



Co-funded by
the European Union



National University of Water
and Environmental
Engineering

Міністерство освіти і науки України
Національний університет водного господарства та
природокористування

Навчально-науковий інститут агроекології та землеустрою
Кафедра водних біоресурсів

05-03-119М

МЕТОДИЧНІ ВКАЗІВКИ

до виконання практичних робіт з навчальної дисципліни
«Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів»
для здобувачів вищої освіти другого (магістерського) рівня
за освітньо-професійною програмою «Охорона, відтворення та
раціональне використання гідробіоресурсів»
спеціальності 207 «Водні біоресурси та аквакультура»
денної та заочної форми навчання

Рекомендовано
науково-методичною радою
з якості ННІАЗ
Протокол № 23 від 27.08.2024 р.

Рівне – 2024



Co-funded by
the European Union



National University of Water
and Environmental
Engineering

Методичні вказівки до виконання практичних робіт з навчальної дисципліни «Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів» для здобувачів вищої освіти другого (магістерського) рівня за освітньо-професійною програмою «Охорона, відтворення та раціональне використання гідробіоресурсів» спеціальності 207 «Водні біоресурси та аквакультура» денної та заочної форми навчання. [Електронне видання] / Гроховська Ю. Р. – Рівне : НУВГП, 2024. – 60 с.

Укладач: Гроховська Ю. Р. – доктор сільськогосподарських наук, професор кафедри водних біоресурсів.

Відповідальний за випуск: Полтавченко Т. В., к.вет.н., доцент, завідувачка кафедри водних біоресурсів.

Керівник групи забезпечення
спеціальності 207
«Водні біоресурси та аквакультура»

Сондак В. В.

AFISHE «Development of Aquaculture and Fisheries Education for Green Deal in Armenia and Ukraine: from Education to Ecology»
<https://www.afishe.eu/>

Матеріали опубліковані як частина проєкту ЄС, який фінансується за підтримки Європейської комісії. Ця публікація відображає погляди авторів і Європейська комісія не може нести відповідальності за використання будь-якої інформації, що тут міститься.

© Ю. Р. Гроховська, 2024
© НУВГП, 2024

Зміст

Вступ	3
Рекомендації до виконання практичних робіт	5
1. Обмін вуглеводів в організмі гідробіонтів в умовах змін навколишнього середовища	5
2. Структура і метаболізм ліпідів в організмі риб	12
3. Амінокислоти та білки гідробіонтів: будова, функції, обмін в умовах змін навколишнього середовища	16
4. Особливості обміну речовин у період нересту	22
5. Порівняння обміну речовин у риб з різним рівнем функціональної активності	27
6. Характеристика форм обміну речовин в організмі риб	30
7. Екологічні фактори та їх вплив на риб	33
8. Вплив зміни температури води на організм гідробіонтів	39
9. Відношення ікри, личинок і мальків різних видів риб до кисневих умов водного середовища	47
10. Особливості адаптації осетрових та лососевих риб до змін солоності води	53
Рекомендована література	59

ВСТУП

Метою вивчення освітнього компоненту (ОК) «Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів» є набуття здобувачами освіти теоретичних знань про фізіолого-біохімічні особливості адаптації гідробіонтів до водного середовища та практичні навички оцінки фізіологічного стану риби за відповідними показниками окремих функціональних систем.

У результаті вивчення ОК студент повинен *знати*:

- загальні закономірності метаболізму риб та інших гідробіонтів;

- фізіолого-біохімічні зміни в організмі гідробіонтів у процесі онтогенезу, впродовж річного циклу та у різні сезони року;
- фізіолого-біохімічний статус гідробіонтів за умов впливу на них абіотичних чинників водного (температури водного середовища, розчинених у воді газів, мінералізації тощо);
- механізми адаптації гідробіонтів до впливу екологічних факторів.

вміти:

- організовувати екологічні польові дослідження фізіолого-біохімічних процесів у гідробіонтів;
- користуватися сучасними приладами і обладнанням, які використовуються у практиці фізіолого-біохімічних досліджень;
- використовувати отримані знання при підготовці самостійної індивідуальної наукової теми дослідження.

На вивчення ОК передбачено 5 кредитів ЄКТС, 50 годин аудиторних занять, з яких 30 годин лекції і 20 годин практичні роботи; курс завершується екзаменом у другому семестрі.

Ці методичні вказівки включають 10 робіт, в яких представлено теоретичну частину, завдання для виконання в аудиторії та для самостійної роботи студентів, а також приклади контрольних тестів. Перші три практичні роботи присвячені основам біохімії гідробіонтів з метою повторення пройденого матеріалу та ознайомлення здобувачів ступеню магістра, які отримали базову освіту в інших галузях знань. Решта практичних спрямовані на вивчення загальних закономірностей метаболізму гідробіонтів, зокрема риб, його сезонних і вікових особливостей, змін перебігу фізіолого-біохімічних процесів в організмі під впливом основних чинників водного середовища (температури, кисневих умов і солоності води).

РЕКОМЕНДАЦІЇ ДО ВИКОНАННЯ ПРАКТИЧНИХ РОБІТ

1. Обмін вуглеводів в організмі гідробіонтів в умовах змін навколишнього середовища

Мета: з'ясувати особливості метаболізму вуглеводів в організмі гідробіонтів в анаеробних та аеробних умовах. Розрахувати енергетичний ефект гліколізу і ЦТК.

Теоретична частина. Для анаеробних організмів життя за відсутності кисню є звичайною умовою існування. У аеробних організмів є анаеробні етапи у процесах обміну речовин (гліколіз і глікогеноліз). Кінцевим продуктом анаеробного розщеплення вуглеводів у вищих тварин є молочна кислота. Процеси анаеробного перетворення, які здійснюють мікроорганізми (бродиння, гниття) мають велике значення у біологічному кругообігу речовин.

Гліколіз – це складний ферментативний процес анаеробного негідролітичного розщеплення вуглеводів у клітинах тварин. Супроводжується синтезом АТФ і утворенням *молочної кислоти* – кінцевого продукту гліколізу (рис.1, 2).

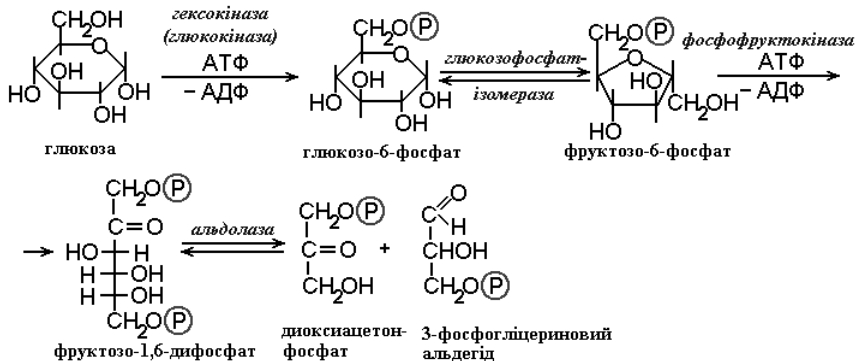


Рис. 1. Схема гліколізу (1 стадія)

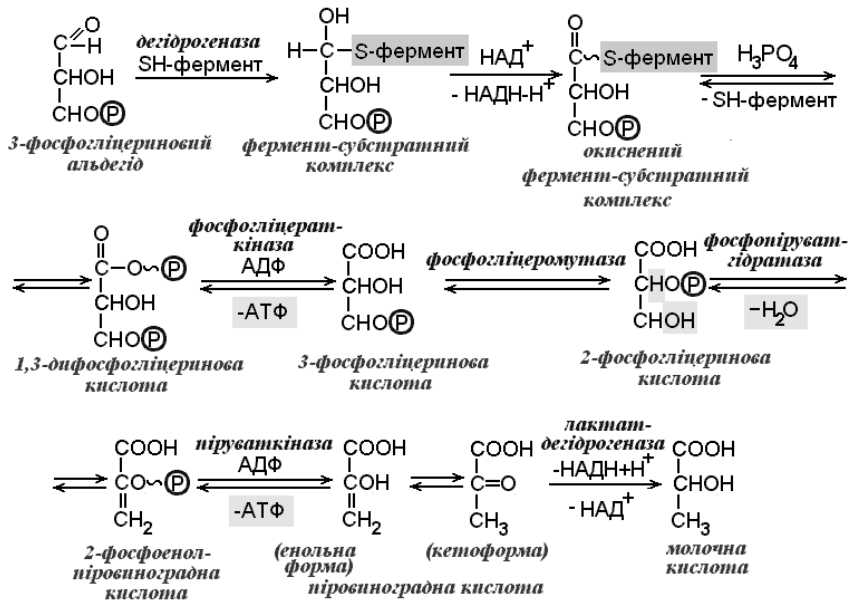


Рис. 2. Схема гліколізу (2 стадія)

У тканинах організму гліколізу зазнає переважно глюкоза; якщо цей процес починається з розщеплення глікогену (наприклад у м'язах), то він називається *глікогенолізом* (рис.3). У скелетних м'язах гліколіз і глікогеноліз виражені однаковою мірою, а в головному мозку і міокарді переважає гліколіз.

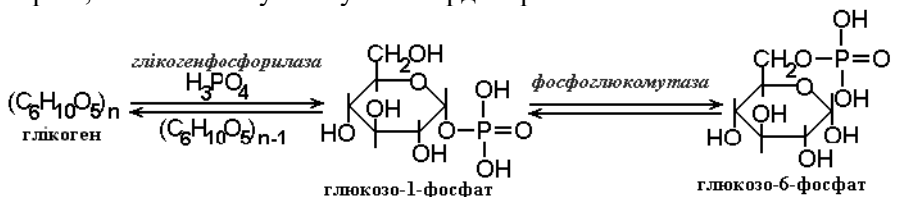
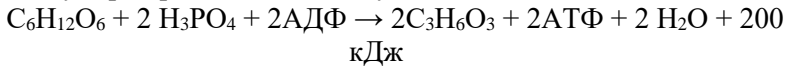


Рис. 3. Схема глікогенолізу

Гліколіз має велике значення в обміні речовин, особливо для ростучих і м'язових тканин, бо забезпечує в них нагромадження енергії при відсутності кисню.

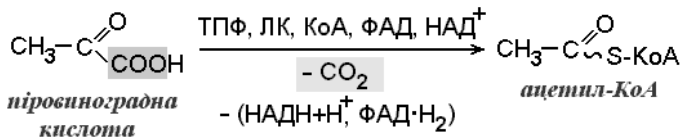
Сумарне рівняння гліколізу має такий вигляд:



Частина енергії (84 кДж) витрачається на синтез 2-х молекул АТФ, а решта (116 кДж) – розсіюється у вигляді тепла. Таким чином, розпад однієї молекули глюкози супроводжується утворенням 2-х молекул АТФ. Процес гліколізу енергетично малоефективний, оскільки лише 35 – 40% енергії акумулюється в макроергічних зв'язках АТФ. Це пояснюється тим, що кінцеві продукти гліколізу все ще містять у собі зв'язану енергію.

Аеробне дихання супроводжується виділенням великої кількості енергії та акумуляцією її в макроергічних зв'язках АТФ. Важливе місце на аеробному етапі енергетичного обміну належить реакціям окиснення – відновлення, які утворюють у сукупності циклічний процес перетворень органічних сполук – цикл трикарбонових кислот (ЦТК), який також називають циклом Кребса, циклом лимонної кислоти, або цитратним циклом. У цей цикл входять понад 10 послідовних реакцій, у результаті чого відщеплюються всі атоми Гідрогену, які належали глюкозі, і виділяється енергія її хімічних зв'язків.

Отже, аеробне перетворення вуглеводів до утворення *пірвіноградної кислоти* проходить як *гліколіз*. Потім пірвіноградна кислота декарбоксілюється з утворенням активованої ацетатної кислоти (ацетилкоферменту А). У окиснювальному декарбоксілюванні пірвіноградної кислоти беруть участь 5 коферментів ферменту піруватдекарбоксілази: тіамінпірофосфат, ліпоєва кислота, КоА, ФАД і НАД:



Частина ацетил-КоА йде на синтез жирів і вуглеводів, а частина вступає у ЦТК, де окиснюється до CO_2 і H_2O та вивільняється певна кількість енергії. У ЦТК окиснюється 16-33% пірвіноградної кислоти. ЦТК відбувається у всіх тканинах

вищих тварин та деяких аеробних мікроорганізмах у мітохондріях (рис.4).

