

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ

ІНСТИТУТ ГІДРОБІОЛОГІЇ

На правах рукопису

Причепя Микола Володимирович

УДК [597.556.331.1:57.017.7]: 574.5

**ОСОБЛИВОСТІ АДАПТАЦІЇ АБОРИГЕННИХ ОКУНЕВИХ РИБ ДО ДІЇ
ЕКОЛОГІЧНИХ ЧИННИКІВ ВОДНОГО СЕРЕДОВИЩА**

03.00.10 – іхтіологія

Дисертація на здобуття наукового ступеня

кандидата біологічних наук

Науковий керівник:

доктор біологічних наук

старший науковий співробітник

Потрохов Олександр Спиридонович

Київ – 2016

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ-----	5
ВСТУП-----	7
РОЗДІЛ 1 МОРФО-ФІЗІОЛОГІЧНІ ТА ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПРИСТОСУВАННЯ РИБ ДО ВПЛИВУ АБІОТИЧНИХ ТА АНТРОПОГЕННИХ ЧИННИКІВ-----	12
1.1. Морфо-фізіологічні особливості риб при адаптації до різних чинників середовища-----	13
1.2. Енергетичне забезпечення адаптивних процесів у риб-----	15
1.3. Основні ферментативні реакції риб за адаптації до умов середовища-	18
1.3.1. Ферменти енергетичного обміну-----	18
1.3.2. Активність АТФ-ази як показник адаптивної можливості видів риб до абіотичних та антропогенних чинників середовища-----	20
1.3.3. Роль ферментів фосфорного обміну в процесах адаптації риб до екологічних умов середовища-----	22
1.4. Гормональна регуляція адаптивних процесів у риб-----	24
1.4.1. Кортикостероїдні гормони-----	24
1.4.2. Роль соматотропіну в процесах адаптації-----	26
1.4.3. Участь пролактину в регуляції адаптивних механізмів-----	27
1.4.4. Роль гормонів щитоподібної залози в процесах адаптації до екологічних умов середовища-----	30
РОЗДІЛ 2 ОБ'ЄКТИ, МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ-----	33
2.1. Характеристика районів дослідження-----	33
2.1.1. р. Тетерів-----	33
2.1.2. Ставки Пуща-Водиці-----	33
2.1.3. Київське водосховище-----	33
2.1.4. р. Дніпро-----	34
2.1.5. оз. Кирилівське-----	34
2.1.6. оз. Бабине-----	35
2.1.7. Канівське водосховище-----	36

2.1.8. р. Рось-----	36
2.1.9. р. Віта-----	37
2.1.10. Каховське водосховище-----	37
2.2. Іхтіологічні дослідження-----	37
2.3. Гідрохімічні дослідження-----	38
2.4. Методи проведення модельних експериментів-----	38
2.5. Біохімічні дослідження-----	39
РОЗДІЛ 3 МОРФОМЕТРИЧНА ТА МОРФО-ФІЗІОЛОГІЧНА	
МІНЛИВІСТЬ ОКУНЕВИХ РИБ ЗА РІЗНИХ ЕКОЛОГІЧНИХ УМОВ-----	41
3.1. Морфо-екологічна пластичність окуневих риб за умов географічної ізоляції-----	41
3.1.1. Морфо-фізіологічні особливості окуня-----	41
3.1.2. Морфо-фізіологічні особливості судака-----	47
3.1.3. Морфо-фізіологічні особливості йоржа.-----	51
РОЗДІЛ 4 ТОКСИКОРЕЗИСТЕНТНІСТЬ ТА БІОХІМІЧНА РЕАКЦІЯ	
ОКУНЕВИХ ВИДІВ РИБ НА ВПЛИВ ТОКСИЧНИХ РЕЧОВИН	
РІЗНОЇ ХІМІЧНОЇ ПРИРОДИ-----	54
4.1. Токсикорезистентність молоді окуневих риб до дії токсичних речовин--	54
4.1.1. Токсикорезистентність окуневих видів риб до дії дихромату калію-----	55
4.1.2. Токсикорезистентність молоді окуневих видів риб до дії фенолу-----	57
4.3. Опірність молоді судака до дії підвищеної солоності води-----	59
4.1.4. Вплив дихромату калію та фенолу на величину фізіолого-біохімічних показників окуневих риб-----	62
4.2. Реакції риб до дії токсикантів різної хімічної природи-----	69
4.2.1. Вплив дихромату калію та фенолу на вміст гормонів у плазмі крові окуневих-----	70
4.2.2. Вплив дихромату калію та фенолу на активність ферментів енергетичного та фосфорного обміну-----	75
РОЗДІЛ 5 ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ МЕТАБОЛІЗМУ	
ОКУНЕВИХ РИБ З РІЗНИХ ПОПУЛЯЦІЙ-----	85

