



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

**05-03-122M**

## **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

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

Рівне – 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. [Електронне видання] / Гроховська Ю. Р. – Рівне : НУВГП, 2024. – 111 с.

Укладач:

*Гроховська Юлія Романівна, доктор сільськогосподарських наук, професор кафедри водних біоресурсів.*

Відповідальна 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 проекту 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

Передмова	4
<i>Змістовий модуль 1. Закономірності метаболічних процесів і особливості фізіологічного стану гідробіонтів</i>	5
Тема 1. Вступ. Процеси метаболізму в організмі гідробіонтів	5
Тема 2. Вуглеводи в організмі гідробіонтів: будова, функції та метаболізм в анаеробних та аеробних умовах	12
Тема 3. Обмін ліпідів в організмі гідробіонтів в умовах змін навколишнього середовища	18
Тема 4. Амінокислоти та білки гідробіонтів: будова, функції, обмін в умовах змін навколишнього середовища	26
Тема 5. Нуклеїнові кислоти в організмі гідробіонтів та процеси передачі генетичної інформації в умовах змін навколишнього середовища	35
Тема 6. Фізіолого-біохімічна характеристика періодів індивідуального розвитку риб	42
Тема 7. Сезонна динаміка метаболізму в різних видів риб	52
Тема 8. Фізіолого-біохімічна характеристика окремих періодів річного біологічного циклу риб	60
<i>Змістовий модуль 2. Вплив основних абіотичних чинників водного середовища на гідробіонтів</i>	71
Тема 9. Форми обміну речовин і вплив на нього абіотичних факторів водного середовища	71
Тема 10. Вплив абіотичних чинників водного середовища на фізіолого-біохімічний статус риб	74
Тема 11. Вплив температури водного середовища на фізіолого-біохімічний статус і обмін речовин в організмі гідробіонтів	79
Тема 12. Значення розчиненого у воді кисню для забезпечення метаболічних процесів в організмі риб на різних етапах їх розвитку та росту	86
Тема 13. Вплив солоності води на фізіолого-біохімічний статус і обмін речовин в організмі гідробіонтів	96
Тема 14. Механізми адаптації риб до зміни солоності води	102
Тема 15. Вплив вугільної кислоти та змін рН водного середовища на процеси життєдіяльності риб	106
Список використаної літератури	111

## Передмова

Метою ОК 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, таких як дихання, травлення, формула крові тощо.

Вивчення ОК надає здобувачам теоретичні знання і практичні навички, які дозволяють:

- 1) знати метаболічні процеси, які відбуваються в організмі гідробіонтів та фізіолого-біохімічні зміни на різних стадіях онтогенезу, в різні періоди річного циклу, в умовах впливу природних і антропогенних факторів,
- 2) розуміти вплив абіотичних факторів водного середовища, таких як температура, кисень та інші розчинені у воді гази, солоність тощо, на фізіолого-біохімічний стан риб на різних етапах ембріонального та постембріонального розвитку, у різні пори року, в переднерестовий, нерестовий, післянерестовий періоди, під час зимівлі тощо;
- 3) володіти сучасними фізіолого-біохімічними методами досліджень обміну речовин, оцінки фізіологічного стану риб за відповідними показниками тих чи інших функціональних систем (дихання, травлення, крові тощо) (Євтушенко та ін., 2006).

ОК «Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів» належить до числа обов'язкових компонентів освітньо-професійної програми «Охорона, відтворення та раціональне використання гідробіоресурсів», на вивчення якого передбачено 5 кредитів ЄКТС, 50 годин аудиторних занять; курс завершується екзаменом у другому семестрі. Перші теми змістового модулю 1 присвячені основам біохімії гідробіонтів з метою повторення пройденого матеріалу та ознайомлення здобувачів ступеню магістра, які отримали базову бакалаврську освіту в інших галузях знань.

# **ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 1. ЗАКОНОМІРНОСТІ МЕТАБОЛІЧНИХ ПРОЦЕСІВ І ОСОБЛИВОСТІ ФІЗІОЛОГІЧНОГО СТАНУ ГІДРОБІОНТІВ**

## **ТЕМА 1. ВСТУП. ПРОЦЕСИ МЕТАБОЛІЗМУ В ОРГАНІЗМІ ГІДРОБІОНТІВ**

### План

1. Освітній компонент «Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів» та його роль у підготовці магістрів спеціальності «Водні біоресурси та аквакультура».
2. Основні прояви життєдіяльності.
3. Процеси метаболізму в організмі гідробіонтів.
4. Асиміляція і дисиміляція.
5. Хімічний склад організму, біополімери і біорегулятори.

### **1. Освітній компонент «Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів» та його роль у підготовці магістрів спеціальності «Водні біоресурси та аквакультура»**

Екологічна фізіологія і біохімія гідробіонтів – напрямок досліджень, який виник на межі між біохімією, фізіологією і екологією гідробіонтів; це наука про фізіолого-біохімічні процеси, які відбуваються в організмі гідробіонтів залежно від екологічних умов оточуючого середовища (Євтушено, 2015). Ефективність біологічної дії екологічних чинників на гідробіонтів залежить від їх віку, статі, сезону року тощо. У процесі вивчення дисципліни студенти-магістри набувають знань про особливості перебігу метаболічних процесів в організмі водних тварин на різних стадіях онтогенезу, про сезонні і вікові закономірності в умовах змін екологічних чинників водного середовища.

Основним об'єктом досліджень є організм риб. Риби – це численна за видовим складом, різноманітна за екологією група пойкилотермних хребетних тварин, у яких легше, ніж у теплокровних встановлюється зв'язок організму і середовища. Численні наукові дані свідчать про значні зміни фізіолого-біохімічного статусу риб під впливом екологічних факторів, у

т.ч. антропогенного походження. Ці зміни можуть мати адаптивний характер і дозволяють організму пристосуватися і вижити, а можуть бути результатом патологічних процесів, які часто призводять до загибелі риб.

Для виявлення впливу екологічних факторів на стан водних екосистем використовують гідрологічні, гідрохімічні, гідробіологічні, іхтіологічні, мікробіологічні, фізіологічні, гістохімічні та інші методи аналізу.

Біохімічні методи дозволяють виявити зміни метаболізму риб дуже рано, як правило, до появи фізіологічних, морфологічних і інших відхилень від норми. Використання біохімічних методів дозволяє провести ранню діагностику порушень, встановити швидкість адаптації організму до змін і в цілому наскільки чутливі види до змін навколишнього середовища. Звісно, дослідження та інтерпретація результатів ускладнюються комплексністю впливу, оскільки у водному середовищі на організм одночасно діють різні екологічні фактори (зміна температури, концентрації розчиненого кисню, вуглекислоти, тощо). Окремі чинники можуть бути екстремальними, і при комбінованому впливі результати визначення біохімічних показників суттєво відрізняються.

Живий організм взаємодіє з довкіллям, з середовищем свого існування. Середовище впливає на організм, змінюючи його, і в свою чергу, організм впливає на середовище, змінюючи його також. Ця взаємодія виявляється у різних формах, оскільки відносини між організмом і середовищем є специфічними не лише для конкретного виду або організму, але й для різних періодів і стадій його росту та розвитку. Певні фактори середовища, діючи на організм тривалий час, можуть змінити не лише пластичний, а і генеративний обмін, тобто вплинути на процес розмноження. Ступінь змін залежить як від чутливості організму, так і від інтенсивності дії фактора.

Середовище існування містить складові елементи або чинники, які умовно можна поділити на дві групи – перші необхідні рибі протягом усього її життя як, наприклад, їжа і розчинений у воді кисень, а друга група є визначальною

протягом певного періоду (наприклад, наявність осіб іншої статі під час нересту).

На нестачу кисню риби різних видів реагують по різному на основі наявних у них пристосувань, зокрема біохімічних, фізіологічних, морфологічних і біологічних. Вони можуть посилювати дихальні рухи, знижувати обмін речовин, мобілізувати резерви крові, мігрувати у кращі за газовим складом води тощо. Якщо дефіцит розчиненого кисню – систематичне явище, риби можуть виробляти специфічні пристосування, наприклад споживання повітря із плавального міхура у деяких відкритоміхурних риб, повітряне дихання у лабіринтових риб, спеціалізація дихальних пігментів та крові, сплячка тощо (Євтушенко, 2013).

Тому взаємодія організму та середовища передбачає постійні зміни і пристосування організму до довкілля, а завданням екологічної фізіології та біохімії гідробіонтів є розкриття цих фізіолого-біохімічних закономірностей. Почнемо розгляд цих закономірностей з біохімічних основ метаболізму гідробіонтів.

## 2. Основні прояви життєдіяльності

Основними характеристиками організму гідробіонтів, зокрема риб, як і інших живих істот, є наступні:

*Обмін речовин і енергії (метаболізм)* – це комплекс процесів, які відбуваються в організмі, забезпечуючи його необхідними речовинами та енергією.

*Подразливість* – це здатність клітин реагувати на подразники зміною свого фізіологічного стану. Подальший розвиток цієї здатності призвів до формування *збудливості* у деяких тканинах, таких як нервова, м'язова та секреторна.

*Збудливість* відображається у зміні потенціалу мембрани збудливих клітин та передачі хвилі збудження, що просувається через клітину або іноді переходить на інші тканини.

Ця здатність клітин до збудження є основою більш складних реакцій організму на подразники, таких як *таксиси* та *тропізми*. Збудливі тканини реагують на подразники специфічним чином: нервові клітини генерують нервові імпульси, м'язові скорочуються, а залозисті виділяють секрет. У

складних організмів, таких як риби і круглороті, відповідні реакції охоплюють кілька різних тканин. Така реакція, яка відбувається у відповідь на подразнення, відома як *рефлекторна реакція*. На основі цих рефлексів формуються більш складні форми відповідних реакцій, такі як *інстинкти* та умовні *рефлекси*.

*Саморегуляція* – це здатність організму автоматично забезпечувати підтримку свого хімічного складу, цілісності структур і функцій на всіх рівнях організації. Клітина може існувати і нормально функціонувати лише тоді, коли оточуюче середовище має певну концентрацію солей, активних іонів  $H^+$ , визначену температуру та інші фізико-хімічні параметри.

Поняття про сталість хімічного складу і фізико-хімічних властивостей внутрішнього середовища організму отримало назву гомеостазу. *Гомеостаз* – це саморегуляція, здатність відкритої системи зберігати стабільність свого внутрішнього стану за допомогою скоординованих реакцій, спрямованих на підтримку динамічної рівноваги.

Життя може існувати в дуже вузьких межах коливання гомеостазу. Коли показники гомеостазу, такі як рН або осмотичний тиск, виходять за певні межі, це значно порушує окремі структурні елементи клітини та її функції. Тому всі механізми, які регулюють фізіологічні процеси, спрямовані перш за все на підтримання гомеостазу.

На рівні клітини регулюється ступінь перетворення макромолекул, органідів, а також активізація процесів відновлення. Регуляція кількості білків, необхідних у конкретний час, зводиться до контролю синтезу певних ферментів та їхньої активності. Біосинтез ферментів здійснюється за допомогою клітинних механізмів регуляції, загальна схема яких: ДНК  $\rightarrow$  РНК  $\rightarrow$  білок. Суть цього процесу полягає у тому, що у потрібний момент активується весь ланцюг, а коли потрібний білок стає достатньо, робота ланцюга припиняється (див. тему 5).

Вільне існування організму в умовах змінного зовнішнього середовища можливе лише завдяки сталості власного внутрішнього середовища – гомеостазу. На рівні



фізіологічних систем органів і цілісного організму підтримання хімічної сталості тканин, їхньої будови та функцій здійснюється за допомогою нервових і гуморальних механізмів регуляції.

*Саморепродукція.* Тривалість життя кожного організму обмежена, але кожний живий організм здатний до розмноження, росту і розвитку. Живі системи на будь-якому рівні організації мають здатність до самовідновлення і розмноження. Самовідновлення в самому організмі має безперервний характер і відбувається на молекулярному та клітинному рівнях. Руйнуються та розпадаються органічні молекули і насамперед білки, органоїди клітин і цілі клітини. Життя організму можливе тільки за умови швидкого відновлення зруйнованих структур, і це явище відоме як регенерація.

*Регенерація* (від лат. regeneratio – відродження) – процес відновлення організмом втрачених або пошкоджених структур. Ця здатність відновлювати цілісність організму є фундаментальною властивістю живих істот і проявляється у всіх гілках філогенетичного дерева життя, від простих мікроорганізмів до вищих ссавців, а також на різних стадіях онтогенезу, включаючи самі ранні етапи ембріонального розвитку. Незважаючи на широке розповсюдження здатності до регенерації у всьому живому світі, механізми, які визначають, чому один вид здатний до регенерації, а інший – ні, залишаються досі нез'ясованими.

Регенерація у живих організмів може мати різні форми. До найбільш розповсюджених форм належать: 1) внутрішньоклітинна – молекулярна, внутрішньоорганідна та органідна регенерація; 2) клітинна регенерація – в основі має прямий та непрямий поділ клітин.

*Спадковість і мінливість* є ключовими характеристиками живого організму, які вивчає генетика. Спадковість визначає передачу генетичної інформації від батьків до нащадків, в той час як мінливість відображається у різноманітності генетичних характеристик в межах популяції або виду.

Усі живі організми мають властивості життєдіяльності, такі як ріст, розвиток, реагування на середовище, адаптація та регенерація, проте кожна група має свої унікальні особливості.

Ці відмінності можуть виявлятися в механізмах регенерації, рівні мінливості, швидкості розвитку та інших фізіологічних та поведінкових аспектах.

Наприклад, риби відомі своєю здатністю до регенерації, зокрема відновлення втрачених плавців або хвоста. Це є унікальною особливістю цієї групи організмів, яка відрізняє їх від інших.

### 3. Процеси метаболізму в організмі гідробіонтів

Живі організми – це відкриті системи, які використовують речовину і енергію із довкілля для побудови структур власного тіла і обміну речовин. Живі організми здатні засвоювати енергію переважно із довкілля або у вигляді енергії хімічних зв'язків готових органічних речовин (гетеротрофи), або у вигляді сонячного випромінювання (автотрофи).

У живому організмі протікає величезна кількість хімічних реакцій. Сукупність цих реакцій називають *обміном речовин* або *метаболізмом*. Речовини, які утворюються в клітинах, тканинах і органах живого організму, називають *метаболітами*.

### 4. Асиміляція і дисиміляція

Обмін речовин, метаболізм складається з двох взаємопов'язаних та взаємозумовлених процесів – асиміляції і дисиміляції, або анаболізму і катаболізму.

*Асиміляція (анаболізм, пластичний обмін)* – це сукупність біохімічних процесів синтезу складних молекул з простіших попередників у результаті якого здійснюється утворення та оновлення структурних компонентів живого організму. Ці реакції здійснюються за допомогою енергії аденозинтрифосфornoї кислоти (аденозинтрифосфату – АТФ) та інших макроергічних сполук (див. тему 5).

*Дисиміляція (катаболізм, енергетичний обмін)* – це сукупність біохімічних процесів розщеплення органічних сполук (вуглеводів, ліпідів, білків, нуклеїнових кислот), які надходять в організм з їжею, та органічних сполук з яких

побудовані структури клітин і тканин організму. Як правило, вони супроводжуються окисненням органічних сполук і протікають із вивільненням необхідної організму енергії. Частина цієї енергії акумулюється у формі АТФ.

Кінцеві продукти катаболізму, як правило, є вихідними продуктами анаболізму.

Спрямованість та особливості процесів обміну змінюються з віком тварини – у період росту і розвитку молодого організму досить інтенсивно проходять анаболічні процеси. У рослинному організмі інтенсивний анаболізм відбувається у вегетаційний період.

## 5. Хімічний склад організму, біополімери і біорегулятори

*Біополімери* – високомолекулярні природні сполуки, які є структурною основою всіх живих організмів та відіграють певну роль у процесах життєдіяльності. До біополімерів відносять пептиди і білки, полісахариди (вуглеводи), нуклеїнові кислоти. До цієї групи також відносять і ліпіди, які самі по собі не є високомолекулярними сполуками, але у організмі зв'язані з іншими біополімерами (див. тему 3).

У середньому на білки припадає 40-50% сухої речовини живих організмів. На нуклеїнові кислоти – 10-15%. Решта 50% – вуглеводи, ліпіди і мінеральні речовини. Вміст вуглеводів і ліпідів може коливатися у широких межах. У рослинних організмах більше вуглеводів, у тварин – ліпідів.

*Біорегулятори* – сполуки, які хімічно регулюють обмін речовин. До цієї групи відносяться вітаміни, гормони, багато синтетичних біологічно активних речовин (БАР), у тому числі лікарські речовини.

Метаболічні процеси протікають з участю *ферментів* – специфічних білків в клітинах організму, які відіграють роль каталізаторів біохімічних процесів (ферменти – біокаталізатори).

Серед речовин, які входять до складу живих організмів особливо важливе значення має вода. Власне саме життя виникло у воді. В організмі тварин вода може складати від 60%

до 99% (медузи), з віком відсоток води в тілі зменшується. За даними Stoskopfs M. K. (2010), у загальній масі тіла риб ліпіди становлять 3-20%, білки – 12-15%, вуглеводи – 2,5-4,0%, мінеральні речовини – 2,5-4,0%, а вода – 67-80%.

Вода виконує важливі функції в організмі. Усі біохімічні процеси відбуваються в розчиненому стані, отже вода – це середовище хімічних процесів. Також вода – учасник багатьох реакцій: гідролізу, гідратації, окиснення, відновлення тощо. Молекули води беруть участь у створенні і підтриманні вторинної і третинної структури молекул білків (див. тему 4).

## **ТЕМА 2. ВУГЛЕВОДИ В ОРГАНІЗМІ ГІДРОБІОНТІВ: БУДОВА, ФУНКЦІЇ ТА МЕТАБОЛІЗМ В АНАЕРОБНИХ ТА АЕРОБНИХ УМОВАХ**

### **План**

1. Вуглеводи в організмі гідробіонтів.
2. Обмін вуглеводів. Процеси катаболізму в анаеробних і аеробних умовах.
3. Біосинтез вуглеводів.

### **1. Вуглеводи в організмі гідробіонтів**

Вуглеводи – найпоширеніші органічні речовини у біосфері планети; вони синтезуються рослинами в процесі фотосинтезу з використанням сонячної енергії із вуглекислого газу і води. Тварини не здатні синтезувати вуглеводи самостійно, тому отримують їх з рослинною їжею. В організмі гідробіонтів вуглеводи виконують важливі функції:

- енергетична: це основне джерело енергії, яке на 60-70% забезпечує метаболізм;
- опорна: входять до складу клітинних стінок рослин (целюлоза), бактерій (мурамін) та грибів (хітин);
- також вони входять до складу життєво важливих речовин, таких як нуклеїнові кислоти, вітаміни та коферменти.

Вуглеводи поділяються на прості та складні. Прості – це *моносахариди* або *монози*. Найвідоміший представник – глюкоза, яка є безпосереднім джерелом енергії для клітинних реакцій, вона входить до складу крові та тканин тварин. Глюкоза за будовою – гексоза, її молекула містить шість атомів карбону. Глюкоза часто є мономером у ланцюгах складних вуглеводів (целюлоза, крохмаль).

До моносахаридів також відноситься рибоза (пентоза, її молекула містить п'ять атомів карбону). Рибоза входить до складу нуклеїнової кислоти – РНК; похідною речовиною від рибози є дезоксирибоза, яка входить до складу ДНК. Кількість цих сполук може змінюватися залежно від виду риби та її фізіологічних потреб. Однак загалом, в організмі риби зазвичай міститься достатньо рибози і дезоксирибози для синтезу РНК і ДНК, які необхідні для різних біологічних процесів, таких як ріст, розвиток і репродукція.

Складні вуглеводи утворюються в результаті конденсації моносахаридів. Їх відносять до двох груп: *олігосахариди*, такі як сахароза і лактоза, і *полісахариди*, такі як крохмаль, целюлоза, глікоген і хітин. Полісахариди, які складаються з залишків одного типу моносахаридів називаються *гомopolісахаридами*, з залишків різних типів моносахаридів – *гетерopolісахаридами*.

До гомopolісахаридів відносяться багато полісахаридів рослинного походження, таких як крохмаль та целюлоза, тваринного – глікоген і хітин, бактеріального – декстрини. За функцією розрізняють структурні та резервні полісахариди, наприклад, целюлоза – це структурний полісахарид клітинної стінки рослин, крохмаль та глікоген – резервні перший – у рослин, другий – у тварин. Зокрема, глікоген відіграє важливу роль у забезпеченні енергії та підтримання життєво важливих функцій організму риб. Він є формою резервної глюкози і використовується для забезпечення м'язової активності, наприклад, під час полювання або для уникнення хижаків, пересування на великі відстані під час міграції або для адаптації до зміни умов, наприклад, відсутності їжі або періодів стресу.

Гетерополісахариди важливі для підтримання структури та функцій різних тканин в організмі риби, допомагаючи забезпечити їм міцність, еластичність та захист. До гетерополісахаридів відносяться полісахариди сполучної тканини, такі як хондроїтинсульфатна і гіалуронова кислоти, гепарин, муцини і мукоїди. Вони відіграють важливу роль у структурних та функціональних аспектах організму тварин. Хондроїтину сульфат є важливим компонентом хряща і значною мірою забезпечує його структуру і еластичність. Гіалуронова кислота, завдяки своїй здатності зв'язувати велику кількість води, відіграє важливу роль у зволоженні тканин, підтриманні еластичності та гнучкості суглобів і хрящів, зменшує тертя і допомагає уникати травм.

В цілому, вміст вуглеводів у м'ясі риби, включаючи прісноводну, зазвичай дуже низький, становить менше 1% ваги продукту. М'ясо риби складається переважно з білків та жирів.

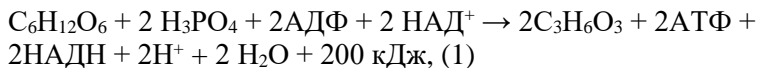
Гетерополісахариди, які містяться в організмі бурих водоростей, такі як альгінова кислот і ламінарин, і червоних водоростей, такі як агар, агароїд і карагінан, використовуються у харчовій, фармацевтичній та інших галузях промисловості.

## **2. Обмін вуглеводів. Процеси катаболізму в анаеробних і аеробних умовах**

*Гліколіз* – це складний ферментативний процес негідролітичного розщеплення вуглеводів у клітинах тварин без участі кисню (анаеробно). Під час гліколізу синтезується АТФ і молочна кислота, як кінцевий продукт гліколізу. У більшості тканин організму основним субстратом для гліколізу є глюкоза, а якщо відбувається розщеплення глікогену (наприклад, у м'язах), то цей процес називається глікогенолізом. У скелетних м'язах гліколіз і глікогеноліз виражені приблизно однаково, тоді як у головному мозку і міокарді переважає гліколіз.

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

Сумарне рівняння гліколізу виглядає так (1):



Отже, внаслідок розщеплення однієї молекули глюкози утворюються 2 молекули АТФ. За даними Nelson & Cox (2008), сумарна кількість енергії, що виділяється внаслідок розщеплення глюкози до пірувату, становить 146 кДж/моль. З цієї енергії для синтезу двох молекул АТФ витрачається 61 кДж/моль. Решта енергії, а саме 85 кДж/моль, перетворюється на тепло.

Значення гліколізу величезне – завдяки цьому процесу організм може отримати енергію в умовах нестачі кисню. Кінцеві продукти гліколізу, такі як пірвіноградна і молочна кислоти, можуть піддаватися подальшому ферментативному перетворенню в аеробних умовах. Проміжні продукти гліколізу також використовуються для біосинтезу різних органічних сполук у клітинах.

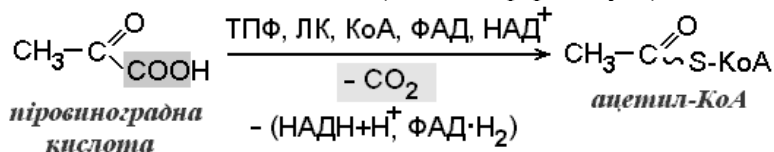
Проте, процес гліколізу вважається енергетично малоефективним, тому що кінцеві продукти гліколізу все ще містять у собі значну кількість зв'язаної енергії.

*Пентозофосфатний шлях* — це процес послідовних хімічних перетворень вуглеводів, у результаті якого в тканинах і клітинах вивільняється хімічна енергія і утворюються пентози, зокрема необхідні для синтезу нуклеїнових кислот (ДНК та РНК), нуклеотидів і коферментів. Він відіграє важливу роль у синтезі жирів: у жировій тканині становить 50 % відносно гліколізу, в печінці — 2,5-3% і в м'язовій тканині — 0,3 %.

*Кисневий етап* (аеробний) енергетичного обміну проходить за участю кисню в мітохондріях клітини. Молочна кислота, утворена на анаеробному етапі, окислюється до кінцевих продуктів –  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$ . Окиснення пов'язане з відщепленням від молочної кислоти Гідрогену, що передається за допомогою біологічно активних речовин-переносників до Оксигену, утворюючи молекулу води. Цей процес називають *клітинним диханням*. Є відмінності у локалізації гліколізу і

клітинного дихання: якщо анаеробне розщеплення вуглеводів переважно відбувається у гіалоплазмі, то реакції клітинного дихання відбуваються переважно у мітохондріях.

Отже, аеробне перетворення вуглеводів до утворення *пірвіноградної кислоти* проходить як *гліколіз*. Потім пірвіноградна кислота декарбоксилюється з утворенням активованої ацетатної кислоти (ацетилкоферменту А).