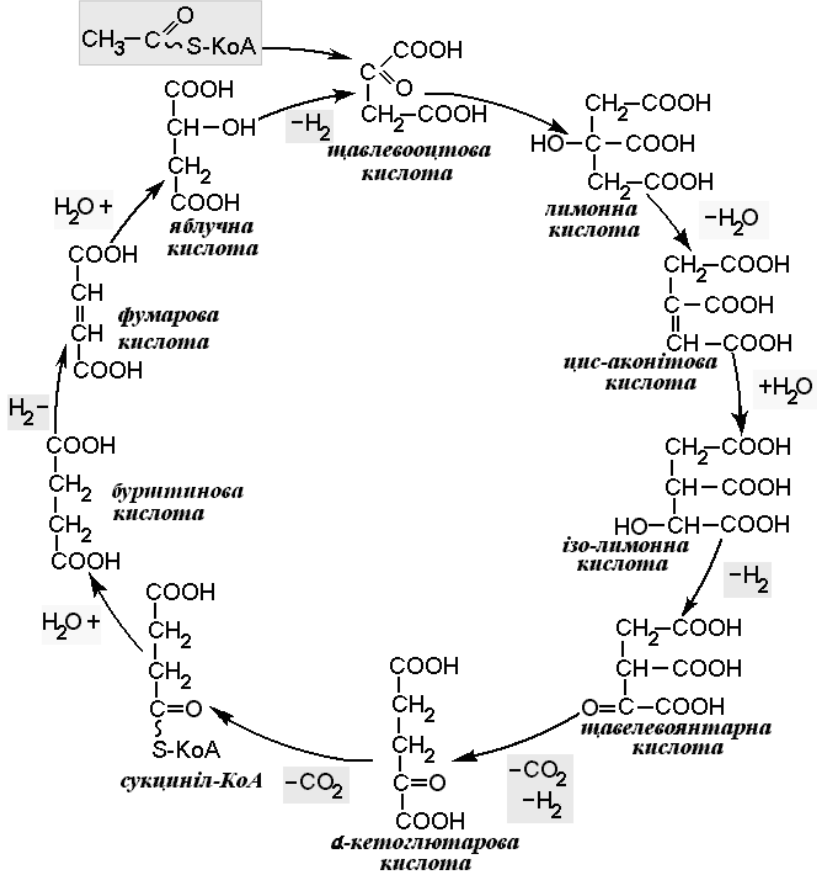


Рис. 4. Цикл трикарбонних кислот (цикл Кребса)

Окиснення 2-х молекул молочної кислоти до CO_2 і H_2O супроводжується виділенням такої кількості енергії, яка забезпечує синтез 36 молекул АТФ. Аеробне окиснення є основним джерелом енергії для організму.

Основними кінцевими продуктами обміну вуглеводів є вода і вуглекислий газ.

Біосинтез вуглеводів проходить двома шляхами. У автотрофних організмах моносахариди синтезуються з вуглекислого газу і води під впливом енергії Сонця. Гетеротрофні організми синтезують гексози з проміжних сполук обміну речовин (пірвіноградної, молочної, амінокислот і інших попередників).

Глюконеогенез – синтез глюкози з пірвіноградної і молочної кислоти. Більшість реакцій глюконеогенезу – це зворотні реакції АА гліколізу, окрім трьох необоротних реакцій, що йдуть у гліколізі з виділенням значної кількості енергії:

- 1) гексакіназної – перетворення глюкози на глюкозо-6-фосфат;
- 2) фосфофруктокіназної – фруктозо-6-фосфат перетворюється на фруктозо-1,6-дифосфат (дуже повільна реакція);
- 3) піруваткіназної – перенесення залишку фосфатної кислоти на АДФ з фосфоенолпірвіноградної.

У процесі глюконеогенезу на цих трьох стадіях використовуються інші ферментні системи і вони проходять обхідним шляхом (рис.5).

1. Перетворення пірвіноградної кислоти на фосфоенолпірвіноградну. Ця реакція проходить у мітохондріях; наступна реакція – відновлення щавлевооцтової до яблучної під впливом *малатдегідрогенази* теж проходить у мітохондріях. Потім яблучна кислота переходить у цитоплазму де під впливом цитоплазматичної малатдегідрогенази знову перетворюється у щавлевооцтову.

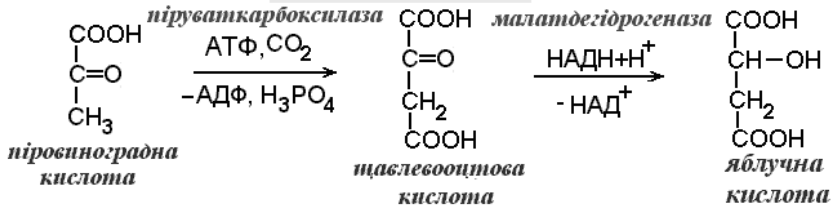
Далі фосфоенолпірвіноградна кислота за рахунок оборотності реакцій перетворюється на фруктозо-1,6-дифосфат.

2. Фруктозо-1,6-дифосфат під впливом *фруктозо-біс-фосфатази* перетворюється на глюкозо-6-фосфат.

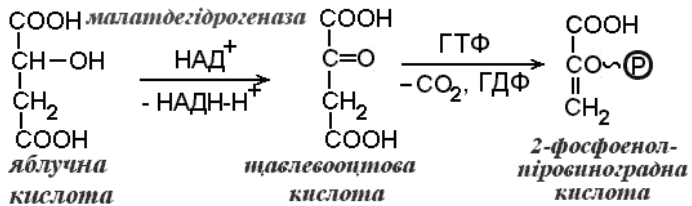
3. Далі фруктозо-6-фосфат перетворюється на глюкозо-6-фосфат (діє *глюкозофосфатізомераза*), а потім глюкозо-6-фосфат під впливом *глюкозо-6-фосфатази* перетворюється на глюкозу.

① Перетворення пірвіноградної кислоти на фосфоенілпірвіноградну

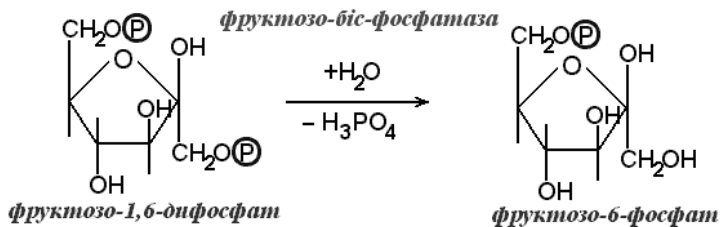
У МИТОХОНДРІЯХ



У ЦИТОПЛАЗМІ



② Перетворення фруктозо-1,6-дифосфату на фруктозо-6-фосфат



③ Перетворення глюкозо-6-фосфату на глюкозу

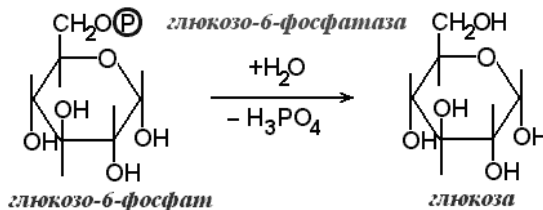
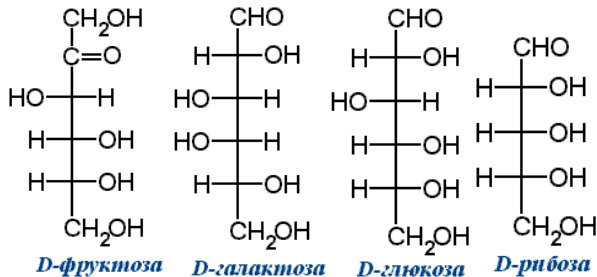


Рис.5. Схема обхідних реакцій глюконеогенезу

Для утворення глюкози потрібно 6 молекул макроергічних сполук (4 АТФ і 2 ГТФ) і 2 молекули відновленого НАДу.

Завдання

- З'ясувати до якої групи за класифікацією простих вуглеводів відносяться наступні сполуки:



Відповідь обґрунтувати.

- Законспектувати процеси гліколізу і ЦТК, зробити розрахунок енергетичного ефекту обох процесів, якщо відомо, що 1 молекула АТФ = 42 кДж. Відповідь обґрунтувати.
- Записати схему глюконеогенезу.

Приклади тестів

- Яка сполука є мономером у полімерних ланцюгах ДНК?
 - рибоза
 - глюкоза
 - фруктоза
 - дезоксирибоза
 - гексоза
- Яка речовина не утворюється під час процесу гліколізу як проміжний чи кінцевий продукт?
 - молочна кислота
 - щавелевооцтова кислота
 - фруктозо-6-фосфат
 - глюкозо-6-фосфат
 - піровиноградна кислота
- Яка сполука є безпосереднім джерелом енергії для клітинних реакцій?

- рибоза
- глюкоза
- фруктоза
- дезоксирибоза
- пентоза

4. Яка речовина не утворюється в ЦТК як проміжний чи кінцевий продукт?

- щавелевооцтова кислота
- фумарова кислота
- масляна кислота
- лимонна кислота
- яблучна кислота

Запитання для самоперевірки

1. Які органічні сполуки називають вуглеводами?
2. Які функції в організмі гідробіонтів виконують вуглеводи?
3. Вкажіть основні функції полісахаридів сполучної тканини.
4. Гомополісахариди і гетерополісахариди гідробіонтів.
5. Що таке гліколіз, глікогеноліз?
6. Яке значення має анаеробний розклад вуглеводів?
7. Яке біологічне значення має аеробний розклад вуглеводів?
8. Як біологічне значення пентозофосфатного циклу?
9. Як здійснюється біосинтез вуглеводів?
10. Яка роль печінки в обміні вуглеводів?

2. Структура і метаболізм ліпідів в організмі риб

Мета: ознайомитися з особливостями структури та метаболізму ліпідів. З'ясувати потреби організму риб в жирних кислотах.

Теоретична частина. До простих ліпідів відносяться такі групи органічних речовин, як гліцериди, воски і стерини. *Гліцериди* – це омильовані жири, гідрофобні сполуки, естери трьохатомного спирту гліцеролу (гліцерину) і від однієї до трьох

молекул вищих жирних кислот. Нейтральний жир, який відкладається в організмі тварин у жировій тканині, або у печінці, складається з суміші різноманітних гліцеридів (моно-, ди-, три-) (рис. 6). Основна функція гліцеридів в організмі тварин – енергетична.

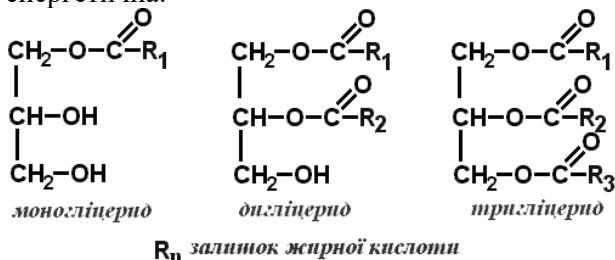


Рис. 6. Структура гліцеридів

До складу жирів входять понад 25 насичених і ненасичених жирних кислот з різною довжиною ланцюга (табл.1).

Таблиця 1

Основні жирні кислоти, що входять до складу ліпідів

Назва	Число атомів Карбону і подвійних зв'язків	Формула	Температура плавлення, °C
Насичені кислоти			
Масляна	C ₄	CH ₃ (CH ₂) ₂ COOH	-8
Капронова	C ₆	CH ₃ (CH ₂) ₄ COOH	-2
Каприлова	C ₈	CH ₃ (CH ₂) ₆ COOH	16
Капринова	C ₁₀	CH ₃ (CH ₂) ₈ COOH	31,5
Лауринова	C ₁₂	CH ₃ (CH ₂) ₁₀ COOH	44
Міристинова	C ₁₄	CH ₃ (CH ₂) ₁₂ COOH	54
Пальмітинова	C ₁₆	CH ₃ (CH ₂) ₁₄ COOH	64
Стеаринова	C ₁₈	CH ₃ (CH ₂) ₁₆ COOH	70
Арахідова	C ₂₀	CH ₃ (CH ₂) ₁₈ COOH	76,5
Ненасичені кислоти			
Олеїнова	C _{18:1}	C ₁₇ H ₃₃ COOH	14
Лінолева	C _{18:2}	C ₁₇ H ₃₁ COOH	-5
Ліноленова	C _{18:3}	C ₁₇ H ₂₉ COOH	-11
Арахідонова	C _{20:4}	C ₁₉ H ₃₃ COOH	-49,5

Відсутність або нестача ненасичених жирних кислот у складі кормів для риб можуть викликати порушення багатьох

фізіологічних функцій, зокрема підшлункової залози, печінки, нирок, зміну структури м'язів. Зовнішніми проявами порушення обміну білків і ліпідів, зумовлених нестачею поліненасичених жирних кислот, є послаблення пігментації і некроз хвостового плавця. У результаті цих процесів спостерігається підвищена загибель риби.

Серед стеринів найпоширенішим у тканинах тварин є холестерин (холестерол). Він утворює холестерин-білкові комплекси, входить до складу усіх клітин у вільному вигляді, а також у вигляді складних естерів (*стеридів*).

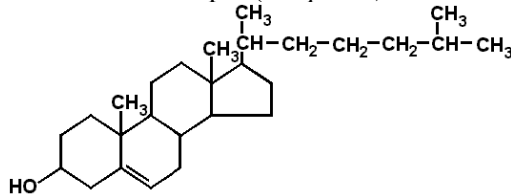
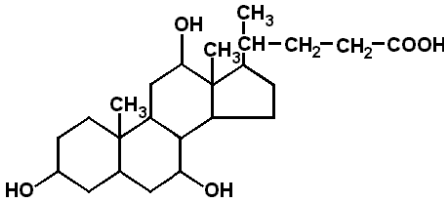
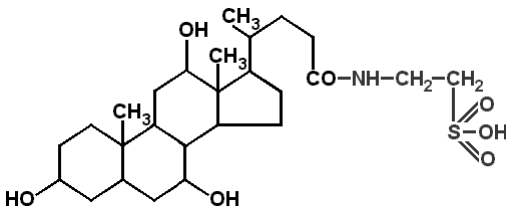


Рис. 7. Будова холестерину

У печінці риб з холестерину утворюються солі жовчних кислот (рис. 8), які беруть участь у процесах травлення. Маючи у своєму складі гідрофобні і гідрофільні ділянки, вони здатні утворювати емульсії жирів у воді, збільшуючи їх доступність для дії ферментів-ліпаз.