5.1. Фізіологічний стан окуневих риб з різних популяцій-----	86
5.1.1. Фізіолого-біохімічні особливості метаболізму окуня-----	86
5.1.2. Фізіолого-біохімічні особливості метаболізму судака-----	89
5.1.3. Фізіолого-біохімічні особливості метаболізму йоржа-----	92
5.2. Морфо-фізіологічний та фізіолого-біохімічний статус риб за різних умов їх зимівлі-----	96
5.2.1. Фізіолого-біохімічний статус окуневих за різних умов зимівлі-----	97
5.3. Плодючість окуневих риб з різних популяцій та вміст енергетичних сполук у ікрі в переднерестовий період-----	104
5.3.1. Оцінка пластичності репродуктивної системи самок окуня за їх фізіолого-біохімічним станом.-----	105
5.3.2. Оцінка пластичності репродуктивної системи самок судака за їх фізіолого-біохімічним станом-----	108
5.3.3. Оцінка пластичності репродуктивної системи самок йоржа за їх фізіолого-біохімічним станом-----	110
РОЗДІЛ 6 ОЦІНКА ФІЗІОЛОГІЧНОГО СТАНУ ОКУНЕВИХ РИБ ЗА ГОРМОНАЛЬНИМ ФОНОМ ТА АКТИВНІСТЮ ФЕРМЕНТІВ-----	113
6.1. Гормональна регуляція пристосування окуневих риб до несприятливих умов їх зимівлі-----	115
6.2. Роль гормонів в адаптивних процесах окуневих риб у нагульний період-----	121
6.3. Ферментативна регуляція обмінних процесів при адаптації окуневих риб до чинників зовнішнього середовища-----	129
6.4. Зміна активності ЛДГ та К, Na–АТФази як показників ступеня популяційної пластичності окуневих риб за різних умов зимівлі-----	136
РОЗДІЛ 7 УЗАГАЛЬНЕННЯ-----	144
ВИСНОВКИ-----	156
СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ФАХОВОЇ ЛІТЕРАТУРИ-----	158

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

ЛДГ – лактатдегідрогеназа

ЛФ – лужна фосфатаза

АТФ – аденозинтрифосфорна кислота

Нм – наномоль

Нг – нанограм

Кг – кілограм

Г – грам

Мг – міліграм

См – сантиметр

Мм – міліметр

М – метр

С – секунда

Т3 – трийодтиронін

Т4 – тироксин

НАДН – нікотинамідаденіадинуклеотид відновлений

ПО – перманганатна окисність

БО – дихроматна окисність

ad – довжина всієї риби,

jj – кількість лусок у бічній лінії,

D1– кількість променів у першому спинному плавці;

D2– кількість колючих променів у першому спинному плавці;

D3 – кількість неколючих променів у другому спинному плавці,

A1– кількість колючих променів у анальному плавці;

A2– кількість неколючих променів у анальному плавці,

ao – довжина голови,

lm – висота голови,

ap – довжина риля ,

pr – діаметр ока,

po – заочна відстань на голові,

a1a – довжина верхньощелепної кістки,
k1l1 – довжина нижньощелепної кістки,
gh – найбільша висота тіла,
ik – найменша висота тіла,
fd – довжина хвостового стебла,
aq – антидорсальна відстань ,
qs – довжина основи першого спинного плавця,
q1s1 – довжина основи другого спинного плавця,
tu – висота першого спинного плавця,
t1u1 – висота другого спинного плавця,
уу1 – довжина основи анального плавця,
ej – висота анального плавця,
rd – постодорсальна відстань,
р – ширина грудного плавця,
ap – довжина риля,
po – діаметр ока,
np – заочна відстань,
a1a2 – довжина верхньощелепної кістки,
k1l1 – довжина нижньощелепної кістки,
вдсх – водосховище

Вступ

Актуальність теми. Зарегулювання стоку річок України вплинуло на умови існування в них аборигенної іхтіофауни. Відомо, що для окремих видів риб навіть незначні