Частина ацетил-КоА йде на синтез жирів і вуглеводів, а частина вступає у цикл трикарбонових кислот (ЦТК), де окислюється до  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$  та вивільняється певна кількість енергії. *ЦТК, або цикл Кребса, або цикл лимонної кислоти, або цитратний цикл*, є одним із ключових процесів аеробного дихання, представляє собою послідовність біохімічних реакцій, які використовуються для вивільнення енергії, збереженої в поживних речовинах та акумуляцією її в макроергічних зв'язках АТФ – джерелі енергії для біохімічних процесів у клітинах.

Цикл Кребса відбувається у всіх тканинах вищих тварин та деяких аеробних мікроорганізмах у мітохондріях клітин. Цикл Кребса – це перетин шляхів або центральна частина процесів метаболізму в аеробних організмів, яка поєднує процеси розщеплення вуглеводів, жирів і білків на етапі утворення дво- і три вуглецевих проміжних продуктів. У ЦТК окислюється 16-33% пірвіноградної кислоти.

Цикл Кребса відбувається у всіх тканинах вищих тварин та деяких аеробних мікроорганізмах у мітохондріях.

У циклі Кребса ацетил-коензим А, утворений з пірвату в результаті гліколізу та окислювального декарбоксилювання, вступає в реакцію з оксалоацетатом, утворюючи цитрат. Потім цитрат перетворюється через ряд проміжних сполук, утворюючи НАДН<sup>+</sup> та ФАДН<sub>2</sub>, які потім використовуються для синтезу джерела енергії у вигляді АТФ. Крім того, цикл Кребса генерує



кілька молекул НАДФН<sup>+</sup> та ФАД для подальших біохімічних реакцій, а також виробляє дві молекули CO<sub>2</sub> на кожен оборот.

Окиснення 2-х молекул молочної кислоти до CO<sub>2</sub> і H<sub>2</sub>O супроводжується виділенням такої кількості енергії, яка забезпечує синтез 36 молекул АТФ. При повному окисненні глюкози на аеробному етапі енергетичного обміну до вуглекислого газу та води виділяється 2 840 кДж/моль енергії. Отже, аеробне окиснення є основним джерелом енергії для організму. Основними кінцевими продуктами обміну вуглеводів є вода і вуглекислий газ.

Крім процесів катаболізму, цей цикл забезпечує і пластичні потреби клітин – тут утворюються попередники для певних амінокислот, ліпідів та відновлені коферменти, які використовуються в багатьох інших біохімічних реакціях.

**3. Біосинтез вуглеводів** у живих організмів відбувається двома шляхами. У автотрофних організмів – у процесі фотосинтезу рослин моносахариди синтезуються з вуглекислого газу та води за допомогою сонячної енергії. Гетеротрофні організми синтезують гексози з проміжних сполук обміну речовин, таких як пірвіноградна кислота, молочна кислота, амінокислоти та інші попередники.

*Глюконеогенез* – це процес синтезу глюкози з пірвіноградної та молочної кислот. Більшість реакцій глюконеогенезу є зворотними відносно гліколізу, за винятком трьох необоротних реакцій, які супроводжуються значним виділенням енергії. Для утворення глюкози потрібно 6 молекул макроергічних сполук (4 АТФ і 2 ГТФ) і 2 молекули відновленого НАДу.

У печінці з глюкози синтезуються глікоген. Процес синтезу глікогену називається *глікогенезом*.

Глюкоза для глікогенезу надходить в організм тварини з кормом або утворюється у процесі глюконеогенезу. Хімічний склад кормів впливає на рівень цукру в крові. Після годівлі рівень цукру в крові риб може зростати внаслідок поглинання вуглеводів з їжі.

*Вміст глікогену в м'язах риб.* Під час дослідження поперечносмугастих м'язів риб першим спостереженням є те,

що вони мають різний колір. За цією особливістю виділяють червоні та білі м'язи, які відрізняються за функціональними характеристиками, які помітно під час їх порівняння (Шерман, Пилипенко, 2009). Колір м'язової тканини зумовлений міоглобіном – білком, що легко поглинає кисень. Міоглобін забезпечує "м'язове дихання" – фосфорилування, яке супроводжується вивільненням енергії, необхідної для скорочувальної діяльності м'язових волокон. Білі м'язи характеризуються широкими та товстими волокнами, містять менше *глікогену* та дихальних ферментів. Вони здатні до сильних скорочень, що забезпечують короткочасні різкі кидки риб, але швидко стомлюються. Червоні м'язи мають вузькі та тонкі волокна, інтенсивно забезпечуються кров'ю та розташовані більш поверхнево. Вони містять більше *глікогену* та показують вищу активність ферментів аеробного обміну. Ці м'язи здатні до тривалої роботи та забезпечують постійну діяльність органів.

### ТЕМА 3. ОБМІН ЛІПІДІВ В ОРГАНІЗМІ ГІДРОБІОНТІВ В УМОВАХ ЗМІН НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

#### План

1. Будова і функції ліпідів в організмі гідробіонтів.
2. Прості ліпіди.
3. Складні ліпіди.
4. Обмін ліпідів.

#### 1. Будова і функції ліпідів в організмі гідробіонтів

Ліпіди – це група органічних речовин, які мають спільні фізико-хімічні властивості, зокрема, нерозчинність у воді – це жири та жироподібні сполуки. За їхньою хімічною будовою ліпіди поділяються на прості і складні (або змішані). Прості ліпіди складаються з спиртів та вищих жирних кислот. Складні ліпіди включають фосфатиди і гліколіпіди. Фосфатиди (також відомі як фосфоліпіди) містять залишок фосфатної кислоти, тоді

як гліколіпіди – це жироподібні сполуки з вуглеводним компонентом, залишками сфінгозину, жирних та інших кислот.

Крім того, існують похідні ліпідів, такі як жиророзчинні вітаміни, стероїдні гормони та інші. Ліпіди також розрізняють за фізико-хімічними властивостями на нейтральні і полярні. Полярні ліпіди, на відміну від нейтральних, мають гідрофільні (водорозчинні) властивості, разом з гідрофобними (водонепроникними), які проявляються у фосфатидах та гліколіпідах.

*Функції ліпідів.* Ліпіди в організмі гідробіонтів допомагають їм адаптуватися до різноманітних умов водного середовища та забезпечують їхнє виживання і функціонування:

- це важливе джерело енергії: при окисненні 1 г ліпідів виділяється 9 ккал, 1 г вуглеводів – лише 4 ккал; це особливо важливо для мешканців холодних і арктичних вод і у період нестачі кормових ресурсів або активної діяльності використовується запас енергії у вигляді тригліцеридів у жировій тканині;
- ліпіди становлять до 50% сухої речовини мембран – з білків і складних ліпідів, фосфоліпідів зокрема, побудовані біологічні мембрани; саме ліпіди визначають вибіркочу проникність мембран клітин та органоїдів (рис. 2);
- ліпіди становлять основу нервової тканини;
- деякі ліпіди мають теплоізоляційні властивості і допомагають гідробіонтам витримувати холодні умови і запобігати втратам тепла;
- накопичення ліпідів, зокрема збільшення жирової тканини в організмі риб може позитивно вплинути на їх плавучість і деякі риби так її регулюють;
- регуляторна функція – ліпіди є основою багатьох біологічно активних речовин (гормонів, ферментів, вітамінів).

Жир у риб накопичується по різному, наприклад, у лососів і вугрів – в м'язах, у тріски – в печінці, в окуня – на внутрішніх органах.

Риб за *ступенем жирності* поділяють на чотири групи (Шерман, Пилипенко, 2009):

- 1) худі – з вмістом нейтрального жиру до 1% (судак, щука, бички, тріска);
  - 2) середньої жирності – від 1 до 5% (сом, палтус, короп);
  - 3) жирні – від 5 до 15% (лососеві і осетрові);
  - 4) особливо жирні – понад 15% (хамса, вугор).
- З віком вміст жиру в м'ясі риб збільшується.

## 2. Прості ліпіди

Термін "гліцериди" використовується для опису групи хімічних сполук, які у складі молекули містять гліцерин та жирні кислоти. Гліцериди є основними складовими частинами жирів та олій, які є важливими для забезпечення енергії організму та підтримання його функцій. Гліцериди поділяються на різні типи в залежності від кількості жирних кислот, які зв'язані з молекулою гліцерину. Наприклад, тригліцериди, які складаються з трьох жирних кислот, є найпоширенішим типом гліцеридів. Окрім тригліцеридів, існують дигліцериди (з двома жирними кислотами) та моногліцериди (з однією жирною кислотою), а також інші менш поширені типи.

Різниця між жирними кислотами в складі гліцеридів полягає у їхній хімічній структурі – у довжині вуглецевого ланцюга та кількості подвійних зв'язків між вуглецевими атомами у молекулі. Мононенасичені, або моноєнові жирні кислоти мають лише один подвійний зв'язок між вуглецевими атомами у своїй молекулі (наприклад, олеїнова кислота). Поліненасичені, або полієнові жирні кислоти (ПНЖК) мають два або більше подвійних зв'язків між вуглецевими атомами у своїй молекулі. Основні ПНЖК включають омега-3 та омега-6 кислоти, такі як ейкозапентаєнова кислота (ЕРА) та докозагексаєнова кислота (ДНА) (омега-3), а також ліолева кислота та арахідонова кислота (омега-6).

Важливою характеристикою жирів риби є переважання ненасичених жирних кислот у їх складі, а також присутність великої кількості високоненасичених жирних кислот з 4-6 подвійними зв'язками, які відсутні в жирах наземних тварин. Особливо важливими є ліолева, ліоленова та арахідонова

кислоти, які відносяться до незамінних і часом називають "вітаміном F". Нестача цих кислот у рибному кормі може призвести до порушення обміну речовин.

Жир м'яса риб має рідку консистенцію при температурі 20°C і легко піддається окисненню, особливо на повітрі під впливом кисню та сонячного випромінювання. Це призводить до зміни кольору, смаку та запаху жиру, що зумовлено утворенням перекисів, альдегідів, кетонів, оксикислот і низькомолекулярних жирних кислот.

М'ясо містить невелику кількість фосфатидів (0,4 — 1,2 %), представлених в основному лецитинами, кефалінами й сфінгомелінами.

У тілі теплокровних тварин переважно зустрічаються насичені жирні кислоти, такі як пальмітинова і стеаринова, які мають тверду структуру. Додавання таких жирів у корми для риб не є рекомендованим, оскільки вони лише частково засвоюються (близько 60-70%) і можуть спричинити закупорку травного тракту у молодих риб у зимовий період. Риби краще засвоюють м'які жири, що містять ненасичені жирні кислоти (на 90-95%), такі як пальмітоолеїнова, олеїнова, лінолева, ліноленова та арахідонова.

Відсутність або недостатність ненасичених жирних кислот у складі кормів для риб може призвести до порушень багатьох фізіологічних процесів, включаючи роботу підшлункової залози, печінки, нирок, а також зміну структури м'язів. Зовнішні прояви цих порушень обміну білків і ліпідів, зумовлених дефіцитом поліненасичених жирних кислот, включають втрату пігментації і некроз хвостового плавця. Ці процеси можуть призвести до збільшення загибелі риби.

Стериди – це естери циклічних спиртів стеринів і вищих жирних кислот. Найпоширенішим стерином у тваринних тканинах є холестерин. Він утворює холестерин-білкові комплекси і відіграє роль модифікатора бішару в клітинній мембрані, забезпечуючи їй певну жорсткість.

М'ясо риб містить 0,045-0,15% холестерину. Дегідратована форма холестерину, відома як 7-дегідрохолестерин, є попередником вітаміну D3. Утворення

вітаміну відбувається через розрив зв'язку у кільці В. Стерини, які присутні в організмі тварин, перетворюються на жовчні кислоти. Солі жовчних кислот (такі як холева, дезоксихолева, хенодезоксихолева, таурохолева тощо) утворюються у печінці з холестерину і відіграють ключову роль у емульгування жирів. Крім того, вони є важливими попередниками вітамінів групи D і стероїдних гормонів, таких як статеві і коркові гормони наднирників.

### 3. Складні ліпіди

Відрізняються від простих полярністю, містять як неполярні гідрофобні, так і високополярні йонізовані гідрофільні групи у своїх молекулах. У клітинних мембранах переважають білки та ліпіди, особливо фосфатиди, які становлять від 40% до 90% загальної кількості ліпідів у мембрані. Фосфатиди, або фосфоліпіди, є естерами, що складаються з багатоатомного спирту, вищих жирних кислот, фосфатної кислоти та азотистої основи. Найвідоміший фосфатид, лецитин, поширений у всіх тканинах тварин, разом з кефаліном. Також зустрічається сфінгомієлін, де гліцерин замінений на ненасичений аміноспирт сфінгозин.

У тканинах риб лецитин і сфінгомієлін відіграють важливу роль, містяться як у вільному стані, так і в комплексах з білками. Загальний вміст фосфатидів у м'ясі риби становить 0,38-1,1% ваги, з лецитином у 0,21-0,65% і сфінгомієліном у 0,037-0,11%. Фосфор у лецитині складає 5-10% від загальної кількості фосфору в м'ясі риби.

### 4. Обмін ліпідів

Під час *гідролізу жирів* тригліцериди розкладаються на гліцерин і жирні кислоти за участю ферментів, які називаються ліпазами. У ротовій порожнині гідроліз ацилгліцеридів не відбувається через відсутність ліпази. У шлунковому соку є ліпаза, але її роль у розщепленні жирів обмежена, оскільки вона каталізує розщеплення жирів у емульгованому стані. У шлунку, зокрема у риб, не відбувається емульгування жирів, необхідного

для дії ліпази. Шлункова ліпаза може працювати на готову емульсію жиру, наприклад, на ліпіди молока та яєчного жовтка.

Головні стадії гідролізу ліпідів відбуваються в кишечнику за участю соку підшлункової залози та жовчі. У соку підшлункової залози міститься ліпаза, а в жовчі – жовчні кислоти.

У кишечнику, крім панкреатичної ліпази, є також кишкові ліпази, які виділяються слизовою тонкою кишкою і беруть участь у гідролізі ліпідів на мембрані клітин тонкої кишки. Панкреатична ліпаза є проферментом, що активується під впливом жовчних кислот.

Хімічний склад *жовчі* та її роль у розщепленні та всмоктуванні ліпідів у риб є ключовим аспектом фізіології травлення.

Жовч, яка виділяється печінковими залозами, бере активну участь у багатьох процесах травлення, включаючи розщеплення жирових, вуглеводних, вітамінних, пігментних, водних і електролітних сполук. Крім того, вона допомагає виводити з організму різні токсичні речовини та кінцеві продукти обміну.

Склад жовчі включає мінеральні речовини, жовчні кислоти, пігменти, холестерин, муцин, лецитин, різні жирні і нейтральні кислоти, амінокислоти, ферменти та інші речовини. Жовчні кислоти, пігменти і холестерин є основними компонентами жовчі. У риб, таких як щука, окунь, плітка, лящ, короп і інші, переважають холеві і хенодезоксихолеві кислоти, пов'язані з таурином. Однак холева кислота завжди є домінуючим компонентом, причому вміст її може варіюватися від 60 до 95% залежно від харчових звичок риб. Зазвичай, хижі риби мають більшу концентрацію холевої кислоти у порівнянні з рибами, які живляться планктоном та бентосними організмами. Наприклад, у щуки вона становить 80-90%, а у сига – 70-80%.

Жовч виконує ключову роль у всмоктуванні жирних кислот, каротину, а також вітамінів D, E і K, амінокислот, холестерину та солей кальцію, сприяючи підвищенню тонуусу і збільшенню перистальтики кишечника. Вона також має

бактерицидну дію на кишкову мікрофлору, запобігаючи розвитку гнилісних процесів, і бере участь у пристінному травленні.

Солі жовчних кислот, які утворюються в печінці з холестерину, грають ключову роль у емульгуванні жирів. Ці солі мають гідрофобні (стероїдні) і полярні (гліцин, таурин) групи. Під час утворення емульсії вони адсорбуються на поверхні жирних крапель, утримуючи їх розділеними у водному середовищі.

Виділення жовчі відбувається безперервно, навіть при відсутності їжі у травному тракті і під час голодування.

**Всмоктування продуктів гідролізу ліпідів.** Жирні кислоти та моногліцериди всмоктуються через слизову оболонку у вигляді міцел з максимальним діаметром 10 нм, в той час як жовчні кислоти залишаються у просвіті кишечника і подальше всмоктування відбувається на рівні нижніх відділів тонкої кишки. Після проходження через печінку, жовчні кислоти повторно виділяються у верхні відділи тонкої кишки, де вони беруть участь у перетравленні нових порцій жиру.

У кишечнику краще всмоктуються жирні кислоти з короткими вуглецевими ланцюгами (C4 – C10), в той час як погано всмоктуються пальмітинова і стеаринова кислоти. Це пояснюється високою температурою плавлення цих кислот та конкуренцією з іншими харчовими речовинами. Ненасичені жирні кислоти краще всмоктуються, ніж насичені.

*Проміжний обмін ліпідів у тканинах і клітинах гідробіонтів.* Розщеплення холестеридів відбувається у тонкому кишечнику за дії ферменту холестеринестерази. У процесі розщеплення гліцерофосфатидів задіяні ферменти фосфоліпази, такі як А, В, С, D. Гліцерин, який утворився внаслідок розщеплення ліпазами окислюється, переважно у клітинах печінки, до 3-фосфогліцеринового альдегіду, який включається в обмін вуглеводів. У процесі задіяні ферменти гліцераткіназа, гліцерофосфатдегідрогеназа і тріозофосфат-ізомераза. Жирні кислоти зазнають окиснення, цей процес відкритий німецьким біохіміком Ф. Кнопом у 1904 році має назву *β-окиснення*



жирних кислот.  $\beta$ -окиснення проходить у мітохондріях різних органів і тканин і включає три етапи:

- 1) активація жирних кислот за допомогою АТФ та ферменту, залежного від коензиму А;
- 2)  $\beta$ -окиснення тіоестерів ацил-коензиму А з відщепленням двоуглеводневих фрагментів у вигляді ацетил-коензиму А;
- 3) окиснення молекул ацетил-коензиму А в циклі Кребса до вуглекислого газу і води.

Реакції активації жирних кислот є підготовчим етапом для наступних трансформацій і відбуваються на зовнішній мембрані мітохондрій. Послідуючі етапи, що включають саме  $\beta$ -окиснення ацил-коензиму А, відбуваються у матриці мітохондрій. Проникненню через мембрану допомагає азотиста основа – карнітин. Комплекс ацил-карнітин проникає у матрикс мітохондрій, де залишок жирної кислоти знову переноситься на коензим А (внутрішньомітохондріальний фермент).

**Біосинтез жирів** включає три основні процеси:

- біосинтез вищих жирних кислот;
- біосинтез гліцерину;
- сполучення складових частин у молекулу тригліцериду.

Біосинтез жирних кислот відбувається в основному в цитоплазмі з ацетил-КоА. Ненасичені жирні кислоти утворюються з насичених у клітинах за участю ферменту **оксигенази**.

Біосинтез жирних кислот здійснюється в клітині з ацетил-КоА та НАДФН за допомогою ферментів, що називаються синтазами жирних кислот. Цей процес відбувається у цитоплазмі клітини. Ацетил-КоА, отриманий в результаті гліколізу, є основним попередником для синтезу жирних кислот.

Утворення фосфоліпідів відбувається шляхом з'єднання гліцерину з двома жирними кислотами і фосфорилування третьої групи.

## ТЕМА 4. АМІНОКИСЛОТИ ТА БІЛКИ ГІДРОБІОНТІВ: БУДОВА, ФУНКЦІЇ, ОБМІН В УМОВАХ ЗМІН НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

### План

1. Хімічна будова амінокислот та білків.
2. Функції білків в організмі гідробіонтів.
3. Обмін білків в організмі гідробіонтів.

### 1. Хімічна будова амінокислот та білків

Білки – біополімери, побудовані з великої кількості залишків амінокислот, сполучених пептидним та іншими видами зв'язків. Білки – це основний структурний компонент м'язової тканини.

Основними структурним компонентом білка – мономером – є амінокислота. У природі виявлено багато різних амінокислот, проте до складу більшості білків їх входить лише 20. Близько 10 амінокислот зустрічається у білках досить рідко. Всі амінокислоти, що входять до складу білків, часто називають *протеїногенними*. Решта амінокислот входить до складу фізіологічно активних речовин (гормонів, коферментів, антибіотиків) або знаходиться в органах та тканинах тварин і рослин у вільному стані – *непротеїногенні*.

*Амінокислоти* – це похідні карбонових кислот, у яких один чи декілька атомів Гідрогену заміщені аміногрупою –  $\text{NH}_2$ .  $\alpha$ -Амінокислоти – гетерофункціональні сполуки. Вони обов'язково містять карбоксильну групу і аміногрупу, які знаходяться біля одного і того ж атому Карбону.

Амінокислоти відрізняються між собою лише хімічною природою радикалів. Радикалами є залишки жирних кислот, ароматичні ядра, різні гетероцикли та ін.

З білків виділено також амінокислоти, які містять більше ніж одну аміно- або карбоксильну групу. Крім того, із продуктів гідролізу білків виділено амінокислоти, які містять групу –  $\text{NH}$  замість групи –  $\text{NH}_2$  і отримали назву *імінокислот*.

Використовуються три *класифікації амінокислот*:

- структурна – за хімічною будовою радикалу;

- електрохімічна – за кислотно-основними властивостями;
- біологічна (фізіологічна) – за ступенем незамінності амінокислоти для організму.

Відповідно до структурної класифікації амінокислот виділяють ациклічні та циклічні амінокислоти. Ациклічні, у свою чергу, поділяються на чотири підгрупи: моноаміномонокарбонові, моноамінодикарбонові, діаміномонокарбонові і діамінодикарбонові амінокислоти.

За електрохімічною класифікацією амінокислоти розділяють на чотири категорії – полярні, неполярні, позитивно заряджені та негативно заряджені – залежно від властивостей радикала у кожній амінокислоті. Полярні амінокислоти мають гідрофільну групу в складі радикалу, яка контактує з водою та водними розчинами.

За біологічним (фізіологічним) значенням амінокислоти поділяють на три групи:

- незамінні, які не можуть синтезуватися в організмі з інших сполук, тому мають обов'язково надходити з харчовими продуктами; для риб незамінними є валін, лейцин, ізолейцин, лізин, аргінін, гістидин, цистин, метіонін, триптофан, фенілаланін; найбільше значення мають лізин, метіонін, цистин і триптофан;
- напівзамінні амінокислоти можуть утворюватися в організмі, але в недостатній кількості, тому частково необхідна їх наявність у білках корму;
- замінні амінокислоти синтезуються в організмі в достатній кількості з інших сполук.

Основним джерелом амінокислот для організму тварин є білки корму. Синтез незамінних амінокислот здійснюється в тканинах рослин і бактеріальних клітинах. В організмі тварин цей процес не здійснюється, оскільки там не утворюються кетокислоти, які могли б використовуватися для їх синтезу.

Повноцінні білки корму містять усі незамінні амінокислоти. У неповноцінних білків немає достатньої кількості, або відсутня одна чи декілька незамінних

амінокислот. При годівлі такими кормами виникають порушення обміну білків, погіршення здоров'я тварин і втрата продуктивності.

Між амінокислотами можуть виникати різні *хімічні зв'язки*, які відіграють важливу роль у структурі білкової молекули: пептидний, йонний (сольовий), дисульфідний, водневий, гідрофобний. За допомогою пептидного зв'язку утворюються пептиди і поліпептиди (білки).

*Первинна структура* білка визначається послідовністю амінокислот у поліпептидному ланцюгу. Залишки амінокислот з'єднуються пептидними зв'язками, які формуються між карбоксильною групою однієї амінокислоти та аміногрупою наступної. Це утворює ланцюжок з амінокислотними залишками, де один кінець має вільну амінну групу, а інший – карбоксильну групу. Така послідовність амінокислот утворює основу для подальшої тривимірної організації білкової молекули.

*Вторинна структура білка* – це просторове розташування поліпептидного ланцюга. Вторинна структура утримується за рахунок водневих зв'язків, які виникають між -NH і -CO групами залишків амінокислот у поліпептидному ланцюгу (рис. 1). Ці водневі зв'язки допомагають стабілізувати просторову конфігурацію білкової молекули.

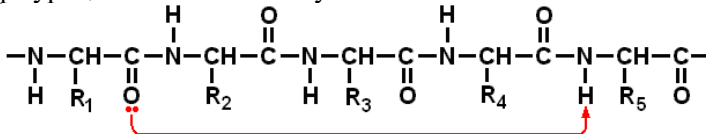


Рис. 1. Схема утворення водневого зв'язку у поліпептидному ланцюзі

Зазвичай білкові ланцюги приймають форму  $\alpha$ -спіралі або  $\beta$ -структури – складчастого листа.

*Третинна структура* білка виникає внаслідок взаємодії різних ділянок білкової молекули з власною вторинною структурою. Це призводить до повного вкладання поліпептидного ланцюга у просторі, утворюючи клубки різного об'єму і форми. При формуванні третинної структури

виникають зв'язки між радикалами амінокислот, такі як водневі, іонні, гідрофобні і дисульфідні.

*Четвертинна структура* властива білкам, що складаються з кількох поліпептидних ланцюгів. Це організація окремих поліпептидних ланцюгів олігомерного білка в його нативній конформації. Наприклад, четвертинна структура гемоглобіну складається з чотирьох окремих поліпептидних ланцюгів – двох  $\alpha$ -ланцюгів і двох  $\beta$ -ланцюгів, кожен з яких сполучений не ковалентним зв'язком із залишком гему. Кожен окремих поліпептидний ланцюг називається протомером.