Холева кислота



Таурохолева кислота

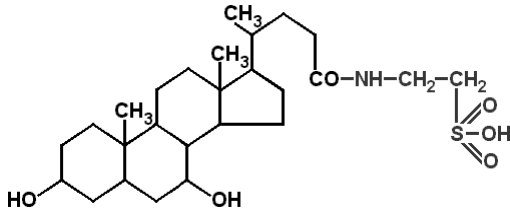
*Таурохенодезоксихолева*

Рис.8. Жовчні кислоти

Завдання

- Відомо, що в рибницькому господарстві планують використати для виробництва кормів для риб жир, витоплений із сала свиней. До вас, як фахівця з водних біоресурсів звернулися з проханням розробити відповідні рекомендації. На що ви звернете увагу в першу чергу? Відповідь обґрунтуйте.
- Використовуючи таблицю 1, з'ясувати від чого залежить температура плавлення жирних кислот і розробити рекомендації щодо годівлі жирами молоді риб в осінньо-зимовий період.
- Записати структурні формули гліцеридів, холестерину.

Приклади тестів

- Виберіть зі списку моноенову жирну кислоту
 - Лінолева
 - Ліноленова
 - Арахідонова
 - Олеїнова
 - Масляна
- Виберіть зі списку полієнову жирну кислоту
 - Лінолева
 - Міристинова
 - Пальмітинова
 - Олеїнова
 - Масляна
- Відомо, що з віком в організмі риб зростає вміст цих сполук
 - Води

- Протеїнів
- Полієнових жирних кислот
- Тригліцеридів
- Фосфоліпідів

Запитання для самоперевірки

1. Які речовини відносять до ліпідів?
2. У якому вигляді присутній жир в організмі риб?
3. Напишіть загальну формулу нейтральних жирів.
4. Які відмінності існують між насиченими і ненасиченими жирними кислотами? Яке значення ненасичених жирних кислот у організмі риб?
5. Які функції в організмі виконують стерини, фосфатиди, гліколіпіди, воски?

3. Амінокислоти та білки гідробіонтів: будова, функції, обмін в умовах змін навколишнього середовища

Мета: ознайомитися з особливостями структури, функцій та метаболізму білків. З'ясувати потреби організму риб в амінокислотах.

Теоретична частина. Білки, або поліпептиди – це складні органічні сполуки, які входять до складу усіх органів і тканин живих організмів, де вони забезпечують усі процеси життєдіяльності. Завдяки білкам в організмі тварин здійснюються різноманітні функції: структурна, каталітична, гормональна, транспортна, захисна, механічна, енергетична і т.д. (детальніше можна прочитати у посібнику «Біохімія гідробіонтів» див. Рекомендована література, с. 58).

Білки побудовані із залишків амінокислот, які зв'язані пептидним зв'язком, звідси їх назва – поліпептиди. Відповідно до структурної класифікації амінокислот виділяють ациклічні і циклічні амінокислоти. Ациклічні, у свою чергу, поділяються на чотири підгрупи: моноаміномонокарбонів, моноамінодикарбонів, діаміномонокарбонів і діамінодикарбонів амінокислоти (таблиця 2).

Таблица 2

Структурні формули амінокислот

Назва	Формула	Назва	Формула
Гліцин	$\text{NH}_2\text{-CH}_2\text{-COOH}$	Аланін	$\begin{array}{c} \text{NH}_2\text{-CH-COOH} \\ \\ \text{CH}_3 \end{array}$
Валін	$\begin{array}{c} \text{NH}_2\text{-CH-COOH} \\ \\ \text{CH} \\ / \quad \backslash \\ \text{CH}_3 \quad \text{CH}_3 \end{array}$	Лейцин	$\begin{array}{c} \text{NH}_2\text{-CH-COOH} \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{CH} \\ / \quad \backslash \\ \text{CH}_3 \quad \text{CH}_3 \end{array}$
Ізолейцин	$\begin{array}{c} \text{NH}_2\text{-CH-COOH} \\ \\ \text{CH-CH}_3 \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{CH}_3 \end{array}$	Метіонін	$\begin{array}{c} \text{NH}_2\text{-CH-COOH} \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{S-CH}_3 \end{array}$
Треонін	$\begin{array}{c} \text{NH}_2\text{-CH-COOH} \\ \\ \text{CH-OH} \\ \\ \text{CH}_3 \end{array}$	Цистеїн	$\begin{array}{c} \text{NH}_2\text{-CH-COOH} \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{SH} \end{array}$
Серин	$\begin{array}{c} \text{NH}_2\text{-CH-COOH} \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{OH} \end{array}$	Тирозин	$\begin{array}{c} \text{NH}_2\text{-CH-COOH} \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{C}_6\text{H}_4 \\ \\ \text{OH} \end{array}$
Аспарагінова кислота	$\begin{array}{c} \text{NH}_2\text{-CH-COOH} \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{COOH} \end{array}$	Глутамінова кислота	$\begin{array}{c} \text{NH}_2\text{-CH-COOH} \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{COOH} \end{array}$
Аспарагін	$\begin{array}{c} \text{NH}_2\text{-CH-COOH} \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{CONH}_2 \end{array}$	Глутамін	$\begin{array}{c} \text{NH}_2\text{-CH-COOH} \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{CONH}_2 \end{array}$

Лізин	$\begin{array}{c} \text{NH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\ \\ (\text{CH}_2)_4 \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	Аргінін	$\begin{array}{c} \text{NH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\ \\ (\text{CH}_2)_3 \\ \\ \text{NH} \\ \\ \text{C}=\text{NH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$
Оксилізін	$\begin{array}{c} \text{NH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\ \\ (\text{CH}_2)_2 \\ \\ \text{CH}-\text{OH} \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	Орнітин	$\begin{array}{c} \text{NH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\ \\ (\text{CH}_2)_3 \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$
Пролін	$\begin{array}{c} \text{HN}-\text{CH}-\text{COOH} \\ \quad \\ \text{H}_2\text{C} \quad \text{CH}_2 \\ \quad \quad \\ \quad \quad \text{CH}_2 \end{array}$	Оксипролін	$\begin{array}{c} \text{HN}-\text{CH}-\text{COOH} \\ \quad \\ \text{H}_2\text{C} \quad \text{CH}_2 \\ \quad \quad \\ \quad \quad \text{CH} \\ \quad \quad \\ \quad \quad \text{OH} \end{array}$
Триптофан	$\begin{array}{c} \text{NH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{Indole ring} \\ \\ \text{NH} \end{array}$	Гістидин	$\begin{array}{c} \text{NH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{Imidazole ring} \\ \\ \text{NH} \end{array}$
Цистин	$\begin{array}{c} \text{COOH} \quad \quad \text{NH}_2 \\ \quad \quad \\ \text{NH}_2-\text{CH} \quad \quad \text{CH}-\text{COOH} \\ \quad \quad \\ \text{CH}_2-\text{S}-\text{S}-\text{CH}_2 \end{array}$	Феніл-аланін	$\begin{array}{c} \text{NH}_2-\text{CH}-\text{COOH} \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{Phenyl ring} \end{array}$

Тварини отримують амінокислоти з корму – це їх основне джерело. Частину амінокислот організм риб може синтезувати самостійно – це т.зв. замінні амінокислоти. Незамінні амінокислоти організм риб не синтезує і вони повинні надходити з їжею: аргінін, валін, гістидин, ізолейцин, лейцин, лізин, метіонін, триптофан, фенілаланін, цистин. Найважливіші для метаболізму амінокислоти лізин, метіонін, цистин і триптофан.

Структура пептидів і білків. Три амінокислоти можуть бути з'єднані двома пептидними зв'язками з утворенням

трипептиду; аналогічно, амінокислоти можуть бути зв'язані з утворенням тетрапептидів, пентапептидів і так далі. Коли кілька амінокислот з'єднуються таким чином, структура називається олігопептидом. Коли з'єднується багато амінокислот, продукт називається поліпептидом. Білки можуть мати тисячі амінокислотних залишків. Хоча терміни «білок» і «поліпептид» іноді використовуються як синоніми, молекули, які називаються поліпептидами, зазвичай мають молекулярну масу нижче 10 000, а молекули, які називаються білками, мають вищу молекулярну масу (Nelson et al., 2021).

Отже, амінокислоти з'єднуються ковалентно пептидними зв'язками з утворенням пептидів і білків. Клітини живих організмів зазвичай містять тисячі різних білків, кожен з яких має різну біологічну активність.

Білки можуть являти собою дуже довгі поліпептидні ланцюги, що складаються з сотень до кількох тисяч амінокислотних залишків. Однак деякі природні пептиди складаються лише з кількох амінокислотних залишків. Деякі білки складаються з кількох нековалентно пов'язаних поліпептидних ланцюгів, які називаються субдиницями.

Послідовність амінокислот у білку характерна для цього білка і називається його первинною структурою. Це один із чотирьох загальновизнаних рівнів структури білка

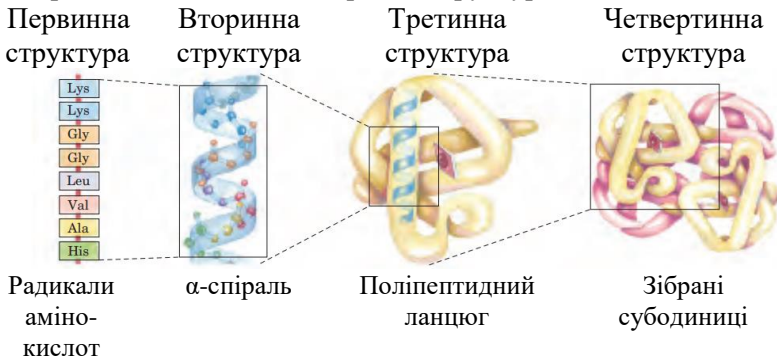


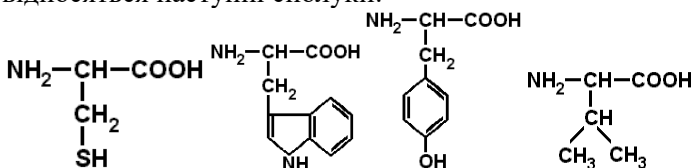
Рис. 9. Рівні структурної організації білків, за Nelson et al. (2021)

Рівні структурної організації білків. Первинна структура білків – це послідовність амінокислот, з'єднаних разом пептидними зв'язками і включає будь-які дисульфідні зв'язки. Отриманий у процесі синтезу поліпептид може згорнутися і набувати вторинної структури, такої як спіраль. Спіраль є частиною третинної структури згорнутого поліпептиду, який сам по собі є однією з субодиниць, що утворюють четвертинну структуру багатосубодиничного білка, наприклад, гемоглобіну.

При гідролізі *простих білків* отримують лише амінокислоти; складні, або кон'юговані білки крім амінокислот містять деякі інші компоненти, такі як металовмісна або органічна протетична група.

Завдання

- З'ясувати до якої групи за класифікацією амінокислот відносяться наступні сполуки:



- Написати структурну формулу тетрапептиду, утвореного залишками незамінних амінокислот і назвати його.
- Написати структурну формулу трипептиду, утвореного залишками циклічних амінокислот і назвати його.
- Відомо, що в рибницькому господарстві планують закупити нові корми, які надійшли на ринок. Повний хімічний аналіз показав у складі білків корму наявність трьох незамінних амінокислот – метіоніну, триптофану і фенілаланіну. Що ви порадите господарству як фахівець з водних біоресурсів? Відповідь обґрунтуйте.
- Заповнити таблицю за групами амінокислот

Назва	Формула	Замінна чи незамінна
Моноаміномонокарбонові		
1. Гліцин	$\text{NH}_2\text{---CH}_2\text{---COOH}$	Замінна
2. ...		

Приклади тестів

1. Встановити моноамінодикарбонову амінокислоту в наступному списку

- Гліцин
- Аргінін
- Треонін
- Аспарагін
- Лізин

2. Встановити імінокислоту в наступному списку

- Аспарагін
- Лізин
- Гліцин
- Ізолейцин
- Пролін

3. Які з перелічених білків відносяться до складних?

- Гемоглобін
- Міоглобін
- Альбумін
- Глобулін
- Гістон

Запитання для самоперевірки

1. Чим відрізняються за елементарним складом білки від вуглеводів і жирів?
2. За якими ознаками класифікують амінокислоти?
3. Що розуміють під первинною структурою білків?
4. Що таке вторинна, третинна структура білків?
5. Назвіть основні функції білків.
6. Яких змін зазнає молекула білка під час денатурації?
7. Що таке нуклеопротейди? З чого вони складаються?
8. Що таке хромопротейди? Які хромопротейди зустрічаються в рослинних і тваринних організмах?
9. Яка роль гемоглобіну, міоглобіну?
10. Що входить до складу простетичної групи глюкопротейдів, ліпопротейдів, фосфопротейдів?
11. Що розуміють під азотистим балансом? У яких випадках він змінюється?

