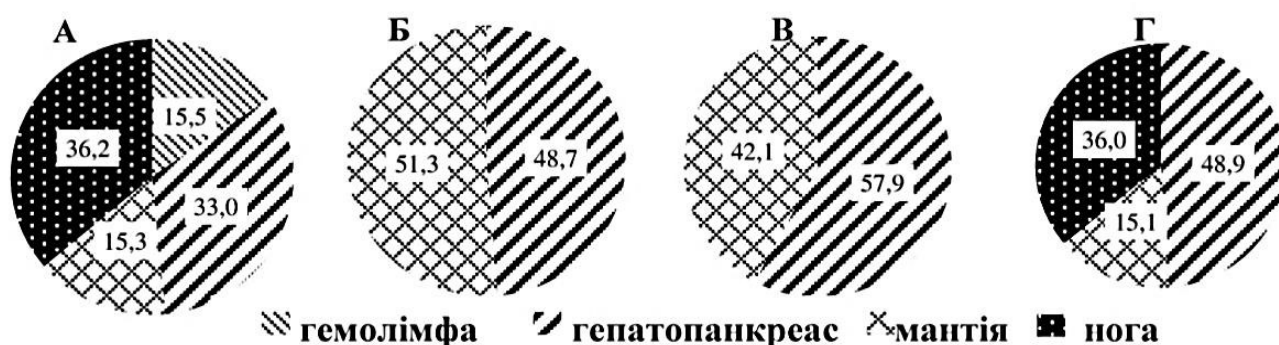


Рис. 5.1.1. Тканино-специфічний розподіл досліджуваних ліпідів (%) в організмі неінвазованих *L. stagnalis*: А – ТАГ; Б – ДАГ; В – НЕЖК; Г – ФЛ

Групи ліпідів ДАГ та НЕЖК виявлено лише в гепатопанкреасі та мантиї досліджуваних тварин, причому різниця показника ДАГ між цими органами становить лише 5,1 %, а вміст НЕЖК у гепатопанкреасі перевищує їх вміст у

мантиї на 37,3 % (різниця не достовірна). Вміст ФЛ у гепатопанкреасі перевищує вміст їх у мантиї в 3,24 раза та більший на 36,0 % у нозі ($p < 0,05$).

Отримані дані щодо вмісту деяких фракцій ліпідів в організмі інвазованих особин дають змогу стверджувати, що трематодна інвазія впливає на модифікації як структурних, так і енергетичних ліпідних компонентів, причому ці зміни є органно-специфічними. Установлено, що в інвазованих ставковиків найвищими показниками вмісту ТАГ характеризується нога та мантия моллюсків, найнижчими – гемолімфа (рис. 5.1.2).

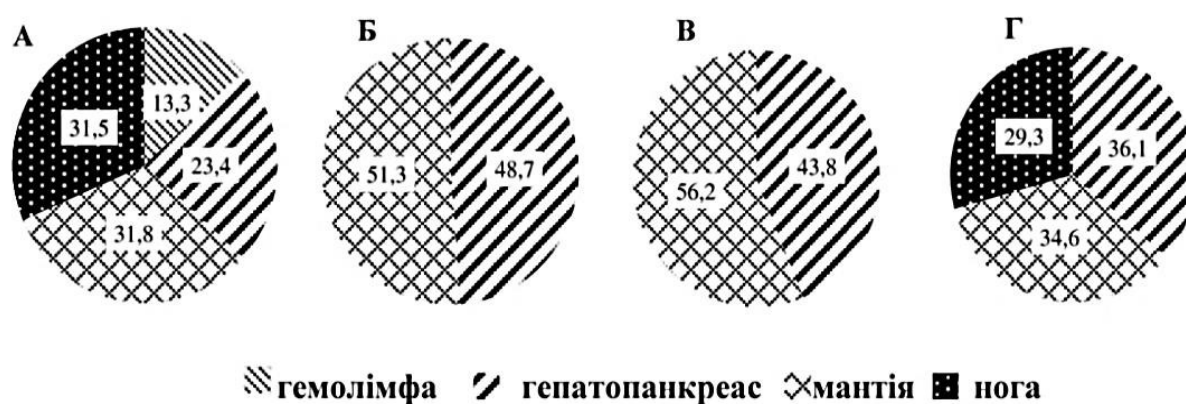


Рис. 5.1.2. Тканинно-специфічний розподіл досліджуваних ліпідів (%) в організмі інвазованих *L. stagnalis*: А – ТАГ; Б – ДАГ; В – НЕЖК; Г – ФЛ

Вміст ТАГ у гепатопанкреасі вищий на 75,7 % від такого в гемолімфі ($p < 0,001$) та на 26,5 % і 25,8 % менший у мантиї та нозі відповідно. Такий розподіл пояснюється тим, що гепатопанкреас є одним з основних органів, що виконують функцію запасання ліпідів, а також є місцем їх синтезу, розщеплення та використання [17]. Саме ці метаболічні ресурси інтенсивно використовує організм моллюсків за стресів різної природи, зокрема впливу трематодної інвазії. Найвищі показники вмісту ДАГ зафіксовано в мантиї. Аналогічний ефект зафіксовано й для НЕЖК. Щодо вмісту ФЛ в організмі *L. stagnalis* можна вибудувати таку низку (у напрямку зростання показника): нога → мантия → гепатопанкреас (рис. 5.1.3 Г).

5.2 Особливості ліпідного вмісту тканин та органів *Unio pictorum* залежно від фізіологічного стану тварини

Ліпіди відіграють визначальну роль у розмноженні молюсків і задовольняють енергетичні потреби цих тварин для основних функцій метаболізму в періоди дефіциту корму, коли запаси вуглеводів вичерпуються [152]. Розвиток гонад на різних етапах репродуктивного циклу прісноводних молюсків супроводжується як акумуляцією значних кількостей ліпідів у генеративній тканині, так і мобілізацією жирових депо [51, 232].

У цьому підрозділі розглянуто зміни кількісних показників деяких фракцій ліпідів органів та тканин (гонада, гепатопанкреас, мантия, нога, зябра) двостулкового молюска *U. pictorum* залежно від фізіологічного стану цих тварин та функціональних особливостей досліджуваних органів.

На основі отриманих експериментальних даних встановлено, що вміст ТАГ статистично достовірно є меншим у самок порівняно із самцями на 20,3 % у нозі, 26,9 % у мантиї та на 48,5 % у гонаді. Такі статеві відмінності досліджуваних показників пояснюються особливостями життєвого циклу цих тварин, у якому спостерігається 4 фази розмноження та в період яких на організм самців і самок припадає різне функціональне навантаження. Відомо, що нерестовий період для представників підроду *Unio* триває до кінця липня, а після його закінчення знову відмічається дозрівання статевих клітин, які поступово (до січня) резорбуються, і нові статеві клітини в цей період не утворюються [121]. Досліджені нами *U. pictorum* були зібрані в жовтні, коли їхні самки перебували на четвертій фазі циклу розмноження (фаза згасання) і в їхніх марсупіях містяться лише нечисленні ембріони третіх кладок. Тому нижчі показники ТАГ, отримані для самок порівняно з самцями, пояснюються використанням цих ліпідів для забезпечення гаметогенезу, оскільки ліпіди самок беруть участь у генеративному обміні, є важливим джерелом живлення в ооцитах та забезпечують життєздатність личинок [152, 238, 261, 263]. Це призводить до посилення використання ТАГ із резервів більшості досліджених тканин та органів самок та їхньою деградацією до вільних

ЖК, які також використовуються як джерела енергії. Отримані дані узгоджуються з результатами, отриманими іншими дослідниками, які вказували на збільшення вмісту ТАГ у переднерестовий період у двостулкових молюсків *Diplodom patagonicus* із подальшим зниженням їх рівня в період виведення статевих продуктів з організму [235].

Водночас за допомогою наших експериментів встановлено значно вищі показники в гепатопанкреасі та зябрах самок (на 89,7 % та 97,4 %) порівняно з цими самими органами самців (додаток Ж. 2).

Збільшення вмісту ТАГ саме в гепатопанкреасі, що має дуже істотний рівень метаболічної активності [47], пояснюється адаптивними перебудовами метаболізму, пов'язаними з посиленням відновлення запасів триацилгліцеролів, використаних на гаметогенез, адже саме в гепатопанкреасі відбувається реестерифікація ліпідів корму, звідки вони розносяться в тканини та інші жирові депо [35, 53].

Аналогічну динаміку встановлено також і для диацилгліцеролів, для яких зареєстровано значно нижчі показники для самок порівняно із самцями на 16,53–75,87 % (найменше розходження встановлено для гепатопанкреасу, а найбільше – для гонади). Варто зауважити, що всі вказані відмінності є статистично достовірними ($p \leq 0,001$ – $\leq 0,01$). Виняток становить нога досліджуваних молюсків, у якій не встановлено статистично достовірних відмінностей між вибірками (розходження показника – 3,0 %).

Щодо НЕЖК зафіксовано значно нижчі показники для самок на 61,3 % у гонаді, на 16,9 % у нозі та на 10,3 % у гепатопанкреасі, що може свідчити про переважання в цих органах ліпосинтезу над ліполізом. Водночас у мантиї та зябрах вміст НЕЖК збільшувався порівняно із самцями на 27,2 % та у 2,01 раза відповідно.

Щодо фосфоліпідів загальна динаміка є протилежною, адже встановлено вищі показники в гонаді на 78,0 %, у мантиї на 22,7 % та в зябрах на 39,1 % для самок. Для гепатопанкреасу динаміка протилежна, адже вміст ФЛ у цьому органі

виявився у 2,62 раза вищим у самців. Для ноги не встановлено статистично достовірних статевих відмінностей (розходження менше 1,0 %).

Аналіз ліпідного складу організму *U. pictorum* показав специфічність у розподілі ліпідів по тканинах й органах, що пояснюється їхніми функціями в організмі тварин.

Установлено, що кількісні показники вмісту ТАГ були найвищими в таких органах самців, як зябра та гонада, а найменшими – у гепатопанкреасі. Щодо ДАГ, то найнижчими показниками вмісту цієї фракції характеризувався також гепатопанкреас молюсків (14,2 %), а у всіх інших тканинах частка диацилгліцеролів була приблизно на однаковому рівні (з відхиленням в ± 1 %). Розподіл НЕЖК по тканинах показав дещо відмінну динаміку: найбільша частка цих ЖК припадала на гонаду, що перевищувало їх вміст у зябрах, нозі, мантиї та гепатопанкреасі в 1,19–3,04 раза. Щодо структурних фосфоліпідів, то аналіз їх розподілу в організмі самців *U. pictorum* показав досить значну їх кількість у гепатопанкреасі, зябрах та нозі, а мінімальні значення зафіксовано в мантиї (рис. 5.2.1).

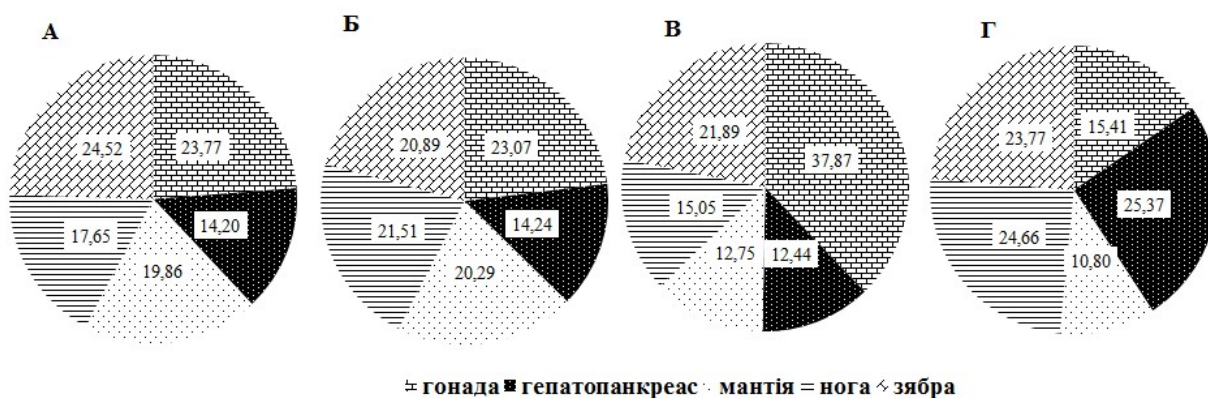


Рис. 5.2.1. Тканино-специфічний розподіл досліджуваних ліпідів (%) в організмі самців *U. pictorum*: А – ТАГ; Б – ДАГ; В – НЕЖК; Г – ФЛ

Така динаміка пов'язана з характерними функціями досліджуваних органів у двостулкових молюсків. Зокрема, гепатопанкреас – орган, у якому відбувається накопичення та метаболічна трансформація як енергетичних, так і структурних

субстратів. Зябра двостулкових молюсків є найбільш чутливим органом, який першим піддається частому негативному впливу навколишнього середовища.

За результатами проведених експериментів встановлено, що в гонаді самців серед досліджених фракцій кількісно домінувала фракція НЕЖК, вміст яких перевищував показники, отримані для ТАГ на 54,65 %, ДАГ на 92,12 % та ФЛ у 2,05 рази. Таке переважання кількості НЕЖК може свідчити про збільшення активності ферменту ліпази і, як наслідок, зміну спрямування ліпідного метаболізму та переважання ліполітичних процесів у цьому органі [58].

У гепатопанкреасі домінуюча фракція представлена структурними ФЛ, що перевищує вміст ТАГ на 99,0 %, ДАГ у 2,5 рази та НЕЖК у 2,44 рази. Така сама динаміка відзначена й у нозі, адже кількісні показники, отримані для ФЛ, перевищували такі для ТАГ, ДАГ та НЕЖК на 55,6–96,2 %. У зябрах вміст ФЛ був на рівні вмісту ТАГ та значно вищим за вміст ДАГ та НЕЖК (на 59,5 та 30,0 % відповідно). У мантиї динаміка відмінна, адже найвища частка ліпідів припадає на ТАГ, вміст яких перевищував вміст інших фракцій на 23,2–67,5 %.

Щодо самок досліджуваних молюсків, то показники вмісту ТАГ є найвищими в зябрах (41,9 %) та гепатопанкреасі (23,3 %), нижчими – у нозі та мантиї та найнижчими – у гонаді. Вміст диацилгліцеролів зростає в низці: нога→зябра→мантия→гепатопанкреас→гонада. Незначний вміст ТАГ і ДАГ пов'язаний із використанням їх організмом самок на розмноження. Вміст НЕЖК домінував в зябрах (44,7 %) та був у діапазоні 11,3–16,4 % у гепатопанкреасі, нозі, гонаді та мантиї. Структурних фосфоліпідів виявилось найбільше в зябрах, а найменше – у гепатопанкреасі.

Аналіз розподілу окремих фракцій ліпідів в окремих тканинах та органах самок показав, що у їхній гонаді серед досліджених фракцій найвищі показники отримано для структурних фосфоліпідів, вміст яких перевищував вміст ТАГ у 2,6 рази, ДАГ у 6,9 рази та НЕЖК у 2,24 рази. Найнижчі показники отримано для ДАГ (рис. 5.2.2).

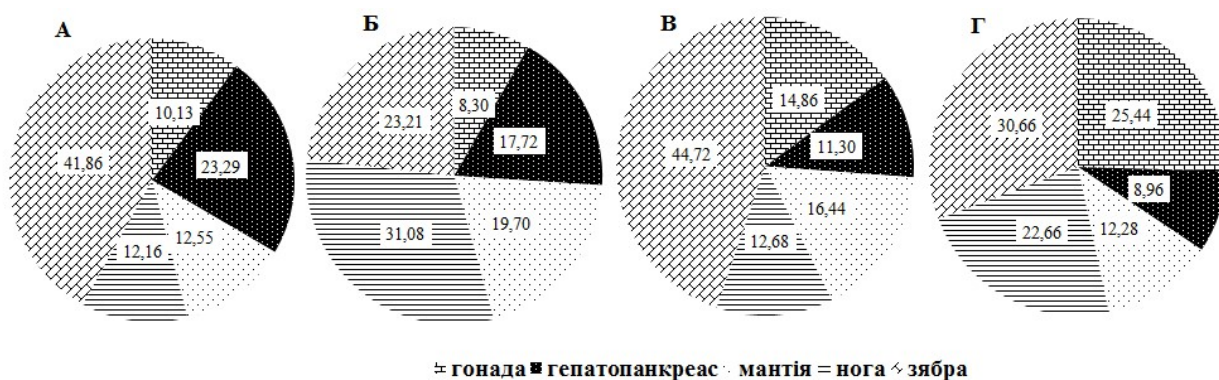


Рис. 5.2.2. Тканино-специфічний розподіл досліджуваних ліпідів (%) в організмі самок *U. pictorum*: А – ТАГ; Б – ДАГ; В – НЕЖК; Г – ФЛ

Таку саму динаміку відзначено й для ноги, у якій найвищі показники зафіксовано для ФЛ, що перевищувало вміст ТАГ на 93,5 %, ДАГ на 64,3 % та НЕЖК у 2,34 раза.

У гепатопанкреасі динаміка відмінна: домінуючою фракцією в цьому органі є ТАГ, вміст яких перевищував вміст ДАГ у 2,85 раза, НЕЖК у 2,6 раза, ФЛ у 2,5 раза. Накопичення ТАГ у гепатопанкреасі є проявом адаптації, пов'язаної із запасанням моллюсками поживних речовин на зимовий період. Найвищі показники вмісту ТАГ встановлено й у зябрах, які перевищували вміст ДАГ у 3,91 раза, НЕЖК на 18,0 %, ФЛ на 31,5 %.

У мантиї самок вміст досліджуваних фракцій ліпідів був приблизно на однаковому рівні (27,64–30,34 %). Однак виняток становили ДАГ, вміст яких виявився значно меншим.

Отже, в процесі дослідження встановлено, що трематодна інвазія впливає на модифікації як структурних, так і енергетичних ліпідних компонентів в організмі *L. stagnalis*, причому ці зміни є органно-специфічними. Зареєстровано зменшення вмісту ТАГ, ДАГ та НЕЖК (на 24,00–43,37 %) інвазованих ставковиків в порівнянні з контролем, що пов'язано із значними енергозатратами тварин, спрямованими на протидію трематодній інвазії (за винятком мантиї, у якій відзначено збільшення вмісту ТАГ (на 66,02 %) та НЕЖК (на 32,51 %)). Однак зафіксовано розвиток компенсаторної реакції *L. stagnalis*, спрямованої на

нівелювання шкідливої дії паразитів та підтримання гомеостазу інвазованої тварини у вигляді зростання показників вмісту ФЛ (в 1,22–3,79 рази) у тканинах інвазованих тварин.

Порівняльний аналіз вмісту ТАГ, ДАГ, НЕЖК, ФЛ в організмі ♀ та ♂ *U. pictorum* показав характерні статеві відмінності за обговорюваними показниками. Установлено, що показники вмісту ТАГ є нижчими на 20,31–48,51 % у самок порівняно із самцями в нозі, мантиї, гонаді та вищими в гепатопанкреасі (на 89,68 %) та зябрах (на 97,43 %). Для ДАГ та НЕЖК у самок *U. pictorum* відзначено значно нижчі показники (на 10,3–75,9 %) гепатопанкреасі та гонаді порівняно із самцями. Для динаміки вмісту ДАГ виняток становить нога досліджуваних молюсків, у якій показники вмісту цієї фракції у самок і самців були в одному діапазоні величин. Крім того, у мантиї та зябрах самок спостерігається зростання показників вмісту НЕЖК (на 27,2 % та у 2,01 рази відповідно). Вміст фосфоліпідів у гонаді, мантиї та зябрах самок був відповідно на 77,99, 22,66 та 39,13 % вищим, ніж у цих же органах самців. У гепатопанкреасі вміст цієї ліпідної фракції був більшим у самців (у 2,62 рази), а для ноги не встановлено статистичних відмінностей між особинами різної статі.

Отже, зміни ліпідного вмісту в організмі досліджуваних молюсків мають адаптивний характер, що проявляється в певних межах навантаження на організм, і спрямовані на підтримування гомеостазу цих тварин. Розподіл структурних та енергетичних ліпідних компонентів ліпідів по тканинах та органах характеризується певною специфічністю, зумовленою метаболічною активністю досліджуваних органів, функціональною роллю ліпідних класів, а також фізіологічними особливостями досліджуваного виду.

Основні положення розділу викладено в таких публікаціях [73, 75].

РОЗДІЛ 6 ЖИРНОКИСЛОТНИЙ ПРОФІЛЬ ОРГАНІЗМУ ДЕЯКИХ ВИДІВ ПРІСНОВОДНИХ МОЛЮСКІВ

Відомо, що жирні кислоти, які є аліфатичними компонентами ліпідів, відображають екологічні умови та спектр живлення прісноводних молюсків та є переконливим діагностичним маркером функціонального стану цих тварин за змінних умов середовища [77, 158, 254]. Жирні кислоти є найбільш лабільними компонентами ліпідних молекул, швидко й чітко реагують на несприятливий вплив і забезпечують адаптивні можливості організму [51].

Окрім цього, відомо, що жирно-кислотний склад молюсків визначається типом живлення, залежить від дії ендогенних (вік, розмір, спосіб живлення) та екзогенних чинників (кількість, видовий склад та доступність корму, солоність, гідрологічний режим і температурні умови) та характеризується видовою специфічністю [251, 254, 262].

Саме тому метою досліджень, результати яких представлено в цьому розділі, стало вивчення вмісту ЖК в організмі прісноводних молюсків *L. stagnalis* та *U. pictorum*, які є постійним компонентом прісноводних гідроценозів та важливою ланкою трофічної структури екосистеми прісної водойми.

6.1. Особливості жирнокислотного складу *L. stagnalis*

Установлено, що жирнокислотний склад загальних ліпідів *L. stagnalis* представлений 32 жирними кислотами з довжиною вуглецевих ланцюгів від C₈ до C₂₄, серед яких ідентифіковано ЖК із парною і непарною кількістю карбону, розгалужені iso- та anteiso-кислоти, а також ЖК із цис-конфігураціями та транс-формами подвійних зв'язків.

Найнижчими показниками кількісного вмісту ЖК характеризується гемолімфа ставковика звичайного, жирнокислотний спектр якої представлено лише насиченими жирними кислотами – пальмітиною (C_{16:0}) та стеариною (C_{18:0}).

(C_{18:0}), вміст яких становив 35,0 % та 34,1 % відповідно від загальної суми хроматографічних піків (табл. 6.1).

Таблиця 6.1.

Жирнокислотний склад тканин та органів *L. stagnalis*

(% від загальної суми площ піків)

Жирні кислоти	Тканина (орган)			
	гемолімфа	гепатопанкреас	мантія	нога
1	2	3	4	5
Насичені жирні кислоти				
Tetradecanoic acid (C _{14:0})	-	0,45	0,85	0,93
Pentadecanoic acid (C _{15:0})	-	0,37	0,44	0,36
Hexadecanoic acid (C _{16:0})	34,96	9,67	12,65	4,78
Heptadecanoic acid (C _{17:0})	-	1,21	1,19	0,89
Octadecanoic acid (C _{18:0})	34,14	7,65	9,13	7,60
Tetradecanoic 12-methyl (anteiso C _{14:0})	-	0,26	-	-
Hexadecanoic acid, 14-methyl (anteiso-C _{16:0})	-	0,59	0,70	0,32
Pentadecanoic acid, 14-methyl- (iso-C _{15:0})	-	0,11	-	-
Hexadecanoic acid, 15-methyl (iso-C _{16:0})	-	0,83	0,44	0,37
Arachidic acid (C _{20:0})	-	0,14	-	-
Tridecanoic acid, 4,8,12-trimethyl-	-	2,05	0,14	-
Nonanoic acid, methyl ester	-	0,15	-	-
n-Hexadecanoic acid	-	-	-	0,39
ΣНЖК	69,10	23,47	25,54	15,65
Мононенасичені жирні кислоти				
Hexadecenoic acid (C _{16:1})	-	1,01	0,82	6,26
Heptadecenoic acid (C _{17:1})	-	0,13	-	-
Octadecenoic acid cis/trans (C _{18:1n-9})	-	5,00	5,07	5,91
5-Octadecenoic acid (C _{18:1n-5})	-	0,66	-	0,19
Octadecanoic acid, methyl ester (C _{18:1n-10})	-	1,97	1,86	2,22
x-Eicosenoic acid, methyl ester (C _{20:1n-x})	-	0,36	-	-
cis-13-Eicosenoic acid, methyl ester (C _{20:1n-13})	-	4,68	5,56	5,23
cis-11-Eicosenoic acid, methyl ester (C _{20:1n-11})	-	0,99	0,79	0,86
ΣМНЖК	0	14,80	14,10	20,66
Поліненасичені жирні кислоти				
α-Linolenic acid (C _{18:3n-3})	-	3,56	1,46	1,64
Linoleic acid (C _{18:2 cis})	-	4,95	3,34	3,85

Продовж. табл. 6.1

1	2	3	4	5
cis-11,14-Eicosadienoic acid (C _{20:2})	-	4,15	3,23	1,84
cis-8,11,14-Eicosatrienoic acid (C _{20:3n-6})	-	1,31	0,33	0,52
trans-8,11,14-Eicosatrienoic acid (C _{20:3n-3})	-	12,62	13,06	13,22
Arachidonic acid (C _{20:4})	-	0,71	0,61	0,36
5,8,11,14,17-Eicosapentaenoic acid (all-Z)-C _{20:5})	-	7,63	4,21	4,94
5,8,11,14-Docosatetraenoic acid (C _{22:4})	-	4,24	6,49	7,63
4,7,10,13,16,19-Docosaheptaenoic acid (all-Z)-C _{22:6})	-	2,65	-	-
trans-8,11,14-Eicosatrienoic acid	-	-	-	0,21
8,11-Eicosadienoic acid	-	-	-	1,82
ΣПНЖК	0	41,83	32,74	36,02
Інші виявлені речовини				
Tridecanedial	-	0,13	-	-
Spiro[2.9]dodeca-4,8-diene	-	0,20	-	-
Pregnan-3,11-diol-20-one	-	0,10	-	-
Pentanamide, N-ethyl-	-	-	-	0,18
Nonanal dimethyl acetal	-	-	2,79	2,05
Methyl 4,8-dimethylnonanoate	-	-	0,21	-
Heptane, 1,1-dimethoxy-	-	-	-	3,39
exo-Tricyclo[5.3.1.0(2.6)]undecane	-	0,09	-	-
E-1,9-Tetradecadiene	-	1,09	-	0,90
Dodecane, 1,1-dimethoxy-	-	7,92	12,95	11,00
Dodecane, 1-(methoxymethoxy)-	-	0,18	-	-
Dispiro[2.2.2.0]octane, 4,5-cis-diphenyl-	-	0,10	-	-
Decanal dimethyl acetal	-	3,92	4,91	4,27
Cyclopentadecanone, 2-hydroxy-	-	-	-	0,23
Cyclooctene, 1,2-dimethyl-	-	0,11	-	-
Cyclohexene, 1,2-dimethyl-	-	-	0,58	-
Cyclohexane, cyclopropylidene-	-	0,31	-	-
Cyclohexane, 1,2,4-triethenyl-	-	-	0,25	-
Cholesterol	-	-	-	0,14
Cholest-5-en-3-ol (3.beta.)-, acetate	-	-	0,10	-
Bicyclo[3.1.0]hexan-2-one, 4-methyl-1-(1-methylethyl)-, (1.alpha.,4.beta.,5.alpha.)-	-	0,18	0,16	-
Bicyclo[10.1.0]tridec-1-ene	-	-	-	0,56
9-Borabicyclo[3.3.1]nonane, 9-hydroxy-	-	0,12	-	-
9,12-Tetradecadien-1-ol, acetate, (Z,E)-	-	-	-	0,59
8-Dodecen-1-ol, acetate, (Z)-	-	-	0,80	-
3-Methylpenta-1,3-diene-5-ol, (E)-	9,77	-	-	-
3,4-Octadiene, 7-methyl-	-	0,27	-	-

Продовж. табл. 6.1

1	2	3	4	5
2-Tridecanol	5,30	-	-	-
2-Methyl-d-glucose	-	-	-	0,15
26-Nor-5-cholesten-3.beta.-ol-25-one	-	0,19	0,35	1,12
2(1H)-Naphthalenone, octahydro-4a-methyl-7-(1-methylethyl)-, (4a.alpha.,7.beta.,8a.beta.)-	-	-	-	0,80
1-Propenylaziridine	3,17	-	-	-
1-Nonadecanol	12,66	-	-	-
1-Hexadecyne	-	-	1,30	-
1-Heptadecyne	-	-	0,15	-
1-Eicosanol	-	-	0,19	-
18-Nonadecen-1-ol	-	-		0,21
1,7-Octadiene, 3,6-dimethylene-	-	0,65	-	-
1,6,10-Dodecatriene, 7,11-dimethyl-3-methylene-, (E)-	-	0,07	-	-
1,4-Methanobenzocyclodecene, 1,2,3,4,4a,5,8,9,12,12a-decahydro-	-	0,81	-	-
1,3-Cyclooctadiene	-	0,43	-	-
(R)-(-)-(Z)-14-Methyl-8-hexadecen-1-ol	-	-	1,15	-
Ethyl 5,8,11,14,17-icosapentaenoate	-	3,04	1,75	2,07
Σ інших компонентів	30,90	19,91	27,63	27,67
Загальна сума	100	100	100	100

Окрім відзначених ЖК у незначних кількостях виділено 4 компоненти, що не належать до жирних кислот: 1-нонадекан, 3-метилпента-1,3-дієн-5-ол (*E*), 2-тридеканол та 1-пропенілазиридин (рис. 6.1.1.).

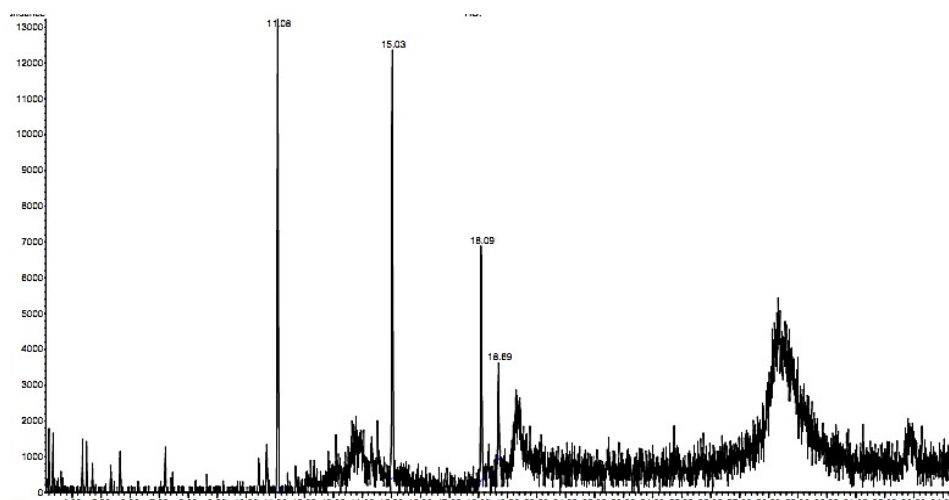


Рис. 6.1.1. Хроматограма виходу одного з піків жирних кислот загальних ліпідів гемолімфи неінвазованих *L. stagnalis*

У гепатопанкреасі *L. stagnalis* виявлено 29 ЖК, серед яких 12 НЖК, 8 МНЖК та 9 ПНЖК (рис. 6.1.2).

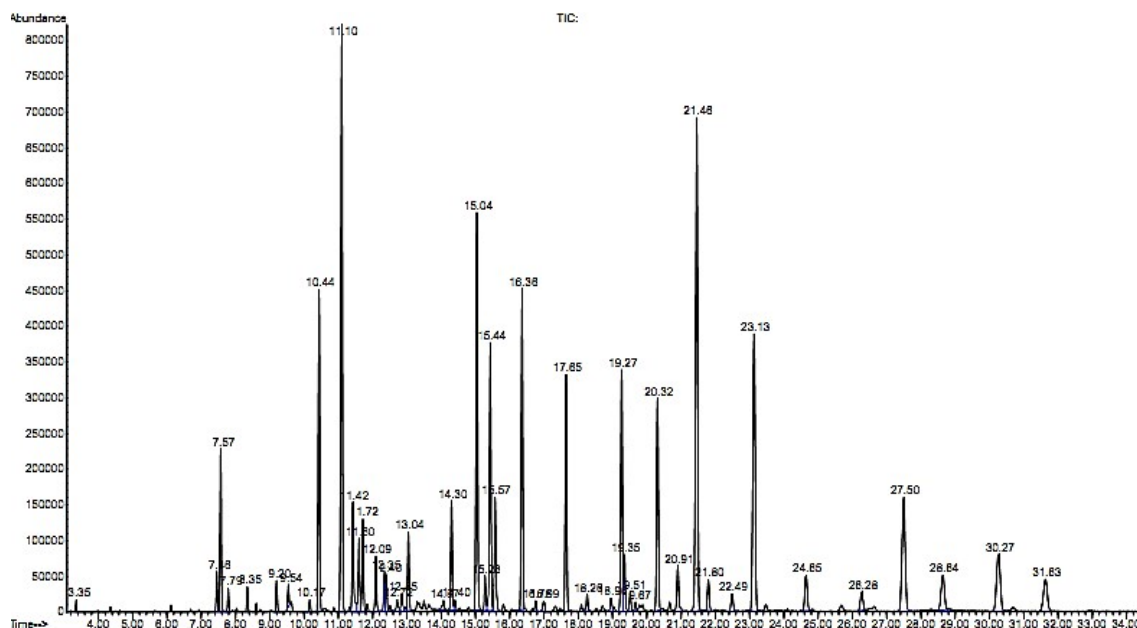


Рис. 6.1.2. Хроматограма виходу одного з піків жирних кислот загальних ліпідів гепатопанкреасу неінвазованих *L. stagnalis*

Серед НЖК, як і в гемолімфі, переважали пальмітинова ($C_{16:0}$) та стеаринова ($C_{18:0}$) жирні кислоти, вміст яких становив відповідно 9,7 % та 7,6 % від суми всіх компонентів, що, імовірно, зумовлено типом живлення *L. stagnalis*, який є детритофагом, живиться великими частками органічного матеріалу та переробляє екскременти і живих водних безхребетних [22]. Відомо [254], що детритний матеріал є джерелом насичених та мононенасичених C_{14} - C_{18} жирних кислот. У гепатопанкреасі незначна частка припадала на iso-14-метил-пентадеканову ($C_{15:0}$) та арахінову ($C_{20:0}$) жирні кислоти, вміст яких становив відповідно 0,11 % та 0,14 % від загальної кількості.

Дослідження жирнокислотного складу гепатопанкреасу ставковика звичайного показало значний ступінь ненасиченості його ліпідів (56,6 % від загальної суми). При цьому частка МНЖК становила лише 14,8 %. Серед МНЖК домінуюча група представлена *cis*- та *trans*-формами олеїнової ($C_{18:1n-9}$) кислоти та *cis*-13-ейкозеновою ($C_{20:1n-13}$) ЖК, що становило відповідно 5,0 % та 4,7 %. Ще 2,0 % від загальної суми припадало на олеїнову жирну кислоту ($C_{18:1n-10}$), яка, як

відомо, може бути проміжною ланкою та попередником для вищих довголанцюгових ПНЖК. Однак кількість усіх інших МНЖК, виявлених для цього органу, була менше 1%. Цікаво, що гепатопанкреас *L. stagnalis* значною мірою є депо ПНЖК, частка яких становить 41,8 % від усієї суми. Окрім цього, відомо, що ефективність переносу n-3 кислот трофічним ланцюгом у два рази вища за ефективність переносу всіх сумарних органічних речовин (вуглецю), а тому ці ПНЖК, що продукуються мікрободоростями, підлягають окисленню меншою мірою, ніж інші органічні речовини, та накопичуються в біомасі організмів верхніх трофічних рівнів [22, 175]. Такий істотний вміст поліненасичених жирних кислот зумовлює низьку в'язкість клітинних мембран і, відповідно, високу активність та оптимальне функціонування мембранних ферментних систем [254].

Серед дієнових ЖК найвищі показники зафіксовано для лінолевої ЖК (cis-C_{18:2}) родини ω-6 (4,95 %), яка є біохімічним попередником ліноленової та арахідонової кислот, які відіграють важливу роль у забезпеченні функціонування біологічних мембран, є попередниками ключових ендогормонів, що впливають на ріст, розвиток, розмноження тварин і беруть участь в адаптації організму до навколишнього середовища [139].

Окрім лінолевої ЖК, серед n-6 ПНЖК у невеликих кількостях виявлено 5,8,11,14-докозатетраєнову (C_{22:4}), cis-11,14-ейкозадієнову (C_{20:2}), cis-8,11,14-ейкозатрієнову (C_{20:3n-6}) та арахідонову (C_{20:4}) ЖК. Такий низький вміст арахідонової кислоти (0,7 %) може свідчити про її інтенсивне використання як у процесах ферментативного (генерація простагландинів), так і неферментативного пероксидного окиснення, що важливо в адаптивних процесах організму при зміні умов проживання та антропогенних навантаженнях [254]. Окрім цього, відомо, що продукти ейкозапентаєнової кислоти (яка виявлена в цьому органі в значній кількості) здійснюють протилежну дію речовинам арахідонового каскаду [94, 164].

Щодо трієнових ПНЖК, то серед них за кількісними показниками в гепатопанкреасі *L. stagnalis* переважала α-ліноленова ЖК (C_{18:3n-3}) родини n-3

(3,56 % від загальної кількості). Зазначаємо, що значні показники, отримані для ЖК $C_{18:2n-6}$ та $C_{18:3n-3}$, можуть свідчити про наявність зелених та діатомових водоростей у кормових об'єктах ставковика звичайного, адже саме лінолева та α -ліноленова ЖК вважаються біомаркерами цих водоростей. Серед n-3 полієнових кислот у гепатопанкреасі в значній кількості виявлено також 5,8,11,14,17-ейкозапентаєнову ЖК, (all-Z)- ($C_{20:5}$), вміст якої становив 7,6 %. Єдиною ідентифікованою гексаєною ЖК є 4,7,10,13,16,19-докозагексаєнова (all-Z) ($C_{22:6}$) у кількості 2,6 %. Відомо, що ДГК належить важлива роль в адаптації тварин до дії різних чинників середовища, що зумовлено її здатністю вбудовуватися до складу фосфоліпідного матриксу мембрани та значною мірою визначати в'язкість мембрани, активність ферментів і брати участь у формуванні натрієвих каналів [22].

Помітною особливістю отриманого жирнокислотного спектру ліпідів мантиї *L. stagnalis* (рис. 6.1.3) є домінування полієнових ЖК із 2–6 подвійними зв'язками, (32,7 % від загальної кількості) в основному за рахунок полієнових ЖК $\omega 3$ родини, таких, як trans-8,11,14-ейкозатрієнова ($C_{20:3n-3}$) та 5,8,11,14,17-ейкозапентаєнова (all-Z) ($C_{20:5}$) ЖК, вміст яких становив відповідно 13,0 та 4,2 %.