*Денатурація білка* – це порушення природної (нативної) просторової структури білка внаслідок впливу різних факторів, таких як підвищена температура, зміна рН середовища, опромінення ультрафіолетовим або рентгенівським промінням і т.д. Під час денатурації зникає біологічна активність білка, хоча його первинна структура залишається недоторканою. Денатурація може бути оборотною, відомою як ренатурація, якщо структура білка може легко відновитися після порушення. Необоротна денатурація часто відбувається під впливом високої температури, коли білок втрачає свою біологічну активність назавжди. Процеси кулінарної обробки риби, такі як пропикання, проварювання, використовуються під час приготування їжі і викликають денатурацію білків у харчових продуктах.

## 2. Функції білків в організмі гідробіонтів

*Структурна функція.* Білки складають у середньому 18%-21% сирової маси тіла тварин та до 45-50% їх сухої маси. Найбільша кількість білків знаходиться в паренхіматозних органах, таких як селезінка, легені, нирки та м'язи, тоді як у кістковій тканині їх міститься найменше. Білки беруть участь у формуванні структурної основи клітин та їх органоїдів. Для вищих тварин білки є необхідними для утворення стінок судин, формування покривних, м'язових та сполучних тканин, і вони є основою органічної складової кісткової тканини, хрящів, зв'язок і сухожилля.

*Каталітична функція.* Ферменти як каталізатори білкової природи є важливими для життєдіяльності кожного живого організму – вони забезпечують протікання багатьох хімічних реакцій з високою швидкістю при звичайних температурі та тиску.

*Гормональна функція* також пов'язана з білками, оскільки багато гормонів мають білкове походження або виробляються внаслідок білкового обміну. Серед таких гормонів можна виокремити соматотропін, тиреотропін, адренкортикотропний гормон тощо. Гормони відіграють ключову роль у регуляції обміну речовин, впливаючи на проникність клітинних мембран, активність ферментів, а також на процеси трансляції і транскрипції в клітинах.

*Транспортна функція.* Білки також виконують важливу транспортну функцію, забезпечуючи організм постійним постачанням поживних речовин для нормальної життєдіяльності. Ці речовини переносяться кров'ю у вигляді білкових сполук. Наприклад, гемоглобін, складний білок хромопротеїдного типу, відповідає за перенесення кисню від зябер риб до тканин. Транспорт різних груп ліпідів і жиророзчинних вітамінів до різних органів і тканин відбувається за допомогою глікопротеїдів, складних білків.

*Захисна функція.* Білки відіграють ключову роль у захисті організму, переважно через участь імуноглобулінів. Ці білки, пов'язані з імунними реакціями, відіграють важливу роль у боротьбі зі шкідливими факторами, такими як хвороботворні бактерії, віруси та токсини. Антитіла, які формуються в організмі під впливом негативних факторів, мають білкову структуру. При зв'язуванні з мікроорганізмами або токсинами вони інактивують їх, зупиняють патогенну дію та нейтралізують токсичні продукти. Крім того, білки виконують захисну функцію у різних інших процесах, таких як згортання крові, що допомагає організму уникнути надмірної втрати крові при травмах та інших ураженнях.

*Механічна функція.* Білки беруть участь у різних формах механічного руху, таких як скорочення і розслаблення м'язів, а також роботі внутрішніх органів, таких як серце, шлунок,

кишечник тощо. Ці процеси здійснюються за участю білків, таких як актин, міозин, тропоміозин та інших.

*Енергетична функція.* Крім того, білки виступають як джерело енергії для організму, подібно до вуглеводів та ліпідів. При розщепленні 1 г білка виділяється 17,7 кДж енергії. Це означає, що білки забезпечують організм від 10 до 15% його енергетичних потреб.

З цих прикладів видно, що білки грають провідну роль у забезпеченні життєво важливих процесів організму.

Для *класифікації білків* часто використовують *функціональний принцип*, тобто їх класифікують за основними функціями, які вони виконують. За цим принципом білки поділяють на наступні групи:

- каталітично-активні,
- білки-гормони,
- білки-регулятори активності геному,
- захисні,
- токсичні,
- транспортні,
- мембранні,
- скоротливі,
- рецепторні,
- білки-інгібітори ферментів,
- білки вірусних оболонок і ін.

Хоча функціональна класифікація теж має деякі недоліки (зокрема, при класифікації біфункціональних білків), проте вважають, що вона дає змогу глибше зрозуміти взаємозв'язок структури, властивостей і функцій молекул білка, закономірності їх еволюції та взаємодії з іншими речовинами.

Зараз усі білки класифікують, переважно, за *фізико-хімічними властивостями та хімічним складом*. За цими ознаками білки поділяють на дві групи — прості (протеїни) і складні (протеїди).

*Протеїни* — це білки, до складу яких входять лише залишки амінокислот (альбуміни, глобуліни, протаміни, гістони, проламіни, глутеліни і протеїноїди).

*Протеїди* — складні білки, молекули яких крім залишків амінокислот містять ще й інші компоненти — *простетичні групи*. Залежно від хімічної природи простетичної групи складні білки поділяють на нуклеопротеїди, хромопротеїди, металопротеїди, глікопротеїди, фосфопротеїди і ліпопротеїди.

### 3. Обмін білків в організмі гідробіонтів

У білковому обміні особливим є те, що організм не має запасу білків – вони усі входять до складу клітин, тканин або рідин (на відміну від цього, ліпіди відкладаються у запас у жировій тканині, глікоген накопичується у печінці). Тому нерегулярне споживання білків може спричинити білкове голодування і виснаження організму, оскільки він буде використовувати власні білки для забезпечення потреб. Якщо кількість білків, яка надходить з кормом перевищує потребу для відновлення білкових структур, зайві амінокислоти розщеплюються і надлишок буде перетворюється на глікоген або жир. Таким чином, для забезпечення раціонального білкового харчування необхідно збалансувати кількість білків, що руйнуються протягом певного часового інтервалу, з кількістю білків, що надходять з їжею.

Оскільки вміст азоту в різних білках майже однаковий і становить близько 17% маси, зручніше використовувати *баланс азоту*, або *азотистий баланс* для розрахунків замість балансу білка. При оцінці видільної функції риб визначають вміст аміаку у воді після того, як тварина перебувала в ній протягом 12 або 24 годин. Також враховують кількість азоту у добовому раціоні риби. Порівнюючи кількість азоту в їжі та сечі (виражену у грамах на добу), припускаючи, що білка у кормі достатньо, роблять висновок про позитивний або негативний баланс азоту.

У випадку позитивного балансу, кількість азоту, що надходить в організм перевищує кількість, яка виділяється, в той час як негативний баланс виникає у зворотному випадку. Позитивний баланс азоту спостерігається в період росту тварини, що відображається у збільшенні м'язової маси. Негативний баланс азоту, натомість, спостерігається під час



захворювань та старіння організму. Після припинення росту при повноцінному харчуванні організму встановлюється рівновага. Якщо подвоїти або потроїти кількість азоту в кормі, з часом подвоїться або потроїться і вміст азоту, який виділяється з організму. Це свідчить про взаємозв'язок між балансом азоту, станом організму та харчуванням. Таким чином баланс азоту використовується як показник повноцінності білкового харчування.

*Перетворення білків у ШКТ.* У шлунково-кишковому тракті білки розщеплюються до низькомолекулярних пептидів і вільних амінокислот. До числа ферментів-протеаз, які розщеплюють пептидний зв'язок між амінокислотами у молекулі білка відносяться пепсин, гастрин, трипсин, хімотрипсин, пептидогідролази та ін.

Профермент пепсиноген, який виробляється у шлунку, активується хлоридною кислотою і перетворюється на активний пепсин. Він розщеплює білки до пептидів і певної кількості вільних амінокислот. Оптимальну дію має при рН – 2,0. Гастрин активується у менш кислому середовищі з рН 3,2-3,4. У шлунку відбувається розклад складних білків, включаючи нуклеопротейди, на простий білок і простетичну групу.

У тонкому кишечнику неактивний трипсиноген перетворюється на трипсин під дією ентерокинази або вільного трипсину (автоактивація). Трипсин розщеплює пептидні зв'язки, карбонільні групи яких належать до основних амінокислот, таких як аргінін і лізин.

Хімотрипсин гідролізує пептидні зв'язки, карбонільна група яких припадає на ароматичні амінокислоти, такі як фенілаланін, тирозин і триптофан.

Хімотрипсин і трипсин є ендопептидазами. Після цього вступають в дію пептидогідролази: карбоксипептидаза, яка відщеплює амінокислоти з С – кінця молекули, і амінопептидаза – з N-кінця. Це екзопептидази.

Амінокислоти, а також невеликі кількості олігопептидів, поглинаються в кров та транспортуються до різних органів і тканин, зокрема, до печінки.

Всередині клітини білки можуть зазнавати наступних перетворень:

- розщеплення на амінокислоти за допомогою ферментів катепсинів;
- перетворення амінокислот на кінцеві продукти;
- утворення з амінокислот біологічно активних речовин (БАР);
- біосинтез білків.

Зокрема, перетворення амінокислот в організмі гідробіонтів відбуваються:

- за аміногрупою (дезамінування, трансамінування);
- за карбоксильною групою (декарбоксилювання з утворенням амінів);
- за радикалом амінокислоти (наприклад, фенілаланін окислюється до тирозину).

*Утворення кінцевих продуктів* обміну включає процеси переамінування і дезамінування, що призводять до утворення аміаку (амонію) і  $\alpha$ -кетокислот, таких як піровиноградна і  $\alpha$ -кетоглутарова кислоти. Ці сполуки включаються в цикл Кребса через ацетил-КоА, ацетоацетил-КоА і у подальшому зазнають розщеплення до  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$ .

Організми, у яких кінцевим продуктом розкладу амінокислот є аміак, виділяють його безпосередньо у порожнину тіла або виводять з організму у вигляді солей. Такі організми називаються *амоніотелічними* (ракоподібні, губки, голкошкірі, плоскі черви та інші безхребетні). Кінцевим продуктом метаболізму білків у кісткових риб є аміак, а не сечовина та сечова кислота, як у ссавців і птахів відповідно. Оскільки для синтезу сечовини і сечової кислоти потрібна велика кількість енергії, виділення аміаку є енергетично вигідним для риб. (Wu, 2018; Falco et al., 2020).

Для вищих тварин аміак і солі амонію є токсичними, які впливають на центральну нервову систему та процеси клітинного дихання. Тому в організмі аміак негайно зв'язується і або використовується для синтезу нових амінокислот, або виводиться у формі менш токсичних сечовини або сечової

кислоти. Процес перетворення аміаку на сечовину відбувається в печінці та нирках *уреotelічних тварин*. Це більшість хребетних, таких як ссавці, земноводні, деякі риби.

*Біосинтез амінокислот* представляє собою складний процес, який включає кілька етапів, які значно відрізняються від процесів розщеплення. Рослини синтезують усі необхідні амінокислоти, тварини синтезують лише замінні, тоді як незамінні, вони отримують з їжі.

Замінна глутамінова амінокислота, наприклад синтезується шляхом утворення з  $\alpha$ -кетоглутарової кислоти і амоніаку під впливом глутаматдегідрогенази через зворотну реакцію окислювального дезамінування. Біосинтез напівнезамінних амінокислот, таких як тирозин, може включати утворення цієї амінокислоти з фенілаланіну, який є незамінним.

## ТЕМА 5. НУКЛЕЇНОВІ КИСЛОТИ В ОРГАНІЗМІ ГІДРОБІОНТІВ ТА ПРОЦЕСИ ПЕРЕДАЧІ ГЕНЕТИЧНОЇ ІНФОРМАЦІЇ В УМОВАХ ЗМІН НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

### План

1. Хімічний склад і будова нуклеїнових кислот.
2. Коротка характеристика молекулярних механізмів передачі генетичної інформації.
3. Катаболізм нуклеотидів. Кінцеві продукти розпаду пуринових і піримідинових нуклеотидів.

### 1. Хімічний склад і будова нуклеїнових кислот

Нуклеїнові кислоти є важливим компонентом всіх клітин живих організмів і відіграють ключову роль у збереженні та передачі генетичної інформації. Вони являють собою складні біополімери, мономерами яких є нуклеотиди. Кожен нуклеотид включає три основні складові: азотисту основу (пуринову або піримідинову), пентозу (рибозу або дезоксирибозу) та фосфатну кислоту.

Нуклеозиди – це похідні гетероциклічних основ піримідинового або пуринового ряду, які зв'язані з N- або C-глікозидними зв'язками. Є два типи нуклеозидів: похідні D-рибози, що входять до складу РНК, та похідні 2-дезоксид-рибози, які є компонентами ДНК.

Фосфатні естери нуклеозидів називаються нуклеотидами. Мономерні одиниці РНК, де вуглеводом виступає рибоза, відомі як рибонуклеотиди, а мономери ДНК, що містять дезоксирибозу, називаються дезоксирибонуклеотидами.

Нуклеотиди входять не лише до складу нуклеїнових кислот, але й перебувають у вільному стані, або у складі важливих макроергічних сполук – АТФ, ГТФ, ЦТФ, УТФ. Найбільше фізіологічне значення АТФ.

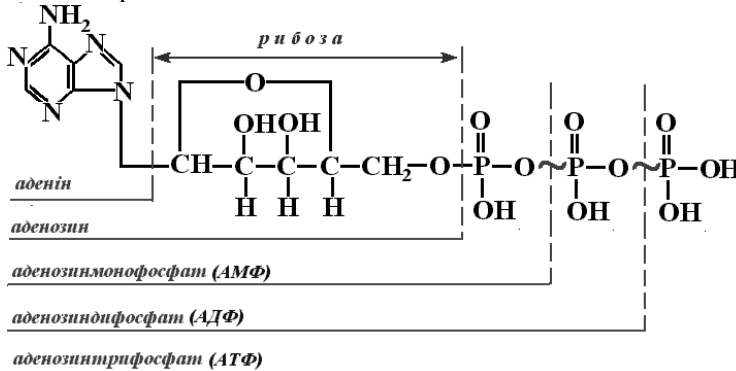


Рис. 1. Будова молекули АТФ

Згідно з результатами наукових досліджень у галузі аквакультури встановлено, що нуклеотиди є відповідними потенційними функціональними кормами для сталого виробництва аквакультури. Нуклеотиди є основними метаболітами, які беруть участь у клітинній діяльності та відіграють ключову роль у рості, фізіологічних, біологічних, енергетичних та інших регуляторних функціях. Дієтичні нуклеотиди підвищують репродуктивну здатність плідників, якість личинок і ріст на ранніх стадіях розвитку, а також покращують кишкову мікробіоту риб і молюсків (Shyam M. et al., 2020).

*Первинна структура* нуклеїнових кислот визначається послідовністю нуклеотидних ланок, ковалентно зв'язаних у неперервний ланцюг. Важливою характеристикою нуклеїнових кислот є нуклеотидний склад, який визначають шляхом вивчення продуктів гідролізу.

*Вторинна і третинна структура ДНК* – це просторова організація полінуклеотидного ланцюга. В 1953 році Дж. Уотсон і Ф. Крік описали вторинну будову ДНК у вигляді подвійної спіралі. Згідно цієї моделі молекула ДНК складається з двох полінуклеотидних ланцюгів, закручених управо навколо спільної осі з утворенням подвійної спіралі, що має діаметр 1,8-2,0 нм. Пуринові і піримідинові основи спрямовані всередину спіралі і між ними виникають водневі зв'язки.

Водневі зв'язки утворюються між аміногрупою однієї основи і карбонільною групою іншої, а також між амідним та імідним атомами Нітрогену. Між аденином і тиміном утворюються два водневі зв'язки, між цитозином і гуаніном – три (рис. 2). Два ланцюги ДНК, що утворюють подвійну спіраль комплементарні між собою (рис. 3). *Комплементарність* ланцюгів забезпечує хімічну основу найважливішої функції ДНК – зберігання і передачі спадкових ознак.

Найрозповсюдженіший тип мутацій ДНК – заміна однієї основи на іншу, що часто спричинює зсув рівноваги у таутомерному кето-енольному перетворенні. Тоді аденін утворює водневі зв'язки з цитозином, а тимін з гуаніном. Це веде до збільшення числа помилок у біосинтезі білка.

Вторинна структура РНК відрізняється – полінуклеотидний ланцюг закручується сам на себе, утворюються водневі зв'язки А-У. Молекула спіралізована не повністю.

*Третинна структура ДНК* – це певне укладання у просторі спіралі ДНК (суперспіралізація). У еукаріот утворюються складні комплекси ДНК з білком, РНК та йонами металів. Білки-гістони мають позитивно заряджені групи діаміномонокарбонних амінокислот (аргініну і лізину). Між ними і негативно зарядженими залишками фосфату виникає іонний зв'язок. Близько 90% усієї ДНК входить до складу нуклеосом.

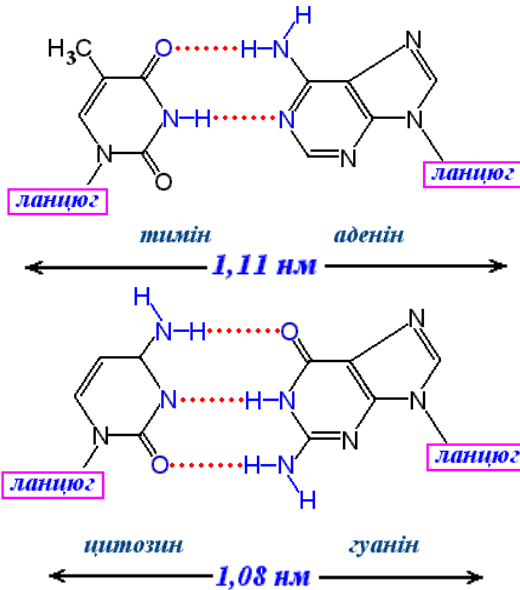


Рис. 2. Пари комплементарних основ

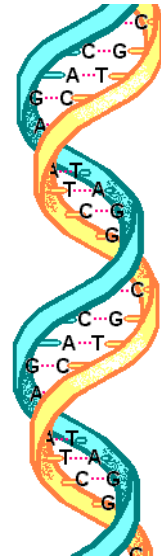


Рис. 3. Подвійна спіраль ДНК

## 2. Коротка характеристика молекулярних механізмів передачі генетичної інформації

Генетична інформація передається у декілька етапів:

- реплікація;
- транскрипція;
- трансляція.

*Реплікація* – це процес синтезу ДНК. Механізм реплікації *напівконсервативний* – у кожній новій синтезованій молекулі один ланцюг «старий» – отриманий від батьківської; другий «новий» – дочірній. З однієї молекули ДНК утворюються дві точні копії матричної молекули.

При реплікації молекули ДНК розплітаються і кожна стає матрицею. Ініціація реплікації відбувається одночасно у

багатьох місцях молекули ДНК. Тут дволанцюгова молекула ДНК має розплетися і утворити петлю, або *реплікативну* виделку. Реплікативна виделка – це та частина молекули ДНК, яка вже розплелася і є матрицею для синтезу дочірньої ДНК.

Після ініціації реплікація відбувається одночасно в обох напрямках вздовж ланцюга ДНК – це механізм реплікації ДНК – двонапрявлена реплікація.

Для синтезу нового ланцюга ДНК необхідні такі компоненти:

- ДНК-матриця, що може бути в одно- або 2-ланцюговій формі;
- дезоксирибонуклеозидтрифосфати (дАТФ, дГТФ, дЦТФ, дТТФ);
- нуклеїнова кислота – затравка (*праймер*) з вільною 3'-ОН групою, до якої приєднується наступна основа;
- ферменти, які здійснюють синтез ДНК – *ДНК-полімерази*.

*Транскрипція* – це процес перенесення інформації від ДНК до РНК. Усі види РНК (*матрична, або інформаційна – іРНК, рибосомальна – рРНК, транспортна – тРНК*) синтезуються відповідно до послідовності основ у ДНК, яка є матрицею. Відмінність між реплікацією і транскрипцією: у процесі реплікації копіюється уся хромосома, у процесі транскрипції – лише окремі гени та групи генів.

Синтез РНК у ядрі каталізує фермент *ДНК-залежна-РНК-полімераза*. Субстратом для її дії є чотири рибонуклеозид-3-фосфати: АТФ, ГТФ, УТФ і ЦТФ. Необхідні також йони  $Mg^{2+}$  і  $Zn^{2+}$ .

Для процесу *ініціації* транскрипції потрібні:

- фермент – ДНК-залежна-РНК-полімераза;
- АТФ або ГТФ;
- частина ДНК (промотор).

*Промотор* – це частина ДНК розміром близько 40 пар основ, з якою зв'язується РНК-полімераза. Тоді відбувається локальне розплітання подвійної спіралі ДНК з утворенням відкритого промоторного комплексу.

*Елонгація* ланцюга РНК – починається приблизно після приєднання 8 нуклеотидів. РНК-полімераза переміщується вздовж ДНК і синтезує РНК (подібно до замка-«блискавки»).

*Термінація* – припинення росту; відбувається на ділянках ДНК, які називаються *термінаторами*, вони багаті на ГЦ-пари.

*Посттранскрипційний процесінг* – процес дозрівання нуклеїнової кислоти, при якому первинний РНК-транскрипт модифікується і перетворюється у зрілу РНК, яка є функціонально активною.

*Генетичний код* зв'язує послідовність основ гену або його РНК-транскрипту з послідовністю амінокислот білка. Код *триплетний*, тобто одній амінокислоті відповідає послідовність з трьох нуклеотидів, що називається *кодоном*. Код не перекривається, тобто перші три основи кодують одну амінокислоту, наступні три – другу амінокислоту і т.д. У коді відсутні коми, тобто немає знаків, які відділяють один кодон від іншого.

Кодони, що визначають одну і ту саму амінокислоту називаються *кодонами-синонімами*, вони переважно відрізняються між собою лише третьою основою. Наприклад, для амінокислоти валіну кодони синоніми – ГУУ, ГУЦ, ГУА, ГУГ. Виродженість коду відбулася у процесі еволюції як фактор пристосування.

Код має три нонсенс-кодони, або стоп-сигнали, для закінчення біосинтезу поліпептидного ланцюга – УАА, УАГ і УГА. Ці нонсенс-кодони впізнають специфічні білки. Подається сигнал і поліпептидний ланцюг відокремлюється від рибосоми.

Два кодони ГУГ (валіновий) і АУГ (метіоніновий) відіграють функції ініціаторів синтезу білкової молекули.

*Трансляція* – це процес декодування мРНК, внаслідок якого інформація з «мови» послідовностей основ мРНК (матричної РНК) перекладається на «мову» послідовностей амінокислот. До місця синтезу білка (рибосом) амінокислоти транспортують відповідні тРНК. Процес сполучення амінокислот зі «своїми» тРНК за участю ферменту аміноацил-тРНК-синтетази називають *рекогніцією* (впізнаванням).



Рибосоми – це молекулярні «машини», призначені для синтезу поліпептидних ланцюгів.

Протягом усього процесу синтезу білка поліпептидний ланцюг, мРНК і відповідна аміоацил-тРНК залишаються приєднаними до рибосом.

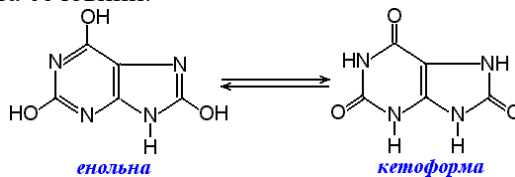
Трансляція включає три процеси: *ініціацію*, *елонгацію*, *термінацію*.

### 3. Катаболізм нуклеотидів. Кінцеві продукти розпаду пуринових і піримідинових нуклеотидів

Перетравлення та всмоктування нуклеотидів відбувається в тонкому кишечнику або шлунку, залежно від виду риб.

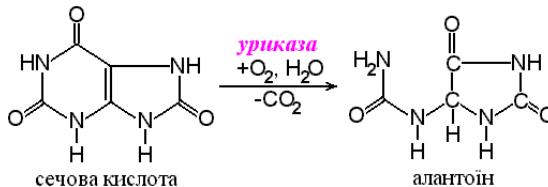
Як правило, у присутності ферментів протеаз і фосфодіестерази нуклеопротейни розщеплюються на нуклеотиди і білок. Нуклеотиди далі розщеплюються ферментом лужною фосфатазою і утворюють нуклеозиди. Ці нуклеозиди поглинаються ентероцитом у формі пурину та піримідину нуклеозидазою (Hess and Greenberg, 2012).

У процесі травлення пурини розщеплюються до сечової кислоти, а піримідини — на бета-аланін і бета-аміноізомасляну кислоту. Піримідини остаточно катаболізуються (деградують) до  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  та сечовини.

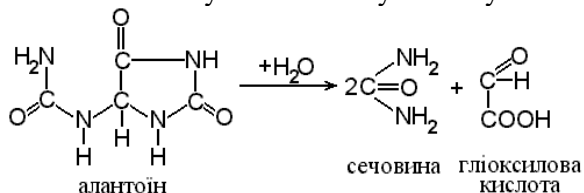


сечова кислота

У більшості тварин кінцевим продуктом катаболізму пуринів є *алантоїн*.



У окремих бактерій і морських безхребетних алантоїн розщеплюється на сечовину і гліоксилову кислоту.



Кінцевим продуктом розпаду піримідинових основ є  $\text{NH}_3$  (амоніак) і  $\text{CO}_2$  (вуглекислий газ) і  $\beta$ -амінокислоти ( $\beta$ -аланін і  $\beta$ -аміноізомаляна кислоти).