12. Які ферменти беруть участь в розщеплюванні білків в шлунково-кишковому тракті?
13. Яким процесам піддаються амінокислоти в тканинах організму?
14. Як протікає біосинтез білка?
15. Напишіть реакції процесів дезамінування і декарбоксілювання амінокислот.
16. У чому суть процесу переамінування амінокислот?
17. Назвіть кінцеві продукти| розкладу білків в тканинах.
18. Вкажіть основні шляхи утворення і знешкодження амоніаку.

Практична робота 4. Особливості обміну речовин у період нересту

Мета: ознайомитися з особливостями обміну речовин в організмі риб у період вимету ними статевих продуктів.

Теоретична частина. Найістотніші зміни метаболізму і хімічного складу тіла відбуваються в організмі тих риб, які дозрівають і здійснюють тривалі міграції до місця нересту, часто долаючи значні відстані проти течії. Для того, щоб забезпечити вдалу міграцію і визрівання статевих продуктів необхідні значні запаси високоенергетичних речовин у тілі, у першу чергу жирів. Високий рівень енергетичного обміну на фоні голодування – така основна особливість метаболізму риб у період міграції.

Жирові запаси риби окислюються за посередництва білка, що спрямовує процес окислення. Тому у мігруючого виду відбувається одночасна втрата жиру і білка. Вона часто настільки значна, що риба після нересту не виживає (наприклад, тихоокеанські лососі – горбуша і кета).

Відомо, що втрата азоту (загального і білкового) організмом риби в період міграції та нересту становить приблизно $1/3$ (Євтушенко, 2015). З цієї частки для приблизних розрахунків співвідношення втрат (див. задачі нижче): $2/3$ у час до нересту, $1/3$ – після нересту.

У жирніших риб втрати жиру істотніші. Після використання жирових запасів організм починає використовувати білок, у т.ч. білок м'язів. У період голодування склад м'язової тканини мігруючого виду риб зазнає істотних змін – кета, наприклад, може втратити до 80% м'язових білків, які замінюються водою.

Статеві відмінності. Докорінні зміни загального обміну і статеві відмінності в період визрівання статевих продуктів добре досліджено на прикладах стерляді та окуня. У самців і самиць спостерігається різна потреба в кисні та відмінності у виділенні вуглекислого газу й аміаку як кінцевих продуктів катаболізму.

Кисень. У період росту овоцитів, на III і IV стадіях, та спермій в організмі спостерігається загальне підвищення окислювальних процесів, яке *більш виражене у самців, ніж у самиць*. Це загальна схожість, але є і відмінності між статями. У самиць підвищення споживання кисню відбувається поступово в процесі визрівання ікри від II до IV стадії включно. У самців після нересту відбувається різке зниження споживання кисню, а на III-IV стадіях воно знову зростає. Дихальний коефіцієнт на III-IV стадіях дуже близький до 1. Одночасно розщеплення білка до кінцевих продуктів значно зменшується.

Таким чином, обмін речовин у самців і самиць відбувається по-різному з точок зору кількості та якості. Тканина сім'яників дихає інтенсивніше, ніж тканина яєчника, і самець споживає більше кисню на 1 г живої маси, ніж самиця (Євтушенко, 2015).

У цей період суттєво змінюються фізіологічні характеристики. Наприклад, у період нересту і трохи пізніше, в крові самиць різко *зменшується кількість гемоглобіну*. Ближче до осені його кількість зростає.

Крім вмісту гемоглобіну, рівень окислювальних процесів в організмі, показує також *окисно-відновний потенціал (Eh)*, або так зване *електронне напруження* (Євтушенко, 2015). Рівень електронного напруження в гонаді і у крові пов'язані, адже кров постачає статевій залозі усі необхідні речовини. У процесі

дозрівання гонад електронне напруження зростає. Отже, зростає і рівень окислювально-відновлювального обміну статевих залоз, що є основною умовою нормального визрівання статевих продуктів на цьому етапі фізіологічного розвитку.

Істотним для часу настання статевої зрілості є накопичення певного рівня жиру в тілі риби.

Крім того, важливими є таке:

- ікринки риб молодшого віку мають менший розмір і масу, містять менше жиру і сухих речовин, порівняно зі старшими (крім самих старих особин);
- у рано визріваючих риб, котрі ростуть і нагромаджують жир швидко, час протоплазматичного росту овоцитів скорочений і вітелогенез починається раніше, а розміри овоцитів порівняно менші;
- кількість ікри залежить від вмісту жиру в організмі риб – в жирніших особин зростає кількість продукованої ікри, у абсолютному і відносному вимірі;
- у одному поколінні рано визріваючі риби відрізняються від пізно визріваючих зниженою індивідуальною відтворювальною здатністю, меншими розмірами і масою зрілої ікри зі зниженим вмістом сухої речовини і жиру (Свтушенко, 2015).

Встановлено певну залежність між якістю кормів для плідників і якістю нащадків. Зокрема, для коропа найкращий приріст забезпечується використанням кормів зі співвідношенням амінокислот, близьким до амінокислотного співвідношення в м'язовій тканині цього виду. А кращу якість нащадків забезпечують плідники, які краще ростуть. Збільшення вмісту білків у м'язовій тканині плідників супроводжується їх зростанням в ікрі, що безпосередньо впливає на життєздатність личинок.

Встановлено, що збільшення вмісту білка у кормі пов'язане зі збільшенням вмісту амінокислот у ікрі риб, що безпосередньо впливає на якість зародків і личинок.

Задачі

1. Встановити який уміст білка зберігатиметься в тілі риб

до та після нересту, якщо відомо, що вміст загального і білкового азоту до міграції становив 36,9%. Відповідь обґрунтуйте.

2. Встановити який приблизно уміст білка зберігатиметься в тілі мігруючого виду риб до та після нересту, якщо відомо, що вміст загального і білкового азоту до міграції становив 45% сухої речовини? Відповідь обґрунтуйте.

3. Встановити який приблизно уміст білка зберігатиметься в тілі мігруючого виду риб до та після нересту, якщо відомо, що вміст загального і білкового азоту до міграції становив 54% сухої речовини? Відповідь обґрунтуйте.

4. Встановити який приблизно уміст білка зберігатиметься в тілі мігруючого виду риб до та після нересту, якщо відомо, що вміст загального і білкового азоту до міграції становив 63% сухої речовини? Відповідь обґрунтуйте.

Приклади тестів

1. Коли кількість гемоглобіну в крові самиць риб різко зменшується?

- в період статевого дозрівання
- в період визрівання гонад
- в період вимету і невдовзі після нього
- ближче до осені
- ближче до весни

2. Коли відбувається зростання окислювальних процесів в крові – підвищується її окисно-відновний потенціал (Eh)?

- в мальковий період
- в період визрівання гонад
- в період вимету і невдовзі після нього
- ближче до осені
- ближче до весни

3. Встановити який приблизно уміст білка зберігатиметься в тілі мігруючого виду риб до та після нересту, якщо відомо, що вміст загального і білкового азоту до міграції становив 36% сухої речовини?

- До нересту 25%, після нересту 24%
- До нересту 25%, після нересту 30%

- До нересту 30%, після нересту 25%
- До нересту 35%, після нересту 30%
- До нересту 28%, після нересту 24%

Запитання для самоперевірки

1. Які розрізняють періоди індивідуального розвитку круглоротих і риб?
2. За рахунок яких ресурсів відбувається ріст і розвиток личинок риб до переходу на зовнішнє живлення?
3. Які метаболічні ознаки ювенільного періоду розвитку риб?
4. Як змінюється співвідношення генеративного обміну у період досягнення статевої зрілості риб?
5. Як змінюється хімічний склад гонад риб у період дозрівання?
6. Які метаболічні ознаки старіння риб?
7. Як змінюється ступінь післянерестового виснаження риб з кожним наступним нерестом?
8. З чим і як зв'язано збільшення індивідуальної абсолютної плодючості риб?
9. Які особливості обміну речовин у риб, що здійснюють тривалі нерестові міграції?
10. З якими речовинами зв'язано настання статевої зрілості риб?
11. Як змінюються розміри, маса ікринок і вміст у них поживних речовин з віком плідників?
12. Як змінюється період протоплазматичного росту овоцитів у рано визріваючих риб?
13. За яких розмірів овоцитів відбувається вітелогенез рано визріваючих риб?
14. Як впливає вміст жиру на кількість продукуваної ікри риб?
15. Яка індивідуальна відтворювальна здатність, розміри і маса зрілої ікри та її хімічний склад у рано визріваючих риб порівняно з пізно визріваючими?
16. Як впливає якість кормів на якість нащадків риб?

5. Порівняння обміну речовин у риб з різним рівнем функціональної активності

Мета: ознайомитися з особливостями метаболізму в організмі активних і малоактивних риб.

Теоретична частина. Метаболізм риб, як і інших тварин, значною мірою визначається рівнем їх функціональної активності, яка тісно пов'язана з їх рухливістю. Відомо, що на тлі спільних морфо-фізіологічних і біохімічних рис, властивих різним видам, відмінності між активними (більш рухливими) і малоактивними рибами (менш рухливими) спостерігаються на різних рівнях організації організму – від власне організменого, до тканинного і клітинного. У активних тварин обмін речовин (основний, стандартний і активний, пластичний і енергетичний) має вищу інтенсивність, що зокрема помітно на таких процесах, як споживання їжі, екскреція азоту тощо.

При збільшенні рухової активності зростає *споживання кисню*, що зумовлює певні морфологічні і фізіологічні пристосування у риб для ефективного засвоєння кисню: *збільшення площі поверхні зябер і розвиток кровоносної системи*. У активних риб зазвичай вищі такі показники, як об'єм крові, число еритроцитів і гемоглобіну. У них вищий відсоток червоних м'язів в тілі, які добре васкуляризовані, отже інтенсивно забезпечуються кров'ю та мають вищий вміст гемоглобіну і глікогену. Червоні м'язи мають вищий рівень окислювальних процесів, тут вуглеводний (окисний) обмін відбувається інтенсивно, чому сприяє достаток ферментів аеробного обміну (детальніше *про відмінності між червоними і білими м'язами риб можна почитати у джерелі Гроховська, 2019*).

Активні риби споживають більше кисню і у них аеробні процеси переважають над анаеробними.

У *малоактивних* риб основним процесом енергетичного обміну є гліколіз, для отримання енергії переважно використовуються вуглеводи і білки. У таких риб серед ліпідів переважають фракції фосфоліпідів і стеринів.

У активних риб гліколіз є лише допоміжним процесом для отримання субстратів для циклу окислення, а також запасним шляхом на випадок екстреної потреби організму. На енергетичні потреби використовуються енергоємні ліпіди, які запасуються у значних кількостях, і це, переважно, легко мобілізовані тригліцериди з високою реакційною здатністю. Для їх окислення необхідна значна кількість кисню. Відтак в тканинах активних риб вищі показники окислювального фосфорилування і міститься більше макроергічних сполук (АТФ та інших), у порівнянні з малоактивними (Євтушенко, 2015).

Резервні речовини накопичуються активними рибами переважно в м'язах, а у малоактивних – у печінці. Така диференціація за різними органами і тканинами ймовірно зумовлена місцем їх переважного перебування та забезпечення там відповідної плавучості – пелагіаль для активних риб і біля дна для малоактивних.

На тканинному рівні та на рівні органів виявлені подібні закономірності – при підвищенні функціональної активності зростає інтенсивність обміну. Встановлено, що як правило найактивніше синтез білків і ліпідів відбувається у печінці. У інших органах, таких як зябра, нирки, селезінка чи кишечник, рівень обміну в 5-10 нижчий. Найменш активні білі м'язи.

У печінці, до якої кровоносними судинами постачаються кінцеві продукти метаболізму з інших органів і продукти травлення з кишечника, перетинаються біохімічні шляхи багатьох процесів. Це попередники у ланцюгах синтезу білків, ліпідів і глікогену, а печінка здійснює особливий «функціональний синтез», який забезпечує цілісність усього організму. Тут синтезуються білки і ліпіди плазми крові – 100% фібриногену, 95-100% всього альбуміну і 80-85% всіх глобулінів.

Метаболічна активність печінки підвищується у переднерестовий період під час визрівання статевих продуктів. Фази метаболічної активності печінки синхронні зі змінами у статевих залозах. Оскільки для утворення статевих продуктів самицям потрібно багато пластичних і енергетичних речовин, у

них метаболічна активність печінки добре виражена, на відміну від самців, у яких вона виражена менше.

Завдання

1. Використовуючи рекомендовану літературу та інші джерела інформації складіть таблицю порівняльних характеристик метаболізму риб з різним рівнем функціональної активності.

Показник	Активність (рухливість) риб	
	активні	малоактивні
Клітинний рівень		
Вуглеводи		
Ліпіди і їх склад		
Білки		
Аеробні і анаеробні процеси		
Тканинний рівень		
М'язова тканина		
Склад крові		
Рівень організму		
Печінка		
Кровоносна система		
Зябра		
Нагромадження резервних речовин		

2. Підготуватися до усної відповіді на запитання для самоперевірки.