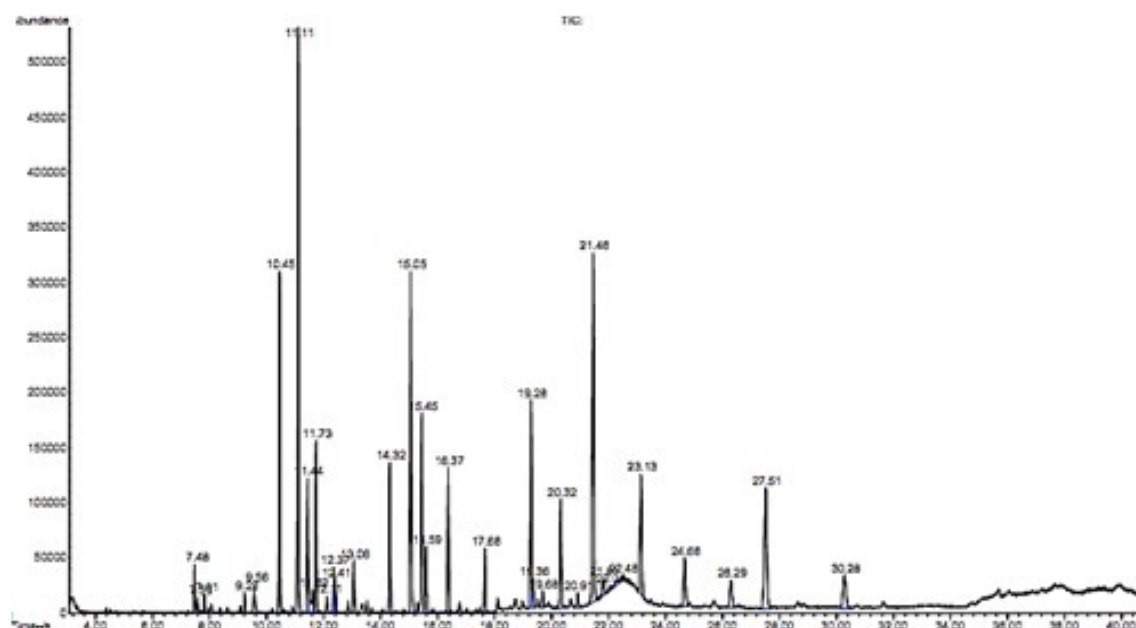


Рис. 6.1.3. Хроматограма виходу одного з піків жирних кислот загальних ліпідів мантиї неінвазованих *L. stagnalis*

Однак зауважимо, що кількісні показники вмісту α -ліноленової кислоти ($C_{18:3n-3}$) були незначними (1,5 %), а докозагексаєнної ЖК ($C_{22:6}$) не виявлено зовсім. Така відсутність $C_{22:6}$ може зумовлюватися низьким коефіцієнтом конверсії $C_{20:5n-3}$ кислоти в $C_{22:6n-3}$ кислоту в дослідженому органі [240].

Установлено, що серед ω -6 ПНЖК домінуюча група представлена 5,8,11,14-докозатетраєнною ($C_{22:4}$), лінолевою ($C_{18:2}$) та *cis*-11,14-ейкозадієнною ($C_{20:2}$) ЖК, вміст яких становив відповідно 6,49 %, 3,34 % та 3,23 %. Варто відзначити, що мантія ставковика звичайного характеризується низькою концентрацією арахідонової кислоти ($C_{20:4}$), що може свідчити про пригнічення її біосинтезу з аліментарного попередника – лінолевої кислоти в реакціях елонгації та десатурації, оскільки відомо, що саме цей шлях є основним для забезпечення організму $C_{20:4}$ [254]. Окрім цього, відомо, що ефективність біосинтезу залежить від кількості $C_{18:2n-6}$ та від активності ферментів, які беруть участь у процесах елонгації та десатурації [164]. Найвищі показники серед МНЖК зареєстровано для *cis*-13-ейкозенової кислоти ($C_{20:1n-13}$) та *cis-i trans* форм олеїнової ЖК ($C_{18:1n-9}$) (ця кислота є основною моноєнною), які становили 5,56 та 5,07 % відповідно. Зареєстровано також наявність $C_{18:1n-10}$ ЖК кількістю 1,86 %. Водночас кількості установлених для цього органу пальмітолеїнової ($C_{16:1}$) та *cis*-11-ейкозенової ($C_{20:1}$) ЖК не перевищувала 1%. Оскільки значна частина жирнокислотних компонентів ліпідів у гідробіонтів з'являється безпосередньо з їжі, то отримані результати значною мірою відображають склад кормових об'єктів досліджених нами тварин.

Серед НЖК, як для всіх інших органів цього виду, у найбільшій кількості виявлені пальмітинова ($C_{16:0}$) та стеаринова ($C_{18:0}$) ЖК, вміст яких становив відповідно 12,65 % та 9,13 % від загальної кількості всіх виявлених сполук у ліпідному екстракті. Окрім цих ЖК, серед насичених жирних кислот виявлено гептадеканову ЖК ($C_{17:0}$) кількістю 1,19 %, а також міристинову ($C_{14:0}$), гексадеканову 15-метил (*iso*- $C_{16:0}$), пентадеканову ($C_{15:0}$), 14-метил гексадеканову (*anteiso*- $C_{16:0}$) та 4,8,12-триметил-тридеканову ЖК, вміст яких не перевищував 1 % (табл. 6.1). Жирні кислоти з непарною кількістю атомів карбону, синтез яких

починається з пропіоніл-КоА, трапляються в природі вкрай рідко [186], а тому їх виявлення є досить цікавим.

У нозі тварин жирнокислотний спектр (рис. 6.1.4) представлений 8 НЖК, 6 МНЖК та 10 ПНЖК. Серед НЖК найвищі показники відзначено для стеаринової ЖК ($C_{18:0}$), що становило 7,6 %.

Вміст пальмітинової ($C_{16:0}$) ЖК був дещо нижчим і становив 4,78 %. Окрім цих ЖК, у кількостях, що не перевищували 1 %, виявлено також 15-метил-гексадеканову ($iso-C_{16:0}$), гептадеканову ($C_{17:0}$), пентадеканову ЖК ($C_{15:0}$), міристинову ($C_{14:0}$) та 14-метил-гексадеканову кислоту ($anteiso-C_{16:0}$).

Серед МНЖК переважали пальмітоолеїнова ЖК ($C_{16:1}$), *cis*- та *trans* олеїнова кислота ($C_{18:1n-9}$) та *cis*-13-ейкозенова кислота, що становили відповідно 6,26 %, 5,9 % та 5,2 %. Дещо нижчі показники отримано для олеїнової ЖК ($C_{18:1n-10}$) – 2,22 %. Вміст *cis*-11-ейкозенової кислоти ($C_{20:1n-11}$) та 5-олеїнової кислоти ($C_{18:1n-5}$) був незначним (табл. 6.1).

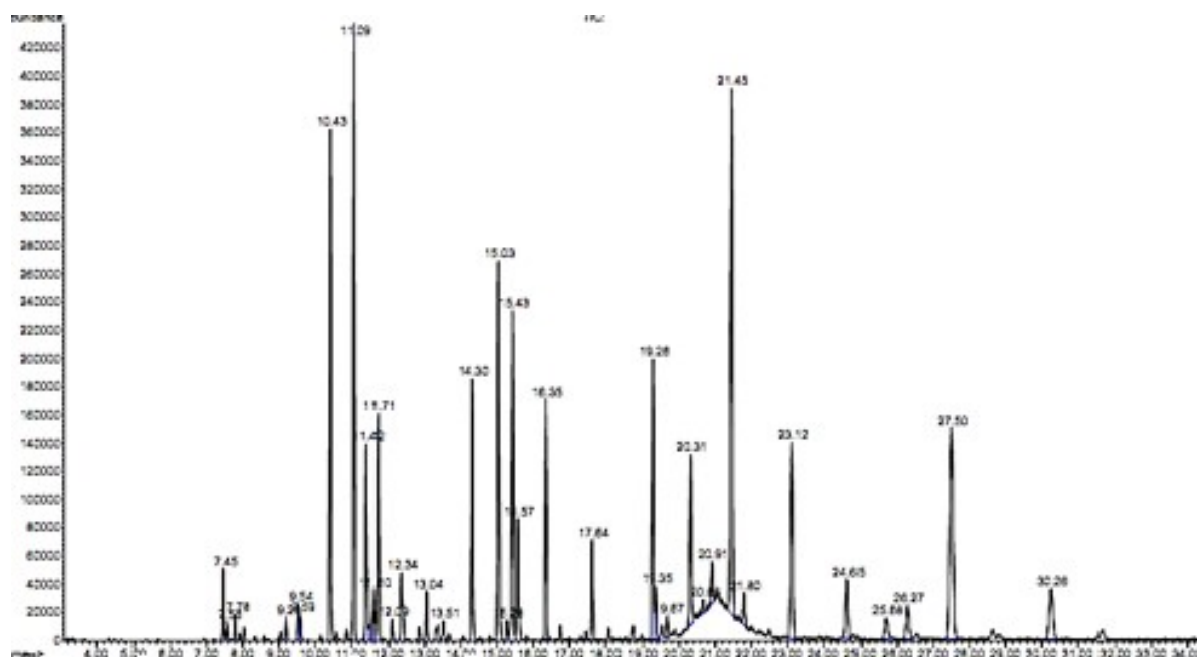


Рис. 6.1.4. Хроматограма виходу одного з піків жирних кислот загальних ліпідів ноги неінвазованих *L. stagnalis*.

Показовою особливістю отриманого жирнокислотного спектра ноги *L. stagnalis* є переважання вмісту полієнових ЖК, що становило 49,7 % від суми

всіх отриманих на хроматограмі піків. Серед n-3 найвищими показниками характеризувалася trans-8,11,14-ейкозатрієнова кислота ($C_{20:3n-3}$) – 13,2 %, на вміст 5,8,11,14,17-ейкозапентаєнної кислоти (all-Z) ($C_{20:5}$) припадало 4,9 %. Вміст α -ліноленової ЖК ($C_{18:3n-3}$) був невеликим (1,6 %). Серед ЖК родини n-6 найвищі показники встановлено для 5,8,11,14-докозатетраєнної кислоти ($C_{22:4}$) та cis-лінолевої ЖК ($C_{18:2}$), які становили відповідно 7,6 % та 3,8 %. Вміст виявлених у нозі cis-11,14-ейкозадієнної ($C_{20:2}$), cis-8,11,14-ейкозатрієнної ($C_{20:3n-6}$) та арахідонової ($C_{20:4}$) ЖК був незначним. Такий низький рівень ЕПК та повна відсутність ДГК у нозі ставковика звичайного, імовірно, може свідчити про використання цих ЖК як власний внутрішній резерв для підтримування необхідного рівня ненасиченості мембранних ліпідів у тканинах цих тварин [118].

6.2. Вплив трематодної інвазії на вміст жирних кислот в організмі *L. stagnalis*

Характеристика жирнокислотного складу організму інвазованих *L. stagnalis*

На основі проведеного дослідження встановлено, що жирнокислотний спектр тканин та органів інвазованих тварин загалом подібний до такого в організмі тварин, не вражених трематодною інвазією (табл. 6.2).

Таблиця 6.2.

Жирнокислотний склад тканин та органів *L. stagnalis*, вражених трематодною інвазією (% від загальної суми площ піків)

Жирна кислота	Тканина (орган)			
	гемолімфа	гепатопанкреас	мантія	нога
1	2	3	4	5
Насичені жирні кислоти				
Tetradecanoic acid ($C_{14:0}$)	-	0,33	-	-

Продовж. табл. 6.2

1	2	3	4	5
Tridecanoic acid (C _{13:0})	-		0,54	0,66
Tetradecanoic 12-methyl (anteiso C _{14:0})	-	0,15	-	-
Pentadecanoic acid (C _{15:0})	-	0,35	0,45	0,35
Hexadecanoic acid (C _{16:0})	36,88	10,27	10,54	8,50
Hexadecanoic acid, 15-methyl (iso-C _{16:0})	-	1,05	0,52	0,47
Hexadecanoic acid, 14-methyl (anteiso-C _{16:0})	-	1,01	1,20	0,83
Heptadecanoic acid (C _{17:0})	-	1,34	1,15	0,83
Octadecanoic acid (C _{18:0})	33,51	10,07	9,15	7,69
Nonadecanoic acid (C _{19:0})	-	0,24	-	-
Arachidic acid (C _{20:0})	-	0,21	-	-
Tridecanoic acid, 4,8,12-trimethyl-	-	1,18	0,55	0,19
n-Hexadecanoic acid	-	0,43	-	-
Nonanoic acid	-	-	-	-
Dodecanoic acid, 4-methyl-	-	-	-	0,10
ΣНЖК	70,39	26,63	24,11	19,61
Мононенасичені жирні кислоти				
Hexadecenoic acid (C _{16:1})	-	0,84	0,30	0,66
Heptadecenoic acid (C _{17:1})	-	0,19	-	-
5-Octadecenoic acid (C _{18:1n-5})	-	0,58		0,24
Octadecenoic acid (C _{18:1n-9}) c/t	-	6,16	5,26	5,98
Octadecanoic acid (C _{18:1n-10})	-	3,12	2,07	2,81
cis-11-Eicosenoic acid (C _{20:1n-11})	-	1,0	0,95	0,97
cis-13-Eicosenoic acid (C _{20:1n-13})	-	6,14	6,74	5,58
x-Eicosenoic acid (C _{20:1n-x})	-	0,50	-	0,14
9,12-Octadecadienoic acid	-	-	1,94	-
ΣМНЖК	0	18,53	17,26	16,38
Поліненасичені жирні кислоти				
Linoleic acid (C _{18:2} cis)	-	6,96	2,92	4,80
α-Linolenic acid (C _{18:3n-3})	-	3,50	0,79	2,01
γ-Linolenic acid (C _{18:3n-6})	-	0,23	-	-
cis-11,14-Eicosadienoic acid (C _{20:2})	-	3,92	3,03	3,46
trans-8,11,14-Eicosatrienoic acid (C _{20:3n-3})	-	11,2	14,07	13,19
cis-8,11,14-Eicosatrienoic acid (C _{20:3n-6})	-	0,96		0,83
Arachidonic acid (C _{20:4})	-	1,23	0,24	0,59
5,8,11,14,17-Eicosapentaenoic acid (all-Z)- (C _{20:5})	-	9,03	4,03	4,38
5,8,11,14-Docosatetraenoic acid (C _{22:4})	-	2,93	6,83	8,01
4,7,10,13,16,19-Docosahexaenoic acid, (all-Z)-C _{22:6}	-	1,66	-	-
ΣПНЖК	0	41,63	31,90	37,27
Інші, виявлені компоненти				
Ethyl 5,8,11,14,17-icosapentaenoate	-	2,35	1,36	1,54
1,3-Cyclooctadiene	-	0,26	-	-

Продовж. табл. 6.2

1	2	3	4	5
1-Hexadecyne	-	-	0,28	-
1-Octadecyne	-	-	2,38	0,82
1-Pent-4-enylnaphthalene	-	0,09	-	-
1-Pentadecyne	-	-	0,27	-
1-Pentanol, 2,2-dimethyl-	5,10	-	-	-
2(1H)-Pentalenone, 3,3a,4,6a-tetrahydro-	-	0,21	-	-
2-Tridecanol	4,78	-	-	-
3-Undecen-5-yne, (Z)-	-	0,45	-	-
8-Dodecenol	-	0,26	-	-
8-Hexadecyne	-	0,25	-	-
9-Eicosyne	-	0,42	-	0,26
Acetic acid, chloro-, hexadecyl ester	-	-	0,20	0,14
Bicyclo[10.1.0]tridec-1-ene	-	-	0,66	0,56
Cyclohexane, 1-methyl-4-(1-methylethenyl)-, trans-	-	0,19	-	-
Cyclooctene, 4-ethenyl-	-	-	0,59	-
Decanal dimethyl acetal	-	-	2,56	3,90
Dodecane, 1,1-dimethoxy-	-	4,91	14,93	14,13
Heptane, 1,1-dimethoxy-	-	0,85	-	-
Isoheptadecanol	10,09	-	-	-
Nonanal dimethyl acetal	-	2,28	3,27	-
Oxirane, decyl-	-	-	0,24	-
Pentafluoropropionic acid, octadecyl ester	9,64	-	-	-
Undecanal dimethyl acetal	-	0,68	-	0,14
Octanal dimethyl acetal	-	-	-	2,38
Z,E-2,13-Octadecadien-1-ol	-	-	-	0,85
Benzoic acid, methyl ester	-	-	-	0,50
Z,Z-6,13-Octadecadien-1-ol acetate	-	-	-	0,46
4-Octanol, 4,5-dimethyl-	-	-	-	0,22
Tricyclo[4.4.0.0(2,8)]dec-3-en-5-ol	-	-	-	0,19
4,9-Decadienoic acid, 2-nitro-, ethyl ester	-	-	-	0,14
Oxirane, decyl-	-	-	-	0,13
3-Dodecyne	-	-	-	0,13
2-Octanol, 8,8-dimethoxy-2,6-dimethyl-	-	-	-	0,12
Cyclopentane, 1,3-dimethyl-2-(1-methylet	-	-	-	0,11
Σ інших компонентів	29,61	13,21	26,73	26,74
Загальна сума	100	100	100	100

Також ідентифіковано моноєнові, дієнові, трієнові та тетраєнові ЖК з парною і непарною кількістю карбону, розгалужені iso- та anteiso-кислоти, а також ЖК із цис-конфігураціями та транс-формами подвійних зв'язків.

Окрім цього, на хроматограмі виділено інші речовин, що не належать до жирних кислот. Зауважимо, що жирнокислотний профіль характеризується тканинно-органною специфічністю.

У гемолімфі інвазованих тварин, аналогічно до неінвазованих молюсків жирнокислотний спектр представлений тільки насиченими жирними кислотами – пальмітиною ($C_{16:0}$) та стеариною ($C_{18:0}$).

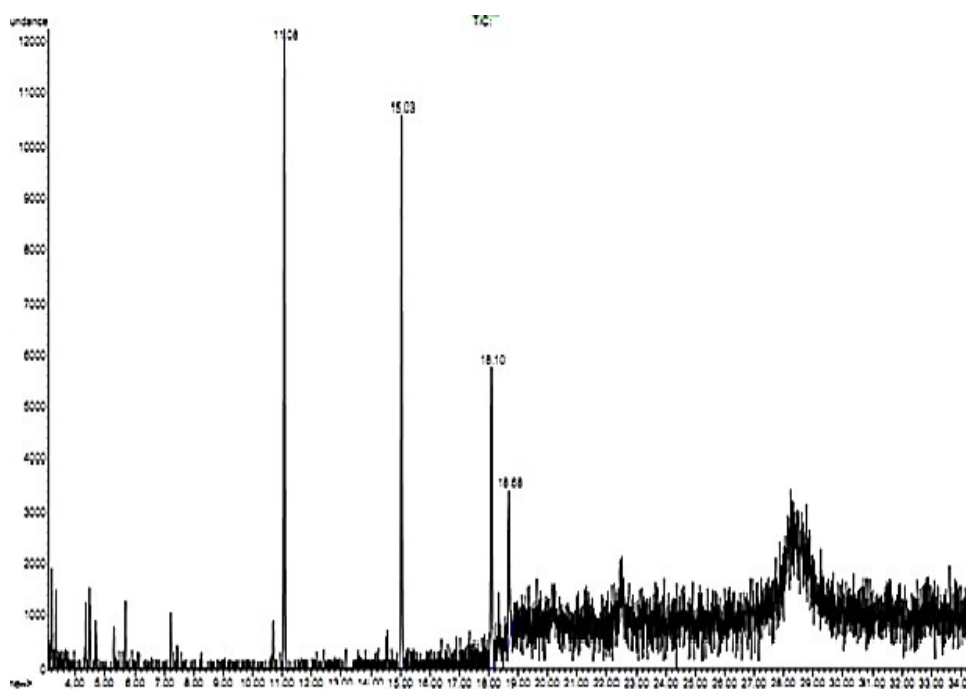


Рис. 6.2.1. Хроматограма виходу одного з піків жирних кислот загальних ліпідів гемолімфи інвазованих *L. stagnalis*

Жирнокислотний спектр гепатопанкресу інвазованих тварин представлений 33 ЖК, серед яких 15 – НЖК, 8 МНЖК та 10 ПНЖК. У спектрі ЖК виявлено коротко-, середньо- та довголанцюгові ЖК (рис. 6.2.2).

Серед насичених жирних кислот у найбільших кількостях знайдено пальмітинову ($C_{16:0}$) та стеаринову ($C_{18:0}$) кислоти, вміст яких становив відповідно 10,3 та 10,1 % від загальної кількості. Цікаво, що в гепатопанкреасі інвазованої вибірки зафіксовано наявність нонадеканової кислоти ($C_{19:0}$), якої не виявлено в гепатопанкреасі молюсків, вільних від інвазії.

Основну групу серед мононенасичених жирних кислот гепатопанкреасу інвазованих *L. stagnalis* представляють *cis*- та *trans* форми олеїнової кислоти ($C_{18:1n-9}$) та *cis*-13-ейкозенова кислота ($C_{20:1n-13}$), вміст яких склав 6,16 та 6,14 %. Зафіксовано також наявність $C_{18:1n-10}$ кількістю 3,12 %. Усі інші МНЖК виявлено в цьому органі або в слідових кількостях, або в кількостях, що не перевищували 1 % (табл. 6.2).

Відзначаємо, що гепатопанкреас досліджуваних молюсків має значний ступінь поліненасиченості: на вміст ПНЖК припадало 41,63 % загальної кількості компонентів, зафіксованих на хроматограмі.

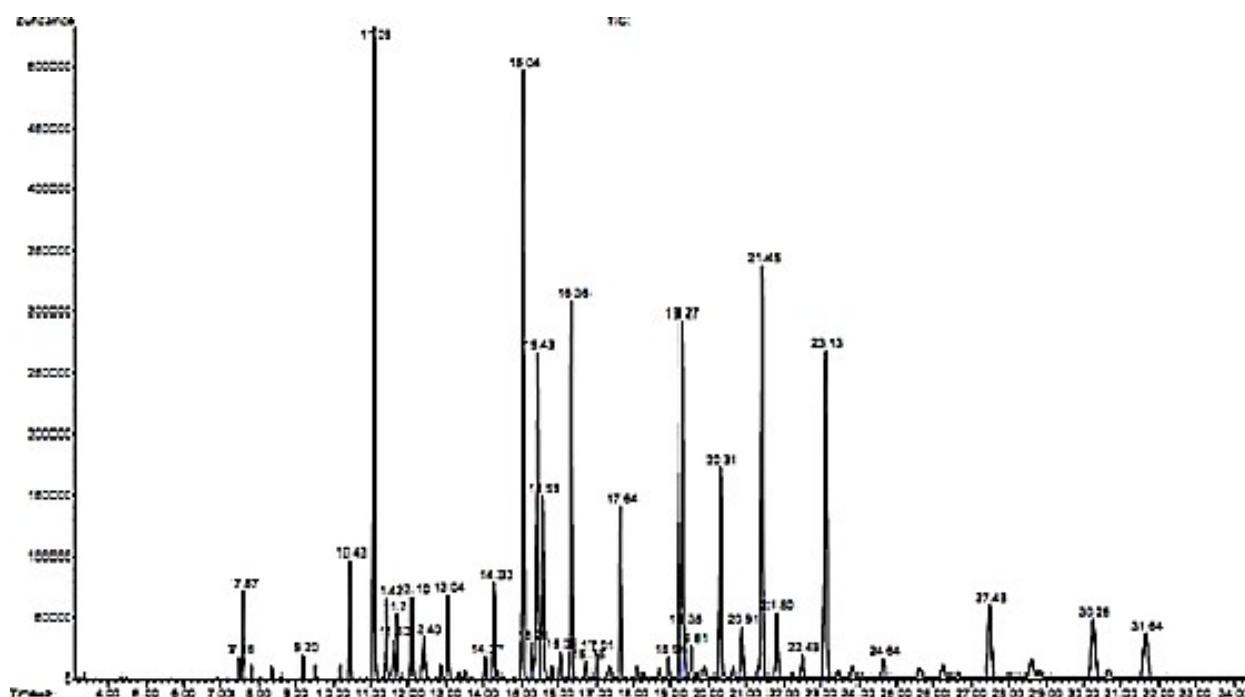


Рис. 6.2.2. Хроматограма виходу одного з піків жирних кислот загальних ліпідів гепатопанкреасу інвазованих *L. stagnalis*

Як і в неінвазованих молюсків, серед дієнових кислот найвищі показники відмічено для *cis*-форми лінолевої кислоти, вміст якої становив 6,96 % від усіх компонентів. Ще 3,91 % загального вмісту займала *cis*-11,14-ейкозадієнова кислота ($C_{20:2}$) родини *n*-6 жирних кислот. Зафіксовано наявність таких кислот цієї родини: *cis*-8,11,14-ейкозатрієнову кислоту ($C_{20:3n-6}$), арахідонову ($C_{20:4}$), 5,8,11,14-докозатетраєнову кислоту ($C_{22:4}$) γ -ліноленову кислоту ($C_{18:3n-6}$).

Родина n-3 ПНЖК представлена найбільше trans-8,11,14-ейкозатрієною ($C_{20:3n-3}$) та 5,8,11,14,17-ейкозапентаєною (all-Z)- ($C_{20:5}$) жирними кислотами на рівні 11,20 % та 9,03 %. У незначних кількостях виявлено α -ліноленову кислоту $C_{18:3n-3}$ та 4,7,10,13,16,19-докозагексаєнову кислоту (all-Z)- $C_{22:6}$.

У мантиї інвазованих ставковиків аналогічно до інших органів, серед насичених жирних кислот домінують пальмітинова та стеаринова жирні кислоти (10,54 % та 9,15 % відповідно).

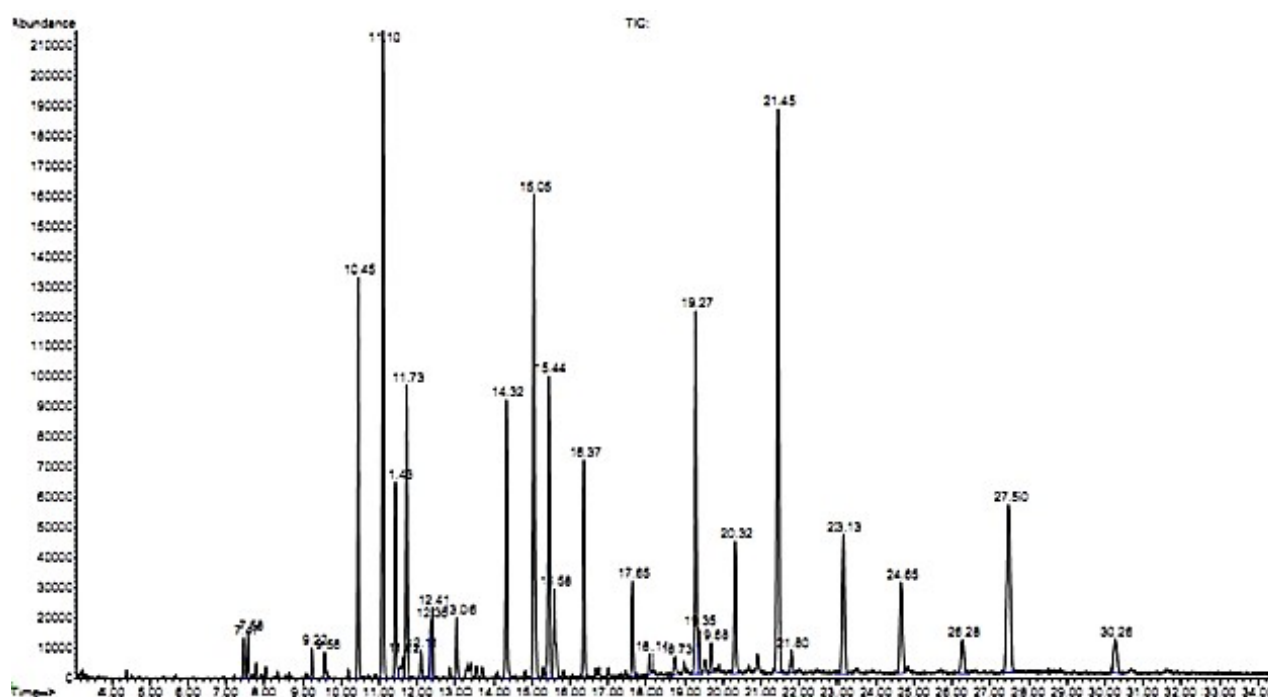


Рис. 6.2.3. Хроматограма виходу одного з піків жирних кислот загальних ліпідів мантиї інвазованих *L.stagnalis*

У дуже незначних кількостях виявлено тридеканову ($C_{14:0}$), пентадеканову ($C_{15:0}$) та гептадеканову ($C_{17:0}$) жирні кислоти. Також зафіксовано наявність метильованих кислот і кислот із розгалуженим ланцюгом – 4,8,12-триметил-тридеканову кислоту, 15-метил-ізо- $C_{16:0}$ та 14-метил-антейзо- $C_{16:0}$.

Концентрація моноєнових жирних кислот у мантиї *L. stagnalis* зростала в ряді: пальмітоолеїнова ($C_{16:1}$) < cis-11-ейкозенова ($C_{20:1n-11}$) < 9,12-октадеканова < октадеканова ($C_{18:1n-10}$) < cis/trans октадеканова ($C_{18:1n-9}$) < cis-13-ейкозенова кислота ($C_{20:1n-13}$).

Щодо вмісту полієнових жирних кислот у мантиї інвазованих *L. stagnalis*, то серед n-3 ЖК найвищі показники одержано для trans-8,11,14-ейкозатрієнної ЖК ($C_{20:3n-3}$), вміст якої становив 14,07 %. Окрім цього, зафіксовано наявність 5,8,11,14,17-ейкозопентаєнної (all-Z)- ($C_{20:5}$) та α -ліноленової ($C_{18:3n-3}$) ЖК. Серед n-6 ЖК переважна група представлена 5,8,11,14-докозатетраєнною ($C_{22:4}$) та cis-11,14-ейкозадієнною ($C_{20:2}$). У незначній кількості було виділено cis-ізомер лінолевої кислоти (2,92 %).

Вміст арахідонової кислоти ($C_{20:4}$) в мантиї інвазованих молюсків був дуже мізерним – 0,24 %. Також варто відзначити відсутність у мантиї інвазованих *L. stagnalis* cis-8,11,14-ейкозатрієнної жирної кислоти ($C_{20:3n-6}$), яка була виявлена в цьому самому органі неінвазованих молюсків.

У нозі серед НЖК доміантними в жирнокислотному профілі є ЖК $C_{16:0}$ та $C_{18:0}$ ЖК, що становило 8,49 % та 7,69 % усіх компонентів (рис. 6.2.4).

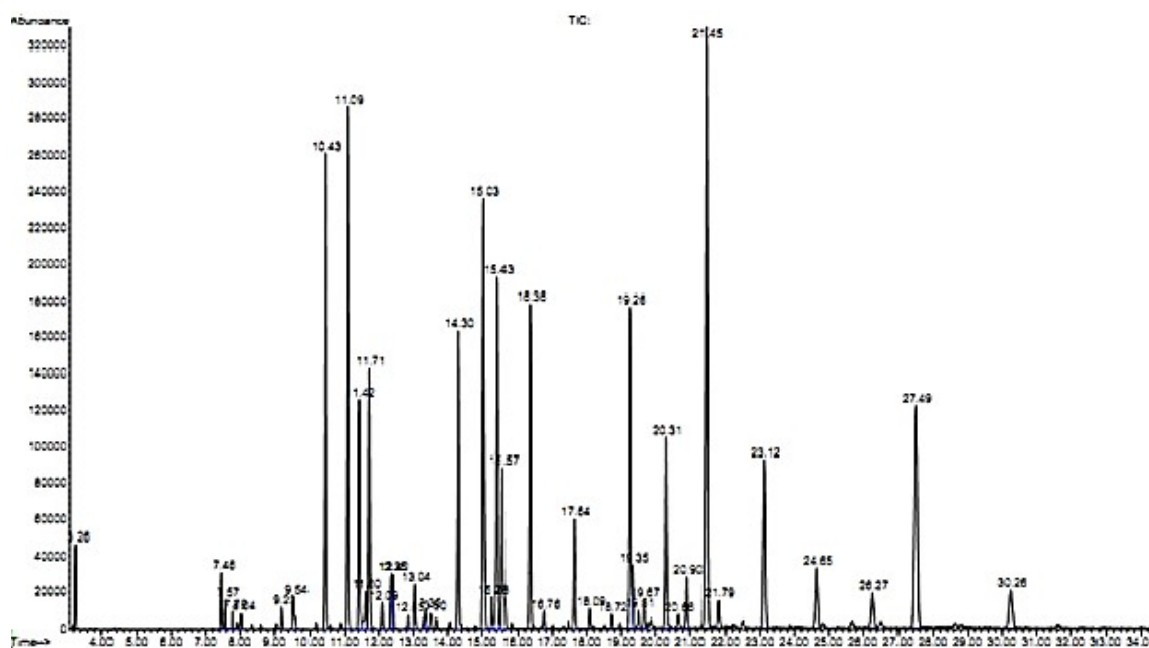


Рис. 6.2.4. Хроматограма виходу одного з піків жирних кислот загальних ліпідів ноги інвазованих *L. stagnalis*

Частка інших жирних кислот із парною кількістю атомів карбону у вуглеводневому радикалі: тетрадеканової кислоти, пентадеканової,

гептадеканової, а також метильованих кислот 15-метил-ізо- $C_{16:0}$ та 14-метил-антейзо- $C_{16:0}$ не перевищувала 1 %.

Серед МНЖК у нозі досліджуваних молюсків переважала олеїнова жирна кислота (представлена сумою ізомерів) (5,98 %) та *cis*-13-ейкозенова кислота (5,58 %). Ще 2,8 % вмісту становила $C_{18:1n-10}$. Частка всіх інших виявлених МНЖК – менше 1 %, або вони виявлені в слідових кількостях.

Серед полієнових ЖК у нозі інвазованих тварин найвищі показники вмісту отримано для *trans*-8,11,14-ейкозатрієнової ($C_{20:3n-3}$) та 5,8,11,14-докозатетраєнової ($C_{22:4}$) ЖК, вміст яких становив відповідно 13,19 % та 8,01 %. Зафіксовано також наявність *cis*-ізомера лінолевої ($C_{18:2}$), 5,8,11,14,17-ейкозапентаєнової (*all-Z*)-($C_{20:5}$), *cis*-11,14-ейкозадієнової ($C_{20:2}$) та незначні кількості α -ліноленової ($C_{18:3n-3}$) жирної кислоти. Вміст *cis*-8,11,14-ейкозатрієнової ($C_{20:3n-6}$) та арахідонової ($C_{20:4}$) жирних кислот не перевищував 1 %.

Особливості вмісту ЖК в організмі ставковика звичайного за дії трематодної інвазії

На основі аналізу отриманих результатів встановлено різноспрямовані зміни в кількісному вмісті жирних кислот за дії трематодної інвазії в досліджуваних тканинах та органах *L. stagnalis*.

Зокрема, у жирнокислотному спектрі загальних ліпідів організму ставковиків за дії трематодної інвазії встановлено незначне збільшення вмісту НЖК у гемолімфі (від 69,1 % до 70,4 %), у гепатопанкреасі (від 23,5 % до 26,6 %), у нозі (від 15,6 % до 19,6 % та їх зменшення в мантиї від 25,5 % до 24,1 %).

Для МНЖК динаміка дещо відмінна: збільшення їх вмісту в гепатопанкреасі від 14,8 % до 18,5 %, у мантиї від 14,1 % до 17,3 % та зниження показників від 20,7 % до 16,4 % у нозі.

За дії трематодної інвазії кількісний вміст ПНЖК у гепатопанкреасі практично не змінюється – 41,8 % та 41,6 % відповідно. У мантиї відзначаємо зниження показників від 32,7 % до 31,9 %, а у нозі їх збільшення від 36,0 % до 37,3 %.

Насичені жирні кислоти

Установлено, що в гемолімфі тварин інвазія майже не впливає на якісний та кількісний склад ЖК, адже розходження показників двох виявлених жирних кислот – $C_{16:0}$ та $C_{18:0}$ – між інвазованою та неінвазованою вибіркою було в межах 5 % (додаток 3. 1).

Проведені дослідження показали, що трематодна інвазія призводить до зниження вмісту тетрадеканової кислоти $C_{14:0}$ у всіх органах досліджуваних молюсків: на 25,6–36,8 % щодо показників контрольної групи (додатки 3. 2–3. 4).

Установлено також відсутність статистично достовірних відмінностей між інвазованими та інтактними тваринами у вмісті $C_{15:0}$ незалежно від досліджуваного органу.

Ми виявили, що динаміка вмісту пальмітинової кислоти $C_{16:0}$ за дії трематодної інвазії характеризувалася тканинно-органною специфічністю: зафіксовано зниження показників на 16,6 % у мантиї та їх зростання на 77,5 % у нозі. Водночас для гепатопанкреасу та гемолімфи досліджуваних тварин не відзначено статистично достовірних відмінностей між інвазованими та інтактними тваринами (значення показників були на рівні контрольної групи).

Дія трематодної інвазії призводить до зростання показників вмісту метильованих кислот в організмі *L. stagnalis*. Зокрема, вміст 14-метил-антейзо- $C_{16:0}$ в інвазованих ставковиків зріс на 70,2 % у гепатопанкреасі, 71,2 % у мантиї та у 2,59 раза в нозі. У всьому організмі на 16,9–26,5 % зріс вміст 15-метил-ізо- $C_{16:0}$ ЖК ($p < 0,001$).

В інвазованих тварин відмічено збільшення вмісту ЖК $C_{17:0}$ та $C_{18:0}$ на 10,7 % та 31,7 % в гепатопанкреасі та відсутність статистично достовірних відмінностей у мантиї та нозі.

Окрім цього, у гепатопанкреасі відзначено збільшення на 53,7 % вмісту арахідової ($C_{20:0}$) кислоти, якої не було виявлено в мантиї.

Відзначено суттєве збільшення (в 3,95 раза) вмісту 4,8,12-триметил-тридеканової кислоти в мантиї та його зменшення на 42,45 % у гепатопанкреасі.

Мононенасичені жирні кислоти

Відзначено збільшення вмісту *cis*- та *trans*-форм олеїнової кислоти ($C_{18:1n-9}$) в гепатопанкреасі досліджуваних тварин на 23,2 % та зареєстровано рівень контрольної групи в нозі. Таке збільшення на 58,2 % та на 26,6 % фіксуємо й для олеїнової кислоти ($C_{18:1n-10}$) відповідно в гепатопанкреасі та нозі досліджуваних тварин.

Водночас у мантиї інвазованих молюсків сумарний вміст ізомерів жирної кислоти $C_{18:1}$ у складі ліпідів становив 5,3 %, що відповідало показникам контрольної групи (додатки 3. 5–3. 7).

Установлено, що трематодна інвазія викликає збільшення вмісту ізомерів ЖК *cis*-13-ейкозенової кислоти ($C_{20:1n-13}$) в гепатопанкреасі досліджуваних тварин на 31,1 % та на 21,3 % у мантиї, однак у нозі зареєстровано рівень контрольної групи. Вміст ізомерів ЖК $C_{20:1}$ *cis*-11 за дії партеніт трематод збільшувався та 20,7 % у мантиї, на 13,1 % у нозі та залишався на рівні показників контрольної групи в гепатопанкреасі.

Експериментом також виявлено збільшення вмісту в гепатопанкреасі інвазованих тварин на 38,7 % *x*-ейкозенової кислоти ($C_{20:1n-x}$) та на 44,2 % гептадеканової кислоти ($C_{17:1}$). Окрім цього, зафіксовано збільшення вмісту 5-октадеканової ($C_{18:1n-5}$) ЖК на 26,0 % у нозі та його зменшення на 11,0 % у гепатопанкреасі. У мантиї така ЖК не відзначена.