## ТЕМА 6. ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ПЕРІОДІВ ІНДИВІДУАЛЬНОГО РОЗВИТКУ РИБ

### План

1. Фази життєвого циклу рибоподібних і риб.
2. Фізіолого-біохімічні особливості основних періодів індивідуального розвитку риб (ембріонального, личинкового, ювенільного, досягнення статевої зрілості).
3. Фізіолого-біохімічна характеристика періоду статевої зрілості.
4. Загальні ознаки процесів старіння риб.
5. Зміни метаболізму в онтогенезі риб.

### 1. Фази життєвого циклу рибоподібних і риб

З екологічної точки зору, життєвий цикл будь-якого виду рибоподібних та риб можна умовно розбити на три основні фази, в яких характеризується наявність конкретних життєвих періодів (Шерман, Пилипенко, 2009):

1. Передрепродуктивна (ювенальна) фаза – це періоди ембріонального розвитку, личинковий стан, а також час досягнення статевої зрілості організмом.
2. Репродуктивна фаза – це період активного розмноження, дорослий організм.
3. Пострепродуктивна фаза – це період старіння.

Кожен життєвий період має свої адаптації, видові реакції і зв'язки з середовищем. Кожен період також відрізняється своїми морфологічними та фізіологічними особливостями. Ці періоди можуть бути поділені на підперіоди або етапи, які є тимчасовими відрізками у розвитку риб та рибоподібних. Під час цих етапів відбувається зростання організму без значних якісних змін, проте домінуючі відносини із середовищем залишаються незмінними.

Конкретний інтервал розвитку риб є *етапом*, під час якого відбувається ріст і поступові якісні зміни, що створюють передумови для переходу на нові етапи. У різних видів риб кількість таких етапів може відрізнятися в залежності від їхньої біології. Кожен етап поділяється на *стадії*, які характеризуються конкретним морфологічним і фізіологічним станом організму. У зв'язку з цим, *перехідну стадію* розглядають як завершальну кожного етапу, що внаслідок складних морфо-фізіологічних перетворень забезпечує перехід на нові етапи розвитку.

Кожен етап якісного розвитку розпочинається із значного прискорення швидкості росту, яка в подальшому поступово уповільнюється.

Від моменту запліднення до природної смерті організму риб виділяють 5-6 періодів.

## 2. Фізіолого-біохімічні особливості основних періодів онтогенезу риб

1. *Ембріональний (зародковий)* період розвитку охоплює час від моменту запліднення яйцеклітини до переходу особини на зовнішнє (екзогенне) живлення. Під час цього періоду зародок живиться жовтком, який отримав від організму матері. Цей період розділяється на два підперіоди:

*підперіод ембріона (ікринки)*, коли розвиток відбувається в оболонці або в тілі самки при живородінні;

*підперіод вільного ембріона (передличинки)*, коли ембріон викльовується з оболонки і далі розвивається за рахунок запасів отриманих від материнського організму – жовтка.

Під час ембріонального періоду розвитку риб характерною особливістю є те, що під час інкубації та розвитку личинок відбувається зменшення абсолютного відсотка органічних речовин (білків, ліпідів, вуглеводів), а також зростання абсолютного і відносного вмісту води (Євтушенко, 2015).

Експериментально встановлено, що протягом двох тижнів після вилуплення у тканинах осетрових риб відбувається *інтенсивний синтез нуклеїнових кислот*, що супроводжується 3-4-кратним зниженням вмісту білка. За відсутності живлення личинок це свідчить про використання в синтезі нуклеїнових кислот, переважно, енергії та продуктів розкладу запасного білка, що підтверджується *збільшенням кількості вільних амінокислот протягом цього періоду*.

Після запліднення і на ранніх стадіях розвитку, включаючи дроблення яйцеклітини, закладення зародкових листків і період гастрюляції, спостерігається *різке зниження вмісту ліпідів, зокрема їх структурних фракцій, таких як фосфоліпіди і холестерин*.

Паралельно з цим, протягом перших 30-годин розвитку організму риб також відбуваються витрати тригліцеридів і глікогену – основних енергетичних запасів, що містяться в яйцеклітині.

У ранньому ембріональному розвитку голкошкірих, костистих риб і амфібій основним субстратом вуглеводного обміну є *глікоген*. Проте в період великого росту овоциту (зародкової клітини, яка відповідає за розвиток нового організму) основним субстратом вуглеводного обміну є не глікоген, а *глюкоза*.

Запасання глюкози у формі полісахариду глікогену обумовлено двома факторами. По-перше, якщо всі запаси глюкози у вигляді глікогену були б вільними, концентрація глюкози у клітині досягла б рівня 0,4 моль/л, що спричинило б значний осмотичний тиск та можливе розривання клітини від надмірного надходження води. По-друге, така висока концентрація глюкози зробила б активний транспорт глюкози неможливим, оскільки рівень глюкози у крові, наприклад,

становить всього 5 ммоль/л. Зберігання глюкози у вигляді глікогену дозволяє значно знизити її концентрацію у клітині до 0,01 мкмоль/л.

На самому початку великого росту овоциту, інтенсивність дихання овоцитів, що є інтегральним показником енергетичного обміну, досягає свого максимального рівня.

Під час розвитку зародків, личинок і мальків риб відбувається зміна механізмів споживання кисню. Ріст і диференціація організму супроводжується зростанням маси та енергетичних потреб, що вимагає збільшення споживання кисню. На ранніх стадіях індивідуального розвитку головною причиною збільшення інтенсивності дихання є помітне зростання швидкості споживання кисню зародками і личинками порівняно з їхнім зростанням маси.

На цьому етапі відбувається швидкий ріст і диференціювання системи дихання, що виявляється в ускладненні механізмів споживання кисню. По мірі розвитку зародків і личинок ускладнюються механізми регуляції дихання, зокрема, під час формування зябер з'являються додаткові механізми контролю, що стосуються поглинання кисню кровоносною системою та його транспортування до різних органів і тканин. На цих стадіях розвитку вже активно функціонують гормональні і нервові механізми, що регулюють процес дихання.

На ранніх стадіях розвитку організм характеризується дуже обмеженим діапазоном стійкості до зовнішніх чинників, оскільки механізми гомеостазу на цей час ще не працюють на повну силу. Тому в цей період онтогенезу спостерігається масова смертність личинок.

*II. Личинковий період* у риб характеризується переходом на зовнішнє (екзогенне) живлення, при цьому зберігаються личинкові органи і ознаки.

У цей час відбувається ріст і розвиток личинок за рахунок зовнішніх джерел харчування. Зазвичай цей період розпочинається невдовзі перед кінцевою резорбцією жовткового матеріалу. Проте у деяких личинок цей період іноді може затримуватися, і в такому випадку організм починає

використовувати власні запаси органічних речовин, що веде до голодування. Після переходу на зовнішнє живлення подальший розвиток і ріст відбуваються за рахунок трансформованої їжі.

З моменту переходу на зовнішнє живлення спостерігається систематичне зниження ефективності трансформації засвоєних органічних речовин в тканинах організму. Також змінюється спрямованість обміну речовин, проявляється поступове нагромадження ліпідів, збільшується синтез деяких жирних кислот та зростають витрати вуглеводів. По мірі зростання молоді зменшується вміст води, білка і золи, тоді як калорійність риб зростає.

Під час личинкового періоду риб відбувається *розширення діапазону стійкості особин* до різних чинників водного середовища за рахунок формування структур, які забезпечують здійснення найважливіших функцій, таких як дихання, виділення, живлення, рух та інші. Все це супроводжується зростанням розмірів і маси тіла.

В межах нестатевозрілого стану організму виділяють два підперіоди: мальковий і статевого дозрівання.

*III. Ювенільний (мальковий) період онтогенезу починається після личинкового і триває до періоду статевого дозрівання.*

Під час цього періоду відбувається перехід від личинкової до малькової будови організму. Ця перебудова має різну тривалість – від кількох днів, як у оселедцевих і тріскових, до декількох місяців у деяких камбалових, і до декількох років у вугрів. У цей період відбувається наповнення повітрям плавального міхура у кісткових риб, а також остаточне становлення найважливіших фізіологічних функцій організму, таких як дихання, живлення та виділення. Але у деяких видів у цей період підвищується природна смертність.

Жирність і калорійність риб у цей період зростає.

Після метаморфозу зростання маси тіла мальків відбувається за рахунок росту клітин і маси позаклітинної речовини, а не шляхом проліферації.

Відбувається інтенсивний лінійний ріст і зростання вмісту білка в сухій речовині. Вміст вуглеводів і ліпідів поступово

зростає, а вміст зольних елементів зменшується. Синтез білка і ліпідів в організмі цього літоку впродовж першого сезону нагулу змінюється з часом – вкінці сезону сповільнюється синтез білків, але посилюється нагромадження ліпідів. Також змінюється фракційний склад ліпідів і жирні кислоти у їх складі. Впродовж першого року життя в організмі деяких видів риб, наприклад салаки, зростає частка тригліцеридів серед жирів і знижується вміст холестерину. Крім зміни частки білків і ліпідів протягом ювенільного періоду зростає відносний вміст вуглеводів у сухій речовині.

Існує класифікація, у якій виділяють *період статево незрілого організму*, коли зовнішній вигляд тварини стає близьким до дорослого;

але статеві органи ще недорозвинені і вторинні статеві ознаки або ледь розвинені або зовсім не розвинені.

Це період *досягнення статевої зрілості (IV)*, коли відбувається швидкий розвиток і ріст статевих клітин – сім'яних клітин і овоцитів. В овоцитах починається відкладання поживних речовин. В цілому гонади самців і самиць швидко збільшуються в розмірах. Важливо відзначити, що для більшості риб час досягнення статевої зрілості пов'язаний з досягненням певного розміру, а не з віком.

В цей період розвивається нова форма обміну – генеративний обмін, який спрямований на утворення і дозрівання гамет, та забезпечення ефективного нересту. В період перед досягненням статевої зрілості, значна частина споживаної їжі спрямовується на накопичення жирових запасів у організмі, а не білка.

Євтушенко М.Ю. (2015) вказує на те, що у риб з прискореним процесом визрівання спостерігається зниження абсолютної та відносної плодючості, а також відносної кількості сухої речовини і жиру у гонадах, розмірів і маси ікри, а також абсолютної кількості сухої речовини, білка і жиру в одній зрілій ікринці порівняно з особинами того ж покоління, які визрівають на рік пізніше.

Обмін речовин у період досягнення статевої зрілості відрізняється у самців та самиць. У самців спостерігаються

менші витрати на генеративний обмін порівняно з самицями. Однак, вони витрачають більше енергії під час процесу нересту. Зменшені витрати пластичних і енергетичних речовин на генеративний обмін призводять до того, що самці багатьох видів риб досягають статевої зрілості раніше самиць.

Досягнення статевої зрілості у риб також пов'язане з накопиченням в організмі певної кількості біологічно активних речовин, таких як вітаміни, ферменти, амінокислоти і жирні кислоти. У деяких особин одного покоління, яким не вдається нагромадити достатньо резервних речовин в організмі, перехід овоцитів у період трофоплазматичного росту може затриматися, що призводить до подовження цього періоду на рік (або кілька років).

У рано дозріваючих особин вітелогенез (від лат. vitellus — жовток і грец. genesis — зародження, утворення, синтез і накопичення жовтка в жіночих статевих клітинах тварин – овоцитах, що розвиваються, в період овогенезу) починається за менших вихідних розмірів овоцита.

Під час вітелогенезу зростання розмірів і маси овоцитів, очевидно, залежить як від розмірів на початку трофоплазматичного росту, так і від кількості пластичних і енергетичних речовин, які організм може використовувати для розвитку статевих продуктів. У рано визріваючих риб ця кількість органічної речовини в абсолютному і відносному значенні менша, ніж у особин, які визрівають пізніше у тому ж поколінні. У цих особин формування меншої ікри зумовлене меншим вихідним розміром овоцитів під час періоду протоплазматичного росту та меншою доступністю пластичних і енергетичних ресурсів для генеративного обміну. Отже, окремі особини в одному поколінні досягають статевої зрілості у різному фізіологічному стані.

### **3. Фізіолого-біохімічна характеристика періоду статевої зрілості**

*V. Період статевої зрілості* – це фаза життєвого циклу дорослого організму, коли він у певний період року здатний



відтворювати собі подібних. У разі наявності вторинних статевих ознак, характерних для даного виду, вони також проявляються у цей період.

Початок цього періоду пов'язаний з активною участю особин у процесі відтворення популяції та швидким розвитком і ростом статевих клітин. Протягом росту і розвитку зародкових клітин, починаючи вже з третьої стадії зрілості, значно зростає вміст білка, жиру і глікогену в гонадах риб. В сім'яниках і яєчниках нагромаджуються біологічно активні речовини, у т.ч. вітаміни, їх калорійність зростає.

У яєчниках відкладається в 1.5-3 рази більше ліпідів і білків, ніж у сім'яниках; глікоген, навпаки, накопичується переважно сім'яниками.

Речовини для формування гонад надходять з екзогенних джерел під час підготовки до осіннього нересту риб у бореальних районах і між окремими порціями ікрометання у видів з тропічних і субтропічних районів. У риб з високих широт часто відсутні умови для переднерестової відгодівлі і повноцінного накопичення поживних речовин, тому спостерігаються регулярні пропуски нерестів.

У ході вітелогенезу частина ікри може резорбуватися, але це сприяє дозріванню наступних порцій.

Моноциклічні види, які розмножуються лише раз у житті і гинуть після нересту від незворотного виснаження і порушення регуляції, не мають гомеостатичних механізмів, які забезпечують їх виживання після розмноження. Внаслідок у високої смертності вивільняються кормові ресурси для наступних поколінь або суміжних видів.

У поліциклічних риб нерести відбуваються кілька разів, і кожен наступний нерест відбувається при іншому фізіологічному стані риб. Це створює оптимальні умови для росту і розвитку зародкових клітин в організмі. Проте цей процес може призводити до складнощів у підтриманні гомеостазу організму, які розв'язуються різними способами, такими як пропуск нерестів, використання екзогенних джерел органічних речовин або резорбція частини овоцитів.

В онтогенезі риб після досягнення статевої зрілості і зростання віку тварини, постійно зростають витрати на генеративний обмін на фоні *зниження інтенсивності біосинтетичних процесів, зокрема синтезу білка*. Поступово знижується ефективність асимільованої їжі на приріст соматичних клітин.

Через зниження синтезу білка на фоні зростаючого генеративного обміну і вікових змін ступінь післянерестового виснаження риб збільшується з кожним нерестом.

Знижується активність ряду ферментів, зокрема нуклеаз. Знижується вміст води в тілі риб.

Протягом періоду зрілості зростає вміст жиру і коливання цього вмісту залежно від сезону. Загалом фракційний склад ліпідів змінюється – зменшується вміст фосфоліпідів, а також поліенових жирних кислот (основних донорів енергії на ранніх етапах розвитку), а тригліцеридів – зростає. Також зростає відносний вміст моноенових жирних кислот і глюкози. В печінці і м'язах зростає вміст глікогену.

У статевозрілих риб з віком значно збільшується маса тіла. Багато видів досягають статевої зрілості при масі тіла, яка становить від 1/5 до 1/10 від кінцевої. Збільшення індивідуальної абсолютної плодючості риб прямо пропорційне їх масі тіла. Отже, швидке збільшення маси тіла призводить до зростання відтворювального потенціалу нерестового стада.

#### **4. Загальні ознаки процесів старіння риб**

*V. У період старості* статеві функції згасає, і ріст у довжину припиняється або значно сповільнюється.

Старіння – це стан організму, коли порушується нормальний обмін речовин, більшість живильних ресурсів використовуються для підтримання життя, а не для розмноження. У старих особин зменшується якість та кількість нащадків, і часто порушується періодичність розмноження. Від певного віку знижується відносна маса статевих продуктів, їх зростання зупиняється, а потім починається зменшення. Зменшення інтенсивності обміну жирних речовин, збільшення

вмісту води в органах і тканинах – це також ознаки старіння. У старших особин відбувається значне зниження запасу глікогену в організмі, що може бути спричинене послабленням активності ферментів, що каталізують процеси фосфорилування глюкози. Під час нерестового та післянерестового періодів гостро відчувається протиріччя між процесом відтворення і підтриманням гомеостазу, коли виснаження досягає піку. З плином часу знижується ефективність синтезу білка, а пізніше – жиру, і зменшується ефективність відтворення. Риби, які ростуть швидко і рано визрівають, менше разів нерестяться і швидше старіють, використовуючи свої фізіологічні та біохімічні ресурси для росту, не відводячи їх на розмноження. Натомість, повільно зростаючі риби, які визрівають пізніше, залишаються в нерестовому стадії довше.

## 5. Зміни метаболізму в онтогенезі риб

Кожен період розвитку має спільні риси для усіх видів риб і певні видові особливості взаємодії між організмом і середовищем. Впродовж періодів яйця і ембріона провідні відносини і пристосування виникають в системах забезпечення дихання і захисту від хижаків. Пізніше провідними стають харчові відносини, ще пізніше до них додаються взаємозв'язки, що виникають на ґрунті розмноження.

Кожен етап розвитку має свою специфіку в співвідношенні зростання білка і накопичення жиру. У ранні періоди росту до досягнення статевої зрілості, основні харчові ресурси спрямовані на лінійний ріст риби, особливо на збільшення білкових запасів (спостерігається *позитивний азотистий баланс*). Це може бути стратегією захисту від хижаків, оскільки більші організми стають менш доступними для поїдання. На наступному етапі розвитку лінійний ріст має другорядне значення і основна енергія використовується для розвитку статевих залоз і накопичення запасів для періодів голодування під час міграцій, зимових періодів і розмноження. Зазвичай на цьому етапі спостерігається *азотиста рівновага*, що свідчить про здоровий стан організму. У старості організм може

накопичувати лише жири для забезпечення обміну під час періодів вимушеного голодування, це період негативного азотистого балансу.

## ТЕМА 7. СЕЗОННА ДИНАМІКА МЕТАБОЛІЗМУ В РІЗНИХ ВИДІВ РИБ

### План

1. Сезонні зміни обміну білків.
2. Сезонні зміни обміну жирів.
3. Сезонні коливання вмісту вуглеводів.
4. Сезонні коливання генеративного обміну і «біологічний годинник» у риб.
5. Сезонні ритми фізіологічних процесів у риб різного віку і статі.

### 1. Сезонні зміни обміну білків

Навесні закономірно ріст риб прискорюється, а восени сповільнюється. Вміст білка, використаний під час зимівлі та у процесі нересту, відновлюється в організмі через 1-2 місяці після нересту. В цілому динаміка вмісту білка в м'язах риб залежить від співвідношення двох процесів (фаз річного циклу):

- синтезу, накопичення впродовж періоду нагулу;
- використання на енергетичний і генеративний обмін під час зимівлі, міграції до місця нересту та самого нересту; споживання впродовж зимувального, переднерестового і нерестового періодів.

Чинники які впливають на процеси синтезу білка у період нагулу: температура, забезпеченість кормом та ефективність засвоєння асимільованого білка, яка в свою чергу залежить від фізіологічного стану особини, віку, активності ферментів.

Розмір жирових запасів і швидкість їх використання впливає на швидкість використання білка, отже використання жирів на потреби енергетичного обміну зберігає білок в організмі риб.

Річний цикл зміни вмісту білка включає шість фаз (Євтушенко, 2015):

- 1) Фаза повільного накопичення білка. У нестатевозрілих риб зростання відбувається поступово через те, що оптимальна температура ще не досягнута, споживання їжі мале; у статевозрілих риб спочатку відбувається заміщення використаного білка м'язів. Цим можна пояснити не високу швидкість приросту білка.
- 2) Фаза швидкого накопичення білка в організмі в умовах оптимальних температур.
- 3) Фаза сповільнення, яка пов'язана зі зниженням температури восени.
- 4) Фаза стабілізації – вміст білка не змінюється, процеси обміну здійснюються за рахунок запасів жиру.
- 5) Фаза інтенсивних витрат настає після використання запасів жиру; у статевозрілих риб білок використовується на енергетичний і генеративний обмін.
- 6) Фаза зменшення вмісту білка настає після завершення визрівання яєчників; глікоген, який посилено синтезується у печінці перед нерестом, і залишки запасів жиру використовуються на енергетичний обмін у самиць.

У самців на генеративний обмін м'язові білки майже не використовуються. Але під час нересту м'язові білки використовуються в процесах енергетичного обміну більше, ніж у самиць.

У другій половині нагульного періоду є помітні відмінності у зростанні маси білка між рибами, що мають весняний і осінній нерест. Наприклад, у більшості видів риб, які нерестяться восени, спостерігається активний розвиток гонад та відповідні гормональні зсуви, що призводять до зменшення інтенсивності білкового приросту. Навіть при наявності сприятливих кормових і температурних умов водойм, цей процес може бути уповільненим.

З іншого боку, у осінньонерестуючих риб процеси дозрівання гонад відбуваються у другій половині нагульного періоду, тому м'язові білки майже не використовуються для генеративного обміну речовин. Розвиток гонад відбувається за

рахунок екзогенних джерел. Це призводить до менших сезонних змін у вмісті білка у тканинах осінньонерестуючих риб порівняно з видами, які нерестяться навесні (Євтушенко, 2015).

## 2.Сезонні зміни обміну жирів

Амплітуда сезонних коливань абсолютного вмісту жиру в організмі риб з різною екологією може досягати 400-600% і більше, тоді як коливання вмісту білка зазвичай не перевищує 40%. Більша амплітуда коливань вмісту жиру призводить до більшої тривалості періодів зростання і зменшення його вмісту. Максимальний вміст жиру зберігається лише декілька тижнів. Річний цикл нагромадження і використання жиру має простіший характер, порівняно з динамікою білків (Євтушенко, 2015):

- немає вираженого періоду стабілізації вмісту жиру.
- витрати жиру в зимово-весняний період відбуваються рівномірно.
- періоди зростання і зменшення вмісту жиру виражені менш чітко.

У риб різної екології спостерігається різна динаміка сезонних змін у вмісті жиру в їх тканинах. Наприклад, для тріскових риб характерне швидке відновлення вихідного рівня жирових ресурсів.

У деяких видів риб вже через 1-2 місяці після нересту запаси жиру в організмі відновлюються до рівня максимуму наступного року. При цьому максимальний вміст жиру в печінці, що є основним жировим депо організму, у цих риб спостерігається приблизно на 3-5 тижнів раніше, ніж максимальний вміст білка в м'язах.

Вже через декілька тижнів після досягнення максимуму жирові запаси починають зменшуватись, забезпечуючи підтримання обміну в зимовий і весняний сезони. Найшвидше жири використовуються в процесі нересту, коли вони забезпечують різке зростання інтенсивності активного обміну.

В оселедцевих і скумбрієвих риб, які відзначаються нагромадженням жиру в підшкірних шарах сполучної тканини

та у м'язових м'ясоптах, максимальний вміст жиру спостерігається після завершення процесу приросту білка.

У риб з осіннім нерестом, таких як осіння салака, форель струмкова та мармурова нототенія, процеси нагромадження жиру в основному відбуваються синхронно з білковим ростом. Однак мінімум вмісту жиру і білка не співпадають у часі.

У різних видів риб спостерігається зміна складу жирів (фракційного і жирнокислотного) протягом сезону. У першій половині нагульного періоду оселедцеві риби та деякі інші види активно накопичують перероблені жири з їжі, переважно гліцериди. Протягом середини нагульного періоду тригліцериди складають 70-90 % жирів, проте потім їх частка зменшується через накопичення фосфоліпідів і стеринів (холестерину). Цей зсув у накопиченні цих фракцій ліпідів пов'язаний зі зміною активності печінки протягом другої половини нагульного періоду: на початку печінка не може ефективно переробляти великий потік жиру, тому накопичуються переважно неперероблені жири з корму, а в кінці періоду, при зниженні загальної інтенсивності жирового обміну, печінка починає активно синтезувати специфічні ліпіди.

У риб, таких як оселедцеві, лососеві та камбалові, що відзначаються першочерговим нагромадженням жиру в порожнині тіла, цей жир використовується в кінці літа. Це є додатковим джерелом для синтезу фосфоліпідів і стеринових ефірів. Однак, не зважаючи на це, основним джерелом надходження жирів до організму залишається їжа протягом цього періоду.

Під час періодів нересту, зимових міграцій та в умовах зимівлі риби в основному використовують гліцериди як джерело енергії. У тріскових, камбалових і оселедцевих риб фосфоліпіди використовуються переважно для енергетичного обміну, і лише в обмеженій мірі вони беруть участь у генеративному.

Для забезпечення енергії метаболічних процесів першочергово використовуються тригліцериди, які зберігаються в основних жирових депо організму. У тріскових риб ці тригліцериди знаходяться в печінці, у оселедцевих, скумбрії та ставриди – у жирах порожнини тіла, а потім у жирах червоних

м'язів. Лише після вичерпання запасів тригліцеридів з основних депо організму починають використовуватись тригліцериди, що містяться у м'язах. Структурні фракції ліпідів використовуються останніми.

У тріскових риб на початку нагулу, одночасно з нагромадженням тригліцеридів, відбувається синтез білково-ліпідних комплексів. Ці комплекси відновлюють речовини м'язів, що були використані під час зимівлі і нересту. Оскільки ліпідна частина цих комплексів містить до 50-70 % фосфоліпідів, їх вміст у м'язах збільшується. Протягом формування статевих продуктів першочергово використовуються фосфоліпіди з печінки, а потім – фосфоліпіди, які знаходяться у м'язах.

### 3.Сезонні коливання вмісту вуглеводів

Характеристика обміну вуглеводів у риб та сезонні коливання їхнього вмісту визначають легкість мобілізації вуглеводних запасів, їх швидке відновлення та здатність виділяти значну кількість енергії за найкоротший час.