Приклади тестів

- В якому органі риб спостерігається найвищий рівень метаболізму?
 - Білі м'язи
 - Червоні м'язи
 - Селезінка
 - Печінка
 - Нирки
 - Кишечник
- В якому органі риб спостерігається найнижчий рівень метаболізму?
 - Білі м'язи

- Червоні м'язи
 - Селезінка
 - Печінка
 - Нирки
 - Кишечник
3. Вкажіть неправильне твердження про малоактивних риб.
- У таких риб основним процесом енергетичного обміну є анаеробний розклад.
 - Вони переважно накопичують резервні речовини у печінці.
 - Вони для отримання енергії переважно використовують ліпиди.
 - У таких риб серед ліпідів переважають фракції фосfolіпідів і стеринів.

Запитання для самоперевірки

1. У чому полягають відмінності в обміні речовин між рибами з різним рівнем функціональної активності?
2. Які існують морфо-функціональні пристосування щодо вилучення кисню активними рибами?
3. Як впливає кисневий режим на метаболічні процеси риб з різним рівнем функціональної активності?
4. Які особливості нагромадження резервних речовин в органах і тканинах активних і малоактивних риб?
5. Описати роль печінки в механізмах пристосування риб до зміни кисневого режиму.

6. Характеристика форм обміну речовин в організмі риб

Мета: ознайомитися з класифікацією форм обміну речовин в організмі риб.

Теоретична частина. Співвідношення процесів асиміляції та дисиміляції в організмі риб змінюється впродовж життєвого циклу. Значне зміщення в бік *дисиміляції* відбувається під час виснажливих нерестових міграцій на значні відстані, коли тварина не харчується, або під час здійснення будь-якої значної м'язової роботи. Отже, *енергетичний обмін* – це тип обміну

речовин, коли організмом тварини здійснюється значна м'язова робота і витрачається накопичена попередньо енергія.

Процеси *асиміляції* переважають у період посиленого росту і відгодівлі тварин. *Пластичний обмін* спрямований на утворення в організмі нових клітин, нових структур, органів і відкладень. Він включає такі складові процеси:

- 1) у протоплазмі клітин відбувається заміна або поповнення деяких складових компонентів;
- 2) збільшення кількості клітин (ріст);
- 3) накопичення організмом жиру.

В окремих випадках, в умовах експерименту і в природному середовищі, риба може перебувати у спокої – вона практично не рухається і робота кишечника припинена при слабкому голодуванні. Ця риба жива, а в організмі відбуваються певні процеси – *основний обмін*. За Євтушенком М.Ю. (2015), основний обмін – це такий обмін в організмі риби, без якого вона не може існувати навіть короткий час.

Обмін речовин у статевозрілої тварини в період дозрівання статевих продуктів значно відрізняється від нестатевозрілої. Ця форма обміну охоплює період утворення статевих клітин і має назву *генеративний обмін*.

Отже, можна узагальнити, що у нормальних умовах в організмі дорослої риби відбувається *загальний обмін*, як сума різних форм:

$$\text{Загальний обмін} = \text{основний} + \text{енергетичний} + \text{пластичний} + \text{генеративний}$$

Форми обміну тісно пов'язані і завжди відбуваються в організмі риби у різному співвідношенні, яке змінюється не лише з віком риби, але і зі зміною екологічних умов.

З точки зору рибного господарства метаболізм риб можна розглядати як 1) обмін, який підтримує життєдіяльність організму риби і 2) обмін, який забезпечує приріст. Для досягнення найкращого приросту біомаси потрібно добре знати фізіолого-біохімічні особливості виду риби, який вирощується, і умови водного середовища, в яких цього можна досягнути.

Підтримуючий обмін речовин забезпечує лише підтримання основних необхідних життєвих функцій. Риба на рівні підтримуючого обміну живиться і зберігає свою масу на попередньому рівні, але не росте.

Величина підтримуючого обміну відрізняється у різних вікових груп риб, вона залежить від умов довкілля і якості корму. Встановлено, що при зростанні температури від 10 до 20°C, підтримуючий обмін зростає приблизно в три рази. Виявлено прямий зв'язок між віком риби і величиною підтримуючого обміну. За інших рівних умов мальки риб мають вищий підтримуючий обмін, ніж дволітки (в 3,4-5,9 разів) (Євтушенко, 2015). На пошук корму, його заковтування і процеси травлення витрачається до 70% всього підтримуючого обміну. Решта 30% витрачається на роботу внутрішніх органів (серця, зябрового апарату тощо).

Завдання

- Заповнити таблицю з характеристикою різних форм обміну речовин у риб.

Форма обміну	Особливості обміну

- Підготуватися до усної відповіді на запитання для самоперевірки.

Приклади тестів

- Як називається обмін речовин у риби без якого риба не може існувати навіть короткий час?
 - енергетичний
 - пластичний
 - основний
 - генеративний
 - загальний
- Як називається обмін речовин, який складається з різних форм обміну?
 - енергетичний
 - пластичний
 - основний
 - генеративний

– загальний

3. Встановити правильну послідовність форм обміну з фізіологічної та рибогосподарської точок зору

Фізіологічний поділ		Рибогосподарський поділ	
Загальний обмін	1	заміна і поповнення	підтримання організму риби
	2		
	3	відкладення (жир)	приріст
	4		

- 1-основний, 2–генеративний, 3–енергетичний, 4–пластичний
- 1-енергетичний, 2-генеративний, 3-пластичний, 4-основний
- 1-енергетичний, 2-основний, 3-пластичний, 4-генеративний
- 1-енергетичний, 2-пластичний, 3-основний, 4-генеративний
- 1-основний, 2-пластичний, 3-енергетичний, 4-генеративний

Запитання для самоперевірки

1. Які основні форми обміну речовин в організмі риб?
2. Що називається енергетичним обміном?
3. Що називають основним обміном?
4. Що таке пластичний обмін?
5. Що називають генеративним обміном?
6. Що називають загальним обміном?
7. Що називають функціональним обміном?

7. Екологічні фактори та їх вплив на риб

Мета: ознайомитися з основними абіотичними чинниками водного середовища, які впливають на риб, а також з групами риб за типом розвитку та екологічними ознаками.

Теоретична частина. За типом розвитку та екологічними ознаками хордових тварин розділяють на дві групи – анамнії та амніоти. В *амніот* у процесі ембріонального розвитку утворюються зародкові оболонки — амніон, алантоїс і хоріон, а *анамнії* – це первинноводні хребетні тварини, у яких вони відсутні. Круглороті та риби належать до групи анамній (*Anamnia*). На відміну від вторинноводних ссавців, які перейшли від наземного способу життя до водного, круглороті і риби виникли і еволюціонували лише у водному середовищі до якого мають специфічні пристосування: органи дихання розчиненим киснем – зябра, обтічна форма тіла і плавці, вкрита лускою і слизом шкіра, яка бере участь в газовому і водному обміні, плавальний міхур, бічна лінія тощо.

Екологічні чинники (фактори) розділяють на три основні групи: абіотичні, біотичні і антропогенні (антропічні). У риб виробляються відповідні пристосування і їх поділяють на різні екологічні групи відносно різних чинників.

Круглороті і риби – це *пойкілотермні* тварини, **температура** тіла яких залежить від температури водного середовища і може перевищувати її лише на 0,4-0,5°C. Лише в активних плавців температура тіла може бути вищою ніж оточуючої води – на 4-5°C у акул, до 7-10°C у тунців.

Кожен вид має свій температурний оптимум і певні граничні межі – порогові температури, при яких у тварин виникає шок і загибель від перегрівання або охолодження. *Евритермні* (широкотемпературні) види риб здатні витримувати значні коливання температури – наприклад, для карася оптимум – 25°C; нижня межа – 0 °C, а верхня – 30-32°C. До евритермних видів відносяться риби помірних широт. *Стенотермні* (вужькотемпературні) види риб можуть жити лише у вужькому діапазоні температур – це мешканці тропічної і полярної зон, глибоководні види.

Зміна температури впливає на метаболізм риб і круглоротих прямо – через зміну інтенсивності ферментативних процесів, і опосередковано – через зміну умов формування кормової бази. Температура води є сигнальним чинником –

визначає тривалість дозрівання статевих продуктів, початок і тривалість нересту та інкубаційного періоду тощо. Пристосування організму до температури водного середовища відбувається на клітинному фізіолого-біохімічному рівні.

Відносно оптимального температурного режиму умовно виділяють теплолюбних і холодолюбних риб. У теплолюбних оптимальні умови для розмноження складаються при температурі понад 10 °С, для живлення – вище 20 °С. Вони впадають в зимову сплячку (заціпеніння), а розмножуються навесні або влітку. Холодолюбні, навпаки, розмножуються при температурі не вище 10 °С, переважно восени. Оптимальний температурний режим для живлення – до 18 °С, вони впадають у літню сплячку.

Більшість риб водойм Рівненщини відносяться до групи евритермних, тобто здатних існувати в межах широких температурних коливань, фізіологічні процеси у яких нормально проходять при температурі 10-25 °С. Лише минь, що представляє в фауні арктичний прісноводний комплекс, при підвищенні температури знижує фізіологічну активність, а інтенсивність його харчування різко падає. Низьких температур потребують і риби бореального предгірного комплексу (слижі).

Мінералізація (солоність). У воді різних водних об'єктів міститься різна кількість розчинених солей. Наприклад, у прісних водоймах концентрація солей до 1,0‰, у солонуватих – від 1 до 30‰; у солоних, або морських – від 30 до 40‰. У морях солоність води дуже різна: Балтійське море (4-16 ‰), Азовське (9-10 ‰), Чорне (16-19 ‰), а в океані солоність сягає 35 ‰.

Відносно **солоності** виділяють такі екологічні групи риб: морські, прісноводні, прохідні та солонуватоводні. Прохідні – це види риб, у яких частина життєвого циклу проходить у морі, а частина – у річках, у прісній воді. Вони можуть нагулюватися у морі, а розмножуються у річках, наприклад, анадромні осетрові і лососеві, – це трофічно морські види. Або трофічно прісноводні види, які відгодовуються у річках – вугрі, катадромні види, які для нересту мігрують з річок у море. Солонуватоводні види мешкають в опріснених ділянках морів, естуаріях річок та у

внутрішніх морях з водою зниженої солоності. Ці риби поділяються на власне солонуватоводних, наприклад, морські голки, камбали, бички, та напівпрохідних – коропові та окуневі.

Відносно стійкості організму риби до різної солоності виділяють стеногалинні та евригалинні види. *Стеногалинні* види (прісноводні і морські) пристосувалися до певного вузького діапазону осмотичного тиску, вихід за межі якого загрожує організму загибеллю. *Евригалинні* риби здатні жити у водному середовищі з різною солоністю – від прісних до океанічних (бички, кефаль, тюлька та ін.) Якщо прохідна і напівпрохідна риба прямує у водойму з іншим осмотичним тиском, щоб вижити в умовах зміни солоності організм риб здатний здійснювати *осморегуляцію*.

Кисень. Вміст у воді розчиненого кисню залежить від температури води, наявності фітопланктону, течії, льодового покриву, відмерлої органічної речовини тощо. Морська вода як правило добре насичена киснем; прісні води насичені слабше, тут проявляються сезонні та добові коливання.

При критичній нестачі кисню можуть виникати літні і зимові замори риб. Влітку замори виникають в евтрофних непроточних чи малопроточних водоймах, в умовах «цвітіння» води і в дуже зарослих водоймах внаслідок гниття біомаси і дихання рослин за відсутності фотосинтезу вночі та зранку. Зимові замори у непроточних і малопроточних водоймах зумовлені також льодовим покривом.

Відносно потреб у розчиненому у воді кисні риб поділяють на чотири групи:

Мегаоксифільні – дуже вимогливі до вмісту розчиненого кисню риби; до них відносяться холодолюбні мешканці верхів'я річок – лососі, форель, голянь, харіус, голец. Нормальною для них є концентрація 7-11 гО₂/л, летальна – 3-4 гО₂/л.

Мезооксифільні – вимогливі види, концентрація кисню – 5-7 гО₂/л. Вони переважно мешкають у річках, але трапляються і в проточних озерах – білизна, бички, головень, минь, пічкур, підуст, судак.

Олігооксифільні – помірно вимогливі, концентрація – 3-4 гО₂/л. Ця група включає більшість промислових лімнофільних риб – лящі, окуні, щуки, плітка та ін.

Гіпооксифільні – невимогливі, витримують дуже низький вміст розчиненого кисню – до 0,5 гО₂/л. Це, наприклад, в'юн, карась і лин.

Вуглекислий газ (СО₂) утворюється внаслідок дихання гідробіонтів, розкладу та гниття органічних речовин. Цей газ є шкідливим і летальним для риб у концентраціях 40-140 см³/л. Загибель риб відбувається через порушення здатності їх крові засвоювати кисень.

Сірководень (Н₂S), токсичний газ, який утворюється у водних об'єктах внаслідок гниття решток живих організмів та сірковмісних органічних речовин під впливом анаеробної бактерії мікроспори за умов нестачі кисню. Найчастіше такі умови створюються біля дна прісних водойм. Щодо солоних озер і морів ситуація з сірководневим зараженням може бути гіршою. Зокрема, сірководнева зона у Чорному морі займає майже усю його товщу крім верхнього шару води у 150-200 м.