Незалежно від досліджуваного органу відзначено зменшення за дії партеніт трематод вмісту пальмітоолеїнової жирної кислоти ($C_{16:1}$) на 16,6 % у гепатопанкреасі, на 63,0 % у мантиї та на 89,5 % у нозі.

Поліненасичені жирні кислоти

Аналіз впливу трематодної інвазії на вміст поліненасичених жирних кислот в організмі досліджуваних молюсків показав збільшення вмісту лінолевої кислоти (*cis*- $C_{18:2}$) на 40,7 % у гепатопанкреасі, на 24,7 % у нозі та зниження на 12,6 % у мантиї. Зареєстровано зниження вмісту α -ліноленової ЖК ($C_{18:3n-3}$) в інвазованих молюсків порівняно з неінвазованими на 45,8 % у мантиї, збільшення на 22,9 % у нозі та рівень контролю в гепатопанкреасі. Зростання показників вмісту

зафіксовано й для *cis*-11,14-ейкозадієнової ЖК ($C_{20:2}$) у нозі, однак для мантиї та гепатопанкреасу не встановлено статистично достовірних відмінностей між дослідною та контрольною групами. Для *cis*-8,11,14-ейкозатрієнової кислоти ($C_{20:3n-6}$) встановлено зростання показників у гепатопанкреасі та в нозі на 26,8 % та 60,5 % відповідно.

Відзначаємо зменшення вмісту *trans*-8,11,14-ейкозатрієнової кислоти ($C_{20:3n-3}$) на 11,2 % у гепатопанкреасі, рівень контролю в мантиї та нозі (додатки З. 8–З. 10).

Таку саму закономірність встановлено й для 5,8,11,14-докозатетраєнової кислоти ($C_{22:4}$), вміст якої зменшувався на 30,9 % у гепатопанкреасі та залишався на рівні показників у тварин контрольної групи в мантиї.

За дії трематодної інвазії показники вмісту арахідонової кислоти ($C_{20:4}$) зросли в гепатопанкреасі та в нозі (на 73,0 % та 65,5 % відповідно) та знизилися на 61,1 % у мантиї. Отримані результати дають підстави припустити, що в інвазованих *L. stagnalis* відбувається накопичення цієї ЖК як важливого попередника біологічно активних ейкозаноїдів, які беруть активну участь в імунній відповіді при інвазії гельмінтами.

Водночас виявлено, що дія паразитів призводить до збільшення кількісних показників вмісту 5,8,11,14,17-ейкозапентаєнової ЖК, (all-Z)- ($C_{20:5}$) на 18,4 % у гепатопанкреасі, зменшення на 11,3 % у нозі та не впливає на кількісні показники в мантиї. Збільшення вмісту в гепатопанкреасі інвазованих тварин зафіксовано й для 4,7,10,13,16,19-докозагексаєнової кислоти (all-Z)- $C_{22:6}$ (на 37,3 %).

Цікаво, що цієї ЖК не виявлено ні в мантиї, ні в нозі. Відсутність ДГК відображає екологічні умови існування цього виду, а також джерело його кормових об'єктів, оскільки відомо, що з усіх груп організмів здатність до синтезу цієї ЖК мають лише деякі мікроводорості, після чого вона ланцюгами живлення передається організмам більш високих трофічних рівнів. Окрім цього, як уже зазначено, дефіцит $C_{22:6}$ може виникати в органах із низьким коефіцієнтом конверсії $C_{20:5n-3}$ кислоти в $C_{22:6n-3}$ кислоту [240].

Зауважимо, що для всіх інших виявлених ЖК не встановлено статистично достовірних відмінностей у кількісних показниках вмісту між інвазованими та неінвазованими молюсками.

Отримані результати свідчать, що в *L. stagnalis* є компенсаторні реакції організму, адже ферментні системи паразитів викликають розрідження мембран клітин зараженого органу для отримання поживних речовин [17]. Коливання в мікров'язкості ліпідного бішару призводять до змін у проникності мембран і модифікації активності вбудованих у неї білків (ферментів, іонних каналів, рецепторів), що, зі свого боку, призводить до активації й розвитку регуляторних реакцій, спрямованих на адаптацію організму до дії паразитарного чинника та відновлення фізичного стану мембран хазяїна [55].

6.3. Особливості жирнокислотного складу тканин та органів *Unio pictorum*

Установлено, що жирнокислотний склад загальних ліпідів *U. pictorum* представлений 37 жирними кислотами з довжиною вуглецевих ланцюгів від C₁₄ до C₂₃, серед яких ідентифіковано ЖК з парною і непарною кількістю карбону та виявлено ЖК з *cis*-конфігураціями та *trans*-формами подвійних зв'язків. Варто відзначити, що характерною особливістю жирнокислотних профілів досліджуваного виду є істотний вміст розгалужених жирних кислот (*iso*- та *anteiso*-форми) (табл. 6. 3).

Таблиця 6.3.

Жирнокислотний склад організму *U. pictorum* (% від загальної суми площ піків): (М – мантия; Н – нога; З – зябра; Гн – гонада; Гп – гепатопанкреас)

Жирна кислота	Досліджувані органи				
	М	Н	З	Гн	Гп
1	2	3	4	5	6
Насичені жирні кислоти					
9-Octadecenoic acid (Z)-		0,24	-	-	-
Arachidic Acid (C _{20:0})	0,15	0,22	0,18	0,21	0,23

Продовж. табл. 6.3

1	2	3	4	5	6
Behenic Acid (C _{22:0})	-	-	0,09	0,28	0,19
Cyclopropanedecanoic acid, 2-octyl-	-	-	-	-	0,33
Heptadecanoic Acid (C _{17:0})	1,48	1,84	1,63	1,63	1,45
Heptadecanoic acid, 15-methyl- (anteiso C _{17:0})	-	-	0,10	0,10	0,10
Heptadecanoic acid, 16-methyl- (iso C _{17:0})	-	-	0,15	0,15	0,14
Hexadecanoic acid, 14-methyl-, (anteiso C _{16:0})	1,10	1,34	1,57	1,30	1,40
Hexadecanoic acid, 2-hydroxy-, (2OH-C _{16:0})	-	0,25	0,09	0,54	0,20
Myristic Acid (C _{14:0})	0,31	0,18	0,31	0,12	0,18
n-Hexadecanoic acid	0,48	-	-	-	0,82
Palmitic Acid (C _{16:0})	11,11	10,04	11,18	8,12	9,88
Pentadecanoic Acid (C _{15:0})	0,44	0,46	0,43	0,37	0,37
Pentadecanoic acid, 14-methyl-, methyl ester	-	0,15	0,23	0,14	0,18
Stearic Acid (C _{18:0})	8,35	10,09	6,71	7,35	7,81
Tricosanoic Acid (C _{23:0})	-	-	-	-	0,22
Tridecanoic acid, 4,8,12-trimethyl-	-	0,29	0,90	-	-
ΣНЖК	23,42	25,10	23,57	20,30	23,48
Мононенасичені жирні кислоти					
Palmitoleic Acid (C _{16:1})	2,53	2,62	4,24	2,06	2,61
cis-10-Heptadecenoic Acid (C _{17:1})	0,31	0,26	-	0,26	0,28
Heptadecenoic Acid (C _{17:1})	0,33	-	-	-	-
10-Octadecenoic acid (C _{18:1n-10})	0,93	0,94	-	-	0,86
5-Octadecenoic acid (C _{18:1n-5})	0,38	0,37	0,65	0,36	0,40
Oleic Acid (C _{18:1n-9c/t})	6,24	3,62	4,66	3,68	4,68
cis-11-Eicosenoic Acid (C _{20:1n-9})	0,69	0,66	0,65	0,80	0,67
X-Eicosenoic acid (C _{20:1n-X})	11,96	14,33	12,22	14,5	13,98
11-Hexadecenoic acid, 15-methyl- (isoC _{16:1})	0,33	0,40	0,64	0,42	0,36
7-Hexadecenoic acid, (Z)-	0,25	-	-	-	-
X-Docosenoic acid (C _{22:1n-X})	-	0,29	0,24	0,33	0,35
cis-10-Heptadecenoic Acid (C _{17:1})	-	-	0,33	-	-
10-Octadecenoic acid (Z)-, (C _{18:1n-10})	-	-	1,34	0,69	-
9-Octadecenoic acid (Z)-,	-	-	0,25	-	-
Erucic Acid (C _{22:1n-9})	-	-	0,07	-	-
11-Octadecenoic acid	-	-	0,32	-	-
12,15-Octadecadienoic acid	-	-	0,22	-	-
Hexadecenoic acid, Z-11-	-	-	0,24	-	-
15-Octadecenoic acid	0,20	-	-	-	-
12-Octadecenoic acid	-	-	-	0,31	-
16-Octadecenoic acid	-	-	-	-	0,22
9,12-Octadecadienoic acid	-	-	-	-	0,15
ΣМНЖК	24,14	23,49	26,07	23,4	24,57

Продовж. табл. 6.3

1	2	3	4	5	6
Поліненасичені жирні кислоти					
Linoleic Acid (C _{18:2n-6c})	3,74	2,95	3,27	2,89	3,21
α-Linolenic Acid (C _{18:3n-3})	1,08	0,86	1,66	0,64	0,77
γ-Linolenic Acid (C _{18:3n-6})	0,27	0,31	0,33	0,34	0,33
cis-11,14-Eicosadienoic Acid (C _{20:2})	0,25	0,31	0,39	0,31	0,35
Arachidonic Acid (C _{20:4n-6})	7,86	7,08	6,79	9,55	7,57
5,8,11,14-Eicosatetraenoic acid, (all-Z)-	1,89	-	-	-	-
cis-5,8,11,14,17-Eicosapentaenoic Acid (C _{21:5})	4,32	4,19	4,86	2,81	3,49
5,8,11,14,17-Eicosapentaenoic acid, (all-Z)- (C _{22:5})	1,95	1,46	1,39	1,44	1,65
cis-4,7,10,13,16,19-Docosahexaenoic Acid (C _{22:6n-3})	1,96	1,61	2,00	1,26	1,56
6,11-Eicosadienoic acid	-	-	-	0,99	-
cis-13,16-Docosadienoic Acid (C _{22:2})	-	-	0,58	0,52	-
10,13-Eicosadienoic acid	-	-	-	-	0,87
ΣПНЖК	23,31	18,78	21,27	20,74	19,79
Інші, виявлені компоненти					
(R)-(-)-(Z)-14-Methyl-8-hexadecen-1-ol	-	-	-	-	0,12
(S)(+)-Z-13-Methyl-11-pentadecen-1-ol acetate	-	0,27	-	-	-
1,13-Tetradecadiene	0,60	-	-	-	-
1,19-Eicosadiene	-	-	-	0,15	-
1,1-Dodecanediol, diacetate	-	-	-	-	1,23
1,3-Cyclododecadiene, (E,Z)-	-	-	-	-	1,74
1,3-Cyclooctadiene	-	-	0,31	-	-
1,5,9,13-Tetradecatetraene	0,62	0,79	0,72	0,74	0,74
1,9-Cyclohexadecadiene	-	-	-	0,15	-
1-Dichloromethyl(dimethyl)silyloxy-10-undecene	-	0,74	-	-	-
1-Heptadecyne	-	0,68	-	-	0,19
1-Hexadecyne	-	2,59	2,11	-	-
1-Nonadecanol	-	-	0,08	-	-
1-Pentadecyne	-	-	1,48	-	-
2,7-Bis(spirocyclopropane)bicyclo[2.2.1]heptan-5-one	-	-	-	0,88	-
2-Propen-1-one, 1-cyclohexyl-	-	-	-	-	0,31
3-Chloropropionic acid, heptadecyl ester	-	-	-	0,09	0,13
3-Undecanol, 3-ethyl-	0,15	-	-	-	-
4-Cyclopropylcyclohexene	-	2,14	-	-	-
8,10-Dodecadien-1-ol, acetate, (E,E)-	-	-	-	0,24	-

Продовж. табл. 6.3

1	2	3	4	5	6
8-Dimethyl(prop-2-enyl)silyloxypentadecane	-	-	-	0,83	-
9,12-Octadecadien-1-ol, (Z,Z)-	-	-	0,12	-	-
9-Borabicyclo[3.3.1]nonane, 9-hydroxy-	0,21	-	-	-	-
9-Eicosyne	0,76	0,14	-	-	2,77
9-Octadecene, 1,1-dimethoxy-, (Z)-	-	-	0,06	-	-
9-Oxabicyclo[6.1.0]nonane, cis-	-	-	-	-	0,18
Benzenamine, 4-bromo-3-methyl-	0,32	0,30	0,45	-	0,34
Bicyclo[10.1.0]tridec-1-ene	1,80	1,86	1,63	2,32	-
Bicyclo[3.3.2]decan-9-one	-	-	-	0,27	0,27
Bicyclo[5.1.0]oct-3-ene	-	0,19	-	-	-
Cis-8-methyl-exo-tricyclo[5.2.1.0(2.6)]decane	-	-	-	-	0,22
Cyclodecanol	-	-	0,29	-	-
Cyclododecyne	-	-	-	-	2,14
Cyclopentane, 1-methyl-3-(2-methylpropyl)-	-	-	-	0,39	-
Cyclopropane, (R,R)-1-((Z)-hex-1'-enyl)-2-ethenyl-	-	-	-	1,88	-
Cyclotetradecane	0,14	-	-	-	-
Dodecane, 1,1-dimethoxy-	15,12	16,01	14,28	16,83	14,92
E-1,9-Tetradecadiene	2,21	-	-	2,82	-
E-2-Tetradecen-1-ol	-	0,61	-	-	-
Ether, 1-hexadecenyl methyl	-	-	-	-	0,19
Ether, methyl 1-octadecenyl	-	-	0,08	0,12	-
Heptane, 4-methoxy-3-(methoxymethyl)-	-	-	-	-	0,09
Methyl eicosa-5,8,11,14,17-pentaenoate	5,22	5,64	6,17	4,37	4,52
Methyl trans-9-(2-butylcyclopentyl)nonanoate	-	-	-	0,24	-
Octadecanal	-	-	-	0,17	-
Octanal dimethyl acetal	-	-	-	0,60	-
Oleoyl chloride	-	0,26	-	-	-
Oxirane, decyl-	0,38	-	-	-	-
Oxirane, tetradecyl-	0,17	-	-	-	-
Oxirane, tridecyl-	-	-	0,19	-	-
Pentadecanal-	-	-	0,66	1,45	-
Tetrahydropyran, 2-[1-(3-bromophenyl)heptyloxy]-	-	-	-	0,43	-
trans-3-Cyclopropyl-7-(2-methoxyethyl)norcarane	-	-	-	-	0,13
Tricyclo[4.4.0.0(3,9)]decane	-	-	0,07	-	-
Undecanal dimethyl acetal	1,42	0,41	0,41	0,55	1,92
Σ інших компонентів	29,12	32,63	29,09	35,53	32,17
Загальна сума	100,0	100,0	100,0	100,0	100,00

Аналіз складу жирних кислот організму *U. pictorum* показав значні кількості насичених ЖК – $C_{16:0}$ та $C_{18:0}$, вміст яких становив 8,1–11,2 % та 7,3–10,1 % від усяєї суми площ отриманих піків.

Серед МНЖК кількісно домінували $C_{20:1n-X}$, $C_{18:1n-9c/t}$, та $C_{16:1}$. ПНЖК в усьому організмі найбільш кількісно представлені $C_{20:4n-6}$, *cis*-5,8,11,14,17-ейкозапентаєною ($C_{21:5}$), $C_{18:2n-6c}$, 5,8,11,14,17-ейкозапентаєною (*all-Z*)- ($C_{22:5}$) та *cis*-4,7,10,13,16,19-докозагексаєною ($C_{22:6n-3}$) жирними кислотами.

Окрім указаних, у певних кількостях знайдено також й інші ЖК, відсотковий вміст яких характеризувався тканинно-органною специфічністю. Аналіз хроматограми, представленої на рис. 6.3.1, показав, що в мантиї *U. pictorum* наявні 29 ЖК, із яких 8 – НЖК, 12 МНЖК та 9 ПНЖК.

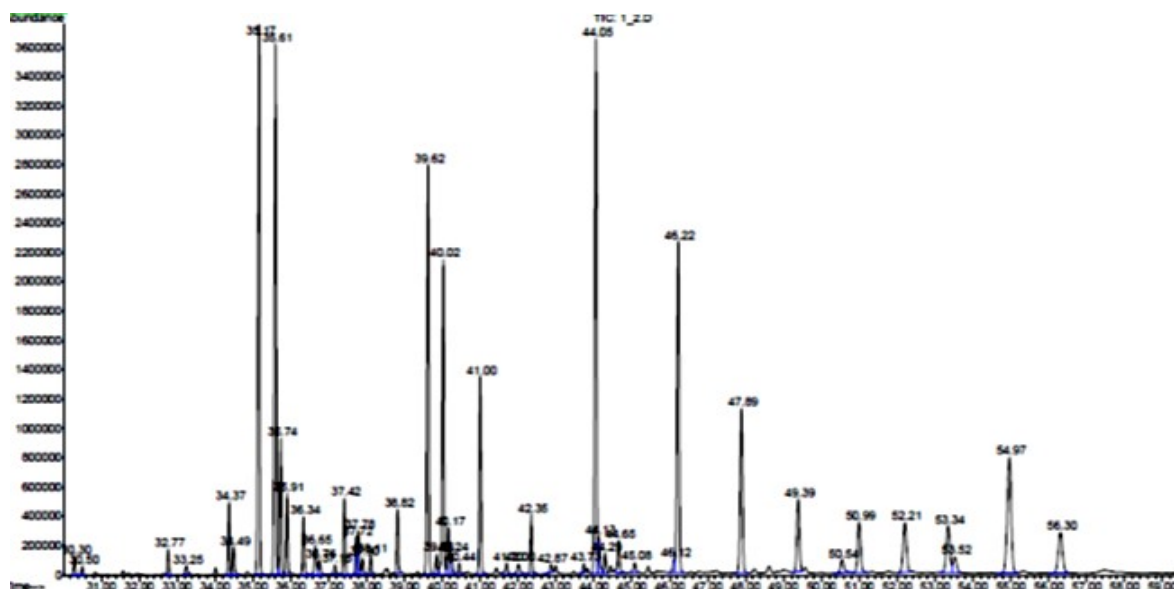


Рис. 6.3.1. Хроматограма виходу одного із піків жирних кислот загальних ліпідів мантиї *U. pictorum*

Серед виявлених НЖК домінантними в жирнокислотному профілі були кислоти з парною кількістю атомів карбону у вуглеводневому радикалі: пальмітинова ($C_{16:0}$) – 11,1 %, стеаринова ($C_{18:0}$) – 8,3 % та гептадеканова ($C_{17:0}$) – 1,5 %. 1,1 % припадало на структурний ізомер гексадеканової кислоти 14-метил-гексадеканову кислоту ($C_{16:0}$ anteiso). Вміст інших виявлених в даному органі

насичених жирних кислот – арахінової, міристинової, n-пальмітинової, пентадеканової не перевищував 1 %.

Для цього органу найвищі показники серед МНЖК встановлено для Х-ейкозенової ($C_{20:1n-X}$) жирної кислоти та cis- і trans-форм олеїнової жирної кислоти ($C_{18:1n-9c/t}$), які становили відповідно 12,0 % та 6,2 % від загальної кількості площ піків. Окрім цього, кількістю 2,5 % від загальної суми виділено пальмітоолеїнову жирну кислоту ($C_{16:1}$).

У незначних кількостях (<1 %) вдалося виділити гептадеканову ($C_{17:1}$), 10-октадеканову ($C_{18:1n-10}$), 5-октадеканову ($C_{18:1n-5}$), 11-гексадеканову, 15-метил- (iso $C_{16:1}$), 7-гексадеканову, (Z)-, 15-октадеканову, cis-10-гептадеканову ($C_{17:1}$) та cis-11-ейкозенову ($C_{20:1n-9}$) жирні кислоти.

Ідентифіковано 9 ПНЖК, серед яких кількісно переважали арахідонова ($C_{20:4n-6}$), cis-5,8,11,14,17-ейкозопентаєнова ($C_{21:5}$) та лінолева ($C_{18:2n-6c}$) жирні кислоти. Вміст цих ПНЖК становив відповідно 7,86 %, 4,32 % та 3,74 % від загальної кількості площ піків. Окрім цього, кількістю 1,08–1,96 % виявлено 5,8,11,14,17-ейкозопентаєнову, (all-Z)- ($C_{22:5}$), cis-4,7,10,13,16,19-докозагексаєнову ($C_{22:6n-3}$), 5,8,11,14-ейкозатетраєнову, (all-Z)- та α -ліноленову ($C_{18:3n-3}$) жирні кислоти. Вміст γ -ліноленової ($C_{18:3n-6}$) та cis-11,14-ейкозадієнової ($C_{20:2}$) жирних кислот не перевищував 1 % (табл. 6.3).

У нозі досліджуваних молюсків сумарно виявлено 29 жирних кислот, із яких 11 припадало на НЖК, 10 – на МНЖК та 8 – на ПНЖК (рис. 6.3.2).

Частка насичених жирних кислот від загальної кількості площ піків становила 25,10 %, мононенасичених ЖК – 23,49 %, поліненасичених ЖК – 18,78 %. Серед ідентифікованих НЖК домінантна частка (на рівні 10,04 та 10,09 %) представлена пальмітиною та стеариною кислотами. Окрім цього, кількістю 1,84 та 1,34 % встановлено наявність гептадеканової кислоти ($C_{17:0}$) та 14-метил-гексадеканової (anteiso $C_{16:0}$) жирних кислот.

Вміст усіх інших виявлених ЖК не перевищував 1 % (табл. 6.3). Зауважимо, що, на відміну від мантиї, у нозі в слідових кількостях (0,25 %) зафіксовано насичену гідроксикислоту – $2OH-C_{16:0}$.

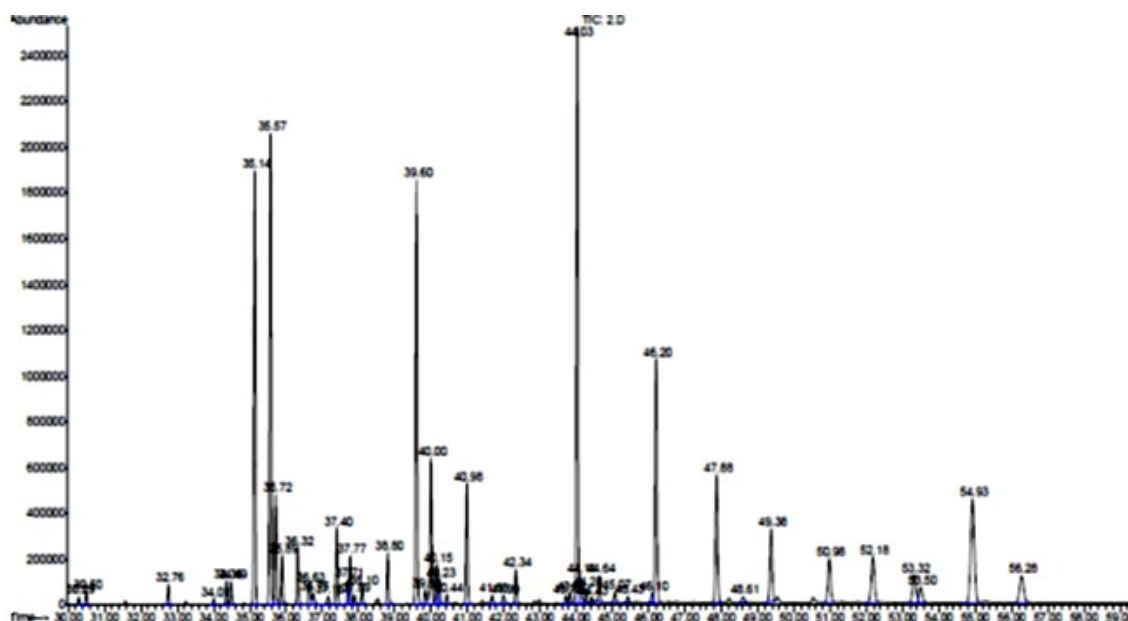


Рис. 6.3.2. Хроматограма виходу одного із піків жирних кислот загальних ліпідів ноги *U. pictorum*

Серед МНЖК кількісно переважали Х-ейкозенова ($C_{20:1n-X}$) та пальмітоолеїнова ($C_{16:1}$) жирні кислоти, вміст яких становив 13,96 % та 2,62 %.

Значну частку від загальної кількості МНЖК (3,63 %) становили цис-та транс-ізомери олеїнової жирної кислоти ($C_{18:1n-9c/t}$), яка, як відомо, може бути проміжною ланкою та попередником для вищих довголанцюгових ПНЖК [22].

Найбільші кількості серед ПНЖК відзначені для арахідонової кислоти ($C_{20:4n-6}$) – 7,08 %, *cis*-5,8,11,14,17-ейкозапентаєнової кислоти ($C_{21:5}$) – 4,19 % та лінолевої кислоти ($C_{18:2n-6c}$) – 2,95 %. У незначних кількостях (1,46 % та 1,61 % від загальної кількості площ піків) виявлено 5,8,11,14,17-ейкозапентаєнову, (all-Z)- ($C_{22:5}$) та *cis*-4,7,10,13,16,19-докозагексаєнову ($C_{22:6n-3}$) жирні кислоти.

Вміст α -ліноленової ($C_{18:3n-3}$), γ -ліноленової ($C_{18:3n-6}$) та *cis*-11,14-ейкозадієнової ($C_{20:2}$) жирних кислот не перевищував 1 %.

У зябрах досліджуваних молюсків встановлено наявність 37 жирних кислот, із яких частка насичених – 23,57 %, моноєнових – 26,07 % та полієнових 23,43 % від загальної суми площ піків.

Щодо якісного складу, то в зябрах ідентифіковано 13 НЖК, серед яких найбільші кількості визначено для пальмітинової кислоти (11,18 %) та стеаринової кислоти (6,71 %). Ще 1,57 та 1,63 % припадало на 14-метил-гексадеканову (anteiso $C_{16:0}$) та гептадеканову жирні кислоти ($C_{17:0}$). Вміст пентадеканової ($C_{15:0}$), міристинової ($C_{14:0}$), 14-метил-пентадеканової, арахінової ($C_{20:0}$), 16-метил-гептадеканової (iso $C_{17:0}$), 15-метил-гептадеканової (anteiso $C_{17:0}$), 4,8,12-триметил-тридеканової, 2-гідрокси-гексадеканової (2ОН- $C_{16:0}$) та бегенової ($C_{22:0}$) жирних кислот становив менше 1 % (рис. 6.3.3).

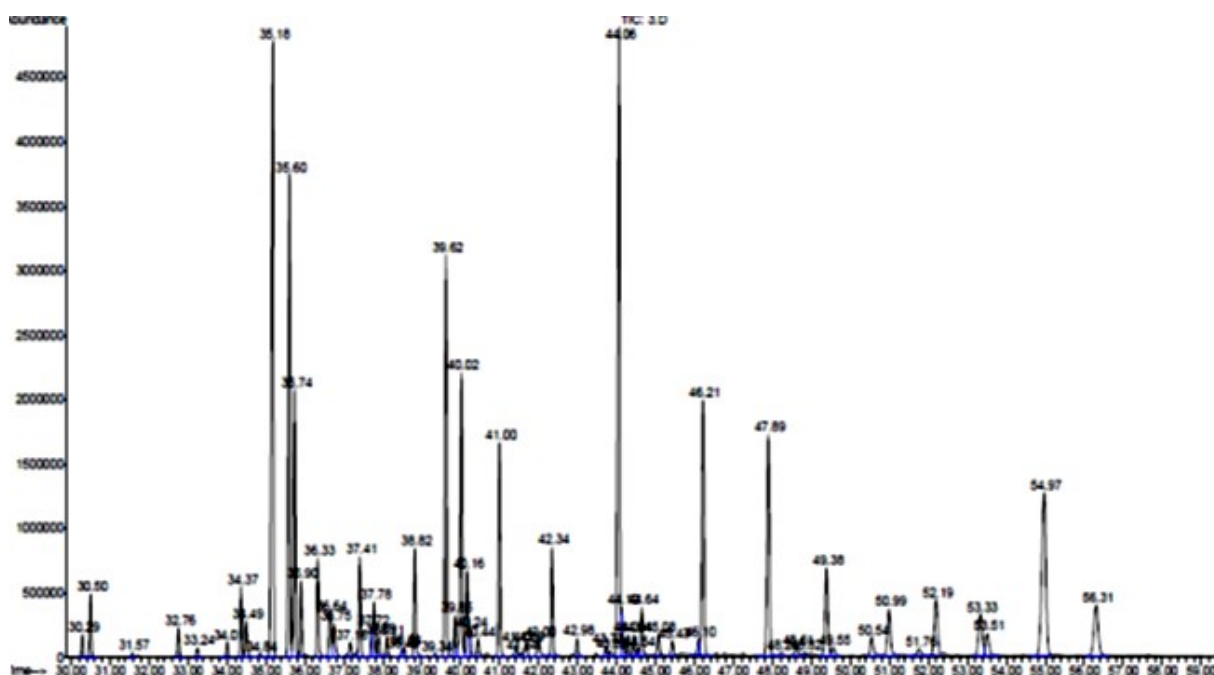


Рис. 6.3.3. Хроматограма виходу одного із піків жирних кислот загальних ліпідів зябер *U. pictorum*

Серед МНЖК зябер *U. pictorum* кількісно домінувала Х-ейкозенова ($C_{20:1n-X}$) жирна кислота, вміст якої становив 11,89 % від загальної кількості. Досить істотні показники одержано для олеїнової ($C_{18:1n-9c/t}$), пальмітоолеїнової ($C_{16:1}$) та 10-олеїнової (Z)-, ($C_{18:1n-10}$) жирних кислот, вміст яких відповідно 4,66 %, 4,24 % та 1,34 % від загальної кількості. Окрім цих, у досліджуваному органі знайдено 11 МНЖК, однак у кількості, що не перевищувала 1 % (табл. 6.3).

У зябрах вдалося ідентифікувати 9 ПНЖК, серед яких найбільшими кількостями характеризувалися арахідонова ($C_{20:4n-6}$), *cis*-5,8,11,14,17-ейкозапентаєнова ($C_{21:5}$), лінолева ($C_{18:2n-6c}$) жирні кислоти, вміст яких становив від загальної кількості 6,79 %, 4,86 % та 3,27 %. Ще 1,99, 1,66 та 1,39 % припадало на *cis*-4,7,10,13,16,19-докозагексаєнову ($C_{22:6n-3}$), α -ліноленову ($C_{18:3n-3}$), 5,8,11,14,17-ейкозапентаєнову (*all-Z*)- ($C_{22:5}$) жирні кислоти. Окрім цього, виявлено *cis*-13,16-докозадієнову ($C_{22:2}$), *cis*-11,14-ейкозадієнову ($C_{20:2}$) та γ -ліноленову ($C_{18:3n-6}$) жирні кислоти в кількостях, що становили менше 1 %.

Дослідження жирнокислотного складу гонади показало високий ступінь її ненасиченості (44,2 % від загальної суми). Загалом вдалося ідентифікувати 33 жирні кислоти (рис. 6.3.4).

Серед НЖК найвищі показники отримано для пальмітинової ($C_{16:0}$) (8,12 %) та стеаринової ($C_{18:0}$) (7,35 %) жирних кислот. Частка гептадеканової ($C_{17:0}$) та 14-метил-пентадеканової (*anteiso* $C_{16:0}$) жирних кислот була відповідно 1,63 та 1,30 %. Окрім цього, у кількостях, що не перевищувала 1 % ідентифіковано 8 НЖК.

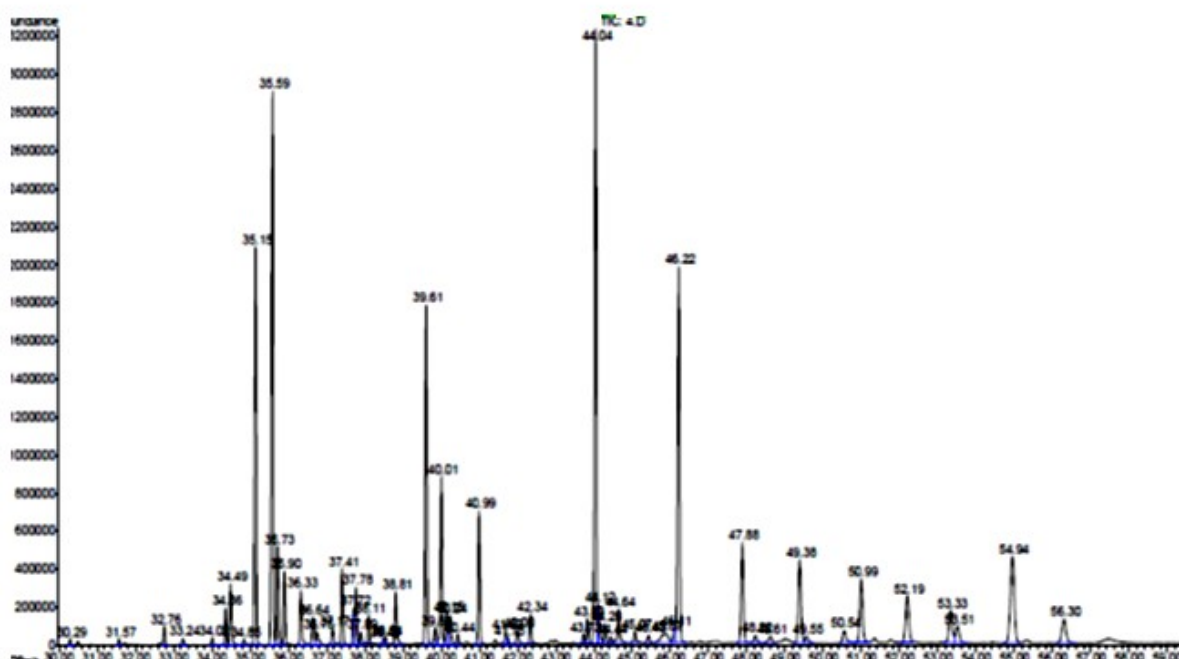


Рис. 6.3.4. Хроматограма виходу одного із піків жирних кислот загальних ліпідів гонади *U. pictorum*

Установлено, що жирнокислотний склад гонади *U. pictorum* представлений 11 МНЖК, серед яких 14,09 % припадало на Х-ейкозенову жирну кислоту ($C_{20:1n-x}$), 3,68 % на цис- та транс-форми олеїнової кислоти ($C_{18:1n-9c/t}$), 2,06 % на пальмітоолеїнову жирну кислоту ($C_{16:1}$). Окрім цього, виявлено (в кількості $<1\%$) *cis*-11-ейкозенову ($C_{20:1n-9}$), 10-октадеканову (*Z*)-, ($C_{18:1n-10}$), 11-гексадеканову, 15-метил- (*iso* $C_{16:1}$), 5-октадеканову ($C_{18:1n-5}$), Х-докозенову ($C_{22:1n-X}$), 12-октадеканову, *cis*-10-гептадеканову ($C_{17:1}$) жирні кислоти.

Частка ПНЖК становила 20,74 % від загальної кількості ідентифікованих жирних кислот. Загалом виділено 10 ПНЖК, серед яких найбільше виявлено арахідонової жирної кислоти ($C_{20:4n-6}$) – 9,55 %, лінолевої ($C_{18:2n-6c}$) – 2,89 %, *cis*-5,8,11,14,17-ейкозапентаєнової ($C_{21:5}$) – 2,81 %, 5,8,11,14,17-ейкозапентаєнової (*all-Z*)- ($C_{22:5}$) – 1,44 % та *cis*-4,7,10,13,16,19-докозагексаєнової ($C_{22:6n-3}$) – 1,26 %. Виявлено також у дуже незначних кількостях 6,11-ейкозадієнову, α -ліноленову ($C_{18:3n-3}$), *cis*-13,16-докозадієнову ($C_{22:2}$), γ -ліноленову ($C_{18:3n-6}$) та *cis*-11,14-ейкоздієнову ($C_{20:2}$) жирні кислоти.

У гепатопанкреасі досліджуваних молюсків виявлено 36 ЖК, зокрема 15 НЖК, 12 МНЖК, 9 ПНЖК (рис. 6.3.5).

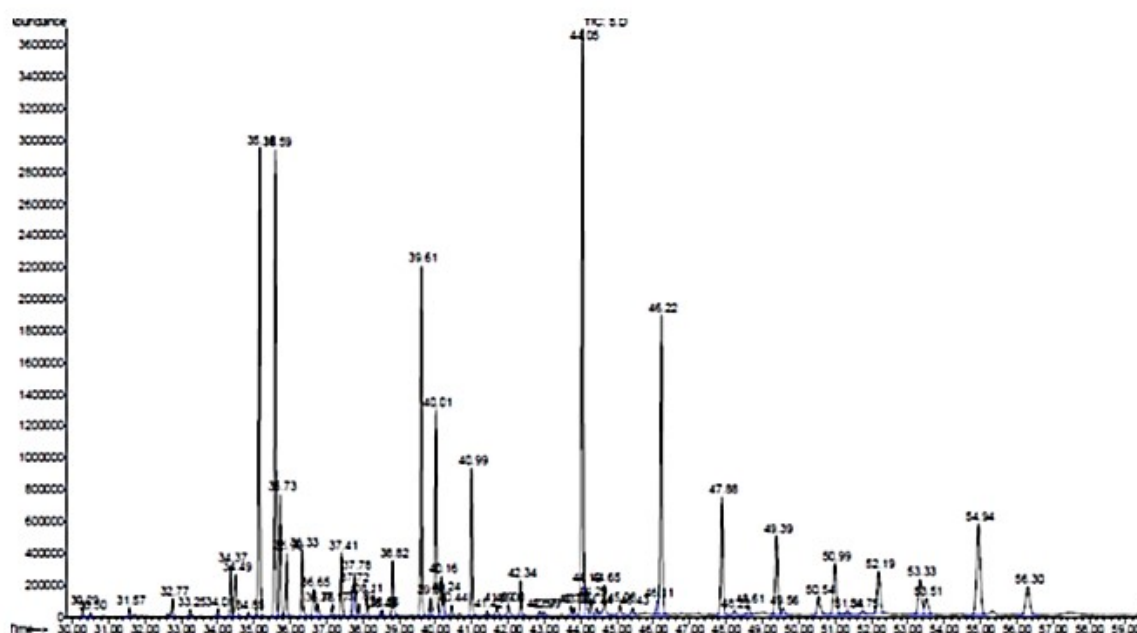


Рис. 6.3.5. Хроматограма виходу одного із піків жирних кислот загальних ліпідів гепатопанкреасу *U. pictorum*

Серед НЖК аналогічно до інших досліджуваних органів найвищі кількості відзначено для жирних кислот із парним числом атомів вуглецю у вуглеводневому радикалі – пальмітинової та стеаринової кислот, вміст яких становив 9,88 % та 7,81 %. Ще 1,45 % та 1,40 % припадало на гептадеканову ($C_{17:0}$) та гексадеканову, 14-метил- (anteiso $C_{16:0}$) жирні кислоти. Частка інших ідентифікованих та наведених у таблиці НЖК не перевищувала 1 %. Встановлено, що основними МНЖК гепатопанкреасу *U. pictorum* є Х-ейкозенова жирна кислота ($C_{20:1n-X}$) (13,98 %), цис- та транс ізомери олеїнової ($C_{18:1n-9c/t}$) жирної кислоти (4,68 %) та пальмітоолеїнова ($C_{16:1}$) (2,61 %) жирна кислота.