Основними депо глікогену в організмі є печінка і м'язи. У деяких видів риб у печінці вміст глікогену може становити 10-15 %, в м'язах – десятки або навіть сотні міліграм-процентів. Варто відзначити, що у червоних м'язах вміст глікогену значно вищий, ніж у білих м'язах.

Збільшення вмісту глікогену в печінці під час останніх стадій розвитку статевих продуктів є результатом інтенсивної мобілізації білково-ліпідних комплексів у м'язах, при цьому частина продуктів розпаду білків використовується для глюконеогенезу. Після нересту вміст глікогену в статевозрілих риб знижується до мінімуму. Протягом річного циклу вміст глікогену в печінці і м'язах самок вищий, ніж у самців. Глікоген у організмі самців швидше використовується протягом зимівлі та нересту, порівняно з самками.



#### 4. Сезонні коливання генеративного обміну і «біологічний годинник» у риб

Біологічний цикл статевозрілої популяції риб визначається процесами генеративного обміну. Саме тому обсяги синтезу білка і накопичення жиру в організмі визначають кількісні показники репродукції. Таким чином, між процесами соматичного росту та зберігання енергетичних резервів в організмі, з одного боку, та процесами генеративного обміну, з іншого, існують тісні взаємозв'язки.

Зі збільшенням кількості послідовних нерестів у риб відносна маса продукованих статевих продуктів також збільшується. Одночасно з цим зростає ступінь виснаження риб. Воно викликане витратами органічних речовин з тіла на процеси генеративного обміну, а саме речовин з печінки, крові, м'язової та сполучної тканини.

Поміж іншого, активація процесів зрілості статевих клітин пов'язана зі зміною спрямованості нейрогуморальної регуляції. У кінці періоду нагулу, у риб, які мешкають у північних районах, спостерігається сповільнення темпів білкового росту, оскільки розвиток статевих органів гальмує цей процес. Також, у жирах цих риб найбільше накопичуються сполуки, що важливі для генеративного обміну.

Зміна довжини дня слугує основним годинником для сезонних ритмів у нижчих хребетних. Фізіологічні процеси, пов'язані з розмноженням риб, тісно залежать від фотоперіоду через нейроендокринну систему. Фотоперіод діє як ключове "реле часу", що регулює послідовність фізіологічних подій: розмноження, нагул, накопичення енергії, і періоди спокою (зимівля в риб північних регіонів). *Фотоперіодизм* – реакція організмів на добовий цикл освітлення, зустрічається у рослин і тварин, і впливає на інтенсивність фізіологічних процесів.

Довжина дня впливає на риб через їхні органи зору, інформація, що надходить до ЦНС через рецептори, активує "ланцюгову гормональну реакцію". Це включає активацію низки ферментів, що викликають відповідну поведінку або фізіологічну реакцію. У багатьох видів риб (прісноводних,

прохідних, морських, таких як палії, лососі, кефалі та інші) експериментальне зміщення фотоперіоду може затримати чи прискорити період нересту на 2-4 місяці. Це свідчить про можливість зміни налаштування біологічного годинника організму риб.

Короткі осінні дні необхідні для переналаштування біологічного годинника та підготовки ендокринної системи до періоду зниженої активності – зимівлі. В бореальних популяціях, таких як тріска та річкова камбала у Білому морі, процес вітелогенезу переривається зі зменшенням довжини світлового дня до 10 годин, а знову починається навесні, коли довжина дня зростає до 12 годин. У популяціях цих видів, що проживають ближче до південних широт, наприклад у Балтійському морі, вітелогенез починається пізньою осені і триває без перерви до весни. Це свідчить про різну чутливість окремих популяцій до фотоперіоду, або про сумісну дію сигнальних факторів, таких як температура та довжина світлового дня. Важливо відзначити, що при більшій довжині світлового дня ріст прискорюється, порівняно з осіннім періодом за тих же температурних умов.

## **5. Сезонні ритми фізіологічних процесів у риб різного віку і статі**

У риб як і всіх класів хребетних тварин існують загальні тенденції зміни характеру сезонних фізіолого-біохімічних ритмів впродовж життя: у молодих тварин тривалість періодів росту довша, і сезонні ритми їхніх фізіологічних процесів менш виражені, порівняно з дорослими особинами. З віком тривалість періоду росту скорочується. Крім того, із зростанням віку збільшується амплітуда сезонних коливань морфофізіологічних і біохімічних показників.

У процесі онтогенезу збільшується тривалість періоду, потрібного для відновлення витрачених під час зимівлі і нересту ресурсів органічних речовин, тоді як тривалість білкового росту, жиронакопичення і визрівання гонад скорочується. Наприклад, у м'язах старших риб протягом зимівлі і нересту вміст білка

знижується у більшій мірі, ніж у молодих. Крім того, амплітуда сезонних змін у всіх вивчених ознак у старших особин є більшою, ніж у молодших.

У нестатевозрілих особин деяких видів риб, зокрема тріскових, коливання відносної маси і жирності печінки, як правило, є досить значними. Це пояснюється тим, що м'язи у нестатевозрілих риб використовуються у найменшій мірі як джерела для пластичного і енергетичного обміну. З віком ступінь використання структурних речовин м'язів для потреб генеративного обміну збільшується.

У риб виявляються різні патерни накопичення жиру протягом року, залежно від сезону та їхнього віку. Це може бути пов'язано з неспівпаданням ритмів фізіологічних процесів у риб різного віку, що впливає на їхню міграцію, нерест, поведінку та розподіл у водоймі. Отже, якщо сума сезонних фізіологічних циклів окремих особин визначає річний біологічний ритм покоління, то аналогічна сума для вікових груп, які складають популяцію, визначає річний біологічний ритм цієї популяції.

Сезонні ритми фізіологічних процесів у різних статей риб виявляють певну асинхронність, особливо це помітно у донних видів риб. У зимовий період вміст білка у самців донних і придонних видів риб знижується незначно, тоді як у самок частина білка використовується для синтезу оовітеліну, що вимагає більших енергетичних витрат. У нерестовий період самці залучають м'язові білки у свій енергетичний обмін через виснаження жирових резервів. Загалом, швидкість нагромадження і витрат жиру у самців протягом річного циклу вища, ніж у самок.

Ритми розвитку гонад у самців і самок різняться. У самців веснянонерестуючих риб після завершення білкового росту відразу ж починається розвиток сім'яників, на відміну від самиць. Восени у самців в сім'яниках майже завершується нагромадження білків, нуклеїнових кислот і жиру. Під час нересту і негайно після нього вміст жиру в печінці самців нижче, ніж у самиць, через підвищений енергетичний обмін та тривалість нересту у самців.

Асинхронність сезонних ритмів метаболічних процесів у самців і самиць риб різного віку визначає нерівномірний приріст жиру в популяції протягом року. У першу половину нагульного сезону нестатевозрілі риби і молодші самці забезпечують основний приріст жиру, у другу половину – самиці і старші самці. Щодо білка, на початку нагульного сезону основний його приріст відбувається за рахунок молодих риб, у середині – за рахунок представників популяції середнього віку, а в кінці – за рахунок старших риб.

## **ТЕМА 8. ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ОКРЕМИХ ПЕРІОДІВ РІЧНОГО БІОЛОГІЧНОГО ЦИКЛУ РИБ**

### План

1. Вступ.
2. Післянерестовий період.
3. Нагульний період.
4. Зимівля риб.
5. Переднерестовий період.
6. Нерестовий період.
7. Сезонна динаміка обміну речовин у риб.

### **1. Вступ**

Найважливішою сезонною активністю риб, як і інших тварин, є розмноження. Для успішного розмноження необхідна синхронізація фізіології, анатомії і поведінки представників обох статей. Нерест відбувається, коли обидві статі завершили гаметогенез та дозрівання статевих клітин, мають розвинені вторинні статеві ознаки і проявляють готовність до нересту, а також прибули до належного місця нересту одночасно. Чинники довкілля ймовірно запускають кожен етап репродуктивного циклу. Тварини отримують сигнали з довкілля залежно від сезону, особливо ті, які можуть забезпечити виживання личинок. Найбільш імовірними сигналами є наприклад розвиток планктону, зміна температури моря, зміни течій. Вони зазвичай

пов'язані з сезонними, циклічними кліматичними явищами, такими як мусонні дощі, висхідні течії (наприклад, Ель-Ніньо) і температурні цикли.

Сезонність властива більшості родин риб, але пори року визначаються по-різному в помірних і тропічних умовах існування. Більшість видів у помірних широтах нерестяться навесні або влітку, деякі – восени та взимку. Умови, що сприяють росту та виживанню личинок, є основними детермінуючими у процесах розмноження. У помірній зоні весна і літо є періодами максимальної харчової доступності та продуктивності, а також періодами максимального розвитку рослинності як захисту для личинок і мальків. Прісноводні риби помірнього клімату проходять репродуктивні цикли, на які сильно впливають зміни фотоперіоду (довжини дня) і температури.

Хоча багато риб у тропічних і навіть субтропічних регіонах розмножуються цілий рік (наприклад, живородні риби, численні рифові види), навіть ці види демонструють періоди піку репродуктивної активності, які припадають на відносно передбачуваний час року.

Риби, що живуть у помірній зоні, бореальних і арктичних кліматичних умовах, проявляють значну сезонну мінливість у своєму метаболізмі. Ця мінливість є результатом сезонних фізіологічних ритмів, які визначаються коливаннями температури, рівня води та солей у середовищі, освітленості та доступності їжі. Така адаптація має своєю метою підтримувати оптимальні умови для ключових процесів у популяції, таких як розмноження, ріст і розвиток, під час сприятливих періодів.

Створення *теорії річних циклів* спонукало дослідження сезонних фізіологічних ритмів у риб. Згідно з цією теорією, *річний цикл* визначається як період онтогенезу, під час якого відбувається повна послідовність життєвих процесів у популяції. Річний цикл поділяється на *періоди*, які представляють собою якісно своєрідні стійкі стани, що характеризуються особливостями життєдіяльності популяцій тварин. Ці періоди мають якісно виражену специфіку для різних

екологічних груп риб. Кожен з них відрізняється за характером метаболічних процесів, їхнім рівнем і напрямком.

Річний біологічний цикл у статевозрілих риб включає такі періоди (Свтушенко, 2015):

- післянерестовий, з міграцією від місць нересту до місць нагулу;
- нагульний; період, коли риби активно шукають їжу і харчуються;
- зимувальний, який включає зимувальну міграцію;
- переднерестовий, який включає нерестову міграцію, підготовку до нересту;
- нерестовий: період розмноження риб.

У різних видів риб з різною екологією відзначається індивідуальна специфіка окремих періодів річного циклу. Кормові, нагульні та нерестові міграції проявляються по-різному у різних видів. Деякі види риб живляться під час зимівлі та перед нерестом, в той час як інші не роблять цього. У деяких видів риб ріст, накопичення жиру та дозрівання гонад відбуваються в різні періоди, тоді як у інших ці процеси відбуваються в значній мірі одночасно.

У риб з осіннім нерестом процес визрівання гонад відбувається під час активного живлення майже одночасно з процесами росту і накопичення жиру. У тих видів, які не живляться в період зимівлі і перед нерестом, розвиток статевих продуктів відбувається завдяки внутрішнім ресурсам організму. Це означає, що у видів, які мешкають у високих широтах та мають зимовий або весняний нерест, формування гонад практично завершується наприкінці нагульного періоду. Така динаміка спостерігається, наприклад, у наваги, біломорської тріски та річкової камбали.

У арктичних районах багато видів морських риб, таких як навага і полярна камбала, живляться майже протягом усього року, включаючи період зимівлі при низьких температурах (до – 1,5°C). Лише під час нерестового періоду живлення може бути повністю припинене. Проте розвиток статевих продуктів у цих риб продовжується протягом зимового періоду за рахунок резорбції білків з крові, сполучної і м'язової тканини.

Інтенсивний розвиток гонад відбувається вже після зимівлі в період переднерестової міграції. У бореальних видів переднерестовий період також розпочинається з переднерестової міграції. Проте в них гонади майже повністю сформовані, і переднерестове живлення виражено слабко. У цей час для дозрівання гонад і енергетичного обміну вони використовують резерви жиру, а потім і білка.

## 2. Післянерестовий період

Цей період є часом максимального виснаження для бореальних і арктичних риб. Спочатку спостерігається найменша калорійність органів і тканин, і витрачаються не лише запаси жирів, але і частина структурних ліпідів і білків. Протягом цього періоду відбувається незворотне виснаження і масова смертність у моноциклічних риб, а також з кожним наступним нерестом зростає смертність у поліциклічних риб.

Після нересту органи і тканини риб стають обводненими, зменшується проникність мембран, підвищується вразливість до інфекцій та інвазій, а також знижується рухливість. У цей період самці зазвичай демонструють вищий рівень виснаження в порівнянні з самками.

Пізніше, протягом післянерестового періоду відбувається відновлення відносного вмісту жиру і білка в організмі риб. Це відбувається переважно завдяки нагульній міграції, під час якої багато видів риб, зокрема хижакі, активно полюють. У самців всіх видів риб інтенсивність нагромадження жиру у післянерестовий період вища, ніж у самиць. Відновлення м'язових білків потребує значних енергетичних витрат, які забезпечуються дисиміляцією жирів. У районах з різко вираженими сезонними коливаннями температури і коротким періодом нагулу відновлення відбувається швидко, як у тріски, річкової камбали і оселедця у Білому морі. У популяціях бореальних видів, що населяють південну частину ареалу, цей процес може тривати декілька місяців, як у тріски і пікші у Північному морі.

У риб з осіннім нерестом виснаження після нересту зазвичай менше. Під час початку післянерестового періоду інтенсивність живлення риб настільки велика, що деякі сполуки відкладаються у майже незмінному вигляді, подібно до того, як вони надходять з їжею. Це особливо стосується жирів, які відкладаються у порожнині тіла у пелагічних риб або у печінці у тріскових. Практично це є неперероблені жири їжі, які головним чином складаються з тригліцеридів. Також відновлюється вихідний вміст білка, в тому числі і в сироватці крові.

### 3. Нагульний період

Цей період є ключовим для організму риб, оскільки відбувається основний приріст пластичних і енергетичних речовин. Тривалість цього періоду у риб різної екології і походження може варіюватися. Наприклад, у бореальних видів, що населяють субарктичні області їх ареалу, таких як оселедець, річкова камбала і тріска, нагульний період зазвичай не перевищує 5 місяців.

Впродовж нагульного періоду у риб відбувається активний білковий приріст, нагромадження енергетичних резервів, а також значна частина приросту речовин гонад. У південних частинах ареалів цих видів риб нагульний період зазвичай триваліший. Чим коротший цей період, тим інтенсивніше відбуваються процеси росту, накопичення енергетичних резервів і генеративного обміну.

Донні малорухливі риби мають обмежені можливості активно освоювати райони з підвищеною продуктивністю, а їх забезпеченість їжею переважно залежить від місцевих умов і щільності популяцій. З оптимальними літніми температурами бореальні риби демонструють інтенсивний лінійний і ваговий ріст.

Зі зниженням температури восени швидкість білкового росту зменшується, і починається інтенсивне донакопичення жиру. На початку і середині нагульного періоду в депо організму відкладаються переважно тригліцериди, але в кінці періоду посилюється відкладення структурних ліпідів. Ця друга



фаза нагромадження жирів тісно пов'язана з початком визрівання гонад.

У арктичних видів температурні оптимуми для білкового росту і накопичення жиру зазвичай нижчі, ніж у бореальних видів. Це означає, що арктичні види можуть нагромаджувати жир при низьких, навіть мінусових температурах.

У південній частині ареалу арктичних видів риби температури води в літні місяці можуть перевищувати оптимальні для них. Тому основний нагульний період у цих районах, наприклад, для наваги і полярної камбали у Білому морі, може бути зсунутий на кінець літа і осінь. Це означає, що вони активно живляться і накопичують жир пізніше у сезоні, коли температури відповідають їхнім оптимальним значенням.

Отже, загалом для риби з весняним і літнім нерестом спостерігається розмежування основних процесів обміну речовин. Період інтенсивного білкового росту змінюється періодом жиронакопичення, а визрівання гонад починається після накопичення в жирових депо структурних фракцій ліпідів. У осінньонерестуючих риби ці процеси здійснюються синхронно. Періоди максимального білкового росту, відкладення жиру і розвитку гонад розділені у них декількома тижнями. До нересту ці риби, наприклад, осіння салака, нототенія, кумжа, підходять з максимальним вмістом органічних речовин в організмі.

#### 4. Зимівля риби

«Стратегія популяції» впродовж зимівлі полягає в зниженні природної смертності і забезпеченні майбутнього відтворення. Після завершення білкового росту і нагромадження жиру, коли запаси кормових об'єктів обмежені, риби активно переселяються в райони, де витрати накопичених ресурсів на підтримання обміну мінімальні. Протягом зимівлі генеративні процеси у риби уповільнені, спостерігається знижений рівень загального обміну, рухова активність та споживання кисню, і жирові резерви використовуються економно. Температура в період зимівлі впливає на швидкість використання жирових резервів і залучення білків у енергетичний обмін. Наприклад, в

ставриди, яка зимує при температурі 10-11°C, втрати білка становлять 30 %, а в скумбрії, яка зимує за температури 8-10°C, до 20 % білка використовується.

Оптимальні зимові температури мінімізують енергетичні витрати риб в період зимівлі. Підвищення температури призводить до інтенсифікації витрат жиру і небажаного використання білків як джерела енергії. Зниження температури до сублетальних значень саме взимку може призвести до незворотних змін в обміні речовин та загибелі риб.

Організм риб максимально виснажений саме взимку і весною. Мембрани клітин набувають підвищеної проникності і мають понижений вміст фосфоліпідів; м'язи дуже обводнені, порушена діяльність іонних насосів.

Взимку сповільнюються усі процеси життєдіяльності, при температурі 4-6°C живлення риб знижується до мінімуму. Але на підтримання цих процесів все ж витрачаються внутрішні резерви: на першому місці перебувають жири, але другими мобілізуються білки. В цей період диференціюється генеративна система і організм готується до нересту.

## 5. Переднерестовий період

Це час формування статевих продуктів: диференціювання і трофоплазматичний ріст овоцитів і сперматогоніїв. Вважають, що перехід риб у переднерестовий стан спричинюється зміною комплексу внутрішніх чинників, рівня загального обміну, секреції статевих гормонів і якісних характеристик окремих фізіологічних процесів. Ці зміни переважно стимулюються збільшенням довжини світлового дня. Біохімічним індикатором настання переднерестового стану може бути інтенсивний *глюконеогенез* в печінці статевозрілих особин, особливо виражений у самиць.

Весь метаболізм у цей період спрямований на підготовку до нересту, активізується діяльність залоз внутрішньої секреції, відбувається дозрівання статевих продуктів в умовах збільшення довжини фотоперіоду. Збільшується рухова

активність, зростають витрати енергетичних ресурсів, активізується живлення.

У цей період всі ресурси організму спрямовані на ефективне відтворення. Використовуються запаси пластичних і енергетичних речовин накопичених впродовж нагульного періоду і збережених впродовж зимівлі: використовується запасний глікоген, вміст жиру значно знижується, особливо в період дозрівання гонад.

В енергетичний обмін крім тригліцеридів залучаються структурні фракції ліпідів, зростає концентрація ВЖК. Жир частково йде на розвиток овоцитів.

Крім ліпідів, на формування статевих продуктів використовуються резервні білки печінки і м'язів.

В кінці зимівлі у печінці і м'язах міститься мінімальна кількість білків і ліпідів, яка на 20-30% нижче оптимальної. Риба відновлює свій енергопотенціал у переднерестовий період, а саме за 10-20 діб до процесу нересту. При чому першими відновлюються білки м'язів. Синтез білка посилюється у зв'язку з ростом генеративної тканини.

У цей час зростає активність нейрогуморальної системи, яка має гонадотропний вплив на організм (Євтушенко, 2015). Зокрема, зростає активність *катехоламінів*, які регулюють обмін білків.

Так, до катехоламінів належать нейромедіатори, такі як адреналін, норадреналін і дофамін. В західній літературі адреналін часто називають "епінефрином", а норадреналін може бути відомий як "норепінефрин". Під впливом зростаючої активності гіпофізу з виділення тиреотропного гормону, посилюється секреція тироксину щитовидною залозою. Тироксин регулює рухову активність риб та підвищує чутливість організму до зовнішніх стимулів. Максимальна його концентрація спостерігається саме у переднерестовий період. Саме у переднерестовий період зростає концентрація статевих гормонів у сироватці крові та безпосередньо в гонадах. Після нересту вміст цих гормонів знижується.

Усі ці гормональні зміни впродовж річного циклу спричинюють зміни у обміні речовин, зокрема у

переднерестовий період зростає споживання кисню і активність ферментів ЦТК. В цілому у більшості видів риб цей період характеризується негативним балансом речовини і енергії (Євтушенко, 2013).

## 6. Нерестовий період

Це найважливіший для популяції час, період розмноження. В цей період відбуваються максимальні енергетичні витрати організму, високий рівень метаболізму і, у більшості видів, інтенсивне живлення. Всі ресурси організму і біохімічні процеси спрямовані на високу ефективність відтворення: спостерігається максимальний рівень клітинного дихання, АТФ-азної активності печінки і м'язів, у деяких видів риб спостерігається активне жиронакопичення на фоні енергетичних витрат на нерест. Мобілізуються резервні жири, структурні білки через процес глюконеогенезу теж залучаються до енергетичного обміну, в крові зростає концентрація ВЖК.

Під час нересту відмінності метаболізму і хімічного складу органів і тканин у самців і самиць стають максимальними. Рівень споживання кисню відрізняється. На енергетичний обмін самці витрачають велику кількість жирів і після нересту виснажуються більше, ніж самиці. Це зумовлює значну післянерестову смертність у самців багатьох видів.

У видів і популяцій з осіннім нерестом, таких як кумжа, нототенієві риби і осінній балтійський оселедець, короткий період нересту, що відбувається відразу після завершення періоду нагулу, і гонади формуються за рахунок речовин їжі. Це призводить до нагромадження значних ресурсів білка, жиру і глікогену в організмі цих риб перед нерестом. Після нересту розпочинається зимівля, під час якої витрачаються накопичені речовини, отримані протягом нагульного періоду. Органи і тканини у цих осінньонерестуючих видів, як правило, мають вищу жирність порівняно з систематично близькими веснянонерестуючими рибами. Такі риби менше залучають білки до енергетичного обміну і менше виражений глюконеогенез.

## 7. Сезонна динаміка обміну речовин у риb

Сезонні фізіологічні ритми риb, які відбуваються на тлі вікових змін обміну речовин, є важливим адаптивним механізмом, який забезпечує їх виживання, ріст і відтворення в умовах зміни середовища. У процесі онтогенезу спостерігається модифікація цих сезонних фізіологічних ритмів. Ця модифікація включає скорочення тривалості синтетичних процесів і збільшення тривалості резорбції і відновлення використаних в період зими, нересту і міграцій ресурсів пластичних і енергетичних речовин. Особливо важливою є зниження тривалості періодів інтенсивного синтезу білка. Протягом періоду зрілого стану організму накопичуються енергетичні ресурси, що забезпечують зростаючий енергетичний обмін і підтримують стійкий рівень генеративного обміну. Фізіолого-біохімічна характеристика різних періодів річного біологічного циклу популяцій риb дозволяє виявити специфіку обміну речовин та екології цих популяцій у переднерестовий, нерестовий, післянерестовий, нагульний і зимувальний періоди.

*Переднерестовий період* включає активізацію генеративного і енергетичного обмінів, у т.ч. із залученням білка. У цей період організм риби забезпечує оптимальні метаболічні умови для дозрівання гамет. Нерестові популяції зазвичай концентруються в районах, де умови найбільш сприятливі для здійснення процесу нересту та для наступного виживання ранніх стадій розвитку потомства. Це важливий адаптивний механізм, який дозволяє риbам максимізувати успішність розмноження та забезпечує виживання наступних поколінь.

*Нерестовий період* відзначається мобілізацією всіх біологічних і фізіологічних ресурсів організму для ефективного відтворення. У цей період в енергетичний обмін залучаються структурні фракції ліпідів, такі як фосфоліпіди і холестерин. Також зростає концентрація високоненасичених жирних кислот, які є найбільш мобільними донаторами енергії. Мобілізуються ресурси глікогену, які нагромаджені протягом попередніх періодів річного циклу. Всі ці процеси дозволяють організму

різко підвищити рівень енергетичного обміну, особливо у самців, щоб забезпечити потреби в енергії для відтворення.

*Післянерестовий період* для багатьох видів риб характеризується сильним виснаженням. Після завершення нересту багато риб виявляють ознаки виснаження: їхні органи і тканини стають оводненими, в організмі використані жири та значна частина структурних білків. Це призводить до масової природної смертності серед плідників, які найбільше виснажуються через нерест та втрату ресурсів. Такі явища можуть спостерігатися після завершення періоду відтворення, коли організми зазнають великих витрат енергії та ресурсів на цей процес.

*Нагульний період* – у риб відбувається послідовне відновлення витрачених ресурсів пластичних і енергетичних речовин. Спочатку організм компенсує втрати від попередніх періодів, таких як нерест та міграції. Після цього починається період білкового приросту, коли відбувається синтез білків для відновлення тканин та структур організму. Поступово набуває значення накопичення жиру, який використовується для підтримання обміну речовин та енергетичних потреб.