Водневий показник (рН) – міра кислотності чи лужності водного середовища, показує активність катіонів водню (Н⁺). Залежить від співвідношення розчинених у воді газів – кисню і вуглекислоти, рН закономірно змінюється впродовж доби у вегетаційний період. Для риб оптимальний діапазон – середовище близьке до нейтрального, від 7 (6,5) до 8 (8,5).

Завдання

1. Заповнити таблицю

Фактор	Екологічні групи гідробіонтів	
	Назва	Характеристика групи
Температура Солоність і т.д.		

2. Використовуючи рекомендовану літературу та інші джерела інформації підготувати доповідь про екологічні проблеми (забруднення) і особливості іхтіофауни різних водних

об'єктів на вибір – річки Устя, Горинь і Прип'ять, озеро Біле, Хрінницьке водосховище на річці Стир тощо.

3. Підготуватися до усної відповіді на запитання для самоперевірки.

Приклади тестів

1. Які з перелічених тварин – первинноводні хребетні, у яких відсутні зародкові оболонки – амніон і алантоїс?

- тюлені
- вусаті кити
- дельфіни
- зубаті кити
- харацінові

2. Риби, які для розмноження (нересту) мігрують з морів в річки.

- пелагічні
- неритичні
- реофільні
- лімнофільні
- анадромні

3. Які риби належать до групи напівпрохідних?

- коропові
- окуневі
- бички
- камбали
- морські голки

4. Встановити неправильне твердження

- Форма тіла риб, його будова і функції визначаються пристосуванням до пересування у середовищі з більшою густиною і в'язкістю, ніж повітря.
- Густина тіла риб наближається до густини води.
- Плавучість – це відношення густини тіла риби до густини води.
- Спритні плавці мають нульову плавучість.
- Придонні риби мають нейтральну плавучість.

Запитання для самоперевірки

1. Чим відрізняються анамнії та амніоти?

2. Які існують екологічні групи риб щодо температури?
3. Опишіть особливості екологічних груп риб відносно солоності води.
4. Які існують екологічні групи риб відносно потреб у розчиненому у воді кисні?

8. Вплив зміни температури води на організм гідробіонтів

Мета: ознайомитися з впливом зміни температури водного середовища на різні форми обміну речовин.

Теоретична частина. Температура водного середовища є одним з основних чинників, який має суттєвий вплив на обмін речовин. Фізіологічні процеси, такі як обмін речовин, дихання, травлення та ін., а також поведінка залежать від температури.

Прісноводні організми живуть у відносно стабільному середовищі з огляду на коливання температури, але вони все ж відчувають широкий діапазон температур, який змінюється як сезонно, так і впродовж доби. Швидкість фізіологічних реакцій, які відбуваються в організмі, визначається ферментними системами, які залежать від температури і мають оптимальну температуру, по обидва боки від якої вони функціонують менш ефективно. Занадто високі температури можуть призвести до інактивації ферменту або навіть денатурації. Температурний оптимум не є однаковим для всіх організмів, навпаки, різні організми мають різні температурні оптимуми.

Риб часто поділяють на холодноводних та тепловодних на основі температурних уподобань, досліджених у лабораторії, та розподілу в польових умовах (Brönmark, Hansson, 2005) (рис. 10). Риби зазвичай обирають температури, близькі до середніх значень адаптивного діапазону які є найоптимальнішими для забезпечення метаболізму.

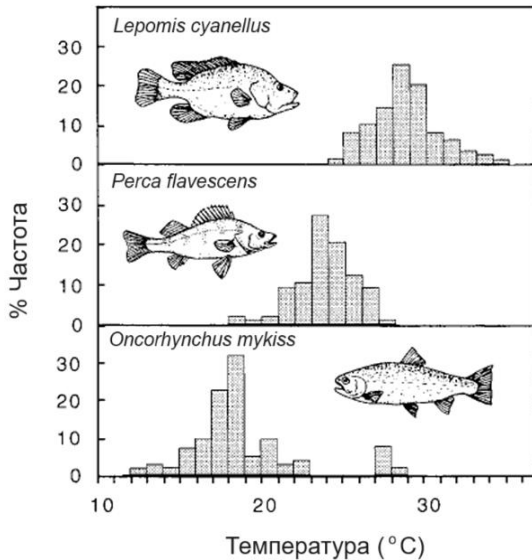


Рис. 10. Температурні переваги для тепловодних та холодноводних риб, які визначено в лабораторних експериментах, на прикладі *Lepomis cyanellus*, *Perca flavescens* та *Oncorhynchus mykiss* відповідно. Гістограми показують відсоток часу, проведеного рибою при кожній температурі (за Brönmark, Hansson, 2005; Magnuson et al., 1979).

Ширина температурного діапазону, в якому організм може виживати і розмножуватися, також відрізняється у різних видів; деякі види можуть витримати широкий діапазон температур – *евритермні види*, тоді як інші пристосовані до вузького температурного діапазону – *стенотермні* (див. практичну роботу 7).

При відхиленні від оптимальних температур у риб змінюється як загальний обмін речовин в цілому, так і функціональний, пластичний та генеративний обмін зокрема (Євтушенко, 2015). У верхній і нижній температурних межах для виду метаболічні витрати на виживання настільки високі, що енергія не може бути розподілена на інші функції, такі як

ріст і розмноження. Як правило, просте виживання відбувається в широкому діапазоні температур, тоді як ріст відбувається лише в обмеженому діапазоні температур. Оптимальний ріст і розмноження відбуваються в ще більш обмеженому діапазоні (рис. 11).

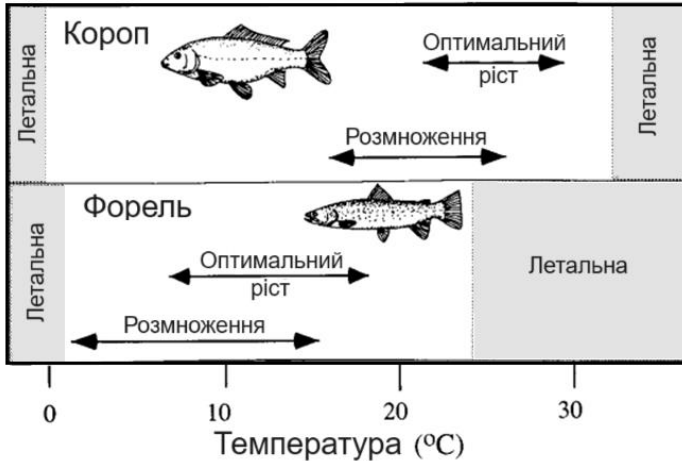


Рис. 11. Теплові потреби коропа та струмкової форелі, показуючи температурні діапазони, в яких кожен вид може виживати, відтворюватися та мати оптимальний ріст (за Brönmark, Hansson, 2005, змінено з Elliott, 1981).

Стосовно інших організмів, таких як водорості, емпіричне правило полягає в тому, що максимальна швидкість росту подвоюється з підвищенням температури на кожні 10 °C. Різні види водоростей мають різні оптимальні температури росту, які для більшості водоростей становлять від 15 до 25 °C, з дуже низькими темпами росту нижче 5 °C і вище 30 °C, в другому випадку переважно через руйнування ферментів клітинного метаболізму (Brönmark, Hansson, 2005).

Багато видів риб, особливо з бореальної кліматичної зони (а це холодний клімат помірних широт), впродовж життя зазнають дії критичних температур. Під час підвищення температури до максимуму влітку і під час її зниження до мінімуму взимку в організмі риб порушується синхронність

перебігу фізіологічних процесів. В такі періоди організм витрачає більше енергії, ніж її надходить з їжею. Тому знижується темп масонакопичення і визрівання. При мінімальній температурі припиняється живлення і травлення, отже енергорезерви витрачаються на життєзабезпечення без поповнення їх з їжею.

Виявлено, що за підвищення температури води в певних межах зростає інтенсивність споживання їжі і як наслідок – швидкість росту багатьох видів риби. При підвищенні температури в межах оптимуму прискорюється ембріональний розвиток, у живородних риби скорочується період виношування ембріонів, зростає інтенсивність росту як зародків, та і дорослих форм риби. Влітку інтенсивність перетравлювання їжі в риби майже втричі вища, ніж взимку. З підвищенням температури зростає секреція шлунку і пряме всмоктування поживних речовин з води (Євтушенко, 2015).

Підвищення температури води за межі оптимуму, при необмеженій годівлі, супроводжується уповільненням росту риби через зменшення споживання ними їжі. В таких умовах спожита їжа переважно використовується не на ріст, а на функціональний обмін. Тобто відбувається нераціональна витрата корму без зростання швидкості росту. Крім того, в організмі риби зростають процеси жиронакопичення, які призводять до порушення функцій печінки і зниження якості товарної продукції.

Встановлено зміщення вліво температурної межі у холодноводних видів риби і вправо – у тепловодних. Тобто для холодноводних видів риби характерний вузький інтервал температурного оптимуму порівняно з тепловодними. Наприклад, для молоді райдужної форелі цей інтервал коливається в межах від 12 до 20 °C (до 22 °C), а у більш холодноводного сига – від 10 до 16 °C (Євтушенко, 2015). Висока інтенсивність метаболізму за підвищених температур, може призводити до скорочення життєвого циклу порівняно з холодолюбними рибами.

Вплив температури водного середовища на обмін біополімерів. В організмі риб, як і в інших живих організмах, основними носіями потенційної енергії є молекули, які зберігають хімічну енергію – вуглеводи, жири, білки та інші хімічні сполуки. При їх перетворенні вивільняється енергія, яка в клітині накопичується у формі АТФ, який служить основним джерелом енергії для клітин. Глікоген (резервний вуглевод) і ліпіди (жири), відіграють найважливішу роль у зберіганні енергії, яка може бути використана для різних біологічних процесів, включаючи рух, дихання і розмноження.

В екстремальних умовах механізми енергозабезпечення в організмі риб перебудовуються, адаптаційні процеси здійснюються в першу чергу за рахунок розщеплення *вуглеводів*. Після вичерпання їх запасів енергозабезпечення відбувається внаслідок окислення *ліпідів*, переважно нейтральних жирів – тригліцеридів.

Вуглеводи. Під час зростання температури води від 15 до 30 °С в органах і тканинах риб знижується вміст глікогену. І, навпаки, під час зниження температури води від 20-25 °С до 10 °С відбувається посилення біосинтезу глікогену в печінці коропа (Євтушенко, 2015).

Крім вмісту глікогену зазнає змін рівень глюкози в крові риб. У райдужної форелі під час швидкого збільшення температури води від 12 до 21 °С вже через 2 години зростає вміст глюкози в плазмі крові, а під час різкого зниження до 6-8 °С (холодовий температурний стрес) підвищувався рівень глікогену в м'язах. Для компенсації втрат глікогену в зимовий період його вміст поповнюється за рахунок глюконеогенезу з вихідних субстратів, наприклад амінокислот.

Встановлено, що риби широко використовують гліколіз в процесі адаптації до холоду, наприклад, короп може існувати за рахунок енергії гліколізу і перетворення вуглеводів у жири досить тривалий час. При зниженні температури води райдужна форель адаптується, активуючи процеси гліколізу, в результаті якого глюкоза не використовується для синтезу АТФ, а перетворюється через гексозомонофосфатний шлях, що зберігає

енергію у вигляді триацилгліцеридів. Відмінності в обмінних шляхах у тепловодних (короп) і холодноводних (форель) риб при низькотемпературній акліматизації можуть бути пов'язані з видовими особливостями їх метаболічних процесів (Романенко В.Д. та ін., 1981).

Ліпиди. Під час температурної адаптації змінюється активність ферментів ЦТК – основного постачальника субстратів для синтезу жирних кислот і ліпідів. Отже, зміни температури води апріорі можуть змінювати якісні і кількісні характеристики цих енергетичних речовин в організмі риб.

У молоді коропа в процесі росту відбувається збільшення процентного вмісту жиру незалежно від температури (26-34 °С). Але у риб, вирощених за високої температури 34 °С, вміст жиру набагато більший і ефективність використання корму на жиронакопичення зростає. Отже, в умовах високої температури водного середовища, що перевищує оптимальні для даного виду риб, відбувається посилене нагромадження жиру в органах і тканинах. Це знижує товарні якості рибної продукції, а нагромадження жиру відбувається за рахунок додаткової витрати кормів.

Резервний жир відіграє ключову роль у виживанні молоді риб під час зимівлі, забезпечуючи їх енергією під час періодів голоду або підвищеної активності. Він слугує важливим джерелом енергії для росту, розвитку і підтримки основних життєвих функцій, особливо в умовах, коли їжа є обмеженою або коли риби потребують додаткової енергії для адаптації до змін у навколишньому середовищі. За високих температур води, що виходять за межі оптимальних, резервний жир сприяє теплоізоляції організму.

Висока стійкість риб до низької температури води пов'язана із зростанням жирності їх тканин.

В умовах температури води вище оптимальної поживні речовини, які надходять з кормом, використовуються на жиронакопичення, що призводить до відносного уповільнення лінійного росту риб.

Пластичний обмін (і лінійний ріст) у тварин переважно забезпечується *білками*, які надходять з їжею і не синтезуються з інших поживних речовин. Встановлено, що найпродуктивніший синтез білків здійснюється у риб (зокрема, коропа) за температури води не вище 29 °С.