Окрім цього, у невеликих кількостях (менше 1 % від загальної кількості піків) ідентифіковано 10-октадеканову ($C_{18:1n-10}$), cis-11-ейкозенову ($C_{20:1n-9}$), 5-октадеканову ($C_{18:1n-5}$), 11-гексадеканову, 15-метил- (iso $C_{16:1}$), Х-докозенову ($C_{22:1n-X}$) та cis-10-гептадеканову ($C_{17:1}$) жирні кислоти. Окрім цього, лише в цьому органі в слідових кількостях встановлено наявність 16-октадеканової та 9,12-октадеканової жирних кислот.

Експериментально встановлено, що частка ПНЖК у гепатопанкреасі досліджуваних молюсків становила 19,79 % від загальної суми площ піків. Серед ПНЖК кількісно переважала арахідонова жирна кислота ($C_{20:4n-6}$) – 7,57 %.

Значну частку від загальної суми займали cis-5,8,11,14,17-ейкозопентаєнова ($C_{21:5}$) (3,49%) та лінолева ($C_{18:2n-6c}$) (3,21 %) жирні кислоти. Вміст 5,8,11,14,17-ейкозопентаєнової (all-Z)- ($C_{22:5}$) та cis-4,7,10,13,16,19-докозагексаєнової ($C_{22:6n-3}$) жирних кислот становив 1,65 та 1,56 % відповідно. Ідентифіковано також (однак у кількостях менших 1 %) 10,13-ейкозадієнову, α -ліноленову ($C_{18:3n-3}$), cis-11,14-ейкозадієнову ($C_{20:2}$) та γ -ліноленову ($C_{18:3n-6}$) жирні кислоти. Такі показники в цьому органі, очевидно, зумовлюються особливостями живлення цього виду. Високі показники, отримані для жирних кислот $C_{16:0}$ та $C_{18:0}$, характеризують значний вклад детриту в корм цих тварин. Знайдені в значних кількостях $C_{18:1n-9c/t}$ та $C_{22:6n-3}$, пов'язані зі споживанням перлівницею як корм дрібних безхребетних. Окрім цього, значна частка в організмі $C_{18:2n-6c}$ та $C_{20:4n-6}$, які беруть початок від

флагелят і найпростіших, свідчить про вклад цих організмів у живлення досліджуваних тварин.

Отже, було встановлено, що жирнокислотний склад загальних ліпідів *L. stagnalis* та *U. pictorum* представлений ЖК із парною і непарною кількістю карбону. Характерною особливістю жирнокислотного профілю обох досліджених видів є великий вміст розгалужених жирних кислот (iso- та anteiso- форми), а також наявність ЖК із цис-конфігураціями та транс-формами подвійних зв'язків.

У *L. stagnalis* виявлено 32 жирні кислоти з довжиною вуглецевих ланцюгів від C_8 до C_{24} . У гемолімфі ставковика звичайного знайдено тільки НЖК $C_{16:0}$ та $C_{18:0}$, а в досліджуваних органах, окрім НЖК, встановлено наявність МНЖК та ПНЖК, зокрема родин n-3 та n-6, однак їх якісний склад і кількісні показники вмісту характеризувалися тканинно-органною специфічністю. В *U. pictorum* жирнокислотний склад загальних ліпідів представлений 37 жирними кислотами з довжиною вуглецевих ланцюгів від C_{14} до C_{23} . Аналіз якісного складу жирних кислот організму *U. pictorum* показав значні кількості насичених ЖК – $C_{16:0}$ та $C_{18:0}$. Серед МНЖК кількісно домінували $C_{20:1n-X}$, $C_{18:1n-9c/t}$, та $C_{16:1}$. ПНЖК в усьому організмі найбільш кількісно представлені $C_{20:4n-6}$, cis-5,8,11,14,17-ейкозапентаєновою ($C_{21:5}$), $C_{18:2n-6}$, 5,8,11,14,17-ейкозапентаєновою (all-Z)- ($C_{22:5}$) та cis-4,7,10,13,16,19-докозагексаєновою ($C_{22:6n-3}$) жирними кислотами.

Аналіз дії трематодної інвазії на кількісний вміст та якісний склад ЖК в організмі *L. stagnalis* показав, що зміни, викликані чинником, є тканинноспецифічними, зумовленими як метаболічною активністю досліджуваних тканин (органів), так і функціональною роллю жирних кислот у розвитку компенсаторної реакції *L. stagnalis*, спрямованої на нівелювання шкідливої дії паразитів та підтримання гомеостазу інвазованої тварини.

Динаміка кількісного та якісного складу ЖК у тканинах та органах молюсків є складовою частиною комплексу неспецифічних реакцій у відповідь на будь-яку несприятливу дію та одним із чинників адаптації клітинного метаболізму за умов стресу.

УЗАГАЛЬНЕННЯ

Результати, представлені в цій дисертаційній праці дають підстави зробити низку узагальнень.

Вміст β -каротину й ксантофілів у тканинах та органах прісноводних молюсків має видову специфічність та варіює залежно від фізіологічного стану тварини, її морфофункціональних особливостей, особливостей дихальної та репродуктивної систем. На досліджувані показники впливають не лише різні екологічні спектри досліджуваних видів, але і їхня анатомо-морфологічна будова та специфіка цілої низки фізіологічних функцій, включаючи систему дихання, яка є найбільш чутливою до зміни концентрації кисню у водному середовищі. На основі порівняльного аналізу вмісту каротиноїдних пігментів у тканинах (органах) поліфаг-фільтраторів *U. pictorum*, *A. cygnea*, детритофага *L. stagnalis* та фітофага *P. purpura* показано, що найвищими значеннями вмісту β -каротину серед досліджуваних тварин характеризується легеневий молюск *L. stagnalis*, у гепатопанкреасі, мантиї та нозі якого показники вмісту цього каротиноїду перевищували такі в цих органах *P. purpura* (відповідно в 1,78 раза ($p < 0,01$), 1,34 раза та у 2,13 раза ($p < 0,01$) та *U. pictorum* (в 1,02 раза, у 3,09 раза ($p < 0,001$) у мантиї та в 1,93 ($p < 0,01$) у нозі). В *A. cygnea* вміст β -каротину був нижчим щодо значень *L. stagnalis* в 1,24 раза в гепатопанкреасі, у 2,64 раза ($p < 0,01$) у мантиї та у 2,26 раза ($p < 0,01$) у нозі. За вмістом β -каротину у гепатопанкреасі досліджувані молюски становлять низку (у порядку збільшення в них показника): *P. purpura* $\rightarrow$ *A. cygnea* $\rightarrow$ *U. pictorum* $\rightarrow$ *L. stagnalis*. Щодо значення цього показника в нозі, то є інший ряд: *A. cygnea* $\rightarrow$ *P. purpura* $\rightarrow$ *U. pictorum* $\rightarrow$ *L. stagnalis*. У мантиї найнижче значення в *U. pictorum*. Таку саму динаміку відзначено й для гемолімфи, у якій вміст β -каротину *L. stagnalis* на 74,09% ($p < 0,001$) більший від такого *P. purpura*. Найвищі показники, зафіксовані для *L. stagnalis*, зумовлені особливостями будови цих тварин, котрі містять каротиноксисому, до складу якої входять каротиноїди, гемопротеїни й інші дихальні протеїни та за допомогою якої відбувається адаптація організму молюсків до дефіциту кисню в умовах гіпоксії.

Дещо нижчі показники отримано для молюсків-фільтраторів *U. pictorum* та *A. cygnea*, що є свідченням нижчого рівня загального обміну речовин, оскільки відомо, що ці молюски ведуть малорухливий спосіб життя і є бентосними організмами, а тому мають нижчий рівень та швидкість метаболізму, що призводить до менш активних захисних процесів в організмі цих молюсків порівняно з більш рухливими *L. stagnalis* та *P. purpura*. Аналогічну значну варіабельність величин показника в досліджених молюсків зафіксовано й для вмісту ксантофілів. Імовірно, причиною цього є різниця в біології цих тварин, переважно тип живлення та характер мешкання у водоймі, що й визначає відмінності в надходженні та накопиченні цих сполук. Найвищі величини цього показника отримано для *L. stagnalis*, які перевищували такі в гепатопанкреасі *P. purpura* в 1,47 раза, *A. cygnea* в 1,2 раза; водночас для *U. pictorum* показники вмісту були в межах, отриманих для *L. stagnalis*. Для мантиї та ноги найвищі показники також зафіксовано для *L. stagnalis*, що перевищували такі в цих самих органах *P. purpura* (в 1,01–1,29 раза), в 1,99 ($p < 0,01$) та у 2,89 ($p < 0,001$) раза в нозі та мантиї *U. pictorum* та у 2,04–2,68 раза в цих самих органах *A. cygnea*.

З'ясовано вплив трематодної інвазії на вміст β -каротину та ксантофілів в організмі прісноводних черевоногих молюсків *L. stagnalis* та *P. purpura*. Показано, що за 2-добової експозиції в гемолімфі *L. stagnalis* немає статистично достовірних відмінностей щодо вмісту β -каротину між зараженими й вільними від інвазії тваринами. Водночас у гепатопанкреасі та нозі інвазованих тварин зафіксовано статистично достовірне ($p < 0,001$) зниження досліджуваного показника (відповідно на 28,89 та 62,92 %), а в мантиї його підвищення на 95,22 % ($p < 0,01$) порівняно з контрольною групою. Трематодна інвазія призводить до зниження вмісту ксантофілів на 17,9–66,4 % у гемолімфі, гепатопанкреасі, нозі та його підвищення на 41,6 % в мантиї досліджуваних тварин.

У *P. purpura* відзначено статистично достовірне зменшення вмісту β -каротину на 18,9–77,7 % у гепатопанкреасі, мантиї та нозі інвазованих молюсків порівняно з неінвазованими (виняток – гемолімфа інвазованих тварин, у якій відзначено зростання показників у 2,8 раза ($p < 0,01$) порівняно з контролем).

Водночас не встановлено статистично достовірних відмінностей вмісту ксантофілів у гемолімфі, мантиї та нозі інвазованих та інтактних у *P. purpura*, а в гепатопанкреасі за дії трематодної інвазії зареєстровано зниження досліджуваних показників на 82,1 % ($p < 0,001$).

Вивчено зміни досліджуваних пігментів в організмі *L. stagnalis* за дії трематодної інвазії залежно від тривалості аклімації (2 та 7 діб). Зі збільшенням часу експозиції до 7 діб спостерігається підвищення концентрації β -каротину в інвазованих особин у гемолімфі на 45,4 %, у мантиї на 34,4 % та нозі – на 42,3 %. Дещо інша тенденція в гепатопанкреасі, у якому показники вмісту β -каротину в заражених та інтактних особин лежать в одному діапазоні величин (статистично достовірної різниці не відзначено). Імовірно, функціональність гепатопанкреасу в *L. stagnalis* за слабкої інтенсивності інвазії не порушується, і він здійснює притаманні йому функції – біосинтетичну, секреторну, екскреторну та детоксикаційну. Установлено, що збільшення тривалості експозиції від 2 до 7 діб призводить до зменшення вмісту ксантофілів відповідно на 13,6 % та 18,0 % у гемолімфі та мантиї інвазованих *L. stagnalis* порівняно з контролем. Однак у гепатопанкреасі та в нозі інвазованих ставковиків зафіксовано зростання вмісту ксантофілів порівняно з інтактними особинами в 1,49 та 1,36 рази відповідно.

Дослідження залежності між морфометричними параметрами молюсків (діаметр і висота черепашки), масою тіла та вмістом β -каротину й ксантофілів показало, що незалежно від тривалості експозиції (2 та 7 діб) у неінвазованих *L. stagnalis* існує статистично достовірний негативний кореляційний зв'язок між масою органу (тканини) та вмістом у ньому як β -каротину, так і ксантофілів. Однак, не відзначено статистично достовірного зв'язку між загальною масою тварин, їхніми морфометричними показниками та вмістом β -каротину й ксантофілів у молюсків як інвазованих, так й інтактних незалежно від тривалості експозиції експерименту. Показано, що в інвазованих тварин незалежно від тривалості експозиції максимальні показники вмісту як β -каротину, так і ксантофілів зафіксовано в мантиї, мінімальні – у гемолімфі. В інтактних тварин

(експозиція 7 діб) найвищі показники зареєстровано в мантиї, найнижчі – у гемолімфі.

З'ясовано сезонну динаміку вмісту β -каротину та ксантофілів у тканинах та органах *L. stagnalis*, які були зібрані з однієї водойми (басейн р. Тетерів, м. Житомир), але в різні сезони року (квітень та серпень 2014 року). На основі отриманих результатів встановлено, що вміст β -каротину та ксантофілів в усьому організмі неінвазованих *L. stagnalis* є достовірно вищим (відповідно в 1,45–2,75 та 1,18–2,28 рази) влітку порівняно з тваринами, зібраними навесні. Таке статистично вірогідне зниження значення обговорюваного показника навесні можна пояснити анабіотичним станом тварин узимку, відсутністю в них процесів живлення та несприятливими умовами живлення навесні. Подібну динаміку відзначено й для ставковиків, вражених трематодною інвазією, адже зафіксовано більші показники вмісту як β -каротину, так і ксантофілів у гемолімфі, гепатопанкреасі та мантиї цих тварин, зібраних улітку порівняно з весняною вибіркою. У нозі вміст β -каротину та ксантофілів виявився більшим на 21,2–25,7 % у молюсків, відібраних навесні.

Вивчено концентраційно-часові закономірності впливу отрут різної дії на вміст β -каротину та ксантофілів у тканинах та органах *L. stagnalis*: локальної (іони Cd^{2+} , Zn^{2+} , Mn^{2+} , Ni^{2+} , Pb^{2+} , Cu^{2+} , Cr^{3+} , $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$), комбінованої (фенол, амонію хлорид) та протоплазматичної дії (сечовина). З'ясовано вплив досліджуваних токсикантів у концентраціях, що відповідали допороговим значенням (0,5 та 2 ГДК) упродовж 2, 7, 14 та 21 доби. Показано, що вміст β -каротину та ксантофілів в організмі *L. stagnalis* за дії токсикантів характеризується тканинно-органною специфікою. Установлено, що вплив досліджених іонів на вміст цього каротиноїду в органах (тканинах) *L. stagnalis* є багатовекторним і має принцип дії.

У відповідь на дію іонів ВМ встановлено високу реакційну здатність *L. stagnalis*, спрямовану на підтримання адаптивного рівня функціонування організму за дії іонів ВМ. Зміна кількісного вмісту β -каротину в тканинах (органах) цих тварин, з одного боку, свідчить про розвиток компенсаторного механізму у відповідь на дію токсикантів, а з іншого – про можливі патологічні

зміни в їхньому організмі. Експериментом визначено, що вміст обговорюваного каротиноїду в тканинах (органах) *L. stagnalis* за дії іонів ВМ залежить від часу експозиції, природи діючого іону, що визначає специфічність його дії та характеризується тканинно-органною специфічністю. Мінімальними значеннями вмісту β -каротину як у нормі, так і за дії іонів металів характеризується гемолімфа тварин незалежно від тривалості дії токсичного чинника. Максимальні показники варіювали між органами (тканинами) залежно від природи токсиканту та тривалості експозиції тварин у токсичному розчині.

Досліджено особливості вмісту триацилгліцеролів (ТАГ), диацилгліцеролів (ДАГ), неестерифікованих жирних кислот (НЕЖК) та фосфоліпідів (ФЛ) у гемолімфі, гепатопанкреасі, мантиї та нозі прісноводного червоногого молюска *L. stagnalis*. Установлено, що в досліджуваних молюсків дія трематодної інвазії викликає зменшення кількісного вмісту ТАГ у гемолімфі, гепатопанкреасі та нозі (на 30,4–43,3 %) та його збільшення на 66,0 % у мантиї. Виявлено зменшення вмісту ДАГ у гепатопанкреасі та мантиї (на 24,0 %) інвазованих тварин порівняно з неінвазованими. Зареєстровано зменшення вмісту НЕЖК на 24,7 % у гепатопанкреасі та його збільшення в мантиї (на 32,5 %). Показано, що вміст ФЛ зростає в 1,22–3,79 рази в усіх досліджених органах ставковика звичайного. З'ясовано тканинно-органну специфічність розподілу ТАГ, ДАГ, НЕЖК та ФЛ в організмі як інвазованих, так й інтактних *L. stagnalis*.

Розглянуто зміни кількісних показників деяких фракцій ліпідів органів та тканин (гонада, гепатопанкреас, мантия, нога, зябра) двостулкового молюска *U. pictorum* залежно від фізіологічного стану цих тварин та функціональних особливостей досліджуваних органів. Установлено, що показники вмісту ТАГ є нижчими на 20,3–48,5 % у самок порівняно із самцями в нозі, мантиї, гонаді та вищими (на 89,7 % та на 97,4 %) у гепатопанкреасі та зябрах. Аналогічну динаміку відзначено також і для диацилгліцеролів, для яких зареєстровано значно нижчі показники для самок порівняно із самцями на 16,5–75,9 % (найменше розходження встановлено для гепатопанкреасу, а найбільше – для гонади). Варто зауважити, що всі вказані відмінності є статистично достовірними ($p \leq 0,001$ –

$\leq 0,01$). Виняток становить нога досліджуваних молюсків, у якій не встановлено статистично достовірних відмінностей між вибірками (розходження показника – 3,0 %). Зафіксовано значно нижчі показники НЕЖК для самок: на 61,3% у гонаді, на 16,9 % у нозі та на 10,3 % у гепатопанкреасі, що може свідчити про переважання в цих органах процесів ліпосинтезу над ліполізмом. Крім того, у мантиї та зябрах вміст НЕЖК збільшувався порівняно з самцями на 27,2 % та у 2,0 рази відповідно. Загальна динаміка вмісту фосфоліпідів виявилася протилежною, бо має вищі показники в гонаді на 78,0 %, у мантиї на 22,7 % та в зябрах на 39, 1% для самок. Для гепатопанкреасу динаміка протилежна, адже вміст ФЛ у цьому органі виявився у 2,62 раза вищим у самців. Для ноги не встановлено статистично достовірних статевих відмінностей цього показника.

Аналіз ліпідного складу організму *U. pictorum* показав специфічність у розподілі ліпідів по тканинах та органах, що пояснюємо їхніми функціями в організмі тварин. Установлено, що показники вмісту ТАГ були найвищими в таких органах самців, як зябра та гонада, а найменшими – в гепатопанкреасі. Найнижчими показниками вмісту ДАГ характеризувався також гепатопанкреас молюсків (14,2 %), а в усіх інших тканинах частка диацилгліцеролів була приблизно на однаковому рівні (з відхиленням в ± 1 %). Розподіл НЕЖК по тканинах показав дещо відмінну динаміку: зокрема, найбільша частка цих ЖК припадала на гонаду, що перевищувало їх вміст у зябрах, нозі, мантиї та гепатопанкреасі в 1,19–3,04 раза. Аналіз розподілу структурних фосфоліпідів в організмі самців *U. pictorum* показав досить значну їх кількість у гепатопанкреасі, зябрах та нозі, а мінімальні значення зафіксовано для мантиї. Така динаміка пов'язана з характерними функціями досліджуваних органів у двостулкових молюсків.

За результатами проведених експериментів встановлено, що в гонаді самців серед досліджених фракцій кількісно домінувала фракція НЕЖК, вміст яких перевищував показники отримані для ТАГ на 54,6 %, ДАГ на 92,1 % та ФЛ у 2,05 рази. Таке переважання кількості НЕЖК може свідчити про збільшення активності ферменту ліпази і, як наслідок, зміну спрямування ліпідного

метаболізму та переважання ліполітичних процесів у цьому органі. У гепатопанкреасі домінуюча фракція представлена структурними ФЛ, що перевищує вміст ТАГ на 99,0 %, ДАГ у 2,5 раза та НЕЖК у 2,44 раза. Така сама динаміка відзначена і в нозі, адже кількісні показники, отримані для ФЛ, перевищували такі для ТАГ, ДАГ та НЕЖК на 55,6–96,2 %. У зябрах вміст ФЛ перебував на рівні вмісту ТАГ та був значно вищим вмісту ДАГ та НЕЖК (на 59,5 та 30,0 % відповідно). Для мантиї відзначена інша динаміка: найвищу частку із загальної кількості ліпідів становили енергетичні ТАГ, що перевищувало вміст інших фракцій на 23,2–67,5 %.

Щодо самок молюсків, то показники вмісту ТАГ є найвищими у зябрах (41,9 %) та гепатопанкреасі (23,3 %), нижчими – у нозі й мантиї та найнижчими – у гонаді. Вміст диацилгліцеролів зростає в низці: нога→зябра→мантия→гепатопанкреас→гонада. Такий дуже незначний вміст «енергетичних» ТАГ і ДАГ пов'язаний із використанням їх організмом самок на розмноження. Вміст НЕЖК домінував у зябрах (44,7 %) та був у діапазоні 11,3–16,4 % у гепатопанкреасі, нозі, гонаді та мантиї. Найбільше структурних фосфоліпідів виявилось в зябрах, а найменше – у гепатопанкреасі.

Аналіз розподілу ліпідів окремих фракцій в окремих тканинах та органах молюсків показав, що в гонаді самок серед досліджених фракцій найвищі показники отримано для структурних фосфоліпідів, вміст яких перевищував вміст ТАГ у 2,6 раза, ДАГ у 6,9 раза та НЕЖК у 2,24 раза. Найнижчі показники отримано для ДАГ. Таку саму динаміку відзначено й для ноги, у якій найвищі показники зафіксовано для ФЛ, що перевищувало вміст ТАГ на 93,5 %, ДАГ на 64,3 % та НЕЖК у 2,34 раза. У гепатопанкреасі динаміка інакша: домінуючою фракцією в цьому органі виявилася ТАГ, вміст якої перевищував вміст ДАГ у 2,85 раза, НЕЖК у 2,6 раза, ФЛ у 2,5 раза. Найвищі показники вмісту ТАГ встановлено і в зябрах, які перевищували вміст ДАГ у 3,91 раза, НЕЖК на 18,0 %, ФЛ на 31,5 %. У мантиї самок вміст досліджуваних фракцій перебував приблизно на однаковому рівні (27,6–30,3 %). Однак винятком були ДАГ, вміст яких виявився значно меншим за вміст інших фракцій.

Дослідження кількісного вмісту насичених (НЖК), мононенасичених (МНЖК) та поліненасичених (ПНЖК) жирних кислот у гемолімфі, гепатопанкреасі, мантиї та нозі прісноводного черевоногого моллюска *L. stagnalis* показало, що в гемолімфі ставковика звичайного жирнокислотний спектр представлений тільки НЖК – $C_{16:0}$ та $C_{18:0}$, вміст яких становив 35,0 % та 34,1 % від суми всіх компонентів. Щодо досліджуваних органів цих тварин, то в них серед НЖК кількісно домінували також $C_{16:0}$ та $C_{18:0}$ ЖК, вміст яких становив 7,6–12,6 % та 4,8–9,1 % відповідно, причому найвищі значення показників зафіксовано в мантиї, а найнижчі – у нозі. Показано, що в гепатопанкреасі, мантиї та нозі *L. stagnalis* жирнокислотний спектр характеризувався високим ступенем ненасиченості (49,7–56,6 % від загальної суми). Серед МНЖК найвищі показники отримано для ЖК *cis*- та *trans*-форм $C_{18:1n-9}$ та *cis*-13- $C_{20:1n-13}$ ЖК, вміст яких зафіксовано приблизно на одному рівні для гепатопанкреасу (5,0 та 4,7 %), мантиї (5,1 та 5,6 %) та ноги (5,9 та 5,2 % відповідно). Установлено наявність незамінних ПНЖК родин *n*-3 та *n*-6 в органах ставковика, однак якісний склад та кількісні показники вмісту цих ЖК характеризувались тканинно-органною специфічністю.

Аналіз дії трематодної інвазії на *кількісний вміст та якісний склад* ЖК в організмі *L. stagnalis* показав, що зміни, викликані чинником, є тканинноспецифічними, зумовленими як метаболічною активністю досліджуваних тканин (органів), так і функціональною роллю жирних кислот у розвитку компенсаторної реакції *L. stagnalis*, спрямованої на нівелювання шкідливої дії паразитів та підтримання гомеостазу інвазованої тварини.

На основі аналізу отриманих результатів установлено, що трематодна інвазія викликала зміни в жирнокислотному спектрі загальних ліпідів організму ставковиків: відзначаємо незначне збільшення вмісту НЖК (на 1,9–25,3 %) у гемолімфі, гепатопанкреасі й нозі та їх зменшення на 5,6 % у мантиї. Для МНЖК динаміка дещо відмінна, адже за дії партеніт трематод їх вміст збільшувався в гепатопанкреасі (від 14,8 % до 18,5 %), у мантиї (від 14,1 % до 17,3 %) та зменшувався від 20,7 % до 16,4 % у нозі. Показники кількісного вмісту ПНЖК за дії трематодної інвазії в гепатопанкреасі відповідали показникам контрольної

групи, у мантії знижувалися від 32,74 % до 31,90 %, а в нозі, навпаки, збільшувалися від 36,02 % до 37,27 %.

Жирнокислотний склад загальних ліпідів *U. pictorum* представлений 37 жирними кислотами з довжиною вуглецевих ланцюгів від C_{14} до C_{23} , серед яких ідентифіковано ЖК із парною і непарною кількістю карбону та виявлено ЖК із *cis*-конфігураціями та *trans*-формами подвійних зв'язків. Варто відзначити, що аналогічно до *L. stagnalis* характерною особливістю жирнокислотного профілю цього виду є великий вміст розгалужених жирних кислот (*iso*- та *anteiso*-форми). Аналіз якісного складу жирних кислот організму *U. pictorum* показав значні кількості насичених ЖК – $C_{16:0}$ та $C_{18:0}$, вміст яких становив 8,1–11,2 % та 7,3–11,0 % від усієї суми площ отриманих піків. Серед МНЖК кількісно домінували $C_{20:1n-7}$, $C_{18:1n-9c/t}$ та $C_{16:1}$. ПНЖК в усьому організмі найбільш кількісно представлені $C_{20:4n-6}$, *cis*-5,8,11,14,17-ейкозапентаєновою ($C_{21:5}$), $C_{18:2n-6}$, 5,8,11,14,17-ейкозапентаєновою (*all-Z*)- ($C_{22:5}$) та *cis*-4,7,10,13,16,19-докозагексаєновою ($C_{22:6n-3}$) жирними кислотами. Окрім указаних, у певній кількості знайдено також й інші ЖК, відносний вміст яких характеризувався тканинно-органною специфічністю.

ВИСНОВКИ

У дисертаційній праці розглянуто закономірності тканинно-органного розподілу деяких груп біологічно активних речовин (каротиноїдні пігменти, ліпіди різних класів та жирні кислоти, зокрема родин п3 та п6) та їх адаптивне значення в організмі прісноводних молюсків у нормі та за дії на їхній організм екологічних чинників різної природи (токсиканти, інвазії).

1. Установлено, що вміст досліджених каротиноїдів в організмі прісноводних молюсків *Lymnaea stagnalis*, *Planorbarius purpura*, *Unio pictorum*, *Anodonta cygnea* характеризується видовою специфічністю, варіює залежно від фізіологічного стану тварини, її морфофункціональних особливостей, особливостей дихальної та репродуктивної систем. Їх розподіл залежить від типу живлення молюсків: поліфаги-фільтратори (*U. pictorum*, *A. cygnea*), детритофаги (*L. stagnalis*) та фітофаги (*P. purpura*).

2. Досліджено, що найвищими значеннями вмісту β -каротину характеризуються детритофаги (вміст β -каротину та ксантофілів у гепатопанкреасі, мантиї та нозі *L. stagnalis* є вищим, ніж у цих органах *P. purpura* (в 1,01 – 2,13 раза), *U. pictorum* (в 1,02 – 3,09 раза) та *A. cygnea* (у 1,2 раза – 2,7 раза). Виняток із загальної тенденції становив гепатопанкреас *U. pictorum*, у якому показники вмісту ксантофілів були в межах значень, отриманих для *L. stagnalis*. За вмістом β -каротину в гепатопанкреасі досліджувані молюски становлять низку (у порядку збільшення в них показника): *P. purpura* $\rightarrow$ *A. cygnea* $\rightarrow$ *U. pictorum* $\rightarrow$ *L. stagnalis*; у нозі: *A. cygnea* $\rightarrow$ *P. purpura* $\rightarrow$ *U. pictorum* $\rightarrow$ *L. stagnalis*. У мантиї найнижче значення в *U. pictorum*.

3. Показано, що *L. stagnalis* через особливості будови дихальної системи виявляють більшу стійкість до дефіциту кисню, водночас як для двостулкових цей чинник багато є лімітуючим. Найвищі показники вмісту β -каротину та ксантофілів у *L. stagnalis* зумовлені наявністю каротиноксисоми за допомогою якої й відбувається адаптація організму молюсків до дефіциту кисню в умовах гіпоксії. Дещо нижчі показники отримано для молюсків-фільтраторів *U. pictorum* та *A. cygnea*, що є свідченням нижчого рівня загального обміну речовин, що

призводить до менш активних захисних процесів в організмі цих молюсків порівняно з більш рухливими *L. stagnalis* та *P. purpura*.

4. З'ясовано, що на вміст каротиноїдних пігментів в організмі двостулкових молюсків впливає їхній фізіологічний статус та особливості життєвого циклу. У самок *U. pictorum* вміст β -каротину та ксантофілів є більшим у гонаді та гепатопанкреасі порівняно з цими самими органами самців на 41,1–52,3 %, а в мантиї та зябрах зазначені показники були в однакових межах та не залежали від статі досліджуваних тварин. Вміст β -каротину та ксантофілів у гепатопанкреасі, зябрах та нозі самок *A. cygnea*, був меншим на 10,5–49,9 % порівняно з цими органами самців. Установлено міжвидові, пов'язані з особливостями життєвого циклу відмінності щодо вмісту каротиноїдних пігментів в організмі досліджуваних двостулкових молюсків.

5. За дії трематодної інвазії в організмі *L. stagnalis* (за 2-добової експозиції) відзначено зменшення вмісту β -каротину в гепатопанкреасі та нозі (відповідно на 28,9 та 62,9 %) ($p < 0,001$), збільшення показників у мантиї на 95,2 % ($p < 0,01$), а в гемолімфі інвазованих та інтактних тварин вміст β -каротину варіював в однакових межах. Щодо вмісту ксантофілів, то трематодна інвазія призводить до зниження їх вмісту (на 17,94 – 66,42 %) у гемолімфі, гепатопанкреасі, нозі та його підвищення (на 41,56 %) у мантиї досліджуваних тварин. Виявлено видову відмінність у реакції на дію трематодної інвазії між *P. purpura* та *L. stagnalis*.

6. Збільшення часу експозиції (до 7 діб) в організмі *L. stagnalis* призводить до підвищення вмісту β -каротину в інвазованих особин у гемолімфі, мантиї та нозі (на 34,4–45,4 %), однак у гепатопанкреасі заражених та інтактних особин показники вмісту β -каротину були в одному діапазоні величин (статистично достовірної різниці не відзначено). Водночас, збільшення тривалості експозиції до 7 діб призводить до зменшення вмісту ксантофілів у гемолімфі та мантиї (відповідно на 13,6 та 18,0 %) та його збільшення в гепатопанкреасі та нозі (відповідно у 1,49 та 1,36 рази) інвазованих *L. stagnalis* порівняно з інтактними особинами.

7. У неінвазованих *L. stagnalis* (незалежно від тривалості експозиції) існує статистично достовірний негативний кореляційний зв'язок між масою органу

(тканини) та вмістом у ньому як β -каротину, так і ксантофілів. Однак статистично достовірного зв'язку між загальною масою тварин, їхніми морфометричними показниками та вмістом β -каротину й ксантофілів у моллюсків як інвазованих, так й інтактних незалежно від тривалості експозиції експерименту не відзначено.

8. Щодо сезонної динаміки вмісту β -каротину та ксантофілів у тканинах та органах *L. stagnalis*, встановлено, що вміст β -каротину та ксантофілів в усьому організмі неінвазованих *L. stagnalis* є вищим (відповідно в 1,45–2,75 та 1,18–2,28 рази) ($p < 0,01$) улітку порівняно з тваринами, зібраними навесні. Подібну динаміку відзначено й для ставковиків, вражених трематодною інвазією, адже зафіксовано вищі показники вмісту як β -каротину, так і ксантофілів у гемолімфі, гепатопанкреасі та мантиї цих тварин, зібраних улітку порівняно з весняною вибіркою. У нозі вміст β -каротину та ксантофілів виявився більшим на 21,2–25,7 % у моллюсків, що відібрані навесні.

9. Дослідження концентраційно-часових закономірностей впливу токсикантів різної дії на вміст β -каротину та ксантофілів у тканинах та органах *L. stagnalis*: локальної (іони Cd^{2+} , Zn^{2+} , Mn^{2+} , Ni^{2+} , Pb^{2+} , Cu^{2+} , Cr^{3+} , $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$), комбінованої (фенол, амонію хлорид) та протоплазматичної дії (сечовина) показали, що за дії токсикантів досліджених концентрацій за всіх експозицій вміст β -каротину та ксантофілів в організмі *L. stagnalis* характеризується тканинно-органною специфікою. Установлено, що вплив досліджених іонів на вміст цього каротиноїду в органах (тканинах) *L. stagnalis* є багатовекторним і має регуляторно-токсичний характер дії.

10. Виявлено, що вміст ліпідів різних класів (ТАГ, ДАГ, НЕЖК та ФЛ) та їхніх жирних кислот (НЖК, МНЖК, ПНЖК) в організмі черевоногих *L. stagnalis* та двостулкових моллюсків *U. pictorum* є тканинноспецифічним і залежить від фізіолого-біохімічних особливостей досліджуваних видів. У *L. stagnalis* найвищі показники вмісту ТАГ та ФЛ зафіксовано у метаболічно найактивніших органах – гепатопанкреасі та нозі. ДАГ та НЕЖК виявлено лише в гепатопанкреасі та мантиї досліджуваних тварин. За дії трематодної інвазії в організмі *L. stagnalis* встановлено зменшення кількісного вмісту ТАГ у гемолімфі, гепатопанкреасі та нозі (на 30,40–43,37 %) і його збільшення на 66,0 % у мантиї. Виявлено зменшення

вмісту ДАГ у гепатопанкреасі та мантиї (на 24,0 %) інвазованих тварин порівняно з неінвазованими. Зареєстровано зменшення вмісту НЕЖК на 24,7 % у гепатопанкреасі та його збільшення на 32,5 % у мантиї. Показано, що вміст ФЛ зростає в 1,22–3,79 рази в усіх досліджених органах ставковика звичайного. З'ясовано тканинно-органну специфічність розподілу ТАГ, ДАГ, НЕЖК та ФЛ в організмі як інвазованих, так й інтактних *L. stagnalis*.

11. Установлено залежність розподілу досліджуваних фракцій ліпідів від фізіологічного статусу *U. pictorum*: показники вмісту ТАГ є нижчими на 20,3–48,5 % у самок порівняно із самцями в нозі, мантиї, гонаді та вищими (на 89,7 % та на 97,4 %) у гепатопанкреасі й зябрах ($p \leq 0,001$ – $\leq 0,01$). Для ДАГ зафіксовано значно нижчі їх кількості в тканинах та органах самок (порівняно із самцями їхній вміст був меншим на 16,53–75,87 %). Винятком із загальної тенденції стала нога досліджуваних молюсків, у якій показники вмісту цієї фракції в самок і самців були в одному діапазоні величин. Вміст НЕЖК у гонаді, нозі, гепатопанкреасі самок був на 10,3–61,3 % нижчим, ніж у цих органах самців. Водночас, у мантиї та зябрах самок вміст НЕЖК збільшувався порівняно із самцями на 27,2 % та у 2,01 рази відповідно. Вміст фосфоліпідів у гонаді, мантиї та зябрах самок був вищим відповідно на 78,00, 22,7 та на 39,1 % порівняно з цими самими органами самців. У гепатопанкреасі вміст цієї ліпідної фракції був більшим у самців (у 2,62 рази), а для ноги не встановлено статистично достовірних відмінностей між особинами різної статі.

12. Жирнокислотний склад загальних ліпідів *L. stagnalis* представлений 32 жирними кислотами з довжиною вуглецевих ланцюгів від C_8 до C_{24} . У гемолімфі ставковика звичайного знайдено тільки НЖК $C_{16:0}$ та $C_{18:0}$, вміст яких становив 35,0 % та 34,1 % від суми всіх компонентів. Серед МНЖК найвищі показники отримано для ЖК *cis*- та *trans*- форм $C_{18:1n-9}$ та *cis*-13- $C_{20:1n-13}$ ЖК, вміст яких був приблизно на одному рівні для гепатопанкреасу, мантиї та ноги. Установлено наявність незамінних ПНЖК родин *n*-3 та *n*-6 в органах ставковика, однак якісний склад та кількісні показники вмісту цих ЖК характеризувалися тканинно-органною специфічністю.

13. Жирнокислотний склад загальних ліпідів *U. pictorum* представлений 37 жирними кислотами з довжиною вуглецевих ланцюгів від C_{14} до C_{23} . В *U. pictorum* виявлено значні кількості насичених ЖК – $C_{16:0}$ та $C_{18:0}$, вміст яких становив 8,1–11,2 % та 7,3–10,1 % від усієї суми площ отриманих піків. Серед МНЖК кількісно домінували $C_{20:1n-X}$, $C_{18:1n-9c/t}$, та $C_{16:1}$. ПНЖК в усьому організмі найбільш кількісно представлені $C_{20:4n-6}$, *cis*-5,8,11,14,17-ейкозапентаєновою ($C_{21:5}$), $C_{18:2n-6}$, 5,8,11,14,17-ейкозапентаєновою (*all-Z*)- ($C_{22:5}$) та *cis*-4,7,10,13,16,19-докозагексаєновою ($C_{22:6n-3}$) жирними кислотами. З'ясовано, що характерною особливістю жирнокислотного профілю обох досліджених видів є істотний вміст розгалужених жирних кислот (*iso*- та *anteiso*-форми).

14. За дії трематодної інвазії склад ЖК в організмі *L. stagnalis* є тканинноспецифічними, зумовленими як метаболічною активністю досліджуваних тканин (органів), так і функціональною роллю жирних кислот у розвитку компенсаторної реакції *L. stagnalis* на протидію паразитарному впливу та підтримання гомеостазу інвазованої тварини. Установлено, що трематодна інвазія змінювала жирнокислотний спектр загальних ліпідів організму ставковиків: відзначено збільшення вмісту НЖК (на 1,9–25,3 %) у гемолімфі, гепатопанкреасі й нозі та їх зменшення на 5,6 % у мантиї. Для МНЖК динаміка за дії партеніт трематод вміст збільшувався в гепатопанкреасі, у мантиї та зменшувався в нозі. Показники кількісного вмісту ПНЖК за дії трематодної інвазії в гепатопанкреасі відповідали показникам контрольної групи, у мантиї знижувалися від 32,7 % до 31,9 %, а в нозі, навпаки, збільшувалися від 36,0 % до 37,3 %.