У риб з зимовим і весняним нерестом після завершення нересту спостерігається нагромадження певних ресурсів жиру, які необхідні для підтримання обміну речовин та енергетичних процесів. Після цього розпочинається активний білковий синтез, що сприяє відновленню тканин та структур організму. Другий період жиронакопичення спостерігається восени, коли риби готуються до зимового періоду та збирають запаси енергії для майбутніх витрат.

*Зимувальний період* для бореальних риб характеризується різким зменшенням енергетичних витрат та призупиненням процесів генеративного обміну. Швидкість використання жирів і залучення білка в енергетичний обмін прямо залежать від температури води під час зимівлі. Адаптивне зниження метаболізму, економне використання запасних речовин та активний вибір оптимальних температур допомагають зменшити природну смертність у цей період.

Перехід від одного періоду річного біологічного циклу в інший у риб пов'язаний не лише з кількісними змінами в обміні речовин, але й зі значними якісними перебудовами. В ці перехідні моменти синтетичні процеси тимчасово припиняються, а енергетичні ресурси організму (вуглеводи і ліпіди) мобілізуються. Дія гомеостатичних механізмів в ці моменти річного циклу сприяє зниженню масштабів природної смертності, допомагаючи організму успішно адаптуватися до змін в навколишньому середовищі.

## **ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 2. ВПЛИВ АБІОТИЧНИХ ЧИННИКІВ ВОДНОГО СЕРЕДОВИЩА НА ГІДРОБІОНТІВ**

### **ТЕМА 9. ФОРМИ ОБМІНУ РЕЧОВИН І ВПЛИВ НА НЬОГО АБІОТИЧНИХ ФАКТОРІВ ВОДНОГО СЕРЕДОВИЩА**

#### План

1. Форми обміну речовин.
2. Рибогосподарський поділ форм обміну.

#### **1. Форми обміну речовин**

*Пластичний та енергетичний обмін.* У організмі риб процеси асиміляції (засвоєння) та дисиміляції (розкладання) речовин відбуваються неоднаково протягом різних періодів життя. Під час нерестових міграцій, коли риба припиняє харчуватися, але здійснює міграцію проти течії, обмін речовин змінюється в напрямку підвищення дисиміляційних процесів. Аналогічний зсув у метаболізмі спостерігається під час великої м'язової активності риби. Обмін речовин у риби, яка демонструє значну м'язову роботу, відомий як *енергетичний обмін* (Євтушенко, 2015).

У періоди інтенсивного росту або під час нагулу обмін речовин спрямований на створення нових клітин та тканин, відбувається нарощування маси живої речовини або

накопичення запасів. Цей тип метаболізму відомий як *пластичний обмін*. Він включає такі процеси:

- заміну або поповнення деяких компонентів протоплазми клітин;
- збільшення числа клітин (ріст);
- накопичення жирових відкладень.

*Основний обмін*. В умовах експерименту, а також у деяких випадках у природних умовах, риба може перебувати у стані спокою, коли вона не лише не виконує зовнішньої активності (руху), а й активність ШКТ значно зменшена і триває слабке голодування. У цьому стані риба продовжує життя, зберігає свою типову фізіологію та здійснює певний обмін речовин. Цей тип обміну відомий як основний обмін. *Основний обмін* риби – це такий обмін, без якого риба не може існувати навіть протягом короткого періоду часу.

*Генеративний обмін*. У нестатевозрілої і статевозрілої риби в період визрівання статевих продуктів метаболізм значно відрізняється. Цю форму можна виокремити як *генеративний обмін*, який пов'язаний з утворенням статевих клітин. Таким чином, у нормальних умовах у дорослої риби спостерігається загальний обмін, що складається з різних форм обміну (Євтушенко, 2015):

*Загальний обмін* = *основний* + *енергетичний* + *пластичний* +  
*генеративний*

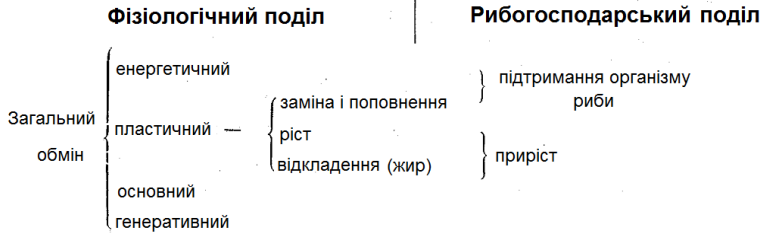
Ці форми обміну тісно пов'язані, але по різному співвідносяться у різному віці риби і у різних умовах середовища.

## 2. Рибогосподарський поділ

З погляду рибного господарства, обмін речовин у риби можна розглядати у двох основних аспектах: перший – це обмін, необхідний для підтримки життєдіяльності організму, а другий – це обмін, який сприяє приросту (рис. 4). Для досягнення максимального приросту важливо мати розуміння не лише фізіологічних та біологічних особливостей промислової риби, але й урахувати зовнішні умови та середовище, яке забезпечує



найбільш повне перетворення харчових речовин у м'ясо риби. Розуміння цих факторів дозволить оптимізувати умови утримання та годівлі риби для досягнення найкращих результатів у рості та розвитку.



**Рис. 4. Поділ обміну речовин з точок зору фізіології риб і рибогосподарської**

У риб, як і в інших тварин, розрізняють так званий *підтримуючий обмін* речовин, який забезпечує лише основне підтримання життєвих функцій без стимулювання приросту. У цьому випадку риби продовжують харчуватися, але не збільшують свою масу та розмір. Кількість підтримуючого корму варіюється для різних вікових груп риб і залежить від якості кормів та умов середовища, у якому вони перебувають. Цей тип обміну речовин допомагає рибам зберігати життя і здоров'я, незалежно від того, чи вони перебувають у періоди активного росту чи невеликої активності.

1. Підвищення температури від 10 до 20°C призводить до збільшення підтримуючого обміну приблизно в три рази.

2. Існує прямий зв'язок між віком риби та величиною підтримуючого обміну. Молоді особини (мальки) мають вищий підтримуючий обмін, ніж старі (дволітки), який в середньому становить приблизно від 3,4 до 5,9 разів більше за однакових умов. На процеси травлення, пошуку корму та його приймання рибою витрачається до 70% всього підтримуючого обміну. Інші 30% витрачаються на внутрішні процеси (роботу ШКТ, серця, зябер, залоз внутрішньої секреції тощо).

## ТЕМА 10. ВПЛИВ АБІОТИЧНИХ ЧИННИКІВ ВОДНОГО СЕРЕДОВИЩА НА ФІЗІОЛОГО–БІОХІМІЧНИЙ СТАТУС РИБ

### План

1. Основні чинники, які визначають біологічну повноцінність і виживання нащадків цінних видів риб.
2. Еврибіонти і стенобіонти.
3. Критичні стадії і етапи в онтогенезі риб.
4. Екологічна валентність.

### **1. Основні чинники, які визначають біологічну повноцінність і виживання нащадків цінних видів риб**

Впродовж життя риб, починаючи з раннього онтогенезу на риб діють різні чинники. Певні з них можуть спричинити елімінацію – загибель внаслідок різноманітних біотичних та абіотичних факторів зовнішнього середовища.

Екзогенні (зовнішні) чинники можна розділити на дві категорії залежно від їх впливу та важливості для розвитку молоді: життєво необхідні, або *реалізуючі*, які сприяють здоровому росту та розвитку, і *екстремальні*, або *летальні*, які можуть призвести до смерті.

Реалізуючі фактори є сприятливими для всіх нащадків та можуть бути переносимими для тих тварин, які розвиваються. Екстремальні фактори призводять до неможливості розвитку та виживання взагалі.

Реалізуючі чинники включають в себе різні абіотичні умови, які сприяють нормальному розвитку та виживанню певної кількості особин молоді риб (0 – 100%). Наприклад, це можуть бути оптимальні межі для температури води або інші параметри середовища, які відповідають потребам розвитку риб'ячих нащадків. Також до реалізуючих чинників можуть входити складні взаємодії з іншими видами.

Екологічні чинники можуть впливати на організми за різними сценаріями. Деякі з них, як більшість екологічних факторів, діють на організми за принципом градієнтів, що означає, що їх вплив залежить від інтенсивності чи

концентрації. Інші, як наприклад, хижацтво, діють за принципом "все або нічого".

У водних екосистемах основні абіотичні фактори, такі як температура, вміст розчиненого кисню і світло, діють за принципом *градієнтів*. Це означає, що вплив залежить від їхньої інтенсивності або концентрації. Ці фактори можуть бути лімітуючими не лише через їхню нестачу, але й через надлишок. Кожен організм має свій унікальний фізіологічний *діапазон толерантності* до кожного фактора, в межах якого цей фактор є сприятливим. Якщо значення фактору занадто високе або низьке, але ще не летальне, організм перебуває у *фізіологічному песимумі*. За межами мінімального та максимального значення фактора подальше життя неможливе. У межах оптимальної зони інтенсивності фактора організм перебуває у фізіологічному оптимумі.

Виходячи за межі, які переносяться окремими особинами, знаходяться екстремальні (летальні) значення цих же чинників. Певні екологічні чинники стають летальними, якщо їхні величини перевищують або опускаються нижче певного критичного рівня, який може бути перенесений організмом.

Залежно від їхньої природи, екологічні чинники поділяються на дві групи:

- фізико-хімічні, або абіотичні,
- біологічні, або біотичні.

До *абіотичних чинників* належать такі основні параметри водного середовища:

- солоність та іонний склад вод;
- температура;
- концентрація розчиненого кисню;
- концентрація водневих іонів (pH);
- освітленість.

Ці абіотичні чинники є найважливішими для розвитку і виживання організмів, іншими словами, вони є *імперативними*.

Менш важливі абіотичні чинники, які називаються *факультативними*, включають:

- концентрація вуглекислого газу (CO<sub>2</sub>),
- концентрація аміаку,

- механічний тиск.

Хоча ці чинники також можуть впливати на організми, вони не є настільки суттєвими для їхнього життя, як імперативні абіотичні чинники.

Так, менш важливими біотичними чинниками є факультативні, які не завжди присутні або не мають настільки значущого впливу на екосистему. До таких факультативних біотичних чинників відносяться інфекційні та інвазійні хвороби.

Інфекційні хвороби – це захворювання, які викликаються мікроорганізмами, такими як бактерії, віруси або гриби, і можуть впливати на різні види в екосистемі. Ці хвороби можуть мати важливий вплив на здоров'я і популяції організмів.

Інвазійні хвороби – це хвороби, що походять від іноземних або незвичайних для даної місцевості організмів, які можуть швидко поширюватися і спричиняти шкоду місцевим видам. Вони можуть викликати дисбаланс у природному середовищі та негативно впливати на різноманіття живих організмів. Хоча ці хвороби можуть бути менш важливими в порівнянні з іншими біотичними чинниками, вони все ж можуть мати великий вплив на екосистему, особливо якщо поширення збудників стає масовим.

Діапазон *толерантності*, або діапазон пристосованості охоплює такі показники реалізуючих екзогенних чинників, до яких організм риб адаптований на етапах раннього онтогенезу; в межах цього діапазону тварини здатні підтримувати гомеостаз (див. тему 1) і гомеорезис. Як відомо, системи, що мають гомеорезис, можуть реагувати на зміни в середовищі та пристосовуватися до них, зберігаючи при цьому стійкість. У біологічних системах гомеорезис є своєрідним "каналізованим" потоком, який забезпечує певний рівень стабільності та здатність до адаптації.

## 2. Еврибіонти і стенобіонти

Різні стадії розвитку організмів та окремі особини популяції мають різні межі толерантності до змін навколишнього середовища. У деяких видів ці межі дуже

широкі, і вони можуть виживати при різних значеннях певних факторів – ці організми називають *еврибіонтами*. Натомість, існують організми з вузьким спектром толерантності, які обмежені вузьким діапазоном змін даного фактора, їх називають *стенобіонтами*. В екології для визначення цього використовують терміни "стено" (вузький) та "еври" (широкий). У стенобіонтів мінімум, оптимум і максимум – зближені. Наприклад, стенотермні організми мають маленький діапазон температур, які вони можуть переносити (як кріофільні лососеві, які здатні жити лише при низьких температурах), тоді як евритермні виживають при значно більших змінах температур. Щодо тиску і можливостей існування на різних глибинах: стенобатний – еврибатний. Щодо солоності: стеногалінні – організми, які можуть жити лише у воді з певною солоністю, евригалінні – організми, здатні жити в широкому діапазоні солоності води.

### 3. Критичні стадії і етапи в онтогенезі риб

Як дослідив М.Ю. Євтушенко (2015), В.М. Жукинський (1986) запропонував кількісний розподіл всіх значень реалізуючих абіотичних чинників раннього розвитку риб за критерієм їхньої життєздатності (виживання та смертності) на окремих, переважно найчутливіших і критичних етапах і стадіях у ранньому онтогенезі. Під час ембріогенезу виділяють такі критичні стадії та етапи: дроблення ікри, гастрюляція, хвостова "брунька", вилуплення, перехід передличинок на змішане живлення. У постембріогенезі є такі критичні етапи: етап повного розсмоктування жовтка, початок формування лускового покриву у мальків, перехід молоді напівпровідних і прохідних риб із прісних вод у солонуваті або солоні тощо.

Смертність ембріонів при неоптимальних значеннях абіотичних чинників середовища рідко настає миттєво. Зазвичай загибель ембріонів відбувається як наслідок післядій несприятливих умов, внаслідок незворотних функціональних і морфологічних порушень, що призводять до загибелі зародків у різний час після початку негативного впливу.

Умови водного середовища, особливо в сублетальній підзоні, змушують організм витратити великі зусилля для забезпечення стійкості, що багато ембріонів і личинок не можуть витримати. Негативний вплив абіотичних чинників, що виходять за межі оптимальних, може призводити до відкритих вад або прихованих морфофункціональних порушень як у ембріогенезі, так і після нього.

Організм може розширити свій діапазон толерантності до абіотичних чинників за допомогою прихованих фізіолого-біохімічних механізмів, таких як *резерв норми реакції*. Цей принцип акліматизації і пластичності популяцій дозволяє організмам пристосовуватися до змін у середовищі без необхідності змінювати свої генотипи чи генотипічну структуру (Євтушенко, 2015).

#### 4. Екологічна валентність

*Екологічна валентність* визначає здатність виду заселити різні середовища залежно від змін екологічних факторів. Види з високою екологічною валентністю можуть пристосовуватися до широкого спектру середовищ, тоді як види з низькою валентністю витримують лише обмежені зміни.

Види з низькою екологічною валентністю називають *стенотопними*, оскільки вони витримують лише обмежені зміни екологічних факторів. Тим часом, види, які можуть заселити широкий спектр середовищ, називаються *евритопними*.

Фактори середовища чітко визначають, які організми можуть існувати в певному місці. Аналізуючи організми, які проживають в певному середовищі, можна зробити висновки про фізичні характеристики цього середовища – це підхід біоіндикації. З метою біоіндикації стану водного середовища застосовують різноманітні класифікації та індекси (система сапробності, індекси Вудівісса, Пантле-Букка тощо).

## ТЕМА 11. ВПЛИВ ТЕМПЕРАТУРИ ВОДНОГО СЕРЕДОВИЩА НА ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНИЙ СТАТУС І ОБМІН РЕЧОВИН В ОРГАНІЗМІ ГІДРОБІОНТІВ

### План

1. Вплив температури на процеси розмноження риб.
2. Вплив температури води на розвиток ембріонів риб.
3. Вплив температури води на активність сперматозоїдів риб.

### 1. Вплив температури на процеси розмноження риб

Нерест прісноводних риб відбувається здебільшого у весняно-літні або осінні місяці. Лише окремі види нерестяться взимку. Для початку ікрометання необхідне формування відповідних температурних умов – досягнення *порогових температур* води. Ці оптимальні температури необхідні не лише для самого процесу нересту, а й для протікання процесів раннього ембріогенезу і подальшого розвитку молоді. Зміна температури найчастіше виступає подразником, сигнальним чинником, який запускає процеси нерестової міграції і нерест, якщо організм риби готовий до процесу розмноження.

В рибницьких господарствах прогнозують час настання нересту за співвідношенням його термінів і змінами температурного режиму у перед нерестовий період. Як зазначає Євтушенко М.Ю. (2015), науковими дослідженнями встановлено, що нерест цих видів риб не відбувався на ділянках водойм, де температура води була вищою або нижчою ніж діапазон порогових температур для плітки (11,5 – 15,5°C) і сазана (18-22°C). Якщо на нерестовищах знижується температура води, процес розмноження риб переривається. Щодо сазана відомо, що він розмножується лише вдень, оскільки вночі температура на нерестовищах знижується за оптимальну межу.

Отже, температура води відіграє значну роль у процесі розмноження риб, визначаючи поведінку плідників під час нересту. Це важливо для досягнення максимального запліднення

ікри, її розподілу, прикріплення до нерестового субстрату та наступного ембріонального розвитку.

Для визначення порогової температури ікрометання необхідно вимірювати температуру неподалік від місць нересту. Також необхідно враховувати, що для кожного виду риб порогова температура для процесів розмноження володіє певним діапазоном коливань і зоною температурної адаптації. Тому для одного і того ж виду риб, який мешкає у водоймах різних широт, порогова температура нересту може трохи відрізнятись.

Температура води відіграє ключову роль у визначенні часових рамок інтенсивного трофоплазматичного росту овоцитів, визріванні статевих клітин і зміни поведінки плідників. Проте, досягнення певних порогових температур для нересту не завжди відразу спричинює його початок, адже для дозрівання статевих клітин та переходу статевих залоз від IV до V стадії зрілості при оптимальному температурному режимі потрібний певний період часу. Нерест може затримуватися через неготовність плідників до ікрометання; в умовах понижених температур нерест може призупинятися і відбуватися у два етапи.

Зазвичай види риб, які розмножуються ранньою весною або восени, мають обмежений діапазон температур, порівняно з фітофільними видами, що нерестяться влітку.

Значні зміни температури води та тривале зниження її рівня у водоймі, особливо нижче порогового рівня для розмноження конкретного виду, не лише затримують час нересту риб, але також призводять до перерв у процесі відкладення ікри. Це може спричинити масову резорбцію овоцитів старшої генерації у деяких видів риб, що суттєво впливає на швидкість розмноження, урожайність окремих поколінь та, отже, на обсяги та стабільність промислових уловів.

Щодо розмноження осетрових і отримання повноцінної ікри, найважливішим є температурний режим утримання самиць в оптимальних межах 12-15°C впродовж досить короткого проміжку часу. Це забезпечує високий відсоток запліднення ікри і низькі її втрати під час інкубації. Під час визрівання



самиць ці температурні межі можуть бути ширшими 12-18°C. У випадку тривалішого витримування самиць показники запліднюваності ікри і життєздатності ембріонів значно знижуються.

Температура впливає на овуляцію – низька її блокує зворотньо, а висока – незворотньо.

Існують три основних типи температурних вражень овоцитів через невідповідність температури (субоптимальна і сублетальна) у період їх визрівання (Євтушенко, 2015):

- активація, яка заважає заплідненню,
- запліднення з подальшим тератогенним розвитком,
- втрата здатності до запліднення без активації.

## 2. Вплив температури води на розвиток ембріонів риб

При підвищенні температури води до верхньої межі, що є нормальною для розвитку певного виду риб, виникають специфічні морфологічні ознаки, що формують так звані "теплові" і "холодові" форми. На ранніх стадіях розвитку, ембріо- і пост ембріогенезі в організмі риб відбувається взаємодія різних за характером залежностей: термолабільності – зміни швидкості розвитку в межах оптимальної зони температур (як залежність процесу від температури, втрата або зміна властивостей чи якостей при її підвищенні), і термостійкості – реакції організму на зміну температури в широкому діапазоні, аж до летальної для нього, як здатності протистояти незворотним змінам у своїй структурі та функціях за підвищення температури.

Підвищення температури води від низьких значень до оптимальної для нересту, призводить до різкого скорочення тривалості процесу розвитку ікри, тобто збільшення швидкості дроблення. Відомо, що кількість градусоднів, необхідних для розвитку ікри, за умов оптимальної температури, залишається відносно стабільною для даного виду риб. Наприклад, для форелі число градусоднів рівне 410. Отже, за температури 2°C тривалість інкубації буде складати 205 діб ( $2 \times 205 = 410$ ), а при 10°C – 41 доба ( $10 \times 41 = 410$ ).

При зростанні температури води над оптимальними для нересту значеннями сповільнюється розвиток ембріонів, а при подальшому підвищенні температури цей процес може навіть прискорюватися. У середній зоні оптимальних температур тривалість різних етапів розвитку змінюється пропорційно зі зміною температури. Однак за межами цієї зони, при низьких або високих температурах, співвідношення розвитку порушується, бо зародок по-різному реагує на відхилення від оптимальних умов. При високих субоптимальних температурах спостерігаються аномалії розвитку, а при низьких – порушення тривалості фаз дроблення, десинхронізація розвитку.

При значній десинхронізації розвиток відбувається аномально, що призводить до виникнення потворностей у риб та невідвотної загибелі.

Сублетальні температури призводять до теплової денатурації білків, пригнічується біосинтез білка на етапах транскрипції та трансляції шляхом репресії окремих генів та інгібування окремих ферментів, які беруть участь у цих процесах.

Незважаючи на відсутність розвинених органів терморегуляції у ікри риб, їх розвиток може відбуватись у широкому діапазоні температур – від низьких негативних до відносно високих плюсових.

Вивчення закономірностей обмінних процесів у ікринці яка розвивається важливе для розуміння механізмів адаптації до змін середовища та формування різноманітності особин і популяцій у різних областях ареалу.

Знання про вплив факторів середовища, зокрема температури, на ранній розвиток риб, є важливою основою для поліпшення методів штучного розведення господарсько-цінних видів та розробки стратегій управління раннім онтогенезом. Це може спрямовуватися на підвищення використання потенційних можливостей організму, які не повністю виражені у природних умовах, але можуть бути корисними у практичному використанні.

Дослідження росту зародка риб залишаються неповною картинкою навіть після численних досліджень. Вони не дають

повної інформації про динаміку обмінних процесів та використання запасних речовин жовтка під час ембріонального розвитку риб, особливо при різних температурах. Традиційні методи вимірювання, такі як довжина, маса зародків або жовтка, є умовними і мають обмеження, особливо на початкових етапах розвитку, особливо у випадку дрібної ікри. Інший підхід, який оцінює ріст зародка через нагромадження білка в його тканинах, може бути більш об'єктивним. Визначення росту як процесу утворення та нагромадження білка, як основного структурного елемента клітин зародка, є перспективним і масштаби нагромадження білків можуть стати об'єктивною характеристикою росту.

Експерименти, що досліджують ріст білкової маси тіла зародків, показали, що хоча різні види костистих риб, що належать до різних екологічних груп і мають різну будову яйцеклітин, проте вони мають схожий характер росту. Зміни у температурних умовах впливають на цей ріст, причому ці зміни спостерігаються у всіх видів риб однаково. На початкових етапах ембріогенезу ріст білкової маси зародків мінімальний через низький рівень білкового синтезу в бластодермі. У деяких видів, таких як тріски, помітне збільшення білкової маси відбувається на етапі гастрюляції, а в лососів – на етапі органогенезу. При підвищенні температури величина добового приросту значно збільшується.

За підвищених температур спостерігається сповільнення росту, що, ймовірно, пояснюється 1) недостатнім розвитком транспортних зв'язків між жовтком та зародком, що призводить до дефіциту запасних речовин і кисню, 2) швидшим нагромадженням продуктів обміну в клітинах зародка. Проте подальший розвиток підвищує швидкість білкового росту при будь-яких температурах. Чим вища температура, тим швидше відбувається цей ріст. Однак білкова маса тіла зародків при виході із оболонки зменшується з підвищенням температури. Також тривалість розвитку скорочується швидше, ніж зростає швидкість росту білка. Ця непропорційна зміна швидкостей є основною причиною зменшення розмірів зародків при виході з оболонки за високих температур, що в межах діапазону

нормального розвитку виду призводить до закономірного зменшення маси зародків при вилупленні.

У процесі розвитку під оболонкою зародка використовуються лише запасні речовини жовтка, основною складовою яких є білки. Швидкість резорбції білків у жовтку прямо пропорційна часу, тобто відбувається з постійною швидкістю і має прямолінійну залежність, на відміну від характеру змін росту зародка, яка має криволінійну траєкторію. Ця швидкість резорбції також збільшується з підвищенням температури розвитку, що відповідає активності протеолітичних ферментів, що розщеплюють білкові молекули у жовтку.

Рівень активності кислих протеаз у цілій ікринці майже не змінюється протягом розвитку зародку під оболонкою, але зі збільшенням температури зростає протеолітична активність і швидкість резорбції жовтка. Хоча швидкість резорбції білка в жовтку збільшується з підвищенням температури розвитку, загальна кількість резорбованого білка зменшується. Таким чином, кількість залишкового білка в жовтку на різних стадіях розвитку прямо залежить від температури. Підвищення температури води зменшує тривалість процесів розвитку ікри, але подальше збільшення температури може сповільнити розвиток ембріонів. У середній зоні оптимальних температур тривалість різних етапів розвитку змінюється пропорційно.

Температура також суттєво впливає на розмір передличинок і мальків. У передличинок білого амура перші 2-3 дні після викльову лінійний ріст за різних температур витримування відрізняється незначно. Проте при переході на зовнішнє живлення відбувається значне розходження у розмірах: за низької температури личинки білого амура наступного етапу розвитку зазнають більшого зростання, ніж за високої. Це свідчить про те, що висока температура має сильніший вплив на диференціювання, ніж на зріст личинок. Деякі дослідники вважають, що розміри ембріонів і личинок риб зменшуються з підвищенням температури.