Було встановлено, що в діапазоні температур 23-28 °С у коропа в залозистих і м'язових тканинах синтезується значно більше білка, ніж за нижчих температур. Наприклад, у білих м'язах коропів, які вирощувалися в садках на підігрітих водах, рівень білка був більш ніж удвічі вищим, ніж у коропів того ж віку, що вирощувалися у природних, холодніших ставках (Євтушенко, 2015).

Температура води суттєво впливає на білковий обмін в організмі риб. Відомо, що конформація білків залежить від різних хімічних зв'язків, які можуть руйнуватися при різких змінах температури, що призводить до порушення білкового метаболізму. Однак у фізіологічному діапазоні температур такі зміни зазвичай не відбуваються. Оптимальне підвищення температури води стимулює біосинтез білка та покращує пластичний обмін.

Таким чином, температура води відіграє важливу роль у біологічних циклах, включаючи розмноження різних видів риб, як пойкилотермних тварин, оскільки вона впливає не лише на інтенсивність та напрямок метаболічних процесів, але й на швидкість індивідуального розвитку та є одним із ключових факторів у репродуктивному циклі.

Вплив температури водного середовища на енергетичний обмін риб.

Пойкілотермні тварини на ранніх стадіях розвитку (зародки, личинки і мальки) досить чутливі до дії температурного чинника. Для виявлення температурного оптимуму розвитку визначають їх виживання за різної температури інкубування і ту температуру, в якій виживання зародків максимальне, прийнято вважати оптимальною.

Дослідження впливу температури на швидкість дихання та тривалість стадій ембріогенезу показало, що найвища

швидкість дихання спостерігається при низьких і високих температурах, тоді як у зоні проміжних температур цей показник найменший. Таким чином, у температурній зоні з найменшим споживанням кисню на розвиток витрачається мінімальна кількість енергії, що *вважається температурним оптимумом для розвитку*. При дещо вищих температурах, які не викликають порушень, швидкість ембріогенезу зростає, проте це призводить до більших енергетичних затрат, що може негативно вплинути на перебіг ембріогенезу і виживання зародків.

Отже, протягом ембріонального розвитку температурний оптимум поступово зміщується в бік вищих температур. Ця зміна оптимуму відповідає умовам природного середовища, де температура змінюється протягом ембріогенезу багатьох видів риб.

Завдання

1. Складіть таблицю, що характеризує зміни метаболізму під впливом підвищення температури води

Підвищення температури	Особливості обміну
В межах оптимуму	1. 2. 3...
Поза межами оптимуму	

2. Складіть таблицю, що характеризує особливості метаболізму біополімерів у процесі адаптації під впливом змін температури води

Особливості обміну біополімерів	Процеси температурної адаптації	
	до високих t°	до низьких t°
Вуглеводи		
Ліпіди		
Білки		

3. Встановіть період за його характеристикою (*нагульний, нерестовий, післянерестовий, зимівля, переднерестовий*):

- Використані жири і значна частина структурних білків, спостерігається масова природна смертність плідників
- Всі біологічні і фізіологічні ресурси організму мобілізуються для здійснення ефективного процесу відтворення

- Період характеризується активізацією генеративного обміну
- Період відновлення витрачених ресурсів пластичних і енергетичних речовин, потім відбувається білковий приріст і жирунакопичення
- Адаптивне зниження інтенсивності загального обміну, економні витрати запасних речовин, активний вибір оптимальних температур.

Задачі

1. За якої температури відбувалася інкубація ікри, якщо тривалість інкубації 7,5 діб, а число градусоднів для цього виду – 150?
2. Встановити число градусоднів для інкубації ікри виду риб, якщо при температурі 6 °C її тривалість – 3 тижні.

Запитання для самоперевірки

1. Як впливає температура води на обмін речовин?
2. Як впливає зміна температури води на обмін білка?
3. Як впливає температура води на обмін ліпідів?
4. Як впливає температура води на обмін вуглеводів у риб?
5. Як впливає зміна температури води на активність ферментів?
6. Як впливає температура води на енергетичний обмін у риб?

9. Відношення ікри, личинок і мальків різних видів риб до кисневих умов водного середовища

Мета: ознайомитися з впливом змін вмісту розчиненого кисню на розвиток ікри, личинок і мальків різних видів риб.

Теоретична частина. У всіх риб в процесі ембріонального розвитку потреби у кисні зростають.

Осетрові. Споживання кисню ікрою, від запліднення до викльову передличинок зростає так (в розрахунку на 1 г живої маси і на ікринку):

у осетра в 20-25 разів;

у севрюги в 15-27;

у шипа в 39-50 разів (Євтушенко, 2015).

Коропові належать до різних екологічних груп за способом розмноження і розвитку: фітофільні, псамофільні, літофільні і пелагофільні. Умови нересту і розвитку значно різняться залежно від групи, включаючи тип нерестовищ, їх проточність і кисневий режим. У межах кожної екологічної групи зародки мають свої специфічні вимоги до вмісту кисню під час ембріогенезу, особливо це стосується фітофільних риб. Наприклад, плітка відкладає ікру на кореневища сухого очерету, верби та інших рослин, зазвичай у приповерхневому шарі води в прибережній зоні, де вода добре аерується завдяки течії і хвилям. Це відрізняє її від *щуки*, ікра якої часто розвивається на гнилій рослинності або на дні в умовах з низьким вмістом кисню. Тому зародки плітки добре розвиваються лише за високих концентрацій кисню, на відміну від зародків *щуки*.

Однак, за значного перенасичення води киснем (до 40 мг O_2 /л), ембріональний розвиток плітки погіршується: зростає смертність зародків, збільшується кількість потворних передличинок, а довжина тіла зменшується порівняно з ембріонами, які розвивалися при концентрації 16,3 мг O_2 /л (Євтушенко, 2015).

Ляц під час ембріогенезу не витримує такого високого рівня насичення води киснем, як плітка, оскільки його ікра розвивається на торішній або молодій рослинності в умовах з гіршим кисневим режимом. Ембріони *ляща* розвиваються за нижчих концентрацій кисню у воді. Навіть при концентрації 5 мг O_2 /л зародки розвиваються нормально до початку еритроцитарного кровообігу, після чого починають з'являтися незворотні порушення розвитку серцево-судинної системи. Найбільше життєздатних передличинок з найменшими втратами з'являється з ікри, яка розвивалася при концентрації 10 мг O_2 /л. Оптимальна концентрація кисню для розвитку *ляща*, що забезпечує мінімальні втрати (19,3 %), становить 10-17,6 мг O_2 /л. При підвищенні концентрації кисню до 33,7 мг O_2 /л відсоток відходу ембріонів зростає до 25,8 %, однак кількість потворних передличинок і довжина нормальних передличинок не змінюються на гірше.

Ембріони *сазана і коропа* здатні розвиватися в ширшому діапазоні концентрацій кисню порівняно з ембріонами ляща. Це пов'язано з тим, що нерест цих риб відбувається на залитих мілководдях або в ставках зі стоячою водою, де ікра відкладається на залиту зелену рослинність, яка поступово загниває під водою. Хоча потреби ембріонів сазана і коропа в кисні на всіх етапах розвитку вищі, ніж у ляща (0,98 мг O_2 /год), їх порогова концентрація кисню є нижчою (1,5 мг O_2 /л). Уночі, через припинення фотосинтезу і споживання кисню живими рослинами і гниючою фітомасою, часто виникає дефіцит кисню, що призводить до загибелі значної частини ембріонів. У коропа, при зниженні концентрації кисню у воді до 6 мг O_2 /л (68% насичення), ембріональний розвиток сповільнюється, а при зниженні до 3-3,5 мг O_2 /л відбувається загибель ембріонів і передчасне вилуплення передличинок, як у нерестових ставках, так і при штучній інкубації.

Оптимальна і субоптимальна концентрація кисню для ембріонального розвитку коропа знаходиться в межах від 7,0-40 мг O_2 /л. Однак навіть за цих сприятливих умов виживання ембріонів не завжди максимальне і залежить від якості яєць і умов їх запліднення.

Рослиноїдні коропові риби, такі як білий амур і товстолобик, відносяться до групи пелагофілів, тобто їх ікра пасивно перемішується течією і розвивається у воді, насиченій киснем. Через це їхні ембріони не мають спеціальних адаптацій для посиленого дихання, як у деяких інших видів риб. Якщо концентрація кисню у воді падає нижче 3 мг O_2 /л, більшість ікринок гине під час ембріогенезу через різні вади розвитку. У випадках, коли ікра все ж таки розвивається при такому низькому рівні кисню, у передличинок часто спостерігаються водянки перикарда і жовчного мішка, а також відсутній плавальний міхур. Такі дефективні передличинки гинуть протягом 11-19 діб. Дефіцит кисню під час ембріонального розвитку уповільнює процес розвитку і може затримати вилуплення передличинок на добу. Летальною межею концентрації кисню для ембріонів білого амура і білого

товстолобика є 3 мг O_2 /л для ікри одних самок і близько 4,7 мг O_2 /л для інших. Нормальний ембріогенез інших видів відбувається при концентрації кисню 7,0-8,0 мг O_2 /л (Євтушенко, 2015).

Окунеподібні. Ембріони судака, який належить до оксифільних риб, споживають кисню в 3-4 рази більше, ніж ембріони ляща і сазана. У них також вища порогова концентрація кисню – 5,0-6,5 мг O_2 /л, порівняно з 1,9 і 1,3 мг O_2 /л відповідно.

Зниження концентрації розчиненого кисню впливає на виживання ікри і личинок (дані виживання личинок на 20-й день після запліднення ікри за температури 17 °С):

8,9 мг O_2 – виживання 41,5 %;

4,8 мг O_2 /л – виживання 38,5 %;

3,4 мг O_2 /л – виживання 14,5 %.

Повна загибель личинок спостерігається за концентрації кисню 1,3-2,4 мг O_2 /л (Євтушенко, 2015).

Личинки і мальки. У процесі росту личинок і мальків риб абсолютне і індивідуальне споживання кисню постійно зростає через збільшення живої маси і зростання витрат енергії на активний рух.

У *осетрових* інтенсивність дихання личинок спочатку зростає, а потім, на певній фазі екзогенного живлення, знижується, поступово стабілізуючись у мальків. Зниження концентрації нижче критичної і порогової пригнічує розвиток і згубно діє на риб. Наприклад, для личинок і мальків севрюги, віком до 52 діб, кисневий поріг за температури 20-22 °С знаходиться в межах 1,6-2,5 мг O_2 /л, а критична точка, нижче якої ріст припиняється, знаходиться на рівні 6,3 мг O_2 /л. Підвищений вміст розчиненого кисню в межах 10-30 мг O_2 /л також не є сприятливим – він пригнічує розвиток личинок. У порівнянні з контролем 4-10 мг O_2 /л, при перенасиченні спостерігається відставання у рості, розвиток з порушеннями, наприклад, викривленнями тіла, недорозвиненням зябрового апарату, зменшенням розмірів грудних плавців тощо. Перенасичення води розчиненим киснем до 240-300 %

сповільнює розвиток зябрового апарату і селезінки, затримує утворення гемоглобіну в крові (Євтушенко, 2015).

Лососеві, які в цілому оксифільні риби, проте досить стійкі до низької концентрації кисню не лише в ембріогенезі, але і в постембріогенезі. Для різних видів лососевих критичний рівень концентрації кисню, знаходиться в межах від 6 до 7 мгО₂/л. Перенасичення води киснем (110-130 %) також виявляється шкідливим для молоді лососевих (передличинок і личинок), оскільки пухирці повітря, які потрапляють у ротovu і зяброві порожнини, а також у жовтковий мішок, руйнують тканини і можуть призвести до розриву жовткового мішка. Вони втрачають здатність до плавання і гинуть.

Коропові. Зміна інтенсивності дихання та кисневої чутливості в постембріональному розвитку сазана і коропа схожа з тією, що спостерігається у осетрових і лососевих риб. У міру зростання і дорослішання мальків інтенсивність споживання кисню поступово знижується до початкового рівня.

Личинки рослиноїдних риб менш чутливі до вмісту кисню, ніж їх ембріони, і краще ростуть при концентрації кисню понад 4-5 мг О₂/л. При нижчих концентраціях кисню темп їх росту уповільнюється (Євтушенко, 2015).

У рибницьких господарствах важливо враховувати, що зі зниженням температури води в ставах можуть накопичуватися органічні нетоксичні речовини, що впливатиме на умови утримання риб у майбутньому, особливо при підвищенні температури. Це може змінити токсичні властивості води та призвести до виникнення явищ задухи.

Відтворення риб є критично важливим для відновлення їх популяцій у природних водоймах. Останнім часом спостерігається багато випадків порушення цього процесу, що здебільшого пов'язано із забрудненням водойм, особливо місць нересту риб.