Отже, динаміка вмісту каротиноїдних пігментів, ліпідів різних класів та жирних кислот в організмі прісноводних молюсків характеризується видовою специфічністю, варіює залежно від фізіологічного стану тварини, її морфо-функціональних особливостей, особливостей дихальної та репродуктивної систем. Суттєві відмінності досліджуваних показників у тканинах та органах молюсків за дії трематодної інвазії й токсикантів різного механізму дії мають адаптивний характер, що проявляється в певних межах навантаження і спрямовані на підтримування гомеостазу досліджуваних тварин.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Акулин В. Н., Касьянов С. П., Рыбин В. Г., Караулов А. Е. Исследования липидов гидробионтов. *Известия ТИНРО*. 2005. Т. 141. С. 335–347.
2. Алексеев В. А. Основные принципы сравнительно токсикологического эксперимента. *Гидробиол. журн.* 1981. 17, № 3. С 92–100.
3. Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Ленинград : Наука, 1981. 248 с.
4. Алякринская И. О. Гемоглобины и гемоцианины беспозвоночных (Биохимические адаптации к условиям среды). М. : Наука, 1979. 153 с.
5. Аракелова Е. С. Состав общих липидов и скорость энергетического обмена у брюхоногих моллюсков. *Журнал общей биологии*. 2008. 69, 6. С. 471–478.
6. Бедова П. В. К вопросу о зависимости содержания каротиноидов в тканях пресноводных моллюсков от их морфофункциональной организации. *Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных : материалы Междунар. науч. конф.* Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 2005. С. 25–26.
7. Бедова П. В. Оценка состояния водной среды в Республике Марий Эл с помощью гидробионтов. *Финно-угорский мир: состояние природы и региональная стратегия защиты окружающей среды : Тезисы докладов Международной конференции, Сыктывкар, 2–5 июня. 1997.* Сыктывкар, 1997. С. 21–22.
8. Бедова П. В., Колупаев Б. И. Использование моллюсков в биологическом мониторинге состояния водоемов. *Экология*. 1998. № 5. С. 410–411.
9. Бедова П. В. Зараженность популяции *Viviparus viviparus* L. реки Малая Кокшага партенитами трематод и содержание в тканях моллюсков каротиноидов. *Самарский научный вестник*. 2018. Т. 7, № 1 (22). С. 24–28.
10. Бородіна О. В. Каротиноїди тканин чорноморських молюсків з різним типом харчування : автореф. дис. ... канд. біол. наук : 03.00.17. Київ, 2013. 22 с.

11. Бойченко Е. А. Эволюция соединений металлов в клетках. *Журн. эвол. биохим. и физиол.* 1968. Т. 4, № 3. С. 205–210.
12. Бородина А. В, Солдатов А. А. Влияние аноксии на содержание и состав каротиноидов в тканях двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). *Российский журнал биологических инвазий.* 2019. № 3. С. 2–12.
13. Бородина А. В., Солдатов А. А. Каротиноиды тканей массовых видов черноморских моллюсков. *Черноморские моллюски: элементы сравнительной и экологической биохимии* / ред. Г. Е. Шульман, А. А. Солдатов. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. 323 с.
14. Ботяжова О. А. Физиология системы крови : (сравнительные, экологические и эволюционные аспекты) : учеб. пособие. Ярославль : ЯрГУ, 2000. 60 с.
15. Бриттон Г. Биохимия природных пигментов. Москва : Мир, 1986. 442 с. URL: <https://www.twirpx.com/file/155779/> (дата звернения 23.10.2014).
16. Василенко О. Вплив трематодної інвазії на особливості трофіки *Lymnaea balthica* (Mollusk A: Pulmonata). *Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна.* 2003. 33. С. 147–151.
17. Васильева О. Б., Лаврова В. В., Иешко Е. П., Немова Н. Н. Изменение липидного состава печени налима *Lota lota* (L.) при инвазии плероцеркоидами *Triaenophorus nodulosus*. *Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов.* 2010. С. 20–24.
18. Вершинин А. О., Пащенко В. В. Каротиноиды и 7-дегидрохолестерин в тканях моллюсков в норме и в условиях аноксии. *Доклады академии наук СССР.* 1991. 318 (6). С. 1476–1479.
19. Вершинин О. О. Исследование функций каротиноидов у животных : автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.00.02. Москва, 1992. 21 с.
20. Веселов Е. А. Основные фазы действия токсических веществ на организмы. Тезы докладов Всесоюзной научной конференции по вопросам водной токсикологии. Москва : Наука, 1968. С. 15–16.

21. Гаврилова Е. Ю., Бедова П. В. К вопросу о влиянии трематодной инвазии на содержание каротиноидов у *Viviparus viviparus* L. (Mollusca). *Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты* : материалы конференции молодых ученых, г. Екатеринбург, 19–23 апреля 2004. Екатеринбург : Изд-во «Академкнига», 2004. С. 54–55.

22. Гладышев М. И. Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты и их пищевые источники для человека. *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2012. 5 (4). С. 352–386.

23. Гладышев М. И., Анищенко О. В., Сущик Н. Н., Калачева Г. С. Влияние антропогенного загрязнения на содержание незаменимых полиненасыщенных жирных кислот в звеньях трофической цепи речной экосистемы. *Сибирский экологический журнал*. 2012. 4. С. 511–521.

24. Гордзялковский А. В., Макурина О. Н. Влияние фенола на содержание каротиноидов в тканях моллюсков. *Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия*. 2007. 8 (58). С. 60–68.

25. Гордзялковский А. В., Макурина О. Н. Водные моллюски – перспективные объекты для биологического мониторинга. *Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия*. 2006. 7 (47). С. 37–44.

26. Гостюхина О. Л., Солдатов А. А., Головина И. В., Бородина А. В. Содержание каротиноидов и состояние антиоксидантного ферментативного комплекса тканей у двустворчатого моллюска *Anadara inaequalis* Br. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*. 2012. 48, 6. С. 542–546.

27. Гостюхина О. Л., Солдатов А. А., Головина И. В., Столбов А. Я. Антиоксидантный ферментативный комплекс тканей различных цветовых морф черноморского моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. *Экология моря*. 2005. 68. С. 42–47.

28. Гранично допустимі значення показників якості води для рибогосподарських водойм. Загальний перелік ГДК і ОБРВ шкідливих речовин для води рибогосподарських водойм: [№ 12–04–11 чинний від 09–08–1990]. – К : Міністерство рибного господарства СРСР, 1990. 45 с.

29. Грубінко В. В., Гандзюра В. П. Концепція шкочочинності в екології. Київ – Тернопіль : Вид-во ТНПУ ім. В. Гнатюка, 2008. 144 с.
30. Грубінко В. В. Системний підхід в фізіолого-біохімічеської оцєнкє токсичності водної срьєди. *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Серія: Біологія*. 2013. № 2 (55). С. 126–152.
31. Гудвин Т. Сравнительная биохимия каротиноидов. М. : Издательство иностранной литературы, 1954. 396 с.
32. Гуминский О. В. Влияние партенит трематод на липидный обмен пресноводных моллюсков. *Паразитология*. 1984. 18, 4. С. 306–309.
33. Гханнам Хала Эльшахат Абделькадер Юссеф. Свободнорадикальный гомеостаз моллюсков *Unio pictorum* в норме и при воздействии тяжелых металлов : автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.00.01. Астрахань, 2011. 24 с.
34. Дейнека В. И., Шапошников А. А., Дейнека Л. А., Гусева Т. С. Каротиноиды: строение, биологические функции и перспективы применения. *Научные ведомости Белгородского государственного университета*. 2008. 6 (46). С. 19–25.
35. Загорских О. М., Кирсипуу А. А. Сравнительная характеристика липидного состава мышц и печени лещей после зимовки и летнего нагула. *Биохимия экто- и эндотермных организмов в норме и при патологии* / ред. В. С. Сидоров, Р. У. Высоцкая. Петрозаводск : Карельский научный центр АН СССР, 1990. С. 27–33.
36. Истомина А. А. Реакция антиоксидантной системы у массовых видов моллюсков залива Петра Великого в условиях дефицита кислорода и действия ионов Cu^{2+} : автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.08.02. Владивосток, 2012. 20 с.
37. Карнаухов В. И. Биологические функции каротиноидов. Москва : Наука, 1988. 223 с.
38. Карнаухов В. Н. Роль моллюсков с высоким содержанием каротиноидов в охране водной срьєди от загрязнения. Пущино : Наука, 1978. 73 с.

39. Карнаухов В. Н., Петруняк В. В. Окислительно-восстановительные состояния тканей при недостатке кислорода. Биология и научно-технический прогресс : сборник. Пущино-на-Оке, 1971. С. 34–38.

40. Карнаухов В. Н., Розанов С. И., Сворень В. А. Спектрофотометрические исследования живых нервных клеток надглоточного узла большого прудовика. *Биофизика*. 1966. 11 (6). С. 1085–1088.

41. Кашин А. Г. Влияния солености среды обитания на состав липидов некоторых водных беспозвоночных : автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.00.16. Самара, 1997. 18 с.

42. Кейтс М. Техника липидологии. Выделение, анализ и идентификация липидов. М. : Мир, 1975. 322 с.

43. Киричук Г., Стадниченко А. Порухення фізико-хімічних показників гемолімфи *Planorbarius purpura* (Mollusca; Pulmonata; Bulinidae) у разі дії на нього йонів хрому (III) водного середовища. *Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна*. 2004. 35. С. 226–230.

44. Киричук Г. Е. Особенности накопления ионов тяжелых металлов пресноводными моллюсками. *Вісник Житомирського державного педагогічного університету ім. І. Франка*. 2002. 10. С. 170–175.

45. Киричук Г. Є., Музика Л. В. Вплив концентрації амоній хлориду на вміст каротиноїдних пігментів в організмі *Lymnaea stagnalis*. *Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія*. 2015. 23 (2). С. 154–160.

46. Киричук Г. Є. Фізіолого-біохімічні механізми адаптації прісноводних молюсків до змін біотичних та абіотичних чинників водного середовища : автореф. дис. ... д-ра біол. наук : 03.00.17. Київ, 2011. 44 с.

47. Киричук Г. Є. Особливості вуглеводного обміну в організмі *Lymnaea stagnalis* за дії трематодної інвазії. *Вісник Черкаського університету. Серія : Біологічні науки*. 2015. № 19. С. 69–75.

48. Колупаев Б. И. Дыхательный коэффициент у байкальских гидробионтов. *Экология*. 1984. С. 79–81.

49. Копытов Ю. П. Новый вариант тонкослойной хроматографии липидов. *Экология моря*. 1983. 12. С. 76–80.
50. Костюк К. В. Структурно функціональні реакції клітин водних рослин на дію токсикантів : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.17. Київ, 2011. 21 с.
51. Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. Л. : Наука, 1981. 339 с.
52. Куранова А. П. Перспективы использования малакофауны в биоиндикации состояния водных экосистем : автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.00.16. Ульяновск, 2009. 24 с.
53. Лапин В. И., Шатуновский М. И. Особенности состава, физиологическое и экологическое значение липидов рыб. *Успехи современной биологии*. 1981. 92, 3 (6). С. 380–394.
54. Лось Д. А. Восприятие стрессовых сигналов биологическими мембранами. *Проблемы регуляции в биологических системах. Биофизические аспекты*. М.–Ижевск : НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2007. С. 329–360.
55. Лось Д. А. Структура, регуляция экспрессии и функционирование десатураз жирных кислот. *Успехи биологической химии*. 2001. 41. С. 163–198.
56. Лось Д. А. Десатуразы жирных кислот. М. : Научный мир, 2014. 372 с.
57. Лукашев Д. В. Индикаторное значение пресноводных моллюсков при выявлении источника загрязнения речной экосистемы тяжелыми металлами. *Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону*. 2009. 1 (9). С. 109–114.
58. Ляврін Б. З., Рабченко О. О., Хоменчук В. О., Курант В. З. Особливості вмісту неполярних ліпідів в тканинах коропа (*Cyprinus carpio* L.). *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка*. 2013. Вип. 2 (55). С. 10–14.
59. Махутова О. Н. Сравнение спектров питания дрейссен *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* по биохимическим маркерам. *Сибирский экологический журнал*. 2012. №. 4. С. 619–631.

60. Метелев В. В., Канаев А. И., Дзасохова Н. Г. Водная токсикология. М. : Колос, 1971. 247 с.

61. Мисечко Л. Е., Стадниченко А. П. Интоксикация *Lymnaea stagnalis*, инвазированных партенитами трематод сульфатом меди. *Паразитология*. 1988. 1. С. 96–99.

62. Музика Л. В. Особливості розподілу каротиноїдних пігментів в організмі *Lymnaea stagnalis*. *Актуальні проблеми сучасної гідроекології* : матеріали науково-практичної конференції, присвяченої 95-річчю заснування Національної Академії наук України, м. Київ, 5–6 листопада 2013 р. Київ, 2013. С. 63–64.

63. Музика Л. В. Роль каротиноїдних пігментів в адаптації *Lymnaea stagnalis* до дії негативних факторів оточуючого середовища. *Біологічні дослідження – 2013* : матеріали IV науково-практичної Всеукраїнської конференції молодих учених та студентів, м. Житомир, 16–18 квітня 2013 р. Житомир : Вид-во ЖДУ ім. Івана Франка, 2013. С.125–128.

64. Музика Л. В., Бовсуновська М. О., Сергійчук О. С., Киричук Г. Є. Вплив сечовини на вміст β -каротину в організмі ставковика звичайного. *Біологічні дослідження. – 2014* : матеріали V Всеукраїнської науково-практичної конференції молодих учених і студентів, м. Житомир, 4–5 березня 2014 р. Житомир : Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2014. С. 243–245.

65. Музика Л. В., Бовсуновська М. О., Киричук Г. Є. Токсичний вплив NH_4Cl на вміст β -каротину в організмі *L. stagnalis*. *Біологічні дослідження. – 2015* : матеріали VI Всеукраїнської науково-практичної конференції молодих учених і студентів, м. Житомир, 11–12 березня 2015 р. Житомир : ПП «Рута», 2015. С. 243–245.

66. Музика Л. В., Дмитренко І. М., Слідзевський Б. Л., Киричук Г. Є. Особливості хронічної дії низьких концентрацій фенолу на вміст β -каротину в гепатопанкреасі *Lymnaea stagnalis*. *Біологічні дослідження. – 2014* : матеріали V Всеукраїнської науково-практичної конференції молодих учених і студентів,

м. Житомир, 4–5 березня 2014 р. Житомир : Вид-во ЖДУ ім. Івана Франка, 2014. С. 246–248.

67. Музика Л. В., Киричук Г. Є. Вміст β -каротину в організмі *Lymnaea stagnalis* за токсичної дії низьких концентрацій іонів цинку : матеріали V Всеукраїнського з'їзду екологів з міжнародною участю, м. Вінниця, 23–26 вересня 2015 р. Вінниця, 2015. С. 138.

68. Музика Л. В., Киричук Г. Є. Вміст каротиноїдних пігментів в організмі прісноводних молюсків. *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Серія : Біологія*. 2015. № 2 (63). С. 84–102.

69. Музика Л. В., Киричук Г. Є. Вміст каротиноїдних пігментів в організмі прісноводних молюсків : матеріали III Міжнародної наукової конференції студентів, аспірантів та молодих учених, м. Донецьк, 24–27 лютого 2014 р. Донецьк, 2014. С. 167.

70. Музика Л. В., Киричук Г. Є. Вплив трематодної інвазії на вміст каротиноїдних пігментів в організмі *Lymnaea stagnalis*. *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Серія : Біологія*. 2015. № 3–4 (64). С. 484–489.

71. Музика Л. В., Киричук Г. Є. Особливості вмісту триацилгліцеролів в організмі прісноводних черевоногих молюсків (Molluska:Gastropoda). *Біологічні дослідження – 2017* : матеріали VIII Всеукраїнської науково-практичної конференції, м. Житомир, 14–16 березня. Житомир, 2017 р. С. 266–267.

72. Музика Л. В., Киричук Г. Є. Особливості дії низьких концентрацій іонів кадмію на вміст β -каротину в організмі *Lymnaea stagnalis*. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2015. Випуск 70. С. 130–137.

73. Музика Л. В., Киричук Г. Є. Особливості розподілу триацилгліцеролів в організмі *Lymnaea stagnalis*. *Перспективи гідроекологічних досліджень в контексті проблем довкілля та соціальних викликів : збірник матеріалів VIII з'їзду Гідроекологічного товариства України, присвяченого 110-річчю заснування*

Дніпровської біологічної станції, м. Київ, 6–8 листопада 2019 р. Київ, 2019. С. 150–152.

74. Музика Л. В., Киричук Г. Є. Особливості розподілу жирних кислот в організмі черевоногих прісноводних молюсків (Molluska:Gastropoda). *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія: Біологія*. 2016. Вип. 41. С. 93–100.

75. Музика Л. В., Киричук Г. Є. Вплив трематодної інвазії на вміст деяких груп ліпідів в організмі ставковика звичайного. *Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки. Серія «Біологічні науки»*, 2020. Випуск 1 (389). С. 66–71.

76. Мур Дж. В. Тяжелые металлы в природных водах. М. : Мир, 1987. 287 с.

77. Мурзина С. А. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в биохимических адаптациях люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* F. северо-западного побережья о. Шпицберген : автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.01.04. Петрозаводск, 2010. 27 с.

78. Начева Л. Н., Сумбаев Е. А. Микроморфологические изменения тканей моллюсков при развитии в них личинок трематод. *Теория и практика паразитарных болезней животных*. 2013. 14. С. 263–265.

79. Немова Н. Н. Механизмы биохимических адаптаций у водных организмов: экологические и эволюционные аспекты. *Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов Том I. Экологическая физиология и биохимия водных организмов* : сборник научных статей. Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2010. С. 198–214.

80. Немова Н. Н., Мещерякова О. В., Лысенко Л. А., Фокина Н. Н. Оценка состояния водных организмов по биохимическому статусу. *Труды Карельского научного центра РАН*. 2014. 5. С. 18–29.

81. Озернюк Н. Д. Механизмы адаптаций. М. : Наука, 1992. 272 с.

82. Петруняк В. В. Выделение каротиноидсодержащих субклеточных структур из нервной ткани моллюска. *Цитология*. 1976. 18, 10. С. 1185–1188.

83. Петруняк В. В. Сравнительное распределение и роль каротиноидов и витамина А в тканях животных. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*. 1979. 15, 1. С. 26–28.

84. Поляков Н. Э. Некоторые аспекты реакционной способности каротиноидов. Окислительно-восстановительные процессы и комплексообразование. *Успехи химии*. 2006. 75 (12). С. 1175–1192.

85. Примова Л. А., Высоцкий И. Ю. Каротиноиды: структура, метаболизм, биологические функции. *Вісник Сумського державного університету. Серія Медицина*. 2005. 7 (79). С. 9–25.

86. Проблемы водной токсикологии / за ред. Е. А. Веселова. Петрозаводск : ПГУ, 1984. 119 с.

87. Прохорова М. И. Методы биохимического исследования. Л. : Изд. ЛГУ, 1982. 222 с.

88. Пузаткина Е. А. Анализ состояния водной среды по данным газообмена и удельной концентрации каротиноидов в тканях гидробионтов. *Вавиловские чтения*. Йошкар-Ола, 1996. С. 348–349.

89. Пузаткина Е. А. Влияние экзогенных факторов на состояние газообмена и содержание каротиноидов в тканях пресноводных моллюсков : автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.00.16. Йошкар-Ола, 2006. 26 с.

90. Пузаткина Е. А. О связи удельной концентрации каротиноидов в тканях моллюсков *Lymnaea stagnalis* L. с содержанием этих пигментов в употребляемой пище. *Экология и генетика популяций* : сборник материалов Всероссийского популяционного семинара, г. Йошкар-Ола, 5–9 февр. 1997. Йошкар-Ола, 1998. С. 296–297.

91. Райс Р. Х., Гуляева Л. Ф. Биологические эффекты токсических соединений. Новосибирск, 2003. 208 с.

92. Руднева И. И., Завьялов А. В., Скуратовская Е. Н. Роль молекулярных систем в защитных реакциях рыб, зараженных паразитами. *Рыбное хозяйство Украины*. 2010. 1. С. 2–6.

93. Сенік Ю. І., Хоменчук В. О., Курант В. З., Грубінко В. В. Роль ліпідів еритроцитарних мембран у формуванні резистентності до йонів цинку. *Біологія тварин*. 2013. 15, 3. С. 111–119.
94. Сергеева М. Г., Варфоломеева А. Т. Каскад арахидонової кислоти. М. : Народное образование, 2006. 256 с.
95. Сиренко Л. А. Каротиноиды гидробионтов. *Экология моря*. 2005. 67. С. 63–67.
96. Сімонова М. Каротиноїди: будова, властивості та біологічна дія. *Біол. студії*. 2010. 4. 2. С. 159–170.
97. Смолянінов К. Б. Метаболізм поліненасичених жирних кислот. *Біологія тварин*. 2002. 4, 1–2. С. 16–31.
98. Солдатов А. А., Гостюхина О. Л., Головина И. В. Состояние антиоксидантного ферментативного комплекса тканей черноморского моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. в условиях естественного окислительного стресса. *Ж. эволюц. биох. физиол.* 2008. 44, № 2. С. 150–155.
99. Соловых Г. Н., Карнаухова И. В., Минакова В. В., Осинкина Т. В. Оценка степени доминирования и изменения удельного содержания β -каротина в некоторых тканях представителей пресноводных двустворчатых моллюсков семейства Unionidae среднего течения реки Урал. *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*. 2014. 9. С. 97–100.
100. Сравнительная физиология животных : в 3 т. / ред. Л. Проссер; пер. с англ. и ред. Т. М. Турпаев. Москва : Мир, 1977. Т. 2. 571 с.
101. Стадиченко А. П. Фосфолипиды в пищеварительной железе моллюсков инвазированных личинками трематод. *Паразитология*. 1968. Т. 2. С. 35–37.
102. Стадниченко А. П. Перлівницьві. Кулькові. *Фауна України*. Т. 29. Вип. 9. Київ : Наук. думка, 1984. 384 с.
103. Стадниченко А. П. Прудовиковые и чашечковые (Lymnaeidae, Ascoloxidae) Украины. Киев : Центр учебной литературы, 2004. 327 с.
104. Стадниченко А. П., Астахова Л. Є., Гирич В. К. Вплив фенольної інтоксикації на вміст каротиноїдів у гемолімфі прісноводних моллюсків у нормі і

за інвазії їх трематодами. *Розвиток наукових досліджень* : матеріали третьої міжнародної науково-практичної конференції, 2007. С. 65–67.

105. Стадниченко А. П., Гирич В. К. Про шкірне дихання ставковиків і витушок (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata). *Інноваційний потенціал української науки – XXI сторіччя* : матеріали П'ятнадцятої всеукраїнської науково-практичної конференції. Запоріжжя, 2012. С. 43.

106. Стадниченко А. П., Іваненко Л. Д., Витковская О. В., Калинина Н. Н. Влияние трематодной инвазии на содержание гемоцианина в гемолимфе прудовика (Gastropoda:Pulmonata:Lymnaeidae). *Паразитология*. 1999. 33, 2. С. 125–128.

107. Стадниченко А. П., Іваненко Л. Д., Мостіпака О. А., Степчук Л. О. Вплив сульфату міді на вміст каротиноїдів у гемолімфі ставковика озерного (Mollusca: Pulmonata: Lymnaeidae) в нормі та при інвазії партенітами трематод. *Вісн. Житом. пед. ун-ту*. 2002. 10. С. 197–201.

108. Стадниченко А. П., Мисечко Л. Е., Шепель А. Н. Влияние фенольной интоксикации на содержание каротиноидных пигментов в гемолимфе пресноводных моллюсков (Pulmonata, Lymnaeidae и Bulinidae) в норме и при заражении партенитами трематоды. *Паразитология*. 1985. 19, 2. С. 101–104.

109. Стадниченко А., Гирич В. Вплив біотичних чинників на ритм серцевих скорочень у перлівницевиx (Bivalvia, Unioninae, Anodontinae). *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2014. 64. С. 235–240.

110. Сущик Н. Н. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор). *Журнал общей биологии*. 2008. 69, 4. С. 299–316.

111. Татарюнас А. Б. Исследование накопления каротиноидов в тканях животных : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.02. Пущино, 1974. 37 с.

112. Ткач П., Высоцкая Р. У., Керц Е. С. Влияние гельминтной инвазии на липидный обмен бокоплавов Белого моря. *Паразитология*. 2010. 44, 2. С. 128–134.

113. Тойвонен Л. В., Нефедова З. А., Сидоров В. С., Шарова Ю. Н. Адаптационные изменения в спектрах жирных кислот тканевых липидов сига *Coregonus lavaretus* L. при влиянии антропогенных нагрузок. *Прикладная биохимия и микробиология*. 2001. 37, 3. С. 364–368.
114. Тютюнников Б. Н. Химия жиров. М. : Пищевая пром-сть, 1974. 448 с.
115. Финагина О. Л., Печенова Н. В. Холестерин и биологические мембраны. М. : Мир, 1991. 134 с.
116. Фокина Н. Н., Нефедова З. А., Немова Н. Н. Биохимические адаптации морских двустворчатых моллюсков к аноксии (обзор). *Труды Карельского научного центра РАН*. 2011. 3. С. 121–130.
117. Фокина Н. Н., Нефедова З. А., Немова Н. Н. Липидный состав мидий *Mytilus edulis* L. Белого моря. Влияние некоторых факторов среды обитания. Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2010. 243 с.
118. Фокина Н. Н., Руоколайнен Т. Р., Немова Н. Н., Бахмет И. Н. Изменение состава липидов мидий *Mytilus edulis* L. в результате акклимации к лабораторным условиям. *Труды Карельского научного центра РАН*. 2015. 11. С. 76–84.
119. Хлебович В. В. Акклимация животных организмов. Ленинград : Наука, 1981. 135 с.
120. Хочачка П., Дж. Сомеро. Стратегия биохимической адаптации. М. : Мир, 1977. 398 с.
121. Янович Л. М. Розмноження перлівницевиx (Bivalvia: Unionidae) в умовах Центрального Полісся України : автореф. дис. ... канд. біол. наук : 03.00.08. Київ, 1998. 15 с.
122. Adesina A. Jonathan Classification, biosynthesis and health implications of n-3 and n-6 PUFAs. *Journal of pharmaceutical and biomedical sciences*. 2012. 20 (08). P. 1–12.
123. Advances in lipid methodology / Ed. : W. W. Christie. Dundee : OilyPress, 1993. P. 195–213.

124. Ahlgren G., Gustafsson I-B., Boberg M. Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae. *Journal of Phycology*. 1992. 28, 1. P 37–50.
125. Allan D., Payares G., Evans W.H. The phospholipid and fatty acid composition of *Schistosoma mansoni* and of its purified tegumental membranes. *Mol Biochem Parasitol*. 1987. 23 (2). P. 123–128.
126. Anon Gas-Chrom. Newsletter. *Applied Science Laboratories Inc*. 1970. Vol. 11, No. 4. P. 2.
127. Arakelova S. Katherine, Chebotareva Marina A., Zabelinskii Stanislav A. Physiology and lipid metabolism of *Littorina saxatilis* infected with trematodes. *Dis Aquat Organ*. 2004. 60(3). P. 223–231.
128. Arsan O. M. The state and the outlook for development of aquatic ecotoxicology. *Hydrobiological Journal*. 2008. 44 (2). P. 46–59.
129. Aschoff L. The carotene content of the human liver and fatty tissues. *Verh. dtsh. path. Ges*. 1934. P. 145–152.
130. Atli G., Canli M. Enzymatic responses to metal exposures in a freshwater fish *Oreochromis niloticus*. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 2007. 145. P. 282–287.
131. Baker H. B. Type land snails in the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Part II. Land Pulmonata, exclusive of North America North of Mexico. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 1963. 115, 8. P. 191–258.
132. Barnes R. D. Invertebrate zoology. Philadelphia : Saunders College, 1980. 1089 p.
133. Baur P. S. Jr., Brown A. M., Rogers T. D., Brower M. E. Lipochondria and the light response of *Aplysia* giant neurons. *J. Neurobiol*. 1977. 8. P. 19–42.
134. Bell M. V., Tocher D. R. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in aquatic ecosystems: general pathways and new directions. *Lipids in Aquatic Ecosystems*. 2009. P. 211–236.
135. Benjamin P. R., Peat A. Myoneural junctions in the connective tissue sheath of a molluscan ganglion. *Nature*. 1968. 219. P. 1371–1372.

136. Benjamin P. R., Walker T. S. Two pigments in the brain of a freshwater pulmonate snail. *Comp. Biochem. Physiol.* 1972. 41B. P. 813–821.
137. Bjorkerud S., Cummins J. T. Selected enzymic studies of lipofuscin granules isolated from bovine cardiac muscle. *Exp. Cell Res.* 1963. 32. P. 510–520.
138. Blount J. D., McGraw K. J. Signal functions of carotenoid colouration. *Carotenoids*. Volume 4: Natural Functions. Basel : Birkhäuser Verlag, 2008. P. 213–236.
139. Brett M., Muller-Navarra D. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes. *Freshwater Biology*. 1997. 38, 3. P. 483–499.
140. Canfield L., Forage J. W., Valenzuela J. G. Carotenoids as cellular antioxidants. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.* 1992. 200. P. 260–265.
141. Castillo R., Negre-Sadargues G., Lenel R. General survey of the carotenoids in Crustacea. *Carotenoid Chemistry and Biochemistry* / ed. G. Britton and T. W. Goodwin. Oxford : Pergamon Press, 1982. P. 211–224.
142. Chalazonitis N., Chagneux-Costa H., Chagneux R. Ultrastructure des «grains» pigmentes du cytoplasme des neurones d'*Aplysia depilans*. *Comptes rendus des séances de la Société de biologie, Paris*. 1966. 160. P. 1014–1017.
143. Cheesman D. F. A chromoprotein from the eggs of *Pomacea canaliculata*. *Biochem. J.* 1954. 58. P. 38.
144. Cheesman D. F. Ovorubin, a chromoprotein from the eggs of the gastropod mollusc *Pomacea canaliculata*. *Proc R Soc Lond. (Biol)*. 1958. 149. P. 571–587.
145. Cheesman D. F., Lee W. L., Zagalsky P. F. Carotenoproteins in invertebrates. *Biol. Rev.* 1967. 42. P. 131–160.
146. Chou J. T. Y. The cytoplasmic inclusions of the neurones of *Helix aspersa* and *Limnea stagnalis*. *Quart. J. Micr. Science*. 1957. 98. P. 47–58.
147. Christie W. W. Cyclopropane and cyclopropane fatty acids. *Topics in Lipid Chemistry*. 1970. 1. P. 1–449.
148. Cohen Z. H., Norman A., Heimer Y. M. Microalgae as a source of ω -3 fatty acids. *World Rev Nutr Diet*. 1995. 77. P. 1–31.

149. Comforf A. Lipochromes in the ova of *Pila*. *Nature (London)*. 1947. 160, 9. P. 333–334.
150. Cosper C. I., Ackman R. G. Occurrence of cis-9,10-methylenehexadecanoic and cis-9,10-methyleneoctadecanoic acids in the lipids of immature and mature *Fundulus heteroclitus* (L.) and in roe. *Comp. Biochem. Physiol.* 1983. 75 B. P. 649–654.
151. Czeczuga B. Investigations of carotenoprotein complexes in animals. – VIII. *Unio pictorum* (L.) as a representative of fresh-water mollusks. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*. 1983. 75, 3. P. 541–543.
152. De La Parra A. M., Garcia O., San Juan F. Seasonal variations on the biochemical composition and lipid classes of the gonadal and storage tissues of *Crassostrea gigas* in relation to the gametogenic cycle. *Journal of Shellfisheries Research*. 2005. 24, 2. P. 457–467.
153. Dembitsky V. M., Kashin A. G., Stefanow K. Comparative investigation of phospholipids and fatty acids of freshwater molluscs from Volga River Basin. *Comp Biochem Physiol.* 1992. 102 B. P. 193–198.
154. Dembitsky V. M., Rezanka T., Kashin A. G. Comparative study of the endemic freshwater fauna of Lake Baikal. 4. Phospholipid and fatty acid compositions of two gastropod mollusks of the genus *Valvata*. *Comp. Biochem. Physiol.* 1994. 107B. P. 325–330.
155. Dembitsky V. M., Rezanka T., Kashin A. G. Comparative study of the endemic freshwater fauna of lake Baikal–I. Phospholipid and fatty acid composition of two mollusc species, *Baicalia oviformis* and *Benedictia baicalensis*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*. 1993. 106, 4. P. 819–823.
156. Dembitsky V. M., Rezanka T., Kashin A. G. Fatty acid and phospholipids composition of freshwater molluscs *Anadonta piscinalis* and *Lymnaea fragilis* from the River Volga. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 1993. 105 (3–4). P. 597–601.
157. Dietz T. H. Seasonal changes in the lipid composition of gill tissue from the freshwater mussel *Carunculina texasensis*. *Physiological Zoology*. 1986. P. 419–428.

158. Desvillettes C., Bourdier G., Amblard Ch., Barth B. Use of fatty acids for the assessment of zooplankton grazing on bacteria, protozoans and microalgae. *Freshwat. Biol.* 1997. 38. P. 629–637.

159. Dongre Sangeeta B., Sonwane D. L. Seasonal changes in lipid content, in the adductor muscles of cerebralectomized freshwater Bivalve mussel *Lamellidens corrianus*. *Journal of Pharmacy and Biological Sciences Journal of Pharmacy and Biological Sciences*. 2014. Volume 9, Issue 1. P. 29–32.

160. Dreon M. S., Heras H., Pollero R. J. Biochemical composition, tissue origin and functional properties of egg perivitellins from *Pomacea canaliculata*. *Biocell*. 2006. 30(2). P. 359–365.

161. Dreon M. S., Schinella G., Heras H., Pollero R. J. Antioxidant defense system in the apple snail eggs, the role of ovorubin. *Arch Biochem Biophys*. 2004b. 422. P. 1–8.

162. Findlay G. M. The pigments of the adrenals. *Pathol. Bacteriol.* 1920. 23. P. 482.

163. Folch J., Lees M., Sloane Stanley A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *J Biol Chem*. 1957. 226(1). P. 497–509.

164. Freitas L., Fernandez-Reiriz M. J., Labarta U. Fatty acid profiles of *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) mussel of subtidal and rocky shore origin. *Comparative biochemistry and physiology. Part B, Biochemistry & molecular biology*. 2002. 2. P. 453–461.

165. Frey-Wissling A., Schwegler F. U. Ultrastructure of chromoplast in the carrot root. *J. ultrastr.res.* 1965. 13. P. 543–559.

166. Fried B., Rao K. S., Sherma J., Huffman J. E. Fatty acid composition of *Echinostoma trivolvis* (Trematoda) rediae and adults and of the digestive gland-gonad complex of *Helisoma trivolvis* (Gastropoda) infected with the intramolluscan stages of this echinostome. *Parasitol Res.* 1993. 79(6). P. 471–474.

167. Fried B., Rao K. S., Sherma J., Huffmani J. E. Fatty acid composition of *Goniobasis virginica*, *Physa* sp. and *Viviparus malleatus* (Mollusca: Gastropoda) from

lake Musconetcong, New Jersey. *Biochemical Systematic and Ecology*. 1993. 21, 8. P. 809–812.

168. Fried B., Sundar Rao K., Sherma J. Fatty acid composition of *Biomphalaria Glabrata* (Gastropoda: Planorbidae) fed hen's egg yolk versus leaf lettuce. *Camp. Biochem. Physiol.* 1992. 101, 2. P. 351–352.

169. Galhano M. H., Silva M. T. F. The reproductive cycle of *Anodonta cygnea* L. from Mira Lagoon (Portugal). *Publ. Inst. Zool. Dr. Augusto Nobre*. 1983. 179 p.

170. Gardner D., Riley J. P. The component fatty acids of the lipids of some species of marine and freshwater molluscs. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1972. 52. P. 827–838.

171. Gerin Y. Morphogenese des vesicules a double membrane du lobe polaire d'*llyanassa obsoleta* Say. Etude ultrastructurale. *Microscopie*. 1972. 13. P. 57–66.

172. Gillis P. L., Higgins S. K., Jorge M. B. Evidence of oxidative stress in wild freshwater mussels (*Lasmigona costata*) exposed to urban-derived contaminants. *Ecotoxicol Environ Saf.* 2014. 102. P. 62–69.

173. Gillis T. E., Ballantyne J. S. Influences of subzero thermal acclimation on mitochondrial membrane composition of temperate zone marine bivalve mollusks. *Lipids*. 1999 b. 34, 1. P. 59–66.

174. Gillis T. E., Ballantyne J. S. Mitichondrial membrane composition of two arctic marine Bivalve mollusks, *Serripes groenlandicus* and *Mya truncate*, *Lipids*. 1999a. 34, 1. P. 53–57.

175. Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Anishchenko O. V., Makhutova O. N. Efficiency of transfer of essential polyunsaturated fatty acids versus organic carbon from producers to consumers in a eutrophic reservoir. *Oecologia*. 2011b. 165. P. 521–531.

176. Cossu C., Doyotte A., Jacquin M. C., Babut M. Glutathione reductase, selenium-dependent glutathione peroxidase, glutathione level, and lipid peroxidation in freshwater bivalves, *Unio tumidus*, as biomarkers of aquatic contamination in field studies. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 1997. Vol 38, Iss. 2. P. 122–131.

177. Go J. V., Rezanka T., Srebnik M., Dembitsky V. M. Variability of fatty acid component of marine and freshwater gastropod species from the littoral zone of the Red Sea, Mediterranean Sea and Sea of Galilee. *Biochem Syst Ecol.* 2002. 30, 9. P. 819–35.
178. Goodwin T. W. Metabolism, nutrition, and function of carotenoids. *Ann. Rev. Nutr.* 1986. 6. P. 273–297.
179. Goodwin T. W. The biochemistry of the carotenoids. London : Chapman & Hall, 1984. Volum 2 : Animals. 224 p.
180. Goodwin T. W. The carotenoids of the fresh-water mussel *Anodonta cygnea*. *Biochimica et Biophysica Acta.* 1953. 10. P. 114–116.
181. Goodwin T. W. The comparative Biochemistry of the Carotenoids. London : Chapman and Hall Ltd., 1952. 336 p.
182. Green D. E. Mitochondrion structure and function. In Subcellular Particles. New York : Acad. Press, 1959. P. 84–103.
183. Green J. Chemical embryology of the Crustacea. *Biol. Rev.* 1965. 40. P. 580–600.
184. Grieshaber M. K., Hardewig I., Kreutzer U. Physiological and metabolic responses to hypoxia in invertebrates. *Rev. physiol. Biochem. Pharmacol.* 1994. 125. P. 44–147.
185. Grund M., Metzger P, Liaaen-Jensen S. Primary and secondary carotenoids in two races of green alga *Botryococcus braunii*. *Biochem. Syst. Ecol.* 1989. 4. P. 263–270.
186. Gunstone F. D. Fatty Acid and Lipid Chemistry. London : Blackie Academic & Professional, 1996. 252 p.
187. Hagar A. F., Dietz T. H. Seasonal changes in the lipid composition of gill tissue from the freshwater mussel *Carunculina texasensis*. *Physiol Zool.* 1986. 59. P. 419–428.
188. Hanuš L. O., Levitsky D. O., Shkrob I., Dembitsky V. M. Plasmalogens, fatty acids and alkyl glyceryl ethers of marine and freshwater clams and mussels. *Food Chemistry.* 2009. 116. P. 491–498.