### 3. Вплив температури води на активність сперматозоїдів риб

Зазвичай, при підвищенні температури водного середовища максимальна швидкість руху та середня величина прискорення сперматозоїдів збільшуються. Ця залежність має лінійну форму у оптимальному діапазоні температур. Однак при перевищенні оптимальної температури спостерігається зниження максимальної швидкості сперматозоїдів.

Це пояснюється тим, що підвищення температури у певному інтервалі спричиняє прискорення біохімічних реакцій, що визначають рухову активність сперматозоїдів і призводить до більш інтенсивних витрат обмежених запасів енергоресурсів спермій. У межах температурного оптимуму запліднююча здатність сперматозоїдів є високою і достатньо стабільною, але за цими межами вона різко знижується.

Крім витрат енергоресурсів, зниження максимальної швидкості сперматозоїдів і скорочення тривалості їх руху пояснюється порушенням структурної та функціональної цілісності апарату руху сперматозоїдів, включаючи денатурацію ферментів. Рівень терморезистентності сперматозоїдів риб має видову специфічність і відповідає особливостям екології плідників: чим вищі середні оптимальні температури води на природних нерестовищах певних видів риб, тим вища їх теплостійкість.

Отже, рівень метаболізму і збереження структурно-функціональної цілісності та запліднюючої здатності, як активованих, так і неактивованих сперматозоїдів, знаходиться в прямій залежності від температури.

## ТЕМА 12. ЗНАЧЕННЯ РОЗЧИНЕНОГО У ВОДІ КИСНЮ ДЛЯ ЗАБЕЗПЕЧЕННЯ МЕТАБОЛІЧНИХ ПРОЦЕСІВ В ОРГАНІЗМІ РИБ НА РІЗНИХ ЕТАПАХ ЇХ РОЗВИТКУ ТА РОСТУ

### План

1. Дихання у процесах ембріонального і постембріонального розвитку риб.
2. Вплив кисневих умов середовища на ріст і життєдіяльність зародків риб.
3. Вплив розчиненого кисню на інтенсивність та спрямованість метаболічних процесів у риб.

### 1. Дихання у процесах ембріонального і постембріонального розвитку риб

Риби, які є консументами і займають різні трофічні рівні, потребують дихання для розщеплення нагромаджених впродовж нагулу високоенергетичних сполук – вуглеводів, жирів та білків. Цей процес призводить до вивільнення енергії, яка далі використовується для підтримки життєвих функцій і синтезу нових речовин, включаючи генеративний обмін.

Повне розщеплення енергоречовин і вивільнення максимальної кількості енергії можливе лише за наявності кисню. Біохімічне значення кисню полягає в його здатності приймати електрони, які переносяться через дихальний ланцюг мітохондрій. Цей процес призводить до утворення молекул аденозинтрифосфорної кислоти (АТФ) – універсальних донорів енергії, яка зберігається у макроергічних фосфатних зв'язках.

У деяких періодах життєвого циклу риб одним з головних джерел енергії *гліколіз*. Цей процес призводить до утворення молекул АТФ за допомогою субстратного фосфорилування, але запасає меншу кількість енергії. У риб гліколіз відбувається у зрілих статевих клітинах і ембріонах, на ранніх стадіях формування нових організмів.

У риб сперма має аеробний тип біологічного окислення. Це пояснюється кількома факторами. По-перше, у риб, які зазвичай мають зовнішній спосіб запліднення яєць, самці

виливають сперму безпосередньо у воду, яка добре насичена киснем. По-друге, зовнішній спосіб запліднення, особливо в умовах швидкої течії, вимагає від сперміїв здатності швидко пересуватися, щоб забезпечити успішне запліднення ікри. Крім того, високий темп нересту у риб потребує значних і швидких витрат енергії, які можуть бути забезпечені лише за умови дихання, або аеробного окислення, енергоресурсів, що містяться у сперматозоїдах.

Овоцити обов'язково потребують кисню у процесі їх формування, під час дозрівання яйцеклітин він є бажаним. Проте, завдяки процесу *гліколізу*, дозріваюча і зріла яйцеклітина під час овуляції та запліднення, може *впродовж короткого часу обійтися без кисню*.

Запліднення активує зміни в структурі та функціях, необхідних для перших етапів зародкового розвитку та пізніх етапів ембріонального морфогенезу. Морфогенетичні процеси, що включають зростання та диференціацію зародкових органів та тканин, потребують енергії. У водному середовищі, де відбувається розвиток риб, споживання розчиненого кисню є найефективнішим шляхом енергообміну, тому дихання є основним джерелом енергії для заплідненої ікри. Під час морфогенезу зародків більші маси інертних структурних і енергоємних речовин, збережених у жовтковому мішку, використовуються для інтенсивного метаболізму, що вимагає значної енергії. Таким чином, від моменту запліднення до завершення ембріонального розвитку спостерігається *стійке зростання споживання кисню* у риб та інших водних тварин, проте воно відбувається нерівномірно.

Хоча загальний рівень споживання кисню заплідненою ікрою в водних тваринах зростає, це відбувається нерівномірно. Запліднення не просто стимулює дихання, а й регулює його шляхом вивільнення речовин-інгібіторів, які вирівнюють його інтенсивність з інтенсивністю дихання диплоїдних овоцитів соматичних клітин. Крім дихання, важливу роль у метаболізмі ікри, що розвивається, відіграє гліколіз, особливо в ранньому онтогенезі. Гліколіз використовує нагромаджений під час овогенезу глікоген як основне джерело енергії для зародків на

ранніх етапах розвитку, а після гастрულიзації інші енергоємні органічні сполуки використовуються як субстрати дихання.

Незважаючи на важливість гліколізу в ембріональному розвитку риб, він фактично виконує лише допоміжну роль у забезпеченні енергією, особливо на ранніх етапах ембріогенезу, а його основне значення проявляється лише у випадках тимчасової відсутності кисню. У подальшому розвитку ембріогенезу, коли загальне енергетичне споживання зростає, дихання стає основним джерелом енергії. Таким чином, концентрація розчиненого кисню у воді і його зміни в період ембріонального розвитку риб є важливими факторами для виживання і нормального росту зародків у більшості видів риб.

У зародків багатьох видів риб, що переважно розмножуються в прісних водах, спостерігається *регулярний тип дихання*, коли інтенсивність дихання залишається стабільною в певному діапазоні концентрації кисню у воді і зменшується тільки у випадку, якщо рівень кисню опускається до критичного показника. Для риб, що розмножуються в морській воді, насиченій або навіть перенасиченій киснем, діє *конформаційний тип дихання*, коли концентрація кисню у воді впливає на зниження інтенсивності його споживання.

Зародки риб із зовнішнім заплідненням, не можуть отримати достатню кількість кисню виключно за допомогою пасивної дифузії через зовнішню оболонку, перивітеліновий шар та, особливо, через внутрішню оболонку, яка безпосередньо покриває дихальні клітини зародка разом із жовтковим мішком. Це пояснюється тим, що внутрішня оболонка утворює міцний дифузійний бар'єр, який залежить від товщини дихальної тканини.

У зв'язку з цим, у процесі еволюції риби розвинули складну та різноманітну систему морфофізіологічних, фізіолого-біохімічних і поведінкових адаптацій, щоб забезпечити зародкам необхідну кількість кисню, особливо в умовах недостатньої концентрації кисню у воді, що оточує ікру. Серед хребтних риби мають найбільше різноманіття пристосувань для забезпечення ембріонів та личинок киснем.



У деяких видів, таких як скумбрієві, бичкові, лососеві, щукові, коропові, пасивний переніс кисню із зовнішнього середовища до поверхні тіла зародків відбувається лише на початкових етапах розвитку. Після появи горбочка запліднення і початку дроблення бластодиска у них відбувається *цитоплазматична моторика* – унікальний механізм руху ембріона. Цей механізм включає безперервне скорочення перибласта та переміщення бластодиска (зародка), що сприяє рівномірному перемішуванню перивітелінової рідини та ефективному забезпеченню киснем дихальних поверхонь зародка.

Цитоплазматична моторика особливо поширена у видів, де ембріональна система кровообігу активізується на ранніх стадіях розвитку. У деяких риб, наприклад, у щук, цитоплазматична моторика може функціонувати протягом практично всього періоду розвитку всередині оболонки, співпрацюючи з іншими механізмами для забезпечення киснем, і триває до моменту вилуплення.

Температура води впливає на активність цитоплазматичної моторики: чим вона нижче, тим менше виражена рухова активність зародків. Зниження концентрації кисню у воді майже не впливає на активність цитоплазматичної моторики, але може призвести до її припинення і загибелі ікри.

У деяких осетрових існує ще один механізм перемішування перивітелінової рідини: це *війчастий спосіб*, за якого рух і рівномірний розподіл кисню досягаються за допомогою спеціальних війок, які покривають тіло зародків.

Для більшості риб із зовнішнім заплідненням (з деякими винятками) характерним способом перемішування перивітелінової рідини є *нервово-м'язова моторика зародків*. Цей процес полягає в різких рухах з різною силою, частотою і ритмом, що відбуваються на різних етапах розвитку, залежно від зовнішніх умов. Під час окремих нервово-м'язових рухів зародків і в інтервалах між ними відбувається зміна конвективної дифузії кисню в перивітеліновій рідині на нестационарну, а іноді на стаціонарну дифузію.

Нервово-м'язова моторика виникає у ембріонів риб невдовзі після формування хвостового відділу. Високий рівень цієї моторики і відсутність цитоплазматичної моторики є характерними особливостями тих видів риб, у яких еритроцитарний кровообіг починає функціонувати порівняно пізно. Це пов'язано зі сприятливими умовами їхнього розвитку щодо доступності кисню як, наприклад, у чехоні та окуня.

Активність нервово-м'язової моторики у ембріонів риб відповідає температурі води: вона змінюється пропорційно температурному режиму водойми.

Відповідно до зниження вмісту кисню у воді, реакція механізму нервово-м'язової моторики різна у різних видів риб: більшість видів проявляють посилення активності з наступним зниженням частоти рухів, якщо кисневий режим стає гіршим. У деяких видів, таких як лин і судак, відзначається зниження рухливості відразу після погіршення газового режиму.

З розвитком зябрового апарату для зовнішнього дихання, механізм нервово-м'язової моторики поступово втрачає свою активність і зосереджується на складних рухових функціях ембріонів після вилуплення з оболонки. Цей процес полегшується тим, що нейрогормональна регуляція цих функцій, очевидно, має загальну структурну основу та центри.

Цитоплазматична і нервово-м'язова моторика риб не можуть самостійно забезпечити доставку кисню у внутрішнє середовище ембріонів і вивід газів через ікринку, коли вона оточена стоячою водою. Проте, природні умови створюють слабкі конвективні потоки, які виникають через зміну густини води внаслідок метаболізму ембріона. Цей механізм дозволяє ембріону отримати близько половини необхідного кисню. Ця система має важливе значення для розвитку літофільних риб, особливо тих, які закопують ікру у нерестові гнізда. Проте, цитоплазматична моторика не може задовольнити постійно зростаючі потреби ембріона у кисні, особливо за дефіциту його у зовнішньому середовищі. Тому вона поступово доповнюється та замінюється системою кровообігу.

На ранніх стадіях ембріонального розвитку кровообіг у риб забезпечується розчиненням та переміщенням газів у плазмі

крові, без участі еритроцитів. Однак на пізніших етапах формується серцево-судинна система з еритроцитами, які переносять кисень до внутрішніх органів і тканин ембріонів. Ця система не є такою ефективною, як у дорослих риб, оскільки у ембріонів ще не сформований зяброво-щелепний апарат. Тому у багатьох видів риб виникли додаткові органи дихання на етапі ембріонального розвитку, такі як кюв'єрова протока, судинна сітка жовткового мішка, плавців, зябрових кришок, псевдобранхії, а також саме тіло зародків.

Кюв'єрова протока виконує функцію збору венозної крові в ембріоні, збираючи всю венозну кров та ведучи її безпосередньо до венозного синуса серця; вона переносить кров вентрально через жовтковий мішок. Ця додаткова судина розвивається в несприятливих кисневих умовах і відсутня за умов хорошого забезпечення зародка киснем.

Передличинкове ембріональне дихання продовжується від моменту вилуплення з ікри до розвитку остаточних зябер у личинок і мальків.

Для підвищення та регулювання процесу проникнення кисню через зовнішню оболонку у перивітеліновий простір та далі до зародку існує біохімічний механізм за допомогою ферменту гіалуронідази для збільшення газопроникності яйцевих оболонок. Цей фермент поступово розпушує та, до певної міри, розчиняє оболонки зсередини яєць, причому його дія починається задовго до вилуплення, а інтенсивність залежить від кисневого режиму інкубації ікри.

З розвитком зародків їх потреби у кисні зростають настільки, що концентрація кисню у перивітеліновій рідині не може дотримуватись за допомогою дифузії з навколишнього середовища, навіть при нормальному парціальному тиску у воді, не зважаючи на різні ембріональні пристосування. У разі зниження парціального тиску у воді його концентрація у перивітеліновій рідині може опуститись до критичного рівня. Це зниження парціального тиску кисню у перивітеліновій рідині діє як стимул для накопичення і виділення *гіалуронідази* і ферменту вилуплення *хоріонази*.

Вплив гіалуронідази на оболонки яєць полегшує їх руйнування хоріоназою під час вилуплення ембріонів, що може відбуватись у різному ступені зрілості та віці.

Ікра різних видів риб під час розвитку потребує збільшення надходження кисню з навколишнього середовища, і не лише з води. Відомо, що успішно запліднена ікра багатьох видів риб з міцною оболонкою може розвиватись в атмосфері, насиченій достатньою кількістю вологи та кисню.

## **2. Вплив кисневих умов середовища на ріст і життєдіяльність зародків риб**

Загалом, розвиток ікри прискорюється при вищих концентраціях кисню у воді. Однак при дуже високих концентраціях кисню розвиток зародків у деяких видів, наприклад, щуки, сповільнюється порівняно з темпами розвитку при низьких і середніх концентраціях кисню. У інших же видів, наприклад, в'юнів, розвиток пригнічується ще більше, ніж при низьких концентраціях кисню. Під впливом неоптимальних умов кисневого режиму, як при дуже низьких, так і при надмірно високих концентраціях кисню у воді, виникають морфологічні і фізіологічні порушення розвитку, що призводить до збільшення відсотка аномалій і смертності зародків порівняно з оптимальними умовами кисневого режиму.

Чутливість до дефіциту або надлишку кисню у воді в риб визначається їхніми специфічними потребами, які відповідають еволюційно визначеним особливостям їхнього нересту та розвитку.

У процесі ембріонального розвитку усіх видів риб потреби у кисні зростають, що призводить до зміни оптимальних меж концентрації кисню. Оптимальні та летальні зони для кисню відрізняються в межах їх діапазону через дві причини:

- по-перше, рівень насичення води киснем збільшується зі зниженням температури, і навпаки;
- по-друге, інтенсивність енергетичного обміну в ембріонів риб, які є пойкилотермними організмами, значно залежить від температури. Однак кількісна закономірність, що

описує цю залежність, має протилежну спрямованість: інтенсивність споживання кисню зародками збільшується з підвищенням температури води нерівномірно.

### **3. Вплив розчиненого у воді кисню на інтенсивність та спрямованість метаболічних процесів у риб**

В умовах зниження концентрації розчиненого у воді кисню, систематичного чи тимчасового, риби можуть задіяти різні способи для вирішення цієї проблеми: посилення дихальних рухів, міграції, зменшення обміну речовин, сплячку, мобілізацію резервів крові, лабіринтові риби можуть перейти до повітряного дихання шляхом задіяння лабіринтового органу, тощо.

Кисень, окрім своєї ролі у процесах окислення та як будівельний матеріал для організму риб, також впливає на обмін речовин. Вміст кисню у воді не впливає на засвоєння їжі, але визначає біологічну ефективність цього процесу. При низьких рівнях кисню у воді спостерігається сповільнення росту та зменшення кількості поживних речовин, що використовуються для росту, що призводить до зниження пластичного обміну. На відміну, підвищені рівні кисню збільшують пластичний обмін і зменшують кормовий коефіцієнт, тобто кількість корму, який іде на приріст маси риби.

Гідробіонти проявляють стійкість до змін навколишнього середовища, в значній мірі залежну від концентрації розчиненого кисню у воді. Чим менше відмінність у рівнях кисню у воді та крові риб, тим менша активність окислювання в їх організмах. А це, у свою чергу, впливає на функціональну ефективність організму в цілому, його стійкість до негативних впливів, а також на споживання, асиміляцію та використання їжі в обміні речовин.

Лососеві риби, такі як прісноводний лосось, озерна форель та севанська форель, виявилися найбільш чутливими до дефіциту кисню. Критичні концентрації кисню для них коливаються від 5 до 7 мг/л, а летальні значення знаходяться у діапазоні від 1,4 до 3,4 мг/л.

Натомість, лящ, вусач, окунь та йорж виявилися найбільш стійкими до низьких концентрацій кисню у воді. Для них критичні концентрації кисню коливаються в межах 1,6 – 2,8 мг/л, а летальні значення становлять від 0,8 до 1,1 мг/л.

Деякі інші види риб відомі своєю більшою стійкістю до дефіциту кисню. Наприклад, карась і короп мають критичні концентрації кисню у межах 1,1 – 1,2 мг/л, а летальні значення наближаються до аналітичного нуля (0,1 – 0,3 мг/л).

Інші види, такі як плітка, головень та підуст, займають проміжне положення по відношенню до дефіциту кисню у воді. Критичні концентрації кисню для них становлять 2,9 – 3,8 мг/л, а летальні значення складають 1,1-1,4 мг/л.

Під час перехідних стадій розвитку організм стає більш чутливим до дефіциту кисню. Загалом, для більшості видів риб характерна вища чутливість до дефіциту кисню у молодому віці.

Наприклад, для молодих ляща летальні концентрації кисню зазвичай коливаються від 1,0 до 1,3 мг/л, тоді як у статевозрілих самок вони не перевищують 0,82 мг/л, а у самців – 0,76 мг/л. У молоді окуня, рибця, шемаї та інших видів риб спостерігається більша стійкість до дефіциту кисню, ніж у дорослих особин.

Фактори середовища, такі як температура, проточність води та освітленість, впливають на сприйнятливість риб до дефіциту кисню. З іншого боку, вміст кисню у воді визначає інтенсивність метаболічних процесів в організмах риб. Для більшості видів риб ріст сповільнюється при концентрації кисню нижче критичного рівня.

Наприклад, в окунів використання їжі для зростання істотно зменшується при концентрації кисню нижче 5 мг/л.

Загальний аналіз багатьох досліджень, виконаних Дж. Р. Бреттом (1983), підтвердив, що для більшості риб концентрація кисню на рівні 5 мг/л є критичною для росту. За нижчих значень кисню у воді швидкість росту риб пропорційно зменшується зі зниженням його концентрації. Зменшення концентрації кисню на 1 мг/л у середньому призводить до зниження темпу росту на 30%.

За концентрації кисню понад 5 мг/л у більшості риб не спостерігається впливу на швидкість росту. Проте за даними Євтушенка (2015) вирощування райдужної форелі у воді з концентрацією кисню не менше 20 мг/л дає позитивні результати. Проте для адаптації форелі до гіпероксії потрібно більше 15 діб. Протягом цього часу організм риби зазнає перебудов: зменшується вміст білка в тілі, що призводить до зниження приросту, але інтенсивність накопичення жиру майже не змінюється. Після адаптації форелі до підвищеної концентрації кисню у воді, приріст білка і жиру зростає, що відображається у їх вмісті в тілі риби. Варто зазначити, що інтенсивність накопичення білка значно перевищує такий процес за звичайних умов розвитку форелі. Протягом 50 діб в білих м'язах форелі вміст білка був вище на 7-8%, а жиру менше на 37-43% у порівнянні з контрольним варіантом досліду (стандартні умови).

Мальки лососів відзначаються значним зниженням (на 30%) споживання їжі при дефіциті кисню у воді, що підтверджується результатами досліджень. Аналогічно змінюються абсолютні характеристики асиміляції енергії з їжі і її використання на обмін речовин. В цьому контексті виявлено різке скорочення швидкості росту риб та використання енергії з їжі на пластичний обмін, що становить лише 35% від його природного рівня.

За наявного дефіциту розчиненого кисню для підтримки загальної функціональної активності організму потрібна більша кількість енергії, яка компенсується зменшенням інтенсивності росту. При верхніх критичних концентраціях кисню у воді спостерігається значне зниження споживання та використання їжі на метаболічні процеси.

При зменшенні рівня кисню до критичних значень спостерігається відчутне скорочення використання енергії на пластичний обмін, а ріст уповільнюється, при цьому зменшення використання енергії на функціональний обмін менше виражене.

Оптимальні концентрації кисню у воді (8,5-12,5 мг/л) сприяють зростанню споживання, асиміляції їжі і використанню її в обміні речовин.

При збільшенні вмісту кисню у воді найбільше зростає пластичний обмін, навпаки, критичні концентрації кисню впливають на зниження пластичного обміну.

Отже, вміст кисню у воді суттєво визначає співвідношення між обмінними процесами, сприяючи стимулюванню пластичного обміну при підвищенні концентрації кисню, і переважанню функціонального обміну при його зниженні, особливо до критичних значень.

### ТЕМА 13. ВПЛИВ СОЛОНОСТІ ВОДИ НА ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНИЙ СТАТУС І ОБМІН РЕЧОВИН В ОРГАНІЗМІ ГІДРОБІОНТІВ

#### План

1. Класифікація природних вод за солоністю.
2. Екологічні групи гідробіонтів за особливостями регулювання водно-сольового обміну.
3. Особливості розмноження та раннього розвитку риб у воді різної солоності.

#### 1. Класифікація природних вод за солоністю

Сумарну кількість усіх розчинених мінеральних речовин у воді називають її *солоністю*. У прісних водах вміст солей виражається у міліграмах на дециметр кубічний (мг/дм<sup>3</sup>), а у солонуватих і морських водах – у проміле (‰). Один проміле відповідає концентрації 1 грама на дециметр кубічний (г/дм<sup>3</sup>).

У відповідності з Венеційською системою, яка адаптована для умов України, природні води класифікуються на наступні категорії:

- прісні води: з концентрацією солей менше 1,0‰;
  - гіпогалінні: з концентрацією солей менше 0,5‰;
  - олігогалінні: з концентрацією солей від 0,5 до 1,0‰;
- солонуваті води: з концентрацією солей від 1,0 до 30‰;



- мезогалінні: з концентрацією солей від 1 до 18‰;
  - полігалінні: з концентрацією солей від 18 до 30‰.
- солоні, або морські води: з концентрацією солей від 30 до 40‰;
- ультрагалінні, або пересолені води: з концентрацією солей понад 40‰.

Основними іонами у воді річок на території України є гідрокарбонати і  $Ca^{2+}$ , тобто вода характеризується гідрокарбонатним класом, групою кальцію (Романенко, 2001). Рівень мінералізації водних об'єктів залежить від сезону року: вона найнижча під час весняної повені, коли у річки надходить вода від танення снігового покриву і найвища під час літньої межені, коли у живленні водотоку зростає частка ґрунтових вод.

## 2. Екологічні групи гідробіонтів за особливостями регулювання водно-сольового обміну

Осмоз – це процес, за допомогою якого вода переміщується через напівпроникну мембрану з середовища з низькою концентрацією розчинених речовин (наприклад, солей) до середовища з високою концентрацією. Для організму риб це означає, що вода може входити або виходити з його клітин, залежно від солоності водного середовища.

Водні організми, а також багато наземних, класифікуються за їхньою здатністю до регулювання водно-сольового обміну на пойкилоосмотичних і гомойосмотичних.

1. *Пойкілоосмотичні* організми не мають активної системи регуляції водно-сольового обміну. Зміни в солоності внутрішнього середовища швидко компенсуються током води через проникні покриви. Такі організми, як одноклітинні, нижчі рослини та більшість морських безхребетних, мають сольовий склад внутрішнього середовища організму, схожий на навколишнє водне середовище.

2. *Гомойосмотичні* організми можуть активно підтримувати сталу концентрацію солей у своєму внутрішньому середовищі. Вони можуть реагувати на надлишок або дефіцит води в тілі, наприклад, прісноводні риби, які видаляють

надлишок води через нирки, а зябровий епітелій поглинає розчинені солі.

Більшість наземних організмів є гомойосмотичними, оскільки вони чутливі до води і мають механізми для підтримки водно-сольового гомеостазу.

Концентрація солей та їх склад у водоймах є важливими екологічними факторами, які визначають спосіб життя і репродуктивну біологію риб, а також впливають на розвиток у них систем осморегуляції. Індивідуальний розвиток багатьох видів риб, їх підвидів і популяцій відбувається у водоймах з різним рівнем мінералізації, що обумовлено особливостями їхнього розмноження і розвитку, а також змінами концентрації солей у природних водоймах.

Організми з більшою концентрацією рідини організму, ніж у зовнішньому водному середовищі, є *гіперосмотичними регуляторами*, а ті, у яких концентрація рідини організму нижча, ніж у зовнішньому середовищі, є *гіпоосмотичними*.

Гіперосмотична регуляція у прісноводних риб. Прісноводні риби живуть у середовищі з низькою концентрацією солі, тому вони поглинають воду через осмос. Для прісноводних тварин характерною є *гіперосмотична регуляція* – це процес, коли організм підтримує вищий рівень осмотичного тиску внутрішнього середовища у порівнянні з оточуючим. У прісноводних риб кров гіпертонічна відносно водного середовища існування. Вони підтримують солоність внутрішніх рідин організму на рівні не нижче 5 ‰, а здебільшого в межах 10-12‰ – оптимальних для здійснення метаболізму. Для них існує постійна небезпека надмірного розведення внутрішніх рідин і обводнення тканин. Щоб запобігти цьому, прісноводні риби виводять надлишок води через нирки та активно поглинають солі через зябра. Поряд з цим вони п'ють дуже мало води, проте сечі виділяють багато.