Завдання

1. Складіть таблицю, що характеризує особливості відношення ікри різних видів риб до кисневих умов водного середовища

Група (або вид) риб	За відношенням до кисневого режиму	Концентрація	
		Критична	Оптимальна

2. Складіть таблицю, що характеризує порушення розвитку у різних видів риб відповідно до погіршення кисневих умов водного середовища

Група (або вид) риб	Порушення у розвитку зародків, личинок або мальків, концентрація

Приклади тестів

1. Встановити неправильне твердження про відношення ікри різних видів риб до кисневих умов водного середовища і реакція ембріонів на їх зміни

- за значного перенасичення води киснем (до 40 мг O₂/л) ембріональний розвиток плітки дещо погіршується
- довжина тіла ембріонів плітки більша при інкубації за концентрації 16,3 мг O₂/л ніж 40 мг O₂/л
- ікра білого амура і товстолобика за концентрації кисню у воді нижче 3 мг O₂/л майже вся гине в процесі ембріогенезу від різного роду вад.
- звичайний судак належить до оксифільних риб; ембріони судака споживають кисню в 3-4 рази менше, ніж ембріони ляща і сазана.
- повна загибель личинок судака спостерігається за інкубації ікри з концентрацією кисню 1,3-2,4 мг O₂/л.

2. Ікра яких риб часто розвивається на гнилій минулорічній рослинності або на дні в поганих кисневих умовах?

- білого амура і товстолобика
- сазана і коропа
- шуки
- плітки
- ляща

3. Края яких риб пасивно перемішується течією, розвивається у воді, насиченій киснем, і тому ембріони не мають пристосувань, які сприяють посиленню дихання, як інші види?

- білого амура
- товстолобика
- сазана і коропа
- щуки
- плітки
- ляща

4. Встановити неправильне твердження про вимоги лососевих до кисневого режиму

- Лососеві – це оксифільні риби
- Лососеві не лише в ембріогенезі, але і в постембріогенезі досить стійкі до низької концентрації кисню у воді.
- Критичний рівень концентрації кисню, вище якого починаються зона кисневої адаптації і оптимальна зона, для різних видів лососевих знаходиться в межах від 6 до 7 мг О₂/л.
- Перенасичення води киснем у таких оксифільних риб, як лососеві, не є шкідливим для її молоді.
- За 110-130 % насичення у передличинок лососевих, а пізніше у личинок, пухирці повітря викликають руйнування різних тканин.

Запитання для самоперевірки

1. Яке біохімічне значення кисню в метаболізмі риб?
2. Як кисневі умови впливають на морфогенез і життєздатність зародків риб?
3. Як впливають різні концентрації кисню у воді на процеси життєдіяльності личинок і мальків різних видів риб?

Практична робота 10. Особливості адаптації осетрових та лососевих риб до змін солоності води

Мета: ознайомитися з особливостями осморегуляції у осетрових і лососевих риб.

Теоретична частина. *Осетрові риби.* Вживання осетрових риб на ранніх стадіях розвитку у воді з різною солоністю залежить від ступеня сформованості їхніх осморегуляторних механізмів. Незабаром після вилуплення осетрові мають достатньо розвинені системи осморегуляції, що дозволяє їм адаптуватися до прісних і солонуватих вод.

Евригалінність личинок осетрових зумовлена раннім розвитком основних органів, відповідальних за осморегуляцію, зокрема, хлоридсекретуючих зябрових клітин та інтерренальної тканини. Ступінь розвитку осморегуляторної системи тісно пов'язаний із загальним розвитком організму: чим більші розміри молоді осетрових, тим краще вони переносять зміну солоності, незалежно від віку, що пов'язано зі збільшенням кількості хлоридсекретуючих клітин протягом онтогенезу (Євтушенко, 2015).

Ефективність захисних і адаптивних реакцій осетрових на ранніх етапах онтогенезу при зміні осмотичного тиску води забезпечується нервовими та ендокринними механізмами регуляції, зокрема, гіпоталамо-гіпофізарною і нейросекреторною системами.

Нейросекреторні клітини у риб розташовані в бокових стінках третього шлуночка гіпофіза, де вони утворюють преоптичне ядро. Рівень морфологічної та функціональної зрілості нейросекреторних клітин відповідає етапам постембріонального розвитку осетрових, причому їх розвиток активізується після переходу личинок на зовнішнє живлення. Ці системи швидко реагують на зміни осморегуляції: при впливі води підвищеної солоності у молоді осетрових зростає осмомолярність плазми крові, підвищується концентрація іонів Na^+ , K^+ , Ca^{2+} . У відповідь в гіпоталамо-гіпофізарний тракт виділяється нейросекрет, зменшуються розміри нейросекреторних клітин і їх ядер. Згодом ці показники повертаються до норми, що свідчить про адаптивну морфофункціональну компенсацію стресу, викликаного зміною середовища. В осморегуляції також беруть участь біохімічні

механізми, зокрема, змінюється вміст гемоглобіну і амінокислот (Євтушенко, 2015).

Лососеві риби. Прокідні лососеві риби, особливо ті, що живуть у водах з океанічною солоністю, мають на ранніх стадіях розвитку ефективнішу систему осморегуляції, ніж прохідні осетрові. Личинки горбуші, на завершальній стадії розсмоктування жовткового мішка, добре витримують солоність до 23,3%, а підвищення солоності до 33% спричиняє загибель не більше 12% личинок. Мальки горбуші віддають перевагу солоній воді перед прісною.

У прісноводний період розвитку лососевих, формування осморегуляторної системи в личинок, мальків і старшої молоді викликає морфофункціональний розвиток кількох органів: *ефекторних* (хлоридні клітини зябер, нирки, кишечник) та *ендокринних* (щитовидна залоза, інтерреналова залоза, тільця Станніуса), а також гіпоталамо-гіпофізарного комплексу і нейроендокринних кореляцій. Личинки кижуча добре ростуть і мають високий енергообмін при оптимальній солоності води. Переміщення мальків в океанічну воду викликає трифазову стресову реакцію, яка включає активацію синтезу та транспорту нейросекрету, підвищення осмотичного тиску крові, збільшення концентрації іонів Na^+ в плазмі крові, а також підвищення активності сукцинатдегідрогенази та $\text{Na}^+/\text{K}^+-\text{ATP}$ -ази в хлоридних клітинах зяберних пелюсток. Стійкість до солоної води у цих лососевих риб безпосередньо пов'язана з розвитком системи осморегуляції (Євтушенко, 2015).

У атлантичного лосося розвиток системи осморегуляції також пов'язаний з процесом смолтифікації молоді (смолтифікація — це процес фізіологічної адаптації молодих лососевих риб – смолтів до морської води, який дозволяє їм перейти з прісної води в солону під час міграції до океану; цей процес включає зміни в морфології, фізіології та поведінці риб, що забезпечує їхню виживаність у нових умовах). Перед виходом молоді сьомги в море, ще в річках, у неї підвищується активність інтерреналової тканини, яка виробляє кортикостероїди, та сукцинатдегідрогенази в хлоридних

клітинах, що змінює баланс натрію в крові та сприяє виробленню солестійкості. У молоді балтійського і озерного лосося, яка переходить на нагул у солонуваті і прісні води, також відбувається підготовка осморегуляторної системи до функціонування в гіпертонічній морській воді, що вказує на спільне походження трьох екоформ, хоча активність сукцинатдегідрогенази в їхніх хлоридних клітинах нижча.

Лососеві є прохідними рибами, які змінюють середовища, переходячи з річок до моря, а в дорослому стані повертаються в річки для нересту. У цей період в організмі лосося відбуваються значні зміни у функціональних системах і органах. Підтримання стабільної осмомолярності крові та тканинної рідини, а також концентрації іонів, особливо натрію, є вирішальним при різкій зміні солоності середовища. Натрій, як один із ключових катіонів, визначає осмомолярність біологічних рідин.

Риби, які живуть у прісних водах, активно утримують натрій, знижуючи його виділення через хлоридні клітини зябер і нирки, тому концентрація натрію в їхній сечі є низькою. У морській воді, навпаки, хлоридні клітини активно виділяють натрій, компенсуючи його надходження в організм із випитою водою. Низький вміст натрію в організмі риб, які все ще знаходяться в прісній воді, свідчить про їхню готовність перейти на морський гіпоосмотичний тип регуляції. Зниження рівня натрію нижче фізіологічного рівня стає сигналом для міграції смолтів, стимулюючи їх рух вниз по течії до моря.

У дорослих риб, які повертаються в прісну воду, відбувається зворотний процес. Концентрація натрію в їхньому організмі поступово зростає в міру наближення до гирла річки, що свідчить про перехід на прісноводний, гіперосмотичний тип регуляції ще до входу в річку. Підвищення рівня натрію змушує лососевих активно шукати прісну воду, що стає потужним стимулом для їхнього входу в річкове середовище. Такий механізм є, ймовірно, універсальним для інших видів прохідних риб при їхніх переходах між річкою та морем.

Завдання

Опишіть особливості осморегуляції в організмі осетрових і лососевих риб і заповніть таблицю:

Клітини, тканини, органи і системи	Осетрові	Лососеві
Хлоридні клітини, кров, зябра, нирки тощо		

Приклади тестів

1. Яка основна функція хлоридних клітин у лососевих риб під час перебування в морській воді?

- секреція натрію
- затримання натрію в організмі
- регуляція засвоєння натрію в ШКТ
- підвищення рівня натрію в ШКТ
- зниження рівня кисню.

2. Який орган відповідає за осморегуляцію у личинок осетрових?

- печінка
- нирки
- хлоридсекретуючі зяброві клітини
- серце
- мозок

3. Як осетрові риби реагують на підвищену солоність води?

- збільшується їхня швидкість росту
- зменшується концентрація іонів у крові
- збільшується осмомолярність плазми крові
- погіршується функція нервової системи
- підвищується рівень кисню в крові

4. Що стимулює смолтів лососевих мігрувати з річок до моря?

- Підвищення концентрації кисню
- Зниження концентрації кальцію
- Зниження рівня натрію в організмі
- Збільшення рівня натрію в організмі
- Збільшення рівня кальцію

5. Як осморегуляторна система личинок лососевих риб змінюється під час переходу з прісної води в морську?

- Зменшується кількість хлоридних клітин
- Збільшується активність сукцинатдегідрогенази та Na^+/K^+ -АТФ-ази
- Збільшується вироблення шлункового соку
- Підвищується вміст глюкози в крові
- Погіршується функція нирок

6. Що відбувається з концентрацією натрію у дорослих лососевих, коли вони повертаються у прісну воду?

- вона залишається незмінною
- вона зменшується до критичного рівня
- вона поступово зростає
- вона різко знижується
- вона змінюється непередбачувано

Запитання для самоперевірки

1. Які механізми осморегуляції у морських і прісноводних риб?
2. У чому полягають процеси адаптації до зміни солоності води осетрових риб?
3. Які особливості адаптації лососевих риб до зміни солоності води?
4. Опишіть функції хлоридних клітин.

РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

Основна література

1. Євтушенко М. Ю. Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів : навчальний посібник для підготовки магістрів за спеціальністю 8.130301 «Водні біоресурси». К. : Видавничий центр НАУ, 2015. 118 с.
2. Кононський О. І. Біохімія тварин. К. : Вища школа, 2006. 454 с.
3. Фізіологія риб : практикум / П. А. Дехтярьов, І. М. Шерман, Ю. В. Пилипенко, О. О. Яржомбек, С. Г. Вовченко. К. : Вища школа, 2001. 128 с.
4. Farrell A. P., Pieperhoff S. Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment / Editor-in-Chief A. P. Farrell. London, 2011. Vol. 1-3.

Додаткова література

5. Гроховська Ю. Р. Біохімія гідробіонтів: Інтерактивний комплекс навчально-методичного забезпечення. Рівне : НУВГП, 2008. 180 с.
6. Bone Q., Moore R. H. Biology of fishes. 2008. 3rd ed. 478 p.
7. Brönmark C., Hansson L.A. The biology of lakes and ponds. Oxford University Press; 2nd edition, 2005. 300 p.
8. Fish Disease: Diagnosis and Treatment. Edward J. Noga. 2010. Wiley-Blackwell. ISBN 978-0813806976
9. Nelson D. L., Cox M. M., Lehninger A.L. Lehninger Principles of Biochemistry. New York : W.H. Freeman; 2021.
10. Parker R. Aquaculture Science, Third Edition. Delmar. 2012. 652 p.

Методичне забезпечення

11. 05-03-122М. Гроховська Ю. Р. (2024) Конспект лекцій з навчальної дисципліни «Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів» для здобувачів вищої освіти другого (магістерського) рівня за освітньо-професійною програмою «Охорона, відтворення та раціональне використання гідробіоресурсів» спеціальності 207 «Водні біоресурси та аквакультура» денної та заочної форми навчання.

12. 05-03-123 М. Гроховська Ю. Р., Парфенюк І. О. (2024) Тестові завдання поточного контролю знань з навчальної дисципліни «Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів» (змістовий модуль 1) для здобувачів вищої освіти другого (магістерського) рівня за освітньо-професійними програмами «Водні біоресурси та аквакультура», «Охорона, відтворення та раціональне використання гідробіоресурсів» спеціальності 207 «Водні біоресурси та аквакультура» денної форми навчання.
13. 05-03-124М Гроховська Ю. Р. (2024) Тестові завдання поточного контролю знань з навчальної дисципліни «Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів» (змістовий модуль 2) для здобувачів вищої освіти другого (магістерського) рівня за освітньо-професійною програмою «Охорона, відтворення та раціональне використання гідробіоресурсів» спеціальності 207 «Водні біоресурси та аквакультура» денної та заочної форми навчання. URL: <https://ep3.nuwm.edu.ua/30254/>.