189. Hendelman G. J., Kuijk F. J., Chatterjee A., Krinsky N. I. Characterization of products formed during the autoxidation of β -carotene. *Free Rad. Biol. Med.* 1991. 10 (6). P. 427–437.
190. Higashi S., Hori T. Studies on sphingolipids of fresh-water mussel spermatozoa. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Lipids and Lipid Metabolism*. 1968. Volume 152, Issue 3. P. 568–575
191. Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: Mechanism and process in physiological evolution. New York : Oxford University Press, 2002. 466 p.
192. Holwerda D. A., Notenboom P., Zs.-Nagy I. Biochemical characterization of cytosomes from freshwater mollusc nerve and heart tissue. *Exogenous and Endogenous Influences on Metabolic and Neural Control* : Proceedings of the Third Congress of the European Society for Comparative Physiology and Biochemistry, Volume 2: Abstracts, 1982. P. 122–123.
193. Hori T., Itasaka O., Inoue H., Yamada K. Further study of structural components of the pyridine insoluble sphingolipid from Corbicula, *Corbicula sandai* and the distribution in other species. *J Biochem.* 1964. 56. P. 477–479.
194. Hori T., Itasaka O. Biochemistry of shellfish lipids. IV. Purification and characterization of a new phosphosphingolipid in the pond-snail, *Heterogen longispira*. *Jpn J Exp Med.* 1966. 36 (1). P. 85–90.
195. Hori T., Itasaka O., Inoue H. Biochemistry of shellfish lipid. 3. Purification and elemental analysis of ceramide aminoethylphosphonate from Corbicula complex lipid mixtures. *The Journal of Biochemistry.* 1966. 59, 6. P. 570–573.
196. Johnson E. J. The role of carotenoids in human health. *Nutrition in Clinical Care.* 2002. 5. P. 56–65.
197. Joosse J. Dorsal bodies and dorsal neurosecretory cells of the cerebral ganglia of *Lymnaea stagnalis*. *Archives Néerlandaises de Zoologie.* 1964. 16. P. 1–103.
198. Kantha S. S. Carotenoids of edible molluscs. A review. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B : Comparative Biochemistry.* 1989. Vol. 93, 3. P. 665–671.

199. Karnaukhov V. N. Carotenoids in oxidative metabolism of molluscoid neurons. *Experimental Cell Research*. 1971a. 64. P. 301–306.
200. Karnaukhov V. N. Carotenoids-recent progress, problems and prospects. *Comp. biochem. physiol.* 1990. 95 B. P. 1–20.
201. Karnaukhov V. N., Tataryunas T. B., Petrunyaka V. V. Accumulation of carotenoids in brain and heart of animals on aging; the role of carotenoids in lipofuscin formation. *Mechanisms of Ageing and Development*. 1973. 2. P. 201–210.
202. Kimble M. S., Germek O. A., Sevringhaus E. L. Vitamin A and carotene metabolism in diabetes as reected by blood concentrations. *American Journal of the Medical Sciences*. 1946. 212, 5. P. 574–585.
203. Krinsky N. I. Antioxidant functions of carotenoids. *Free Rad. Biol. Med.* 1989. 7. P. 617–635.
204. Kubista V. Karotinoide in den Süßwasserpuimonaten. *Vest. Ceskosl. spolec. zool.* 1953. 17, 4. P. 299–300.
205. Kyrychuk G. Ye., L. V. Muzyka Peculiarities of Carotenoid Pigments' Distribution in Organism of the Freshwater Mollusks. *Hydrobiological Journal*. 2017. V. 53, № 5. P. 85–93.
206. Kyrychuk G. Ye., L. V. Muzyka Peculiarities of the Distribution of β -carotene in the Organism of *Lymnaea stagnalis* under the Influence of the Ions of Heavy Metals. *Hydrobiological Journal*. 2016. V. 5, № 5. P. 63–72.
207. Lane N. J. The fine-structural localization of phosphatases in neurosecretory cells within the ganglia of certain gastropod snails. *Am. Zool.*, 1966. 6. P. 139–157.
208. Laurent T., Okuda Y., Chijimatsu T., Umeki M. Freshwater clam extract ameliorates triglyceride and cholesterol metabolism through the expression of genes involved in hepatic lipogenesis and cholesterol degradation in rats. *Evidence Based Complementary and Alternative Medicine*. 2013. 10 p.
209. Lautner V. Values for vitamin A, carotenoids and alpha-tocopherol in geese during the laying period. *Biologizace a Chemizace Vyzivy Zvirat*. 1973. 9 (3). P. 283–288.

210. Lazzara R., Fernandes D., Faria M., López J. F. Changes in lipid content and fatty acid composition along the reproductive cycle of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha*: its modulation by clofibrate exposure. *Science of The Total Environment*. 2012. 432. P. 195–201.

211. Leblond J. D., Chapman P. J. Lipid class distribution of highly unsaturated long chain fatty acids in marine dinoflagellates. *Journal of Phycology*. 2000. 36, 6. P. 1103–1108.

212. Lee J., Jiang S., Levine N., Watson R. R. Carotenoid supplementation reduces erythema in human skin after simulated solar radiation exposure. *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine*. 2000. 223(2). P. 170–174.

213. Liaaen-Jensen S. Carotenoids in chemosystematics. *Carotenoids* / Eds G. Britton, S. Liaaen-Jensen, H. Pfander. Basel: Birkhauser, 1998. P. 217–247.

214. Liang C. R., Strickland K. P. Phospholipid metabolism in the molluscs. I. Distribution of phospholipids in the water snail *Lymnaea stagnalis*. *Canadian Journal of Biochemistry*. 1969. 47. P. 85–89.

215. Lima P., Monteiro S. M., Sousa M., MacHado J. A histological study of oogenesis in the freshwater mussel *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758) in Mira Lagoon, Portugal. *Malacologia*. 2012. 55, 2. P. 251–261.

216. Lunetta J. E., Vernberg W. B. Fatty acid composition of parasitized and nonparasitized tissue of the mud-flat snail, *Nassarius absoleta* (Say). *Exp Parasitol*. 1971. 30(2). P. 244–248.

217. Maoka T. Carotenoids in marine animals. *Mar Drugs*. 2011. 9. P. 278–293.

218. Maoka T. Recent progress in structural studies of carotenoids in animals and plants. *Arch. Biochem. Biophys*. 2009. 483. P. 191–195.

219. Maoka T., Fujiwara Y., Hashimoto K., Akimoto N. Carotenoids in three species of *Corbicula* Clams, *Corbicula japonica*, *Corbicula sandai* and *Corbicula* sp. (Chinese freshwater corbicula clam). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2005. 53. P. 8357–8364.

220. Maoka T., Ochi J., Mori M., Sakagami Y. Identification of carotenoids in the freshwater shellfish *Unio douglasiae nipponensis*, *Anodonta lauta*, *Cipangopaludina*

chinensis laeta, and *Semisulcospira libertine*. *Journal of Oleo Science*. 2012. 61 (2). P. 69–74.

221. Matsuno T. Aquatic animal carotenoids. *Fisheries Sci.* 2001. 67. P. 771–789.

222. McManus D. P., Marshall I., James B. L. Lipids in digestive gland of *Littorina saxatilis rudis* (Maton) and in daughter sporocysts of *Microphallus similis* (Jäg. 1900). *Exp Parasitol.* 1975. 37 (2). P. 157–163.

223. Misra K. K., Shkrob I., Rakshit S., Dembitsky V. Variability in fatty acids and fatty aldehydes in different organs of two prosobranch gastropod molluscs. *Biochem System Ecol.* 2002. 30. P. 749–761.

224. Mitra S., Sur R. K. Changes in the lipid and carbohydrate contents of the digestive gland during aestivation of two gastropods *Achatina fulica* and *Pila globose*. *Environment and Ecology (Kalyani)*. 1989. 73. P. 658–662.

225. Morgan W. A., Woodroof J. G. Waste pimiento pepper for coloring egg yolks. *Georgia Exp. Sta. Bull.* 1927. 147. P. 210–215.

226. Nabih I., Soliman A. M., Abdei-Hamid A. Z. Studies on fresh water snails, specific intermediate hosts for schistosomiasis-1. Isolation of total lipids from native and irradiated snails. *Cell Mol. Biol.* 1989. 35. P. 373–377.

227. Nolte A. H., Breucker H., Kuhlmann D. Cytosomale Einschlüsse and Neurosekret im Nervengewebe von Gastropoden. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*. 1965. 68. P. 1–27.

228. Novikoff A. B. Lysosomes in nerve cells. *The Neuron* / ed. H. Hyden. Amsterdam : Elsevier Publishing, 1967. P. 319–377.

229. Palmer L. S. Carotinoids and related pigments; the chromolipoids. New.York : Chem Cat., 1922. 316 p.

230. Paradis M., Ackman R. G. Potential for employing the distribution of anomalous nonmethylene-interrupted dienoic fatty acids in several marine invertebrates as part of food web studies. *Lipids*. 1977. 12. P. 170–176.

231. Parrish C. C., DeFreitas A. S. W., Bodennec G., Macpherson E. J. Lipid composition of the toxic marine diatoms, *Nitzschis pungens*. *Phytochemistry*. 1991. 30. P. 113–116.

232. Pazos A. J., Román G., Acosta C. P., Sánchez J. L. Lipid classes and fatty acid composition in the female gonad of *Pecten maximus* in relation to reproductive cycle and environmental variables. *Journal of Shellfish Research*. 2004. 23(2). P. 507–514.

233. Petrunyaka V. V. Comparative distribution and role of carotenoids and vitamin A in animal tissues. Participation of these polienes in the calcium accumulative and transporting mechanisms. *Z. Evol. Biokhim. Physiol.* 1979. 15. P. 97–103.

234. Petrunyaka V. V. Localization and role of carotenoids in molluscan neurons. *Cell. Mol. Neurobiol.* 1982. 2. P. 11–20.

235. Pollero R. J., Brenner R. R., Gros E. G. Seasonal changes in lipid and fatty acid composition of the freshwater mollusk, *Diplodom patagonicus*. *Lipids*. 1981. 16, 2. P. 109–113.

236. Pollero R. J., Irazú C. E., Brenner R. R. Effect of sexual stages on lipids and fatty acids of *Diplodon delodontus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*. 1983. 76, 4. P. 927–931.

237. Sachi Sri Kantha Carotenoids of edible molluscs; a review. *Journal of Food Biochemistry*. 1989. 13, 6. P. 429–442.

238. Saito H. Lipid and FA composition of the pearl oyster *Pinctada fucata martensii*: influence of season and maturation. *Lipids*. 2004. 39(10). P. 997–1005.

239. Salman J. M., Ahmed J. N. Total lipids and total protein in two mollusca species as environmental biomarker of pollution in Euphrates River, Iraq. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci.* 2013. 2(10). P. 207–214.

240. Sargent J. R., Bell J. G., Bell M. V., Henderson R. J. Requirement criteria for essential fatty acids. *Journal of Applied Ichthyology*. 1995. 11, 2. P. 117–127.

241. Scheer B. T. Some features of the metabolism of the carotenoid pigments in the California sea mussel (*Mytilus californicus*). *J. biol. chem.* 1940. 136. P. 275–299.

242. Shafakatullah N., Shetty S., Orison R., Krishnamoorthy M. Nutritional analysis of freshwater bivalves, *Lamellidens* spp. from river Tunga Karnataka, India. *Research Journal of Recent Sciences*. 2013. 2. P. 120–123.

243. Shafakatullah Nannu, Krishnamoorthy M. Nutritional quality in freshwater mussels, *Parreysia* spp. of Periyar river, Kerala, India. *Research Journal of Recent Sciences*. 2014. 3. P. 267–270.
244. Shakarbaev U. A., Mingbaev A. S., Akramova F. D., Shakarboev E. B. Changes in the structure and functions of mollusc organs under the effect of *Orientobilharzia turkestanica* larvae. *Vestnik zoologii*. 2013. 47 (5). P. 57–61.
245. Shetty S., Tharavathy N. C., Lobo R. O., Shafakatullah N. Seasonal variation in the physico-chemical characteristic along the upstream of Tungabhadra River, Western Ghats, Indi. *International Journal of Plant, Animal and Environmental Sciences*. 2013. 1. P. 242–246.
246. Stadnichenko A. P., Bondarchuk L. G., Doroshenko O. V., Ivashenko E. V. Effect of trematode invasion and extreme environmental conditions on the content of carotenoid pigments in the hemolymph of fresh water mollusks. *Nauchnye Doklady Vysshei Shkoly Biologicheskie Nauki*. 1982. 9. P. 54–59.
247. Stanley-Samuelson D. W. Physiological roles of prostaglandins and other eicosanoids in invertebrates. *Biol Bull*. 1987. 173. P. 92–109.
248. Stark A. H., Crawford M. A., Reifen R. Update on alpha-linolenic acid. *Nutrition Reviews*. 2008. 66. P. 326–332.
249. Stefanov K., Seizova K., Brechany E. Y., Christie W. W. An unusual fatty acid composition for a fresh-water mussel, *Unio tumidus*, from Bulgaria. *Journal of natural products*. 1992. 55. P. 979–981.
250. Tailor S. L., Lambden M. P., Tappel A. L. Sensitive fluorometric method for tissue tocopherol analysis. *Lipids*. 1976. 11, 7. P. 530–538.
251. Takenaka T., Horie H., Hori H., Kawakami T. Effects of arachidonic acid and the other long-chain fatty acid on the membrane currents in the squid giant axon. *J. Membrane Biol*. 1988. 106, 2. P. 141–147.
252. Thompson G. A. Jr. Metabolism and control of lipid structure modification. *Biochem Cell Biol*. 1986. 64 (1). P. 66–69.
253. Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in Teleost fish. *Reviews in fisheries science*. 2005. 11(2). P. 107–184.

254. Toivonen L. V., Nefedova Z. A., Sidorov V. S., Sharova Yu. N. Adaptive changes in fatty acid compositions of whitefish *Coregonus lavaretus* L. tissue lipids caused by anthropogenic factors. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2001. 37, 3. P. 314–317.

255. Toyomizu M., Yamahira S., Tanaka M., Akiba Y. Effects of ammonium chloride-induced acidosis on oxidative metabolism in liver mitochondria of chicks. *Brit. Poultry Sci.* 1999. 40. P. 541–544.

256. Tswett M. S. Cromolipids in plant and animal kingdoms. Warshava, 1910.

257. Tswett M. S. Über den makro- und mikrochemischen Nachweis des Carotines. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 1911. 29. P. 630–636.

258. Vaskovsky V. E., Kastetsky E. V. A universal reagent for fosfolipid analisis. *J. Chromatography A*. 1985. 144. P. 129–141.

259. Vershinin A. Carotenoids in mollusca: approaching the functions. *Comp. Biochem. Physiol.* 1996. 113 B. 1. P. 63–71.

260. Vilela G. G. Carotenoids of some Brazilian freshwater gastropods of genus Pomacea. *Nature*. 1956. 178. P. 95.

261. Voogt P. A. Lipids: their distribution and metabolism / ed. P. W. Hochachka. *The Mollusca. Metabolic Biochemistry and Molecular Biomechanics*. Vol. 1. NewYork : Academic Press., 1983. P. 329–370.

262. Voogt P. A. Lipids: Their distribution and metabolism in the Mollusca. *Metabolic Biochemistry and Molecular Biomechanics* / eds. P. W. Hochachke. New York : Academic Press, 1983. P. 329–370.

263. Wenne R., Styczynska-Jurewicz E. Gross biochemical composition of the bivalve *Macoma balthica* from the Gulf of Gdansk (Southern Baltic). *Marine biology*. 1987. 96. P. 73–78.

264. Willstaedt H., Lindqvist T. Über die carotenoide des Serums und der leber beim menschen I. *Biological Chemistry*. 1936. 240, 1–2. P. 10–18.

265. Winston G. W. Oxidants and antioxidants in aquatic animals. *Comp. Biochem. Physiol.* 1991. 100B. P. 173–176.

266. Zs.-Nagy I. Cytosomes (yellow pigment granules) of molluscs as cell organdies of anoxic energy production. *International Review of Cytology*. 1977. 49. P. 331–377.

267. Zs.-Nagy I. Histological, histochemical and electron microscopical studies on the cytosomes of the nerve cells in *Anodonta cygnea* L. (Mollusca, Lamellibranchiata). *Annal. Biol Tihany*. 1967. 34. P. 25–39

268. Zs.-Nagy I. Pigmentation and energy dependent Sr^{2+} -accumulation of molluscan neurons under anaerobic conditions. *Annal. Biol. Tihany*. 1971. 38. P. 117–129.

269. Zs.-Nagy I. Some quantitative aspects of oxygen consumption and anaerobic metabolism of molluscan tissues – a review. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 1974. 49A. P. 399–405.

270. Zs.-Nagy I., Kerpel-Fronius S. The ultrastructural localization of succinic dehydrogenase activity in the nervous system of *Anodonta cygnea* L. *Acta biol. Acad. Sci. hung*. 1970. 21. P. 105–113.

Додатки

Додаток А

**СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ:
у наукових періодичних фахових виданнях України, що входять до
міжнародних наукометричних баз**

1. Киричук Г. Є., **Музика Л. В.** Вплив концентрації амоній хлориду на вміст каротиноїдних пігментів в організмі *Lymnaea stagnalis*. *Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія*. 2015. 23 (2). С. 154–160 (проведення досліджень, участь в узагальненні отриманих даних і написанні статті).
2. Kyrychuk G. Ye., **Muzyka L. V.** Peculiarities of the distribution of β -carotene in the organism of *Lymnaea stagnalis* under the influence of the ions of heavy metals. *Hydrobiological Journal*. 2016. V. 5, № 5. P. 63–72 (проведення досліджень, участь в узагальненні отриманих даних і написанні статті).
3. Kyrychuk G. Ye., **Muzyka L. V.** Peculiarities of carotenoid pigments' distribution in organism of the freshwater mollusks. *Hydrobiological Journal*. 2017. V. 53, № 5. P. 85–93 (проведення досліджень, участь в узагальненні отриманих даних і написанні статті).

Статті в наукових періодичних фахових виданнях України

4. **Музика Л. В.**, Киричук Г. Є. Особливості дії низьких концентрацій іонів кадмію на вміст β -каротину в організмі *Lymnaea stagnalis*. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2015. Випуск 70. С. 130–137 (проведення досліджень, участь в узагальненні отриманих даних і написанні статті).
5. **Музика Л. В.**, Киричук Г. Є. Вплив трематодної інвазії на вміст деяких груп ліпідів в організмі ставковика звичайного. *Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки. Серія «Біологічні науки»*. 2020. Випуск 1 (389). С. 66–71 (проведення досліджень, участь в узагальненні отриманих даних і написанні статті).

Статті в інших наукових виданнях

6. **Музика Л. В.,** Киричук Г. Є. Вміст каротиноїдних пігментів в організмі прісноводних молюсків. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка: Серія: Біологія.* 2015. № 2 (63). С. 84–102 (підбір фахової літератури, участь в узагальненні отриманих даних і написанні статті).
7. **Музика Л. В.,** Киричук Г. Є. Вплив трематодної інвазії на вміст каротиноїдних пігментів в організмі *Lymnaea stagnalis*. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка: Серія: Біологія.* 2015. № 3–4 (64). С. 484–489 (проведення досліджень, участь в узагальненні отриманих даних і написанні статті).
8. **Музика Л. В.,** Киричук Г. Є. Особливості розподілу жирних кислот в організмі черевоногих прісноводних молюсків (Molluska:Gastropoda). *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія: Біологія.* 2016. Вип. 41. С. 93–100 (підбір фахової літератури, участь в узагальненні отриманих даних і написанні статті).

Матеріали та тези доповідей конференцій

9. Музика Л. В. Роль каротиноїдних пігментів в адаптації *Lymnaea stagnalis* до дії негативних факторів оточуючого середовища. *Біологічні дослідження – 2013* : матеріали IV науково-практичної Всеукраїнської конференції молодих учених та студентів, м. Житомир, 16–18 квітня 2013 р. Житомир : Вид-во ЖДУ ім. Івана Франка, 2013. С. 125–128.
10. Музика Л. В. Особливості розподілу каротиноїдних пігментів в організмі *Lymnaea stagnalis*. *Актуальні проблеми сучасної гідроекології* : матеріали науково-практичної конференції, присвяченої 95-річчю заснування Національної Академії наук України, м. Київ, 5–6 листопада 2013 р. Київ, 2013. С. 63–64.
11. **Музика Л. В.,** Киричук Г. Є. Вміст каротиноїдних пігментів в організмі прісноводних молюсків : матеріали III Міжнародної наукової конференції студентів, аспірантів та молодих учених, м. Донецьк, 24–27 лютого 2014 р. Донецьк, 2014. С. 167.

12. **Музика Л. В.**, Дмитренко І. М., Слідзевський Б. Л., Киричук Г. Є. Особливості хронічної дії низьких концентрацій фенолу на вміст β -каротину в гепатопанкреасі *Lymnaea stagnalis*. *Біологічні дослідження*. – 2014 : матеріали V Всеукраїнської науково-практичної конференції молодих учених і студентів, м. Житомир, 4–5 березня 2014 р. Житомир : Вид-во ЖДУ ім. Івана Франка, 2014. С. 246–248.
13. **Музика Л. В.**, Бовсуновська М. О., Сергійчук О. С., Киричук Г. Є. Вплив сечовини на вміст β -каротину в організмі ставковика звичайного. *Біологічні дослідження*. – 2014 : матеріали V Всеукраїнської науково-практичної конференції молодих учених і студентів, м. Житомир, 4–5 березня 2014 р. Житомир : Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2014. С. 243–245.
14. **Музика Л. В.**, Бовсуновська М. О., Киричук Г. Є. Токсичний вплив NH_4Cl на вміст β -каротину в організмі *L. stagnalis*. *Біологічні дослідження*. – 2015 : матеріали VI Всеукраїнської науково-практичної конференції молодих учених і студентів, м. Житомир, 11–12 березня 2015 р. Житомир : ПП «Рута», 2015. С. 243–245.
15. **Музика Л. В.**, Киричук Г. Є. Вміст β -каротину в організмі *Lymnaea stagnalis* за токсичної дії низьких концентрацій іонів цинку : матеріали V Всеукраїнського з'їзду екологів з міжнародною участю, м. Вінниця, 23–26 вересня 2015 р. Вінниця, 2015. С. 138.
16. **Музика Л. В.**, Киричук Г. Є. Особливості вмісту триацилгліцеролів в організмі прісноводних черевоногих молюсків (Molluska:Gastropoda). *Біологічні дослідження* – 2017 : матеріали VIII Всеукраїнської науково-практичної конференції, м. Житомир, 14–16 березня. Житомир, 2017 р. С.266–267.
17. **Музика Л. В.**, Киричук Г. Є. Особливості розподілу триацилгліцеролів в організмі *Lymnaea stagnalis*. *Перспективи гідроекологічних досліджень в контексті проблем довкілля та соціальних викликів : збірник матеріалів VIII з'їзду Гідроекологічного товариства України, присвяченого 110-річчю заснування Дніпровської біологічної станції*, м. Київ, 6–8 листопада 2019 р. Київ, 2019. С. 150–152.

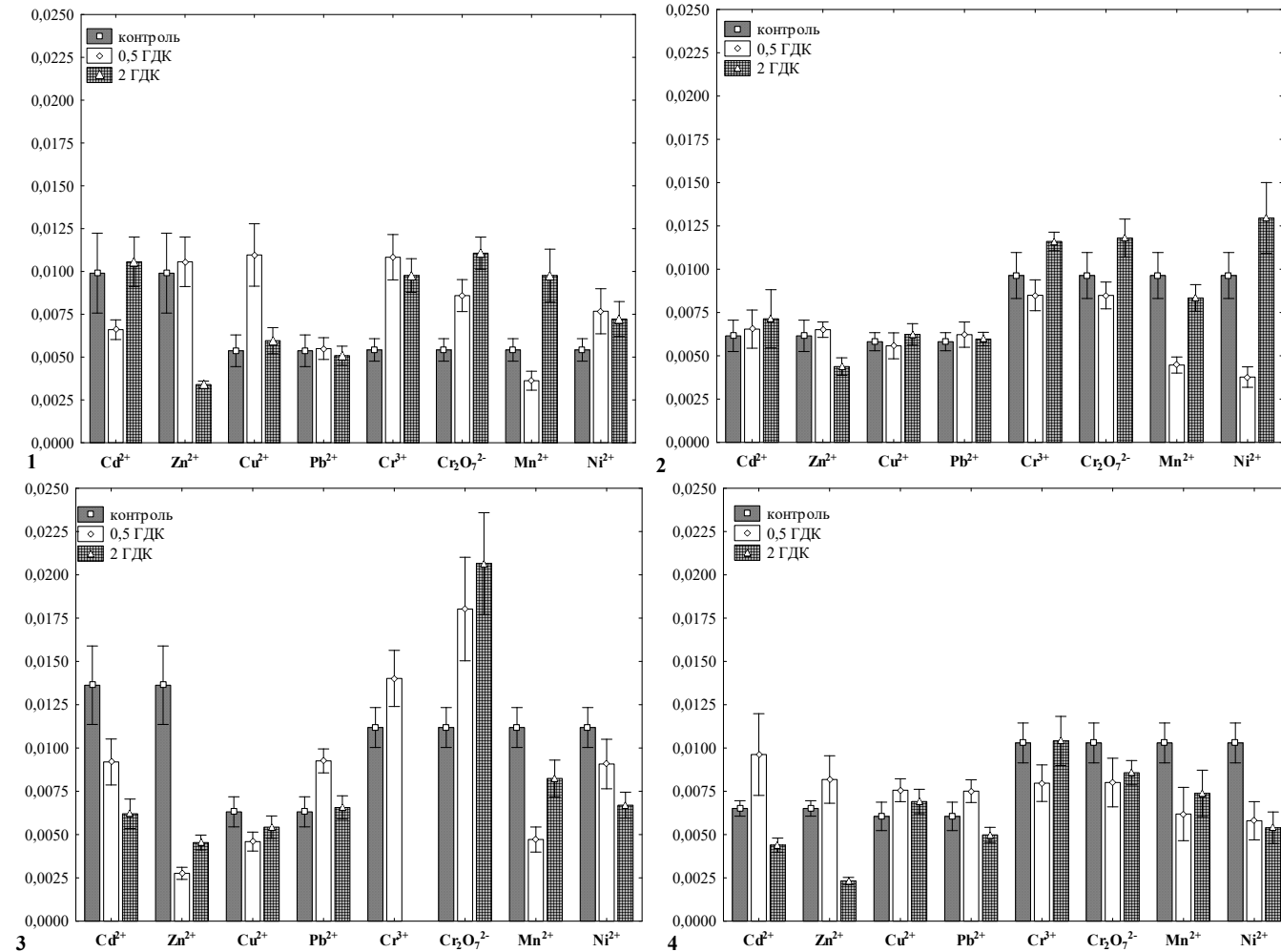
Додаток Б
Значення коефіцієнта кореляції між вмістом каротиноїдних пігментів та морфометричними параметрами
L.stagnalis

Орган (тканина) моллюска	β-каротин								ксантофіли							
	інвазовані				неінвазовані				інвазовані				неінвазовані			
	експозиція 2 доби															
	маса органу чи тканини (г)	діаметр черепашки (мм)	висота черепашки (мм)	маса моллюска (г)	маса органу чи тканини (г)	діаметр черепашки (мм)	висота черепашки (мм)	маса моллюска (г)	маса органу чи тканини (г)	діаметр черепашки (мм)	висота черепашки (мм)	маса моллюска (г)	маса органу чи тканини (г)	діаметр черепашки (мм)	висота черепашки (мм)	маса моллюска (г)
гепатопанкреас	-0,98*	0,40	-0,52	- 0,40	-0,68*	-0,52*	-0,37	-0,47*	0,97*	0,23	-0,68	-0,50	-0,72*	-0,64*	-0,50*	-0,60*
мантія	0,63	0,58	-0,34	- 0,17	-0,58*	0,19	-0,03	-0,07	-0,64	0,59	-0,33	-0,17	-0,60*	0,11	-0,07	-0,10
нога	-0,90	-0,83	-0,92	- 0,91	-0,74*	-0,51*	-0,62*	-0,60*	-0,81	-0,92	-0,83	-0,86	-0,69*	0,57*	-0,51*	-0,53*
гемолімфа	-0,53	0,44	-0,52	- 0,33	-0,65*	-0,10	-0,11	-0,21	-0,52	0,41	-0,52	-0,32	-0,63*	0,52*	0,52	-0,62*
експозиція 7 діб																
гепатопанкреас	-0,74*	-0,80*	-0,56	-0,67*	-0,93*	-0,96*	-0,81	-0,87	-0,77*	-0,75*	-0,57	0,27	-0,81*	-0,88*	-0,96*	-0,89*
мантія	-0,38*	-0,06	-0,30	-0,36	-0,76*	+0,90*	0,65	0,81	-0,37	-0,09	-0,35	0,58	-0,83*	0,41	0,09	0,06
нога	-0,61*	0,60	-0,52	-0,39	-0,84*	-0,64*	-0,35	-0,65	0,59	-0,57	-0,56	-0,13	-0,82*	-0,72	-0,55	-0,76
гемолімфа	-0,42*	0,27	0,13	0,00	-0,96*	-0,97*	-0,92*	-0,94*	-0,39	0,12	-0,02	0,97*	-0,70*	-0,67	-0,22	-0,52

*-коефіцієнти кореляції статистично значимі при рівні значимості $p=0,0500$ (при вірогідності $P=0,95$)

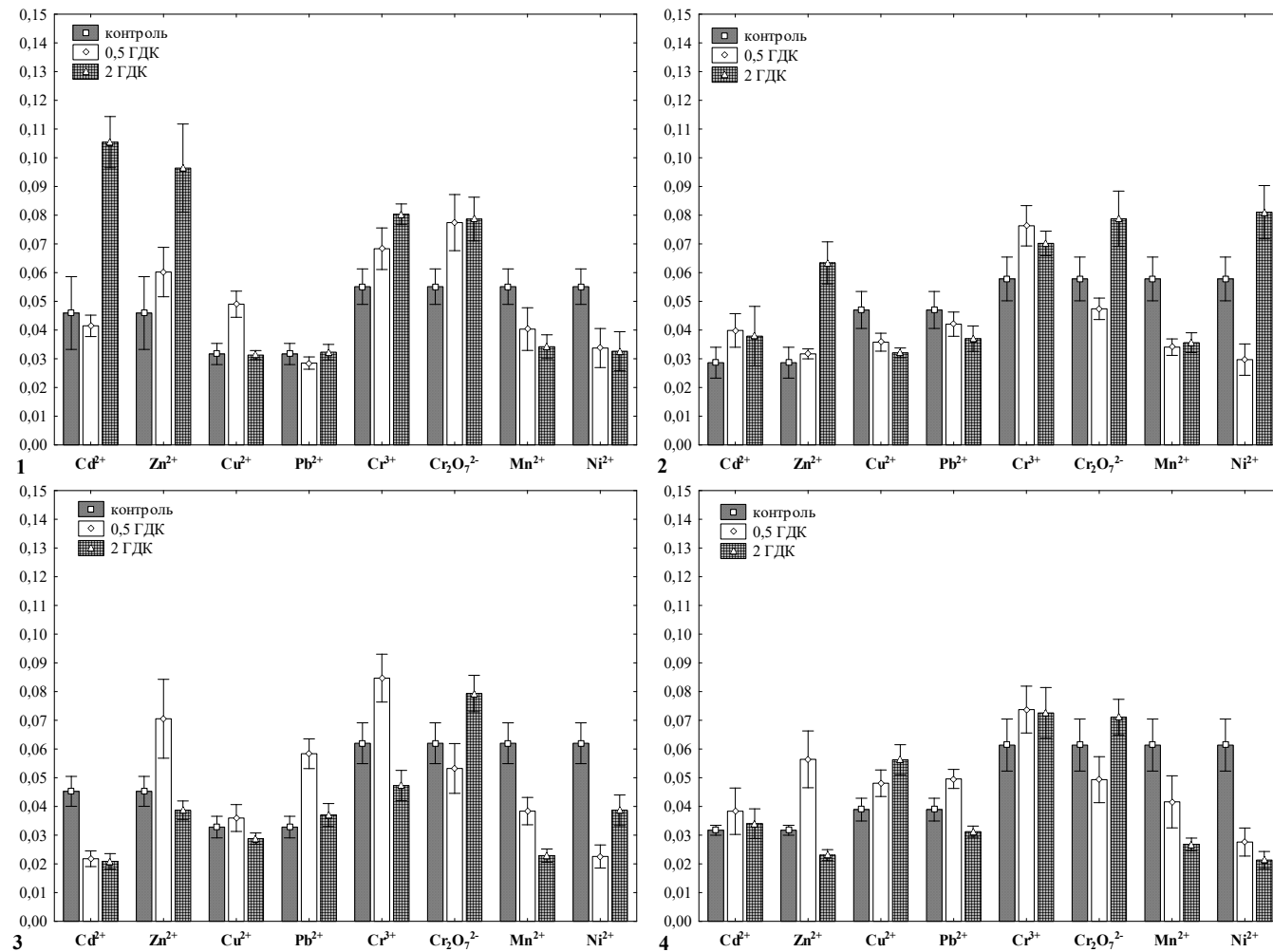
Додаток В. 1

Вміст β -каротину в гемолімфі *L. stagnalis* за дії різних іонів важких металів (0,5-2 ГДК): 1 – експозиція 2 доби; 2 – експозиція 7 діб; 3 – експозиція 14 діб; 4 – експозиція 21 доба (мг/г сирової тканини); $M \pm m$; $n=10$ для кожного варіанту досліджу



Додаток В. 2

Вміст β -каротину в гепатопанкреасі *L. stagnalis* за дії різних іонів важких металів (0,5-2 ГДК):
1 – експозиція 2 доби; 2 – експозиція 7 діб; 3 – експозиція 14 діб; 4 – експозиція 21 доба (мг/г сирової тканини);
 $M \pm m$; $n=10$ для кожного варіанту дослідження

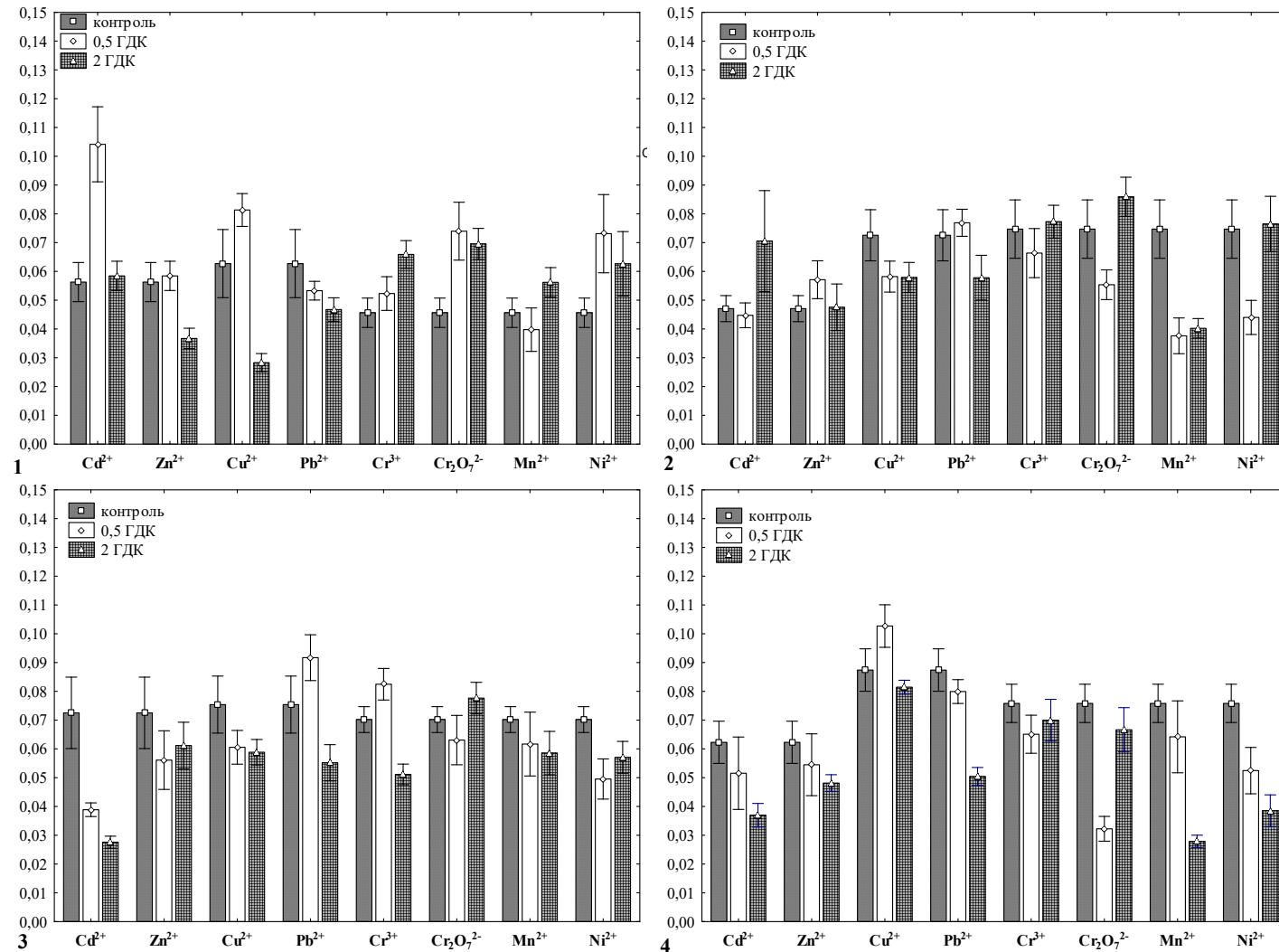


Додаток В. 3

Вміст β -каротину в мантії *L. stagnalis* за дії різних іонів важких металів (0,5-2 ГДК):

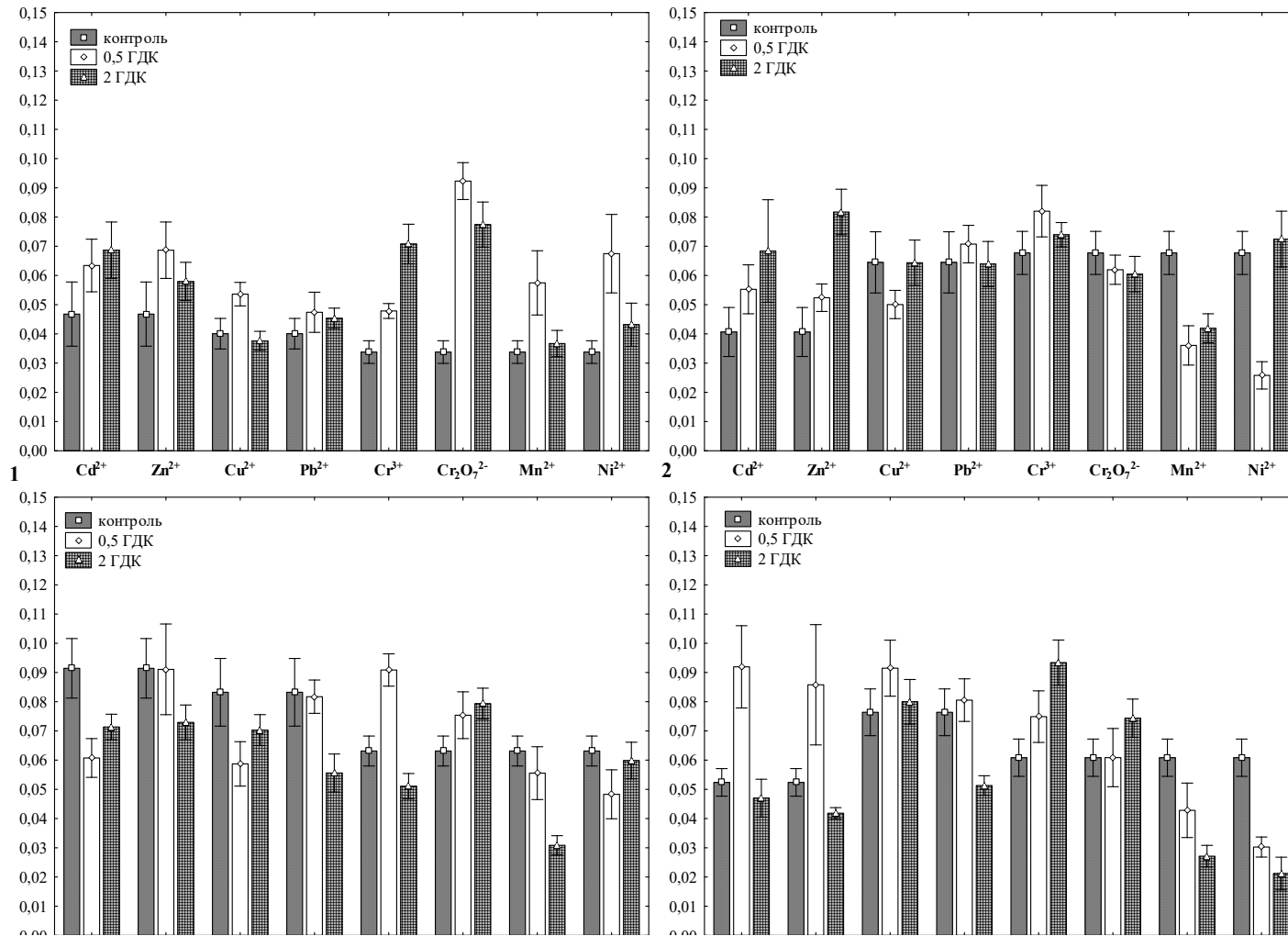
1 – експозиція 2 доби; 2 – експозиція 7 діб; 3 – експозиція 14 діб; 4 – експозиція 21 доба (мг/г сирової тканини);

$M \pm m$; $n=10$ для кожного варіанту дослідження



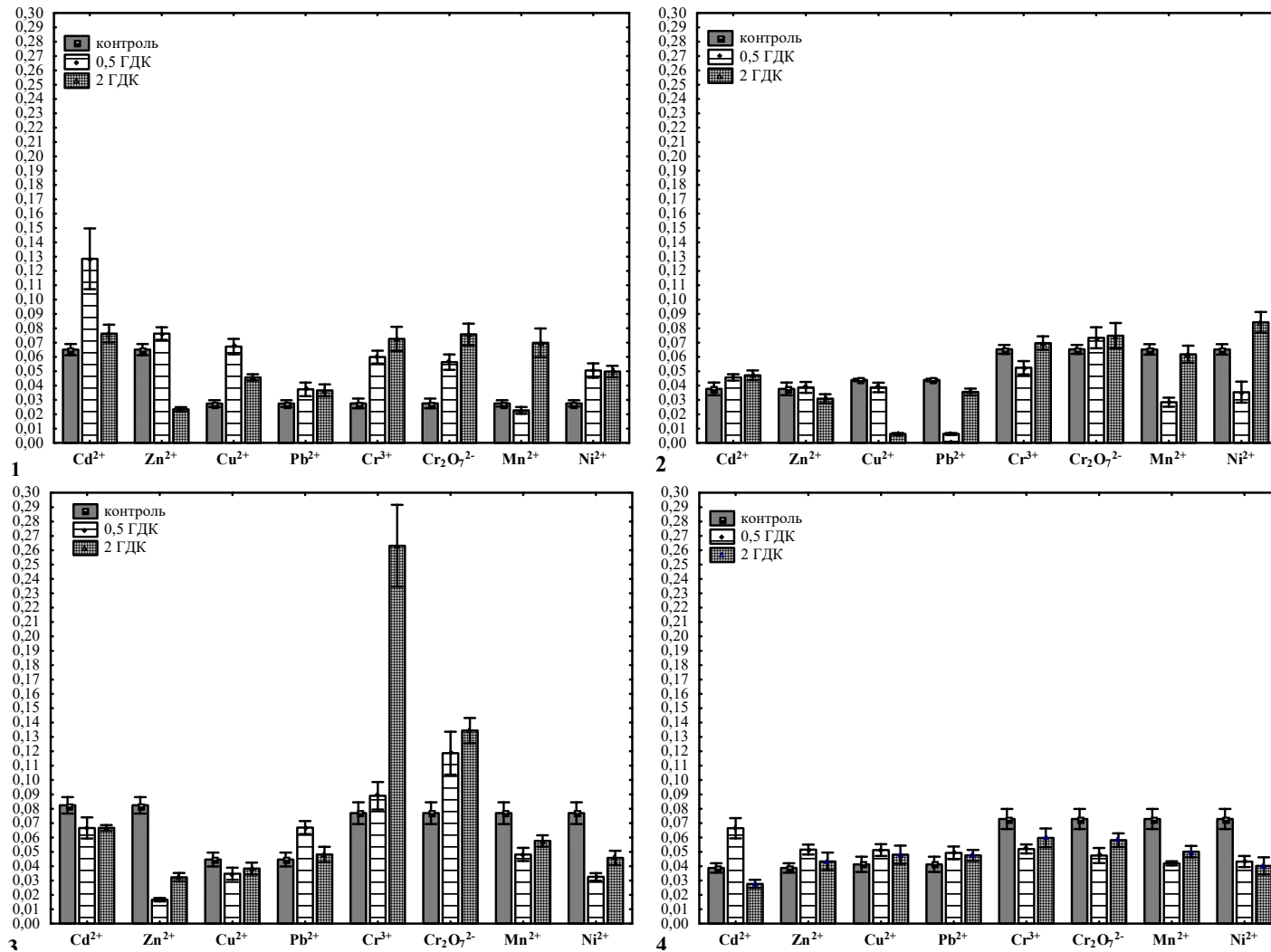
Додаток В. 4.

Вміст β -каротину в нозі *L. stagnalis* за дії різних іонів важких металів (0,5-2 ГДК): 1 – експозиція 2 доби; 2 – експозиція 7 діб; 3 – експозиція 14 діб; 4 – експозиція 21 доба (мг/г сирової тканини); $M \pm m$; $n=10$ для кожного варіанту досліджу



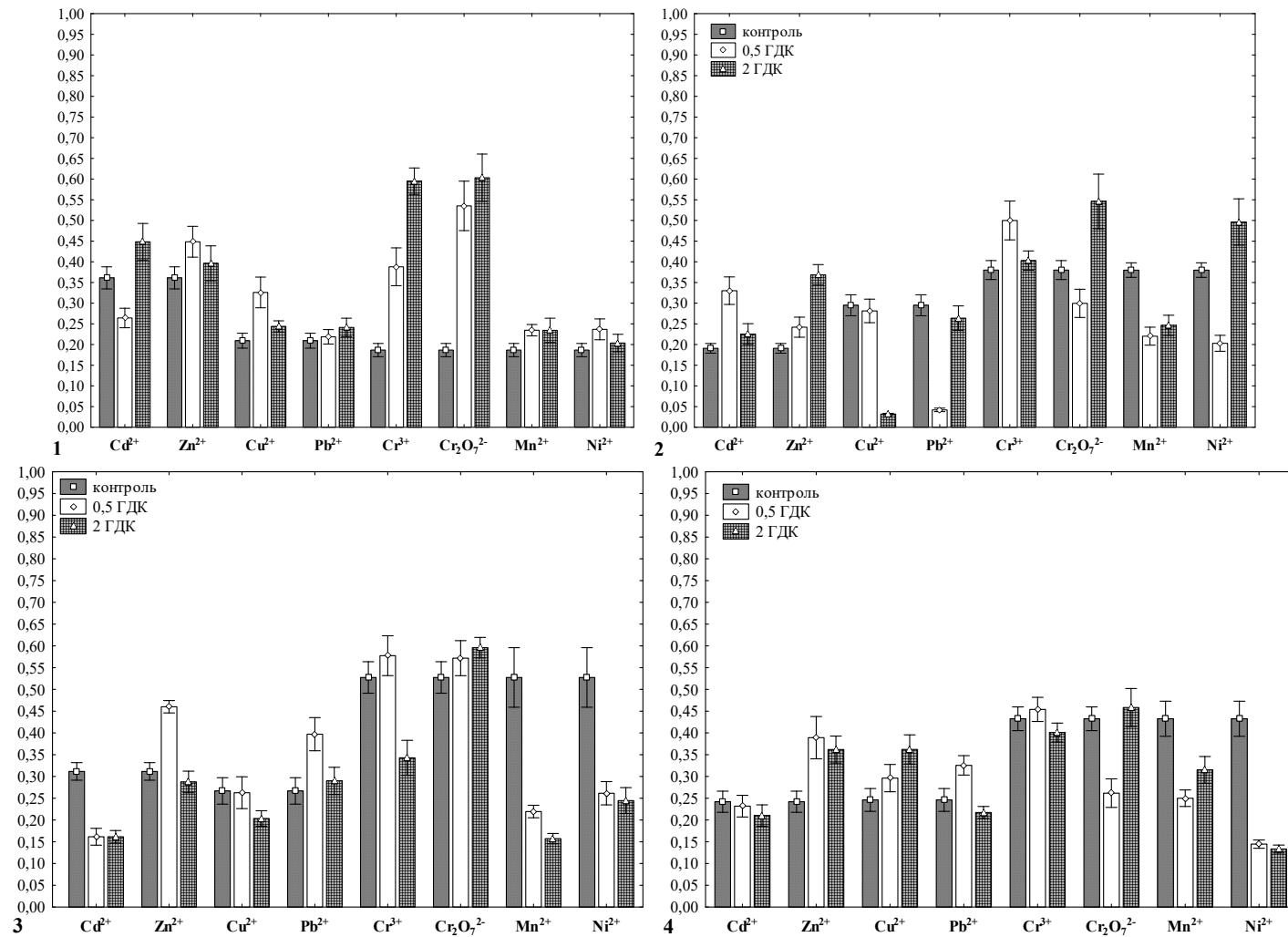
Додаток В. 5

Вміст ксантофілів в гемолімфі *L. stagnalis* за дії різних іонів важких металів (0,5-2 ГДК): 1 – експозиція 2 доби; 2 – експозиція 7 діб; 3 – експозиція 14 діб; 4 – експозиція 21 доба) (мг/г сирової тканини); $M \pm m$; $n=10$ для кожного варіанту досліджу



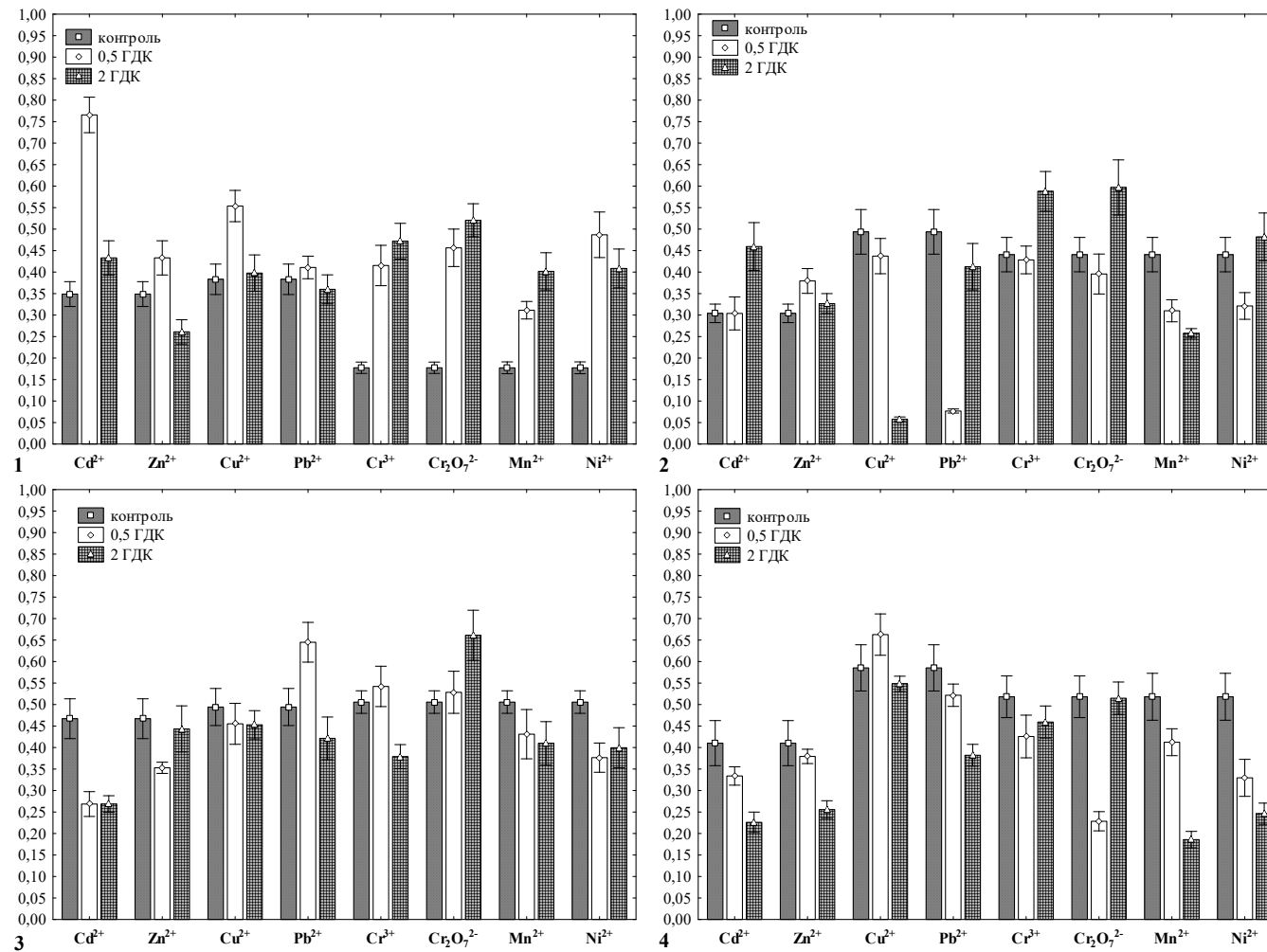
Додаток В. 6

Вміст ксантофілів в гепатопанкреасі *L. stagnalis* за дії різних іонів важких металів (0,5-2 ГДК): 1 – експозиція 2 доби; 2 – експозиція 7 діб; 3 – експозиція 14 діб; 4 – експозиція 21 доба (мг/г сирої тканини); $M \pm m$; $n=10$ для кожного варіанту досліджу



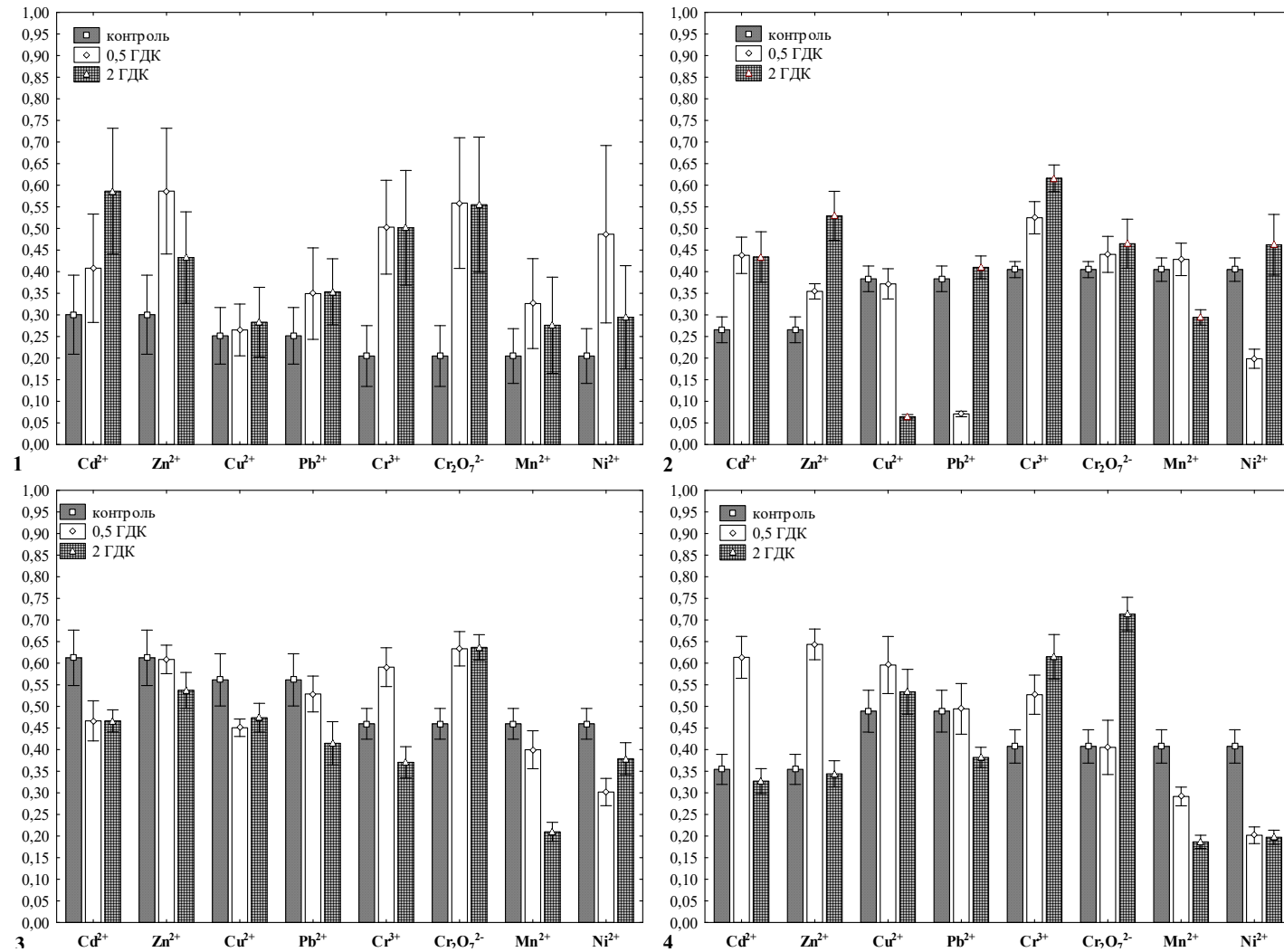
Додаток В. 7

Вміст ксантофілів в мантиї *L. stagnalis* за дії різних іонів важких металів (0,5-2 ГДК): 1 – експозиція 2 доби; 2 – експозиція 7 діб; 3 – експозиція 14 діб; 4 – експозиція 21 доба (мг/г сирової тканини); $M \pm m$; $n=10$ для кожного варіанту досліджу



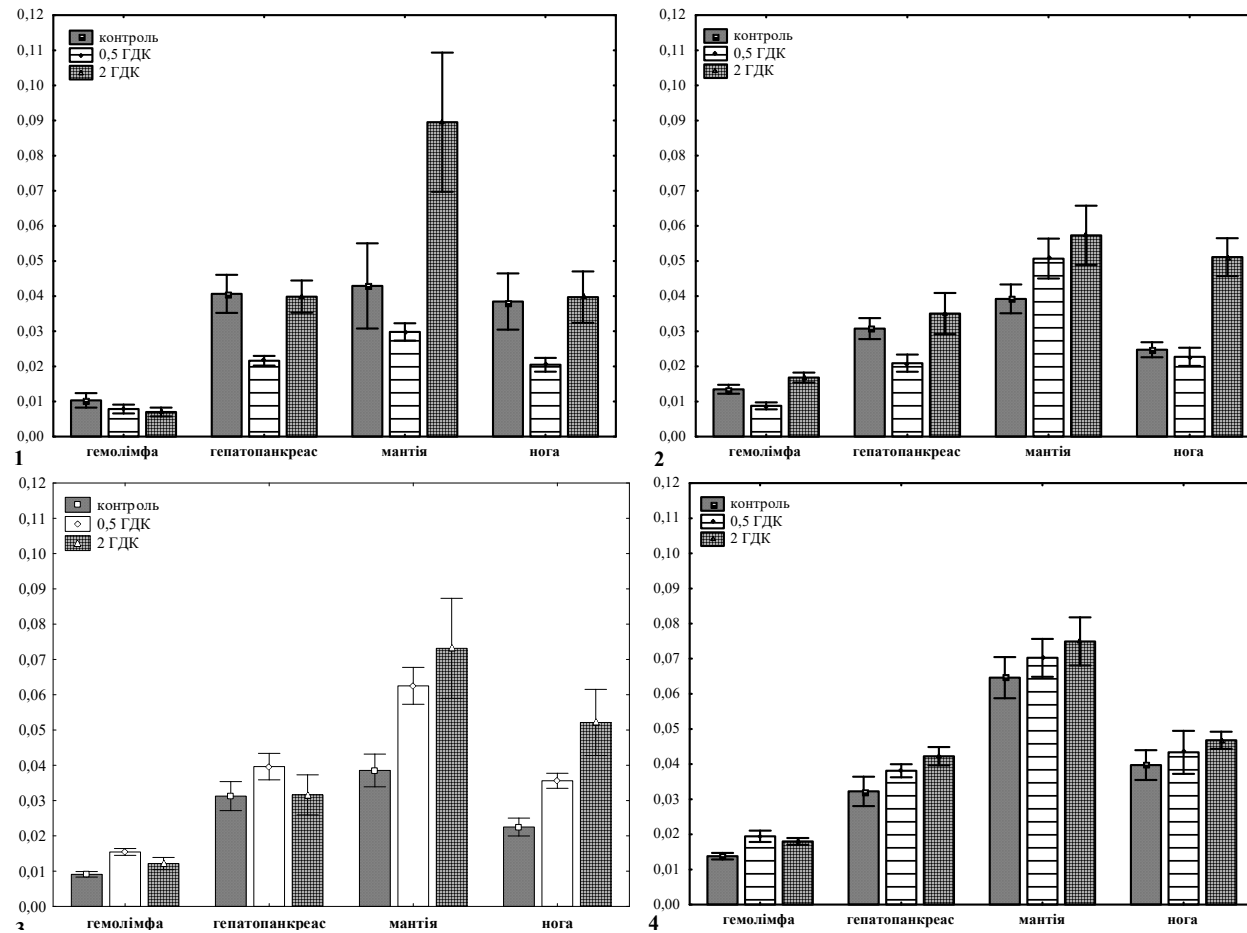
Додаток В. 8

Вміст ксантофілів в нозі *L. stagnalis* за дії різних іонів важких металів (0,5-2 ГДК): 1 – експозиція 2 доби; 2 – експозиція 7 діб; 3 – експозиція 14 діб; 4 – експозиція 21 доба (мг/г сирої тканини); $M \pm m$; $n=10$ для кожного варіанту досліджу



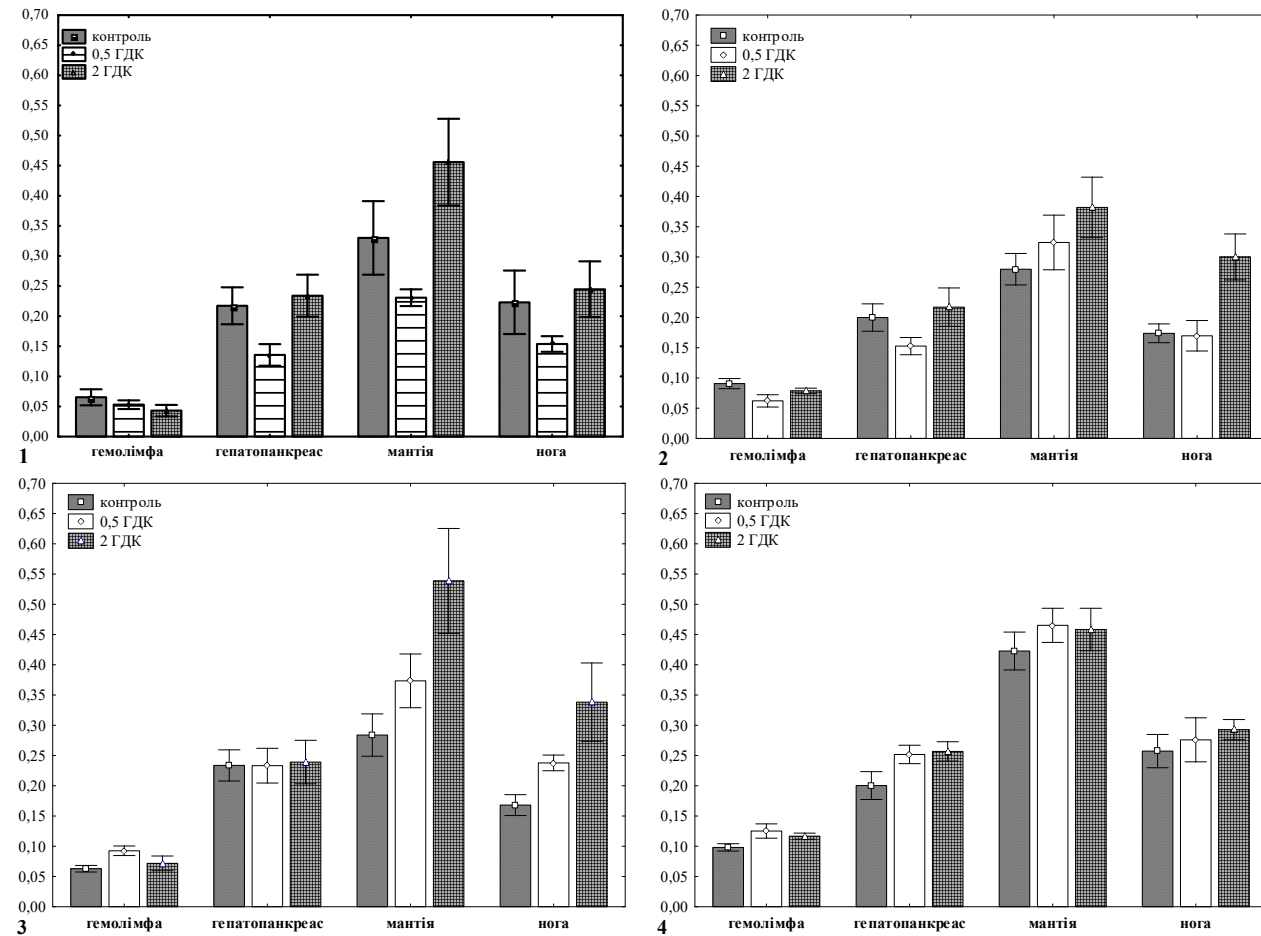
Додаток Г. 1

Вплив фенолу (0,5–2 ГДК) на вміст β -каротину в організмі *L.stagnalis* (1 – експозиція 2 доби; 2 – експозиція 7 діб; 3 – експозиція 14 діб; 4 – експозиція 21 доба): по осі абсцис – тканини (органи) молюсків, по осі ординат – вміст β -каротину (мг/г сирової тканини); $M \pm m$; $n = 10$ для кожного варіанту досліджу



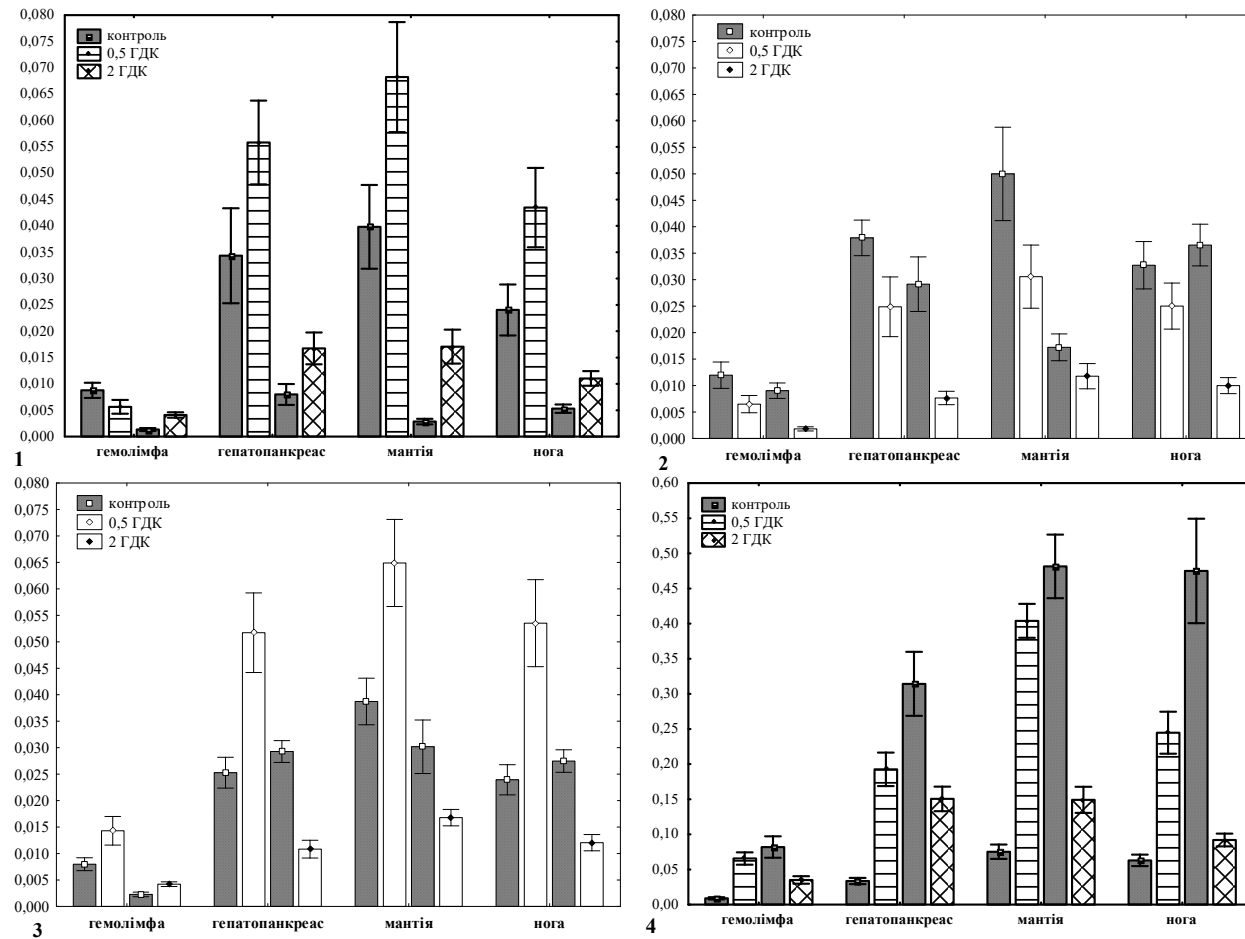
Додаток Г. 2

Вплив фенолу (0,5–2 ГДК) на вміст ксантофілів в організмі *L.stagnalis* (1 – експозиція 2 доби; 2 – експозиція 7 діб; 3 – експозиція 14 діб; 4 – експозиція 21 доба): по осі абсцис – тканини (органи) молюсків, по осі ординат – вміст β -каротину (мг/г сирової тканини); $M \pm m$; $n=10$ для кожного варіанту досліджу



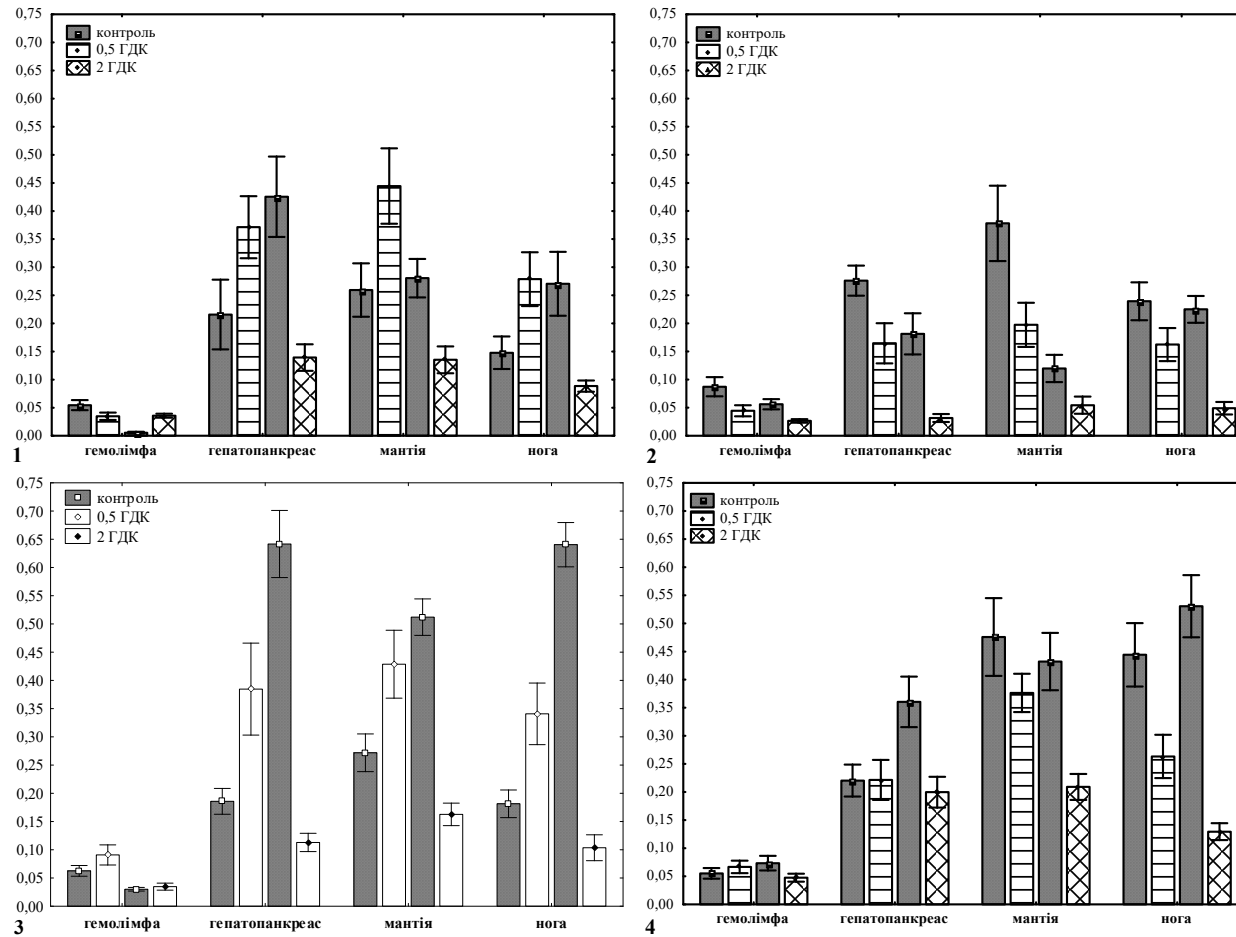
Додаток Д. 1

Вплив амоній хлориду (0,5–2 ГДК) на вміст β -каротину в організмі *L.stagnalis* (а – експозиція 2 доби; б – експозиція 7 діб; в – експозиція 14 діб; г – експозиція 21 доба): по осі абсцис – тканини (органи) молюсків, по осі ординат – вміст β -каротину (мг/г сирої тканини); $M \pm m$; $n=10$ для кожного варіанту досліджу



Додаток Д. 2

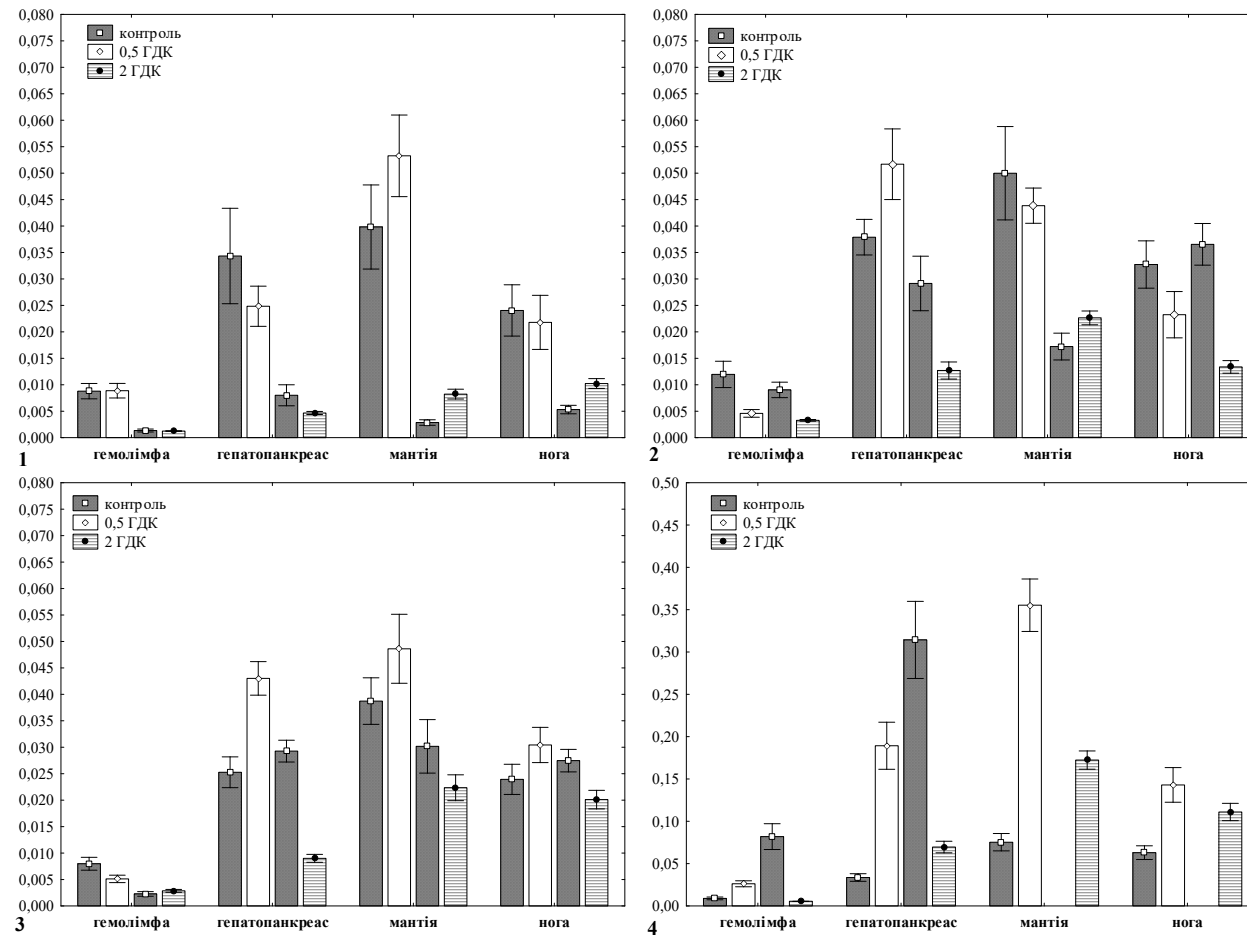
Вплив амоній хлориду (0,5–2 ГДК) на вміст ксантофілів в організмі *L.stagnalis* (1 – експозиція 2 доби; 2 – експозиція 7 діб; 3 – експозиція 14 діб; 4 – експозиція 21 доба): по осі абсцис – тканини (органи) молюсків, по осі ординат – вміст ксантофілів (мг/г сирої тканини); $M \pm m$; $n=10$ для кожного варіанту досліджу



Додаток Е. 1

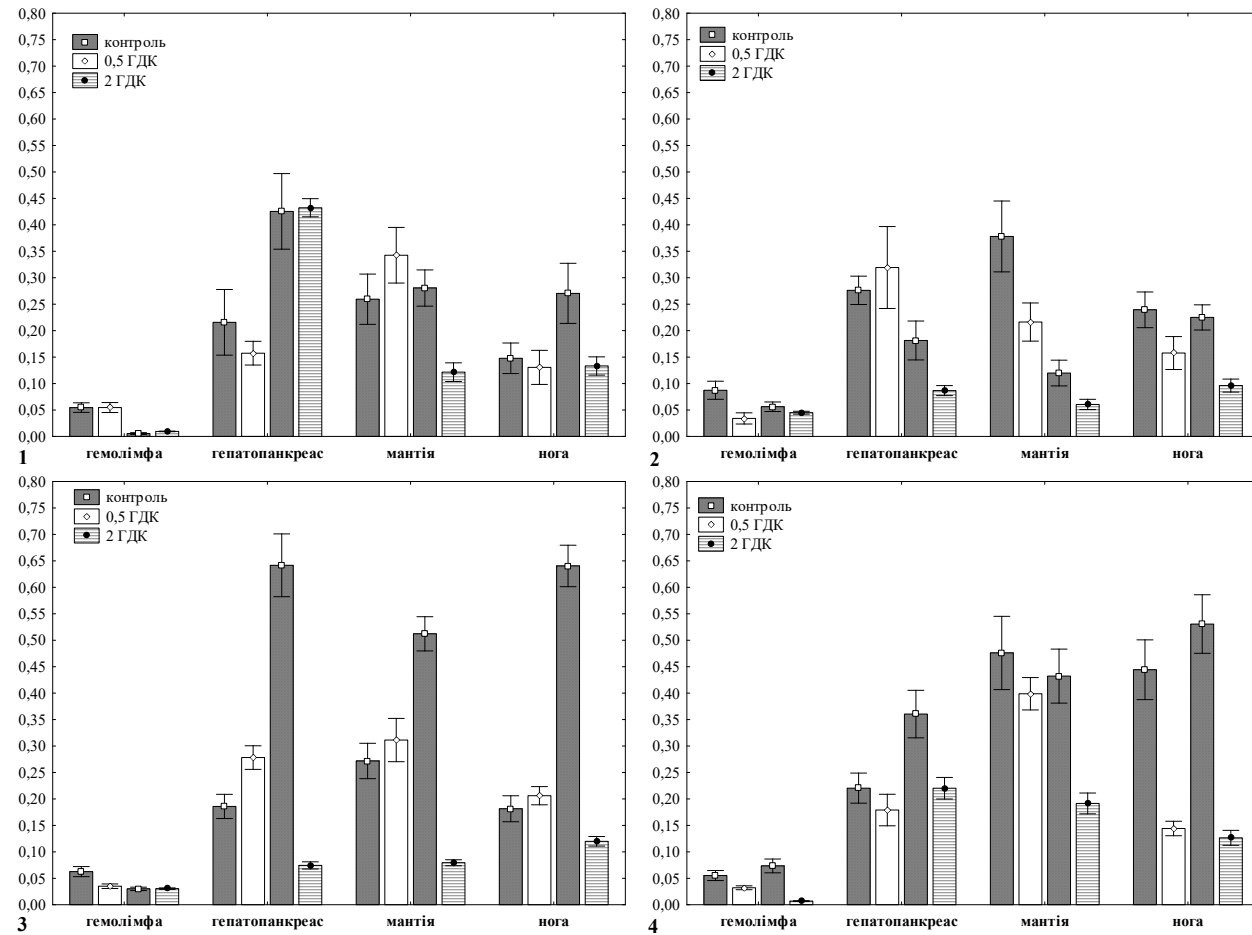
Вплив сечовини (0,5–2 ГДК) на вміст β -каротину в організмі *L.stagnalis*

(1 – експозиція 2 доби; 2 – експозиція 7 діб; 3 – експозиція 14 діб; 4 – експозиція 21 доба): по осі абсцис – тканини (органи) молюсків, по осі ординат – вміст ксантофілів (мг/г сирої тканини); $M \pm m$; $n=10$ для кожного варіанту досліджу



Додаток Е. 2

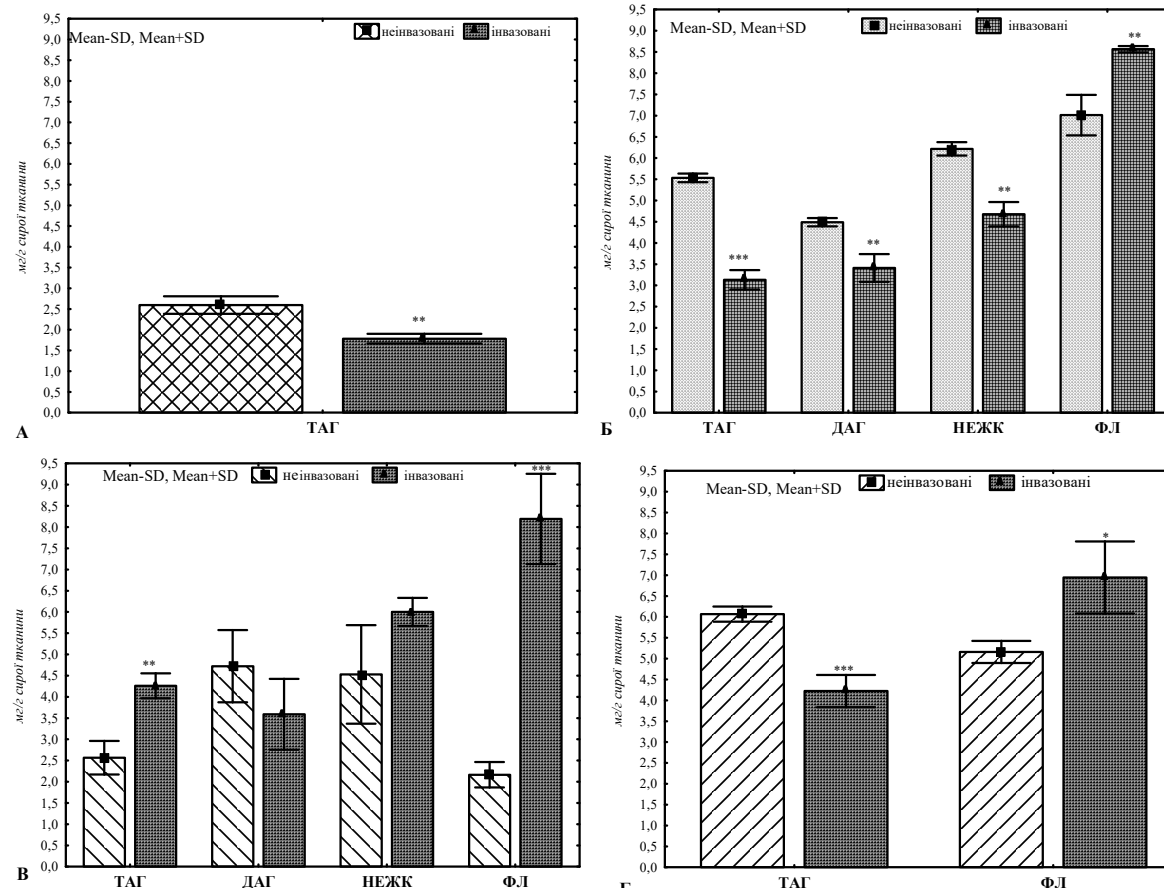
Вплив сечовини (0,5–2 ГДК) на вміст ксантофілів в організмі *L.stagnalis* (1 – експозиція 2 доби; 2 – експозиція 7 діб; 3 – експозиція 14 діб; 4 – експозиція 21 доба): по осі абсцис – тканини (органи) молюсків, по осі ординат – вміст ксантофілів (мг/г сирової тканини); $M \pm m$; $n=10$ для кожного варіанту досліджу



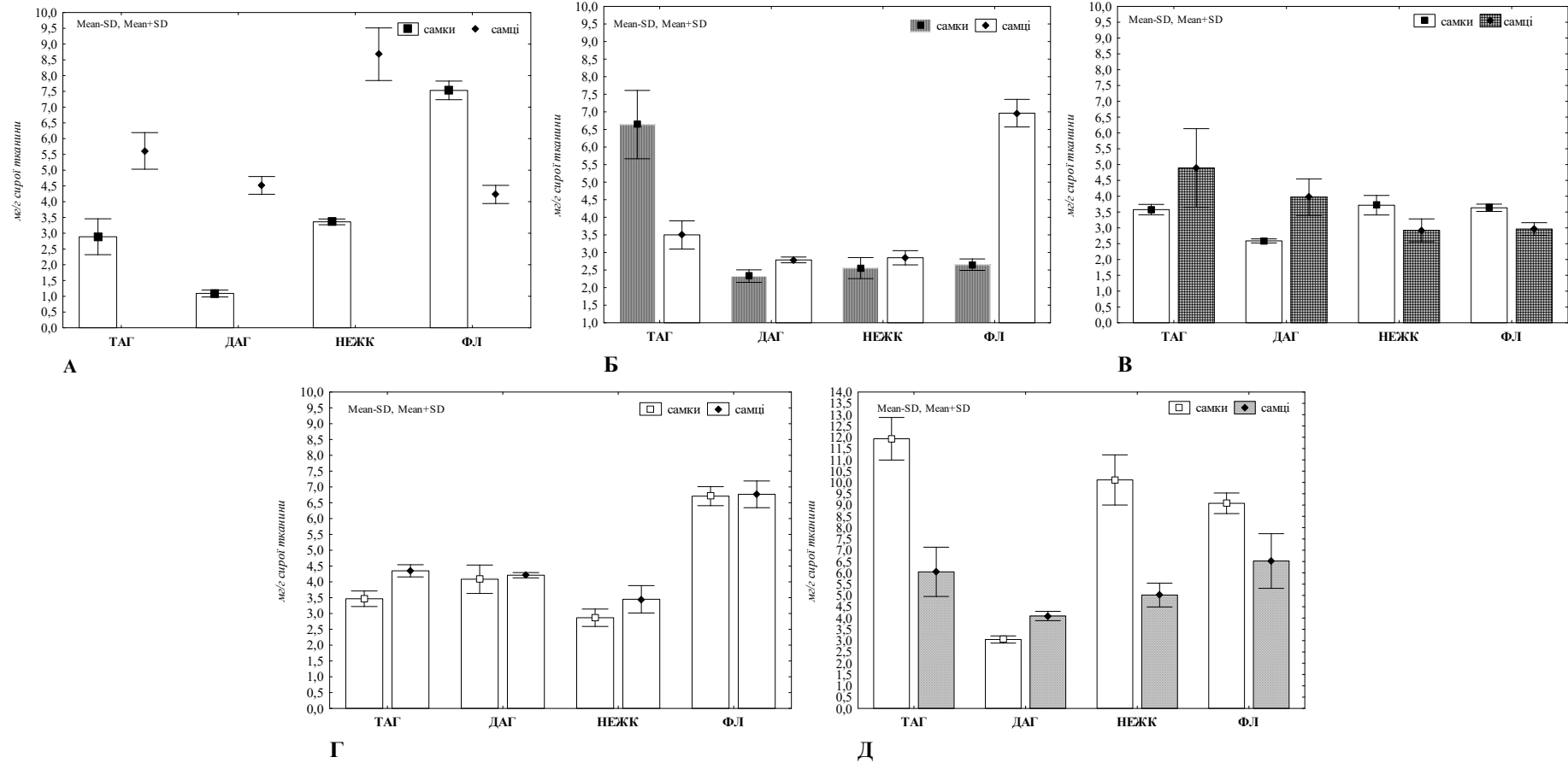
Додаток Ж. 1

Вплив трематодної інвазії на вміст деяких груп ліпідів в організмі *L.stagnalis* (А – гемолімфа; Б – гепатопанкреас; В – мантия; Г – нога); $M \pm m$; $n = 10$ для кожного варіанту досліджу

(* , ** , *** – статистично достовірні відмінності між контрольною та дослідною групами тварин: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$)

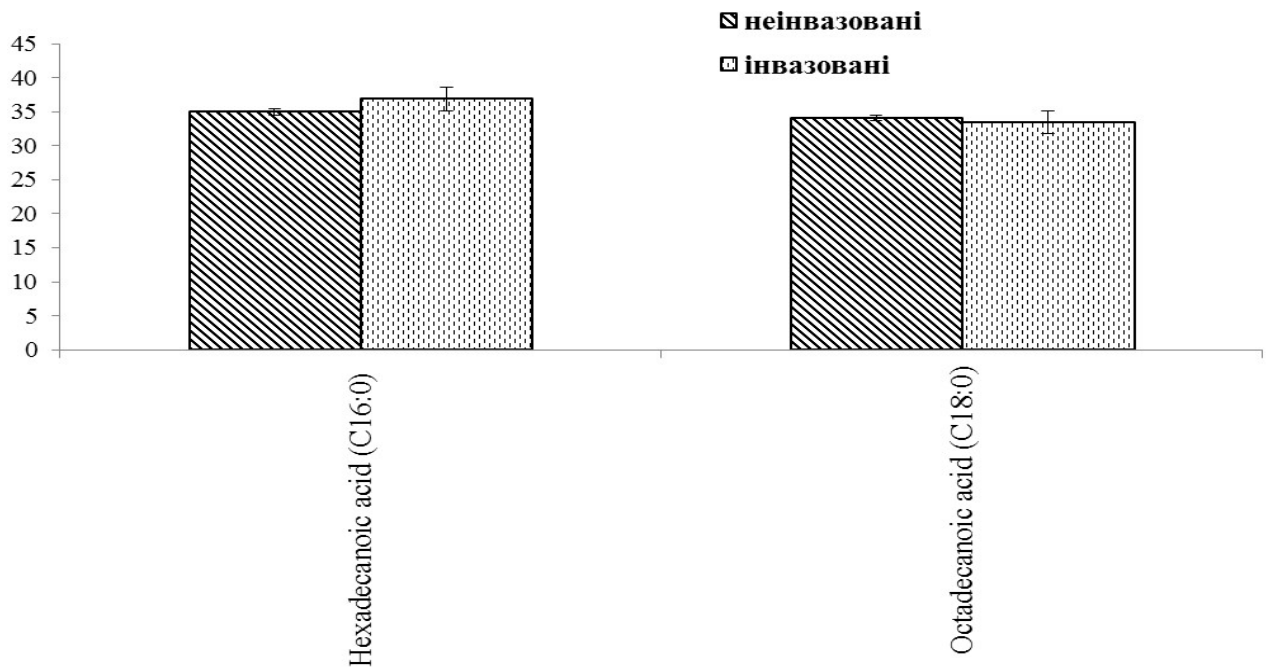


Додаток Ж. 2
Вміст деяких груп ліпідів в організмі *U. pictorum*
(А – гонада; Б – гепатопанкреас; В – мантия; Г – нога; Д – зябра) $M \pm m$; n= 10



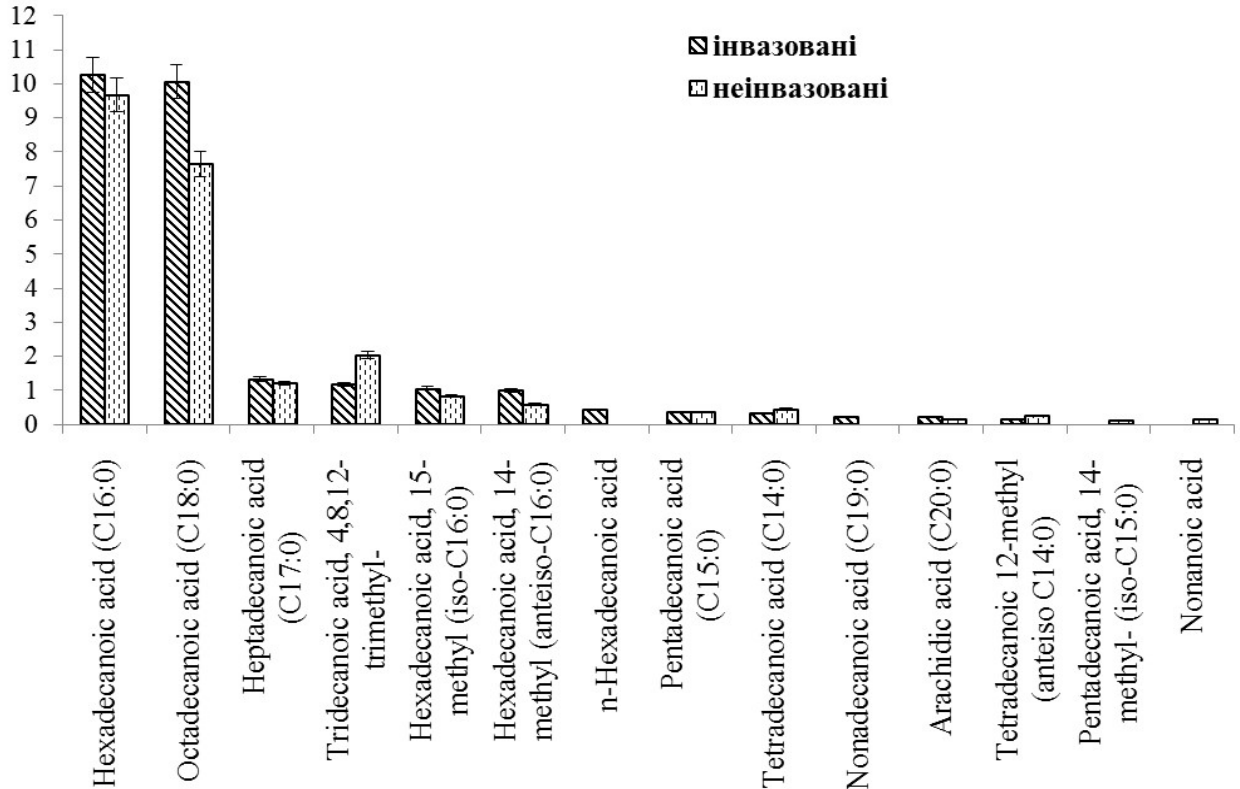
Додаток 3. 1

Вплив трематодної інвазії на вміст насичених жирних кислот у гемолімфі *L.stagnalis*; n=10 (по осі абсцис – виявлені жирні кислоти, по осі ординат – вміст ЖК, % від усієї суми площ отриманих піків)



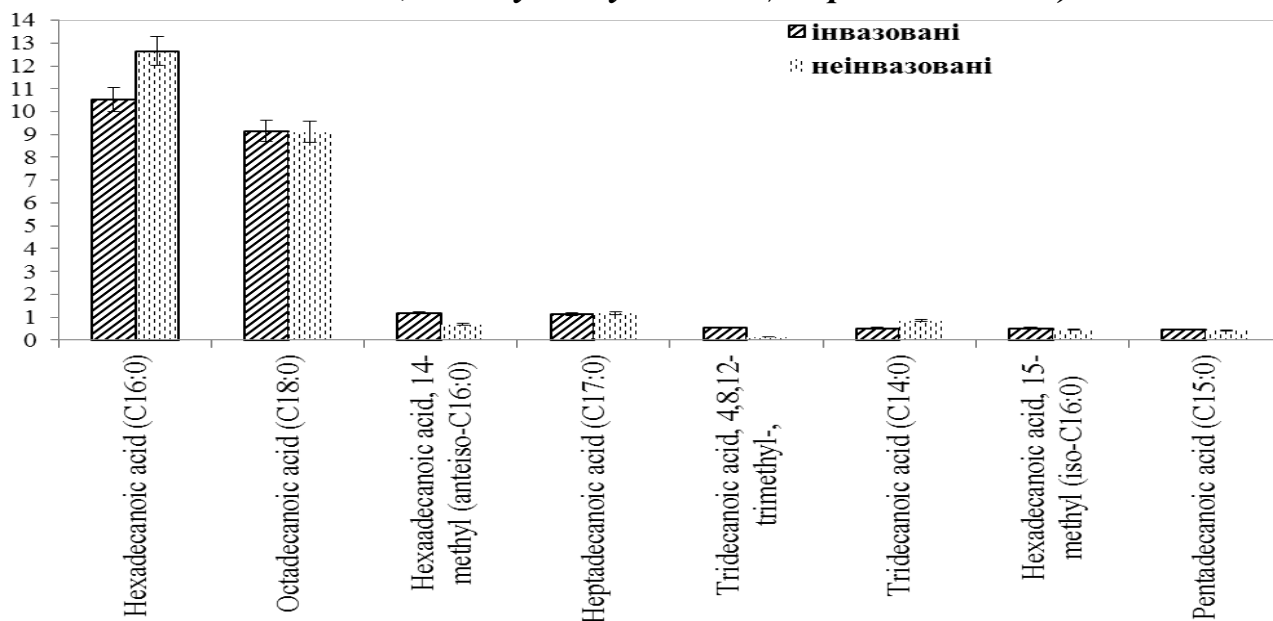
Додаток 3. 2

Вплив трематодної інвазії на вміст насичених жирних кислот у гепатопанкреасі *L.stagnalis*; n=10 (по осі абсцис – виявлені жирні кислоти, по осі ординат – вміст ЖК, % від усієї суми площ отриманих піків)



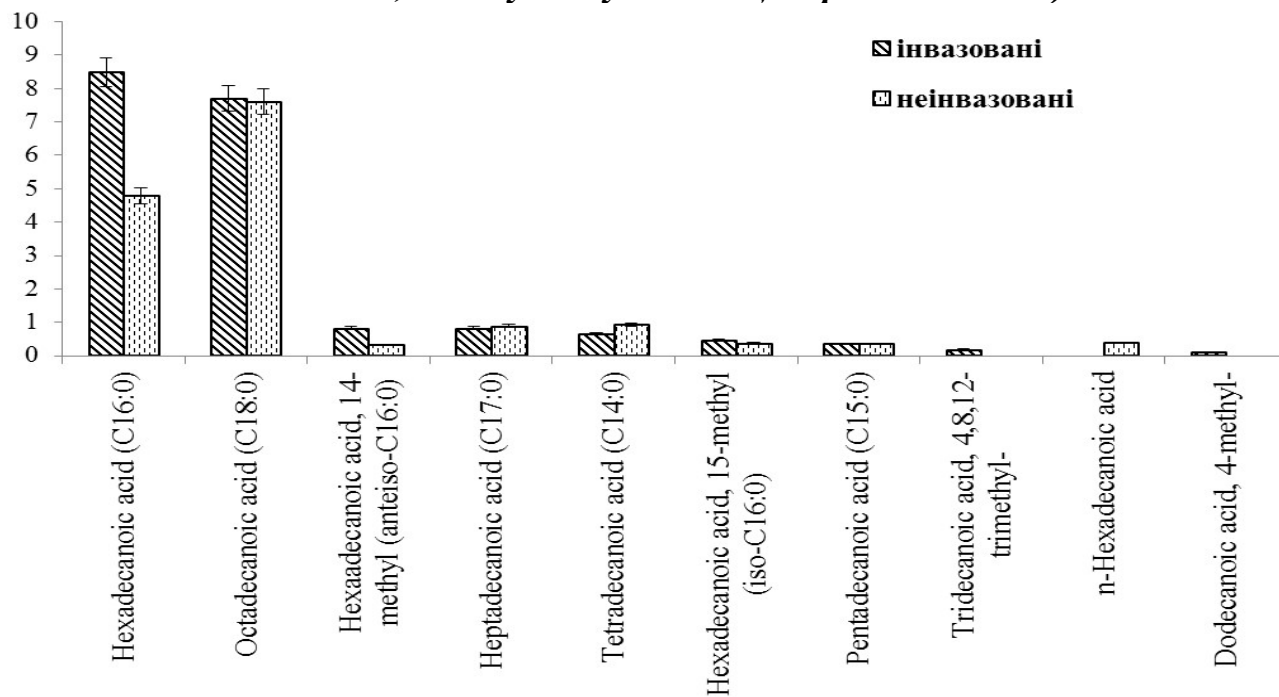
Додаток 3. 3

Вплив трематодної інвазії на вміст насичених жирних кислот у мантиї *L.stagnalis*; n=10 (по осі абсцис – виявлені жирні кислоти, по осі ординат – вміст ЖК, % від усієї суми площ отриманих піків)



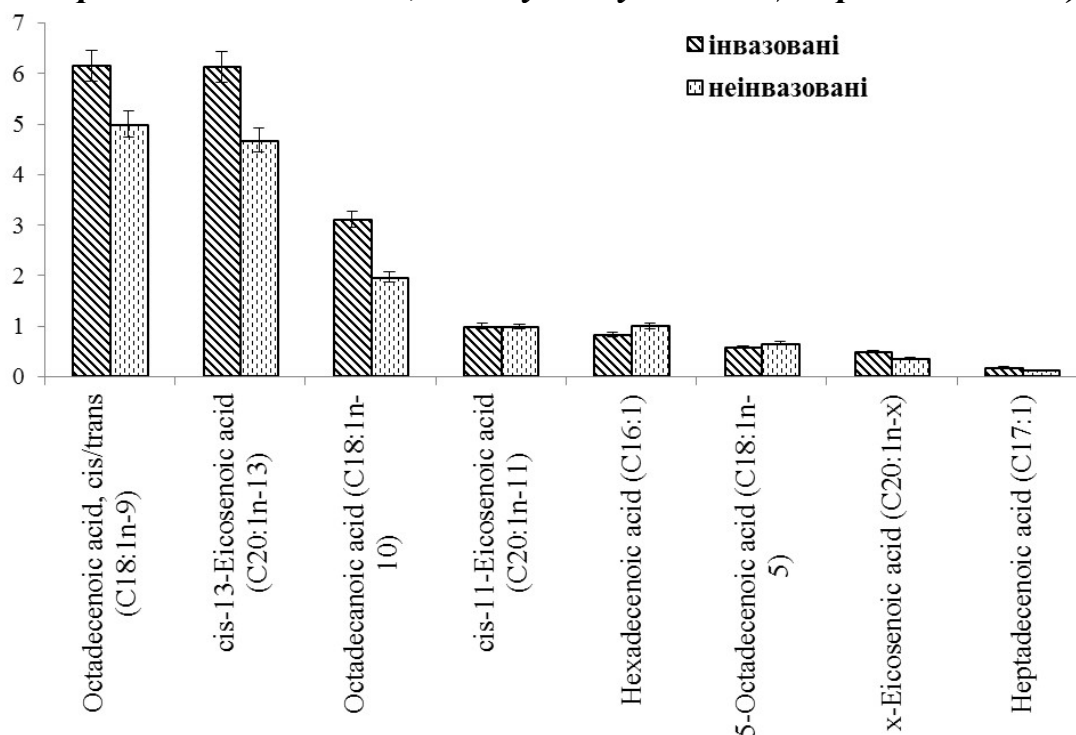
Додаток 3. 4

Вплив трематодної інвазії на вміст насичених жирних кислот у нозі *L.stagnalis*; n=10 (по осі абсцис – виявлені жирні кислоти, по осі ординат – вміст ЖК, % від усієї суми площ отриманих піків)



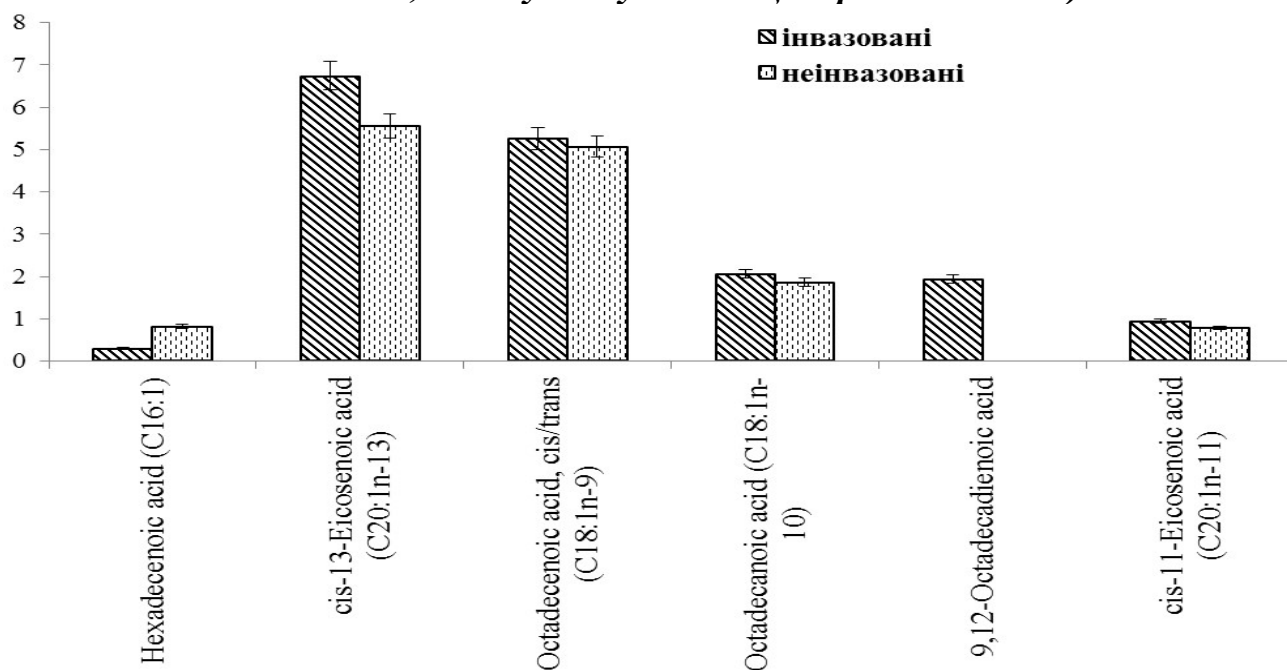
Додаток 3. 5

Вплив трематодної інвазії на вміст мононенасичених жирних кислот у гепатопанкреасі *L.stagnalis*; n=10 (по осі абсцис – виявлені жирні кислоти, по осі ординат – вміст ЖК, % від усієї суми площ отриманих піків)



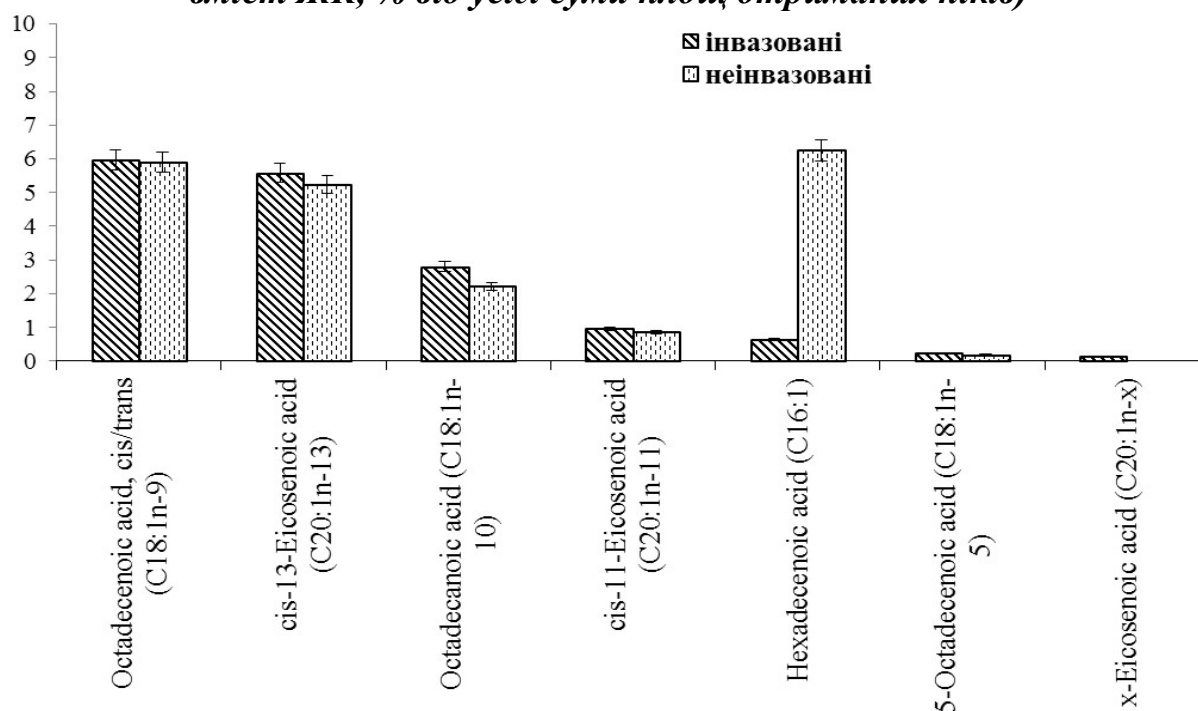
Додаток 3. 6

Вплив трематодної інвазії на вміст мононенасичених жирних кислот у мантиї *L.stagnalis*; n=10 (по осі абсцис – виявлені жирні кислоти, по осі ординат – вміст ЖК, % від усієї суми площ отриманих піків)



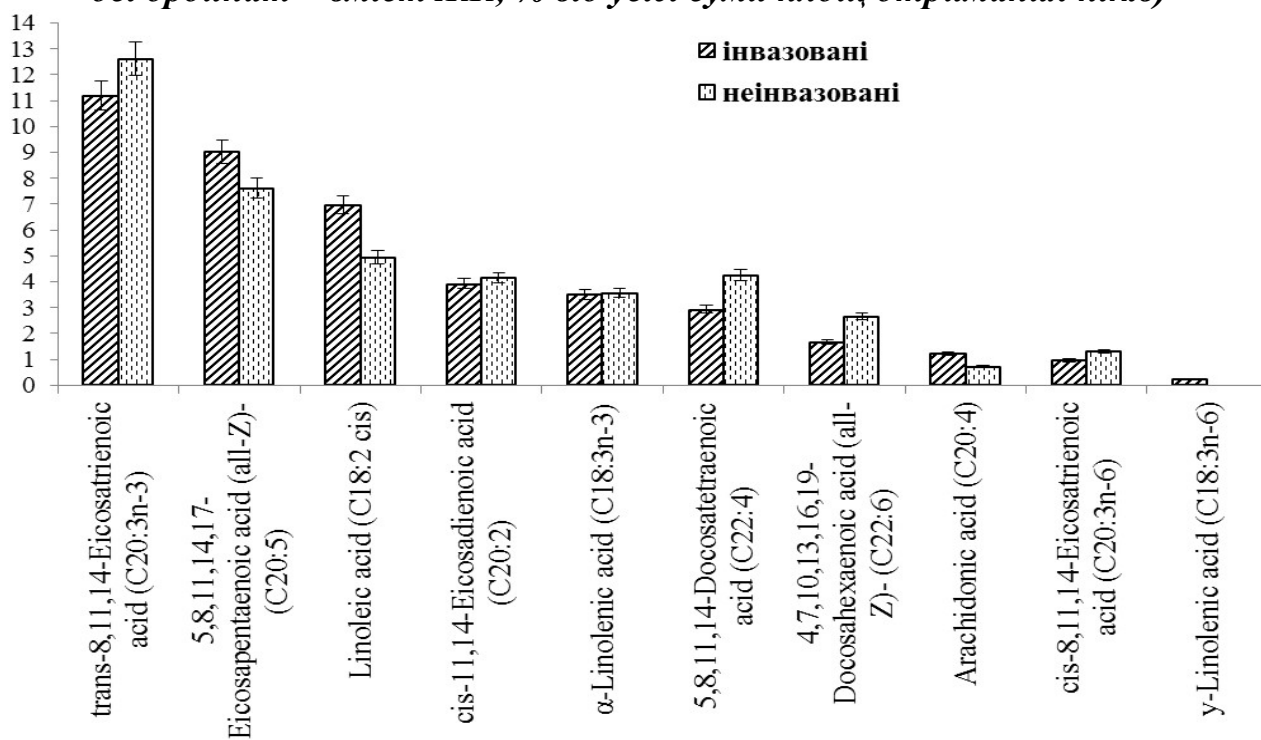
Додаток 3. 7

Вплив трематодної інвазії на вміст мононенасичених жирних кислот у нозі *L.stagnalis*; n=10 (по осі абсцис – виявлені жирні кислоти, по осі ординат – вміст ЖК, % від усієї суми площ отриманих піків)



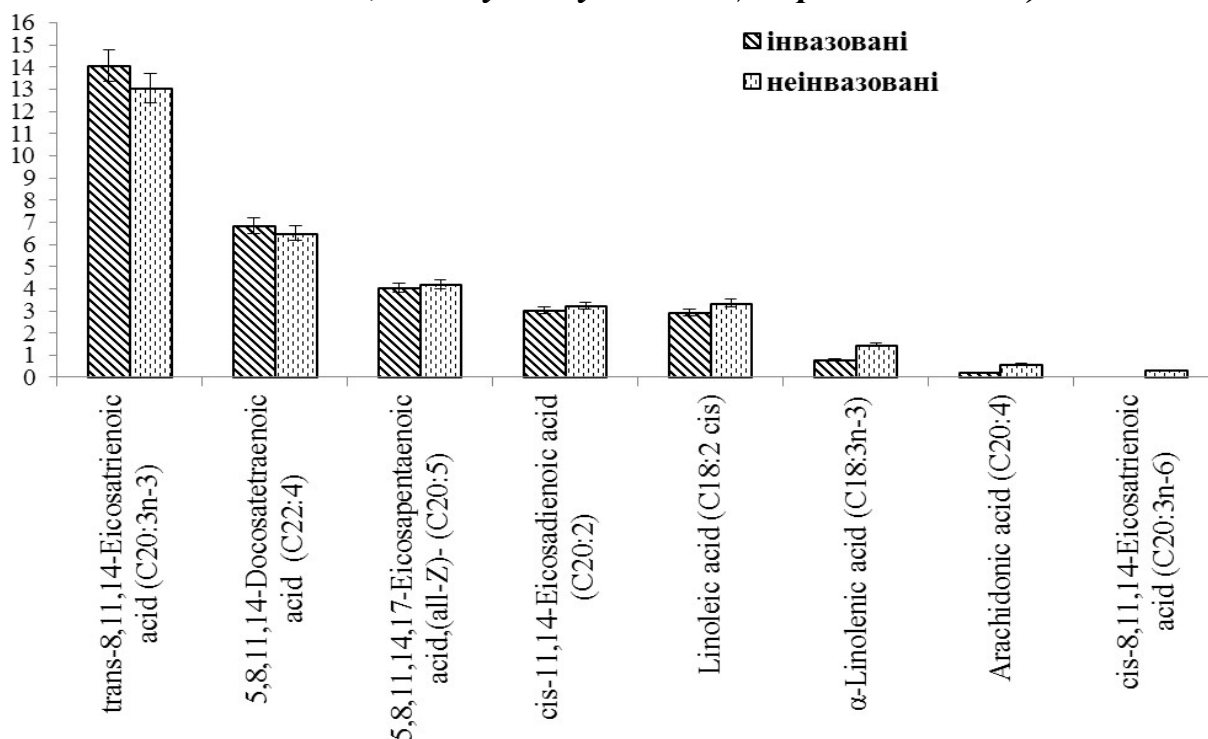
Додаток 3. 8

Вплив трематодної інвазії на вміст поліненасичених жирних кислот у гепатопанкреасі *L.stagnalis*; n=10 (по осі абсцис – виявлені жирні кислоти, по осі ординат – вміст ЖК, % від усієї суми площ отриманих піків)



Додаток 3. 9

Вплив трематодної інвазії на вміст поліненасичених жирних кислот у мантиї *L.stagnalis*; n=10 (по осі абсцис – виявлені жирні кислоти, по осі ординат – вміст ЖК, % від усієї суми площ отриманих піків)



Додаток 3. 10

Вплив трематодної інвазії на вміст поліненасичених жирних кислот у нозі *L.stagnalis*; n=10 (по осі абсцис – виявлені жирні кислоти, по осі ординат – вміст ЖК, % від усієї суми площ отриманих піків)