Гіпоосмотична регуляція у морських риб. У морських риб кров навпаки гіпотонічна відносно середовища. Морські риби живуть у середовищі з високою концентрацією солі, тому вони постійно втрачають воду через осмос. Щоб компенсувати це, вони п'ють велику кількість морської води і активно

виводять надлишок солей через зябра та нирки. Морські риби сечі утворюють мало і екскретують іони переважно без участі нирок.

Базуючись на характері осмотичного тиску внутрішнього середовища, риб розділяють на три групи (Шерман, Пилипенко, 2009):

1. Хрящові риби. Ці риби мають внутрішнє середовище з вищим осмотичним тиском, ніж навколишнє водне середовище, переважно за рахунок солей сечовини. Наприклад, акули, зокрема, катран. Вони мають невелику кількість виділеної сечі на кілограм маси тіла за день, від 4,7 до 12,2 см<sup>3</sup>.

2. Морські риби. У цих риб тиск внутрішніх рідин менший, ніж у навколишньому середовищі. Рідина в їхньому тілі містить менше солей, тому вони постійно піддаються ризику дегідратації. Вони постійно п'ють воду, але мають механізми для виведення надлишку солей.

3. Прісноводні риби. У них тиск внутрішніх рідин вищий, ніж у навколишньому середовищі, завдяки мінеральним солям. Вони практично не п'ють воду, а виводять зайву через нирки у вигляді значної кількості сечі. Кількість виділеної сечі на кілограм маси тіла за день у таких риб, наприклад, *Pristis microdon*, є значною і становить 250,0 см<sup>3</sup>.

## 2. Особливості розмноження та раннього розвитку риб у воді різної солоності

Риби, що розмножуються у прісних і солонуватих водах (прісноводні, прохідні, напівпрохідні, солонуватоводні), відрізняються від морських видів тим, що для їхніх сперматозоїдів оптимальна солоність лежить у діапазоні до 8 ‰. Вищі значення солоності призводять до зниження і втрати рухливості та здатності до запліднення. Навпаки, для більшості морських риб необхідна солоність не нижча 5 ‰.

Оптимальний діапазон солоності, в якому спостерігається найвища рухливість сперматозоїдів риб, що розмножуються як у прісній, так і у солонуватій і морській воді, становить 2-8,5 ‰.

Проте є деякі види і популяції з ширшим діапазоном оптимальної солоності.

Для різних видів і родин риб, незалежно від того, чи вони морські, прохідні, напівпрохідні, чи прісноводні, спостерігається зростання *евригалінності та збільшення осморезистентності* на різних стадіях постембріонального розвитку. Це зумовлено розвитком та зміцненням функції системи осморегуляції організму. Рівень розвитку цієї системи пов'язаний з формуванням цілого організму: чим більша за розміром молода риба, тим ефективніше вона може адаптуватися до солоності, незалежно від свого віку. Це пояснюється зростанням кількості зябрових клітин, що секретують хлориди, та інтерренальної тканини протягом онтогенезу, які відповідають за осморегуляцію.

У ранньому розвитку риб ефективність їх осмотичності адаптації до водного середовища забезпечується шляхом регулювання нервовими та ендокринними механізмами, які контролюються гіпоталамо-гіпофізарною та нейросекреторною системами.

Загалом спостерігається зниження ваги та лінійного росту риб при значному збільшенні солоності води. Зокрема, солоність води на рівні 2-4 ‰ може стимулювати ріст коропів, але при рівнях більше 6‰ може його пригнічувати. Процес адаптації риби до зміни солоності середовища призводить до значних втрат органічних речовин у тілі, що призводить до зменшення маси тіла риби. У разі невдалої адаптації це може призвести до загибелі індивіда, оскільки порушується водно-сольовий обмін і призводить до збільшення відносної кількості солей і води в організмі.

Вплив слабких розчинів солей на риб, зокрема на їх обмін речовин та пластичний обмін, особливо актуальний для молоді риб. Досліджено, що навіть короточасний вплив невеликих концентрацій розчинів солей, таких як 1 ‰  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ , особливо на молодь риб, може спричинити помітні зміни у їх обміні речовин та часто викликає активізацію пластичного обміну (Євтушенко, 2015). Особливо вагомий вплив солоності спостерігається на білковому обміні, особливо на співвідношення між пластичним

та енергетичним обміном у риб. При цьому варто зазначити, що значення солоності у діапазоні від 5 до 8 ‰ є критичним для існування пойкилоосмотичних організмів.

Серед прісноводних риб є різні групи за солестійкістю під час ембріонального розвитку. Наприклад, лососеві риби, солестійкість ембріонів яких подібна до прохідних лососевих. У ембріонів райдувної форелі після закінчення гастрюляції осморезистентність ембріонів становить 21-26%. Проте пізніше солестійкість знижується – після початку ембріонального кровообігу і виходу з оболонки вона становить 13-15%. А після вилуплення передличинок не перевищує 5-7% (Павлов, 1979).

Зі збільшенням градієнта солоності води в толерантній зоні від субоптимальних до сублетальних значень зростає відсоток потворних ембріонів та загальна смертність ікри. Висока солоність сповільнює розвиток і викликає деформації у ембріонів, такі як викривлення тулуба, скорочення хвоста, аномалії перикардія і т. д.

Деякі види рослиноїдних риб виявилися відносно стійкими до солоності під час ембріонального розвитку серед прісноводних корошових. Ембріони рослиноїдних риб, таких як білий амур і товстолобик, нормально розвиваються у чорноморській воді за солоності 4,9 ‰, а до 9,4‰ – розвиваються з порушеннями. Ці порушення відбуваються на етапах дроблення і гастрюляції, уповільнюється ембріональний розвиток і вилуплення передличинок, ембріони гинуть, а ті, що вижили, мають менші розміри за норму (Рижкова, 1981).

В умовах солоності води вище 1,8‰ ембріони плітки розвиваються з аномаліями і переважно гинуть на стадії пігментації очей (Schger, 1979).

Розвиток ембріонів синця, ляща, плоскирки та щуки нормально протікає при мінералізації води в межах 0,5 – 1 ‰. Однак при підвищенні мінералізації до 6-7 ‰ темп ембріогенезу сповільнюється, що призводить до зниження виживання та кількості нормальних передличинок до 10-30 %. Крім того, у таких умовах зменшується довжина їх тіла, а вміст жовткового мішка витрачається повільніше.

Канальний сом, який розвивається у водах Чорного моря, без порушень розвивається при солоності до 6,4 ‰. Однак з порушеннями розвитку він може витримувати солоність до 16 ‰ (Єрохіна, Виноградов, 1979).

## ТЕМА 14. МЕХАНІЗМИ АДАПТАЦІЇ РИБ ДО ЗМІНИ СОЛОНОСТІ ВОДИ

### План

1. Осморегулятори та осмоконформери.
2. Осморегуляція у риб на ранніх етапах розвитку.
3. Осморегуляція у морських костистих риб.
4. Осморегуляція у прісноводних риб.

### 1. Осморегулятори та осмоконформери

У темі осморегуляції використовуються такі терміни: *осморегулятори* – це організми, які активно регулюють свій внутрішній осмотичний тиск для забезпечення гомеостазу (балансу води та солей) у своїх клітинах (прісноводні риби), тоді як *осмоконформери* – це організми, які пасивно пристосовуються до осмотичного тиску середовища і підтримують ізоосмотичність своїх внутрішніх рідин щодо навколишнього середовища. Це означає, що вони підтримують внутрішню солоність, подібну до умов водного середовища. Більшість морських безхребетних (морські зірки, краби, медузи, омари та ін.) є осмоконформерами.

### 2. Осморегуляція у риб на ранніх етапах розвитку

Основними механізмами, що лежать в основі адаптації риб до зміни солоності води, є процеси осморегуляції. Вони активно відбуваються на різних етапах їхнього росту та розвитку. Наприклад, виявлено, що деякі види риб вже невдовзі після запліднення та початку ембріонального розвитку виявляють певну здатність до осморегуляції жовтка та зародка. У дорослих особин різних екологічних груп існують ефективні

механізми осморегуляції, які контролюються нервово-ендокринною системою. Проте, в ембріогенезі і післянембріональному розвитку ці механізми лише формуються. Різкі зміни солоності та іонного складу води можуть бути шкідливими для ікри різних видів риб через відсутність ефективних компенсаторних механізмів у ембріонів, передличинок і личинок.

Було доведено, що під час ембріонального і раннього постембріонального періодів виникають взаємозв'язки між ендокринними залозами, такими як інтерренальна тканина (гомолог кори наднирників) і щитовидна залоза, з одного боку, та органами-мішенями, зокрема зачатковою видільною системою, з іншого боку. Ці взаємозв'язки характеризуються як *провізорні кореляції* і тимчасово забезпечують певний рівень адаптації організмів до середовища. З розвитком організмів ці тимчасові взаємозв'язки змінюються на *дефінітивні*, що сприяє розширенню специфічного рівня адаптації до умов довкілля (ступінь еврибїонтності), характерного для кожного виду (Євтушенко, 2015).

Під час раннього розвитку риб, нервово-ендокринна система проявляє періоди підвищеної та помірної активності, які корелюють зі структурно-функціональними перетвореннями. Таким чином, гормональні впливи в ці періоди визначають розвиток всієї системи регуляції метаболізму та специфіку онтогенезу окремих особин. При врахуванні недосконалої системи осморегуляції в овульованій ікрі та ікрі, що розвивається, можна проаналізувати вплив солоності на розвиток та виживання ембріонів та передличинок риб різних екологічних груп.

### 3. Осморегуляція у морських костистих риб

У морських костистих риб осморегуляція відбувається з метою підтримки оптимального рівня осмотичного тиску в їхньому тілі, щоб забезпечити нормальну функцію клітин і тканин навіть в умовах змінної солоності морської води.

Морські риби є гіпоосмотичними, що означає, що їхній організм має тенденцію втрачати воду у більш концентрованому середовищі морської води через проникну для води шкіру, особливо зябра. Щоб компенсувати ці втрати, морські риби п'ють морську воду. Проте, разом з водою у кишковому тракті всмоктується велика кількість солей. Це призводить до збільшення концентрації солей в організмі, і виникає необхідність видалення надлишку солей.

Однак нирки костистих риб не можуть впоратися з цим завданням, оскільки вони не здатні виділяти сечу, що була б концентрованішою, ніж кров. Тому надлишок солей повинен бути виведений іншим шляхом. Цю функцію осморегуляції виконують зябра. Риби мають спеціалізовані клітини в зябрах, які допомагають регулювати вміст іонів. У морських риб ці клітини виводять надлишок солей, а у прісноводних риб - активно поглинають іони з води.

Процес виділення солей через епітелій зябер вимагає активного транспорту з використанням енергії АТФ, оскільки вимагає переміщення іонів через клітинну мембрану проти їхнього концентраційного градієнту – він спрямований від нижчої концентрації (у крові) до вищої (у зовнішньому середовищі).

У морських костистих риб видалення солей з сечею відіграє менш важливу роль, оскільки сеча зазвичай має більшу розбавленість, ніж рідини в їхньому тілі. Проте, нирки виконують важливу функцію у виведенні двовалентних іонів магнію і сульфату, які становлять приблизно 1/10 солей морської води. Ці іони не можуть бути виділені через зябра, які, ймовірно, активно виводять лише натрій і хлор, очевидно, через спеціалізовані хлоридні клітини, які допомагають у виведенні надлишку солей з організму.

Хоча морські риби п'ють воду, вимірювання випитої ними кількості показало, що лише невелика частка натрію, що надходить, поглинається разом з нею. Основний притік натрію відбувається, в іншому місці, ймовірно, в зябрах, які мають певний рівень проникності. Незалежно від того, чи надходить натрій через всю поверхню тіла або через зябра, відомо, що у



риб, які адаптувалися до морської води, їх зовнішні покриття є відносно проникними для іонів, тоді як у риб, які адаптувалися до прісної води, вони виявляються відносно непроникливими для них.

Ці механізми спільно забезпечують морським костистим ридам здатність адаптуватися до змін солоності морської води і зберігати свій внутрішній гомеостаз.

#### 4. Осморегуляція у прісноводних риб

У прісній воді риби стикаються з осмотичними умовами, де основною проблемою є притік води в тіло внаслідок осмотичного тиску. В цьому процесі значну роль відіграють зябра, завдяки їх великій площі поверхні та високій проникності. Шкіра має менше значення. Надлишок води виводиться через сечу, яка є досить розбавленою і виділяється у таких кількостях, що можуть складати до *1/3 маси тіла протягом доби*. Сеча прісноводних риб містить невелику кількість розчинених речовин, проте через великий об'єм сечі відбувається значний витік цих речовин, що потребує їхнього відновлення. Крім того, зябра також у певній мірі проникні для іонів, втрата яких також повинна бути компенсована через їхнє поглинання. Деякі розчинні речовини надходять разом з їжею, але основна частина поглинається шляхом активного транспорту в зябрах. Цей процес важливий для підтримання рівноваги розчинених речовин у внутрішньому середовищі риби.

Нирки беруть участь в осморегуляції, змінюючи склад сечі відповідно до умов навколишнього середовища. У морських риб нирки виводять концентровану сечу для збереження води, тоді як у прісноводних риб вони виводять розведену сечу для позбавлення від надлишкової води. Морські риби часто п'ють морську воду для компенсації втрат води через осмос. Прісноводні риби, навпаки, зазвичай не п'ють воду, оскільки вони отримують достатню кількість води через осмос.

Більшість костистих риб є відносно *стеногалінними*, що означає, що вони мають обмежену здатність до переходу з прісної води в морську і назад.

У перехідних процесах між прісною та морською водою вугри втрачають значну кількість води через осмотичний тиск (до 4% маси тіла протягом 10 годин) (Євтушенко, 2015). Якщо їм не дозволити пити морську воду, це може призвести до смерті від зневоднення. Однак, якщо вони мають можливість пити, з часом вони адаптуються до морського середовища і зупиняють втрату води, що призводить до встановлення рівноважного стану через день-два. Обернений процес переходу вугрів з морської води у прісну також включає фазу адаптації – початкове збільшення ваги за рахунок надходження води, яке змінюється посиленням виділення сечі, після чого через один-два дні вони досягають рівноваги.

Підсумовуючи, основні відмінності між осморегуляцією у прісноводних і морських риб такі: 1. Функція нирок: прісноводні риби виробляють велику кількість розведеної сечі для видалення надлишку води, тоді як морські риби виробляють невелику кількість концентрованої сечі для збереження води та виведення надлишку електролітів 2. Функція зябер: прісноводна риба поглинає іони через зябра, тоді як морська риба виділяє іони через зябра. 3. Пиття води: прісноводні риби п'ють мінімум води, оскільки вони поглинають її через шкіру та зябра, тоді як морські риби п'ють велику кількість води, щоб підтримувати свій внутрішній баланс. Ці адаптації дозволяють риbam підтримувати внутрішню рівновагу вмісту води та електролітів, дозволяючи їм існувати у відповідних середовищах.

## **ТЕМА 15. ВПЛИВ ВУГІЛЬНОЇ КИСЛОТИ ТА ЗМІН PH ВОДНОГО СЕРЕДОВИЩА НА МЕТАБОЛІЗМ ВОДНИХ ТВАРИН**

### **План**

1. Вуглекислий газ і вугільна кислота у водних екосистемах та її вплив на обмін речовин у риб.
2. Активність іонів водню (pH) та метаболізм водних тварин.

## 1. Вуглекислий газ і вугільна кислота у водних екосистемах та її вплив на обмін речовин у риб

Відомо, що рН водного середовища залежить від співвідношення розчиненого кисню та вуглекислого газу у воді, яке може змінюватися впродовж доби. Крім проникнення з атмосфери, вуглекислий газ у водному середовищі утворюється під час дихання живих організмів і у процесі розкладання органічних речовин. В нічний час доби концентрація вуглекислого газу зростає через призупинення фотосинтезу. Вугільна кислота утворюється при розчиненні  $\text{CO}_2$  у воді, у тому числі і вуглекислого газу з повітря. У біохімії та фізіології назву «вугільна кислота» іноді застосовують саме щодо водних розчинів вуглекислого газу. Надлишок вуглекислого газу у прісних водах може призводити до зниження рН, що може завдати шкоди гідро біонтам і порушити екосистему. У солоній морській воді, яка містить значну кількість бікарбонатів, надлишок  $\text{CO}_2$  зв'язується, тому рівень рН залишається постійним. Хоча в останні десятиліття, спостерігається тенденція до підкислення океану, оскільки індустріалізація людства збільшила частку вуглекислого газу в атмосфері Землі, і, очікується, що частка вуглекислого газу, розчиненого в морській і прісній воді у вигляді вугільної кислоти, також зросте. Очікується, що це збільшення розчиненої кислоти також підкислить ці води, спричинивши зниження рН. Було підраховано, що збільшення розчиненого вуглекислого газу вже спричинило зниження середнього рівня рН поверхні океану приблизно на 0,1 порівняно з доіндустріальним рівнем.

За Шерманом та ін. (2009), оптимальна концентрація  $\text{CO}_2$  – до  $10\text{-}20 \text{ см}^3/\text{л}$ , допустима – до 30, шкідлива чи летальна – 40-140. Висока концентрація вуглекислого газу у воді викликає порушення засвоюваності кисню в крові риб і смерті від задухи.

Крім летальних наслідків, вугільна кислота викликає цілий ряд порушень метаболізму в організмі риб, особливо пластичного обміну. Поживні речовини корму і навіть запасні поживні речовини в тілі риби використовуються організмом

для пристосування до зміни рН. У результаті, у риб, найчастіше у молоді, повністю припиняється пластичний обмін, а енергетичний обмін дуже активізується. Це призводить до нестачі поживних речовин в організмі – риба споживає багато корму, але худне.

Євтушенко М.Ю. (2015) наводить приклад мальків севрюги, яких вирощували за концентрації  $\text{CO}_2$  50-60 мг/л. Вони схудли на 10,6%, тоді коли у контролі мальки додали у масі на 41,3% за однакового рівня споживання корму.

## 2. Активність іонів водню та метаболізм водних тварин

Серед важливих абіотичних чинників водного середовища є його активна реакція – рН. Зміна рівня рН водного середовища, як зміна ступеню його кислотності або лужності, може впливати на здоров'я та життєдіяльність гідробіонтів, у т.ч. риб, а отже, контроль за рівнем рН є важливим для збереження екологічної рівноваги в водних системах. З огляду на те, що кожен вид риб має певний оптимальний і допустимий діапазон рН, зміни його рівня можуть викликати різноманітні порушення метаболізму.

Оптимальний діапазон рН для риб – від 7 (6,5) до 8 (8,5), тобто середовище близьке до нейтрального; допустимий рівень – від 6,0 до 9,0; шкідливий або летальний рівень – значення нижчі 5,0 і вищі 9,2-10,0 (Євтушенко, 2015).

Концентрація водневих іонів має значний вплив на метаболізм риб, і, у першу чергу, на газообмін. Як зазначає Євтушенко М.Ю. (2015), експерименти з карасями і коропами показали, що найкращий приріст спостерігається при слабокислій реакції водного середовища, на відміну від нейтральної і слаболужної, де спостерігався знижений приріст. Коропи відносно добре витримують рН до 5,0, а карасі – до 4,0.

Підкислення водного середовища викликає у організмі риб зниження пластичного обміну, погіршення засвоєння поживних речовин корму, особливо білків. Це все відбувається на фоні зростання енергетичного обміну і намагання організму пристосуватися до підкисленого водного середовища. Кисень

гірше зв'язується гемоглобіном, підвищується його порогова концентрація. Під час експериментів було показано, що зниження рівня рН викликає значне зниження поглинання кисню рибами.

Раніше токсичний ефект підкислення водного середовища пояснювали коагуляцією зябрового слизу і мембран зябрового епітелію – кисневим голодуванням через утворенням плівки коагулянту. Пізніше це пояснення було відхилене, оскільки з'ясувалося, що слиз, який виділяється зябрами у кислому середовищі за низьких рН обмежує проникнення кисню в них лише частково. Асфіксія в таких умовах розвивається повільно і не є причиною загибелі організму. Наприклад, у коропа при рН 4,5 споживання кисню відновлюється впродовж доби.

Якщо рибу попередньо адаптували до гіпоксії, то зниження рН не викликає зниження споживання кисню. Тобто адаптація організму до гіпоксії і до зниження рН має спільну метаболічну основу. Дихальна система риби адаптується до зниження рН переважно шляхом збільшення кисневої ємності крові – зростають вміст гемоглобіну, гематокрит і кількість еритроцитів.

Детальніші дослідження показали, що низькі значення рН негативно впливають на іонні і осмотичні регуляторні системи в зябровому епітелії, і саме це є основою токсичної дії закисленого водного середовища.

Одночасно припускають, що у зябрах є спеціалізовані хлоридні клітини, які забезпечують активний транспорт іонів ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Cl}^-$ ) проти градієнта концентрації із зовнішнього водного середовища у внутрішнє, і виведення з організму метаболітів  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{H}^+$ ,  $\text{HCO}_3^-$ .

Під час пристосування риб до зниженого рівня рН відбуваються два адаптивних процеси одночасно. По-перше, зменшується виведення з організму  $\text{Na}^+$ , по-друге, після початкового пригнічення поглинання  $\text{Na}^+$ , потім відбувається часткове відновлення швидкості його всмоктування. Таким чином між зовнішнім і внутрішнім середовищем організму ці процеси дозволяють підтримувати баланс  $\text{Na}^+$ .

Щодо інших гідробіонтів, наприклад річкового рака і водяного ослика, то у них зниження рН в діапазоні 6-4 майже не впливає на обмін  $\text{Na}^+$  в зябрах, але спричинює значне збільшення втрат  $\text{Ca}^{2+}$ . Як вказує Євтушенко (2015), у ракоподібних у водному середовищі з рН 4,5 швидкість загальної втрати цього катіона зростала у 8-9 разів. Отже, у деяких видів безхребетних (ракоподібних і молюсків) обмін кальцію чутливіший до зниження рН, ніж натрію. Відповідно, поширення окремих тварин у кислому водному середовищі можуть обмежувати саме зміни регуляції кальцієвого обміну.

Підсумовуючи, причиною загибелі безхребетних та риб у кислому середовищі є порушення процесів регуляції іонного обміну. Відбувається розбалансування процесів: іони  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Cl}^-$  переважно виходять з організму, інгібуються процеси їх сорбції із зовнішнього середовища, а  $\text{H}^+$  навпаки – надходить всередину. Кислотне токсичне водне середовище збільшує проникність епітелію зябер для солей, у декілька разів зростає швидкість їх дифузії. У крові різко знижується концентрація електролітів, відбувається знесолювання, а на фоні надходження іонів водню всередину – розвивається ацидоз. В зябровому епітелії відбуваються деструктивні зміни, найінтенсивніші – при вмісті  $\text{Ca}^{2+}$  менше 20-40 мг/л.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Гроховська Ю. Р. Біохімія гідробіонтів : інтерактивний комплекс навчально-методичного забезпечення. Рівне : НУВГП, 2008. 180 с.
2. 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.
3. Євтушенко М. Ю., Шевченко П. Г., Дехтярьов П. А., Вогнівенко Л. П. Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів: Програма навчальної дисципліни для підготовки магістрів із спеціальності «Водні біоресурси» в аграрних вищих навчальних закладах III-IV рівнів акредитації. Київ : Аграрна наука, 2006. 17 с.
4. Романенко В. Д. Основи гідроекології : підручник. К. : Обереги, 2001. 728 с.
5. Шерман І. М., Пилипенко Ю. В., Шевченко П. Г. Загальна іхтіологія : підручник. К. : Аграрна освіта, 2009. 453 с.
6. Hess, J. R., Greenberg N. A. The role of nucleotides in the immune and gastrointestinal systems: potential clinical applications. *Nutrition in Clinical Practice*, 2012, 27(2). P.281–294.
7. Hossain, M., Koshio S., Kestemont P. Recent advances of nucleotide nutrition research in aquaculture: a review. *Reviews in Aquaculture*, 2019. DOI: 12. 10.1111/raq.12370.
8. Nelson D.L., Cox M.M. Lehninger Principles of Biochemistry (ed. 5th). W. H. Freeman, 2008.
9. Falco F., Stincone P., Cammarata M., Brandelli A. Amino Acids as the Main Energy Source in Fish Tissues. *Aquaculture and Fisheries Studies*, 2020, Volume 3(1). P. 1–11. DOI: 10.31038/AFS.2020223.
10. Ling Z.N., Jiang Y.F., Ru J.N. et al. Amino acid metabolism in health and disease. *Signal Transduction and Targeted Therapy*, volume 8, 345 (2023). <https://doi.org/10.1038/s41392-023-01569-3>.
11. Shyam M., Muralidhar A., Karthireddy S., Chadha N., Babu G., Banerjee Sawant P. Nucleotide nutrition: *Present Status and Prospects in Aquaculture*, 2020. <https://www.aquastarmagazine.com/education-nucleotide-nutrition.php>.
12. Stoskopf M. K. Fish Medicine. Volume 1: Second Edition. ART Sciences LLC, 2010. 707 p. ISBN 978-1257169092.
13. Wu G. Principles of Animal Nutrition. CRC Press, Taylor & Francis Group, 2018. 772 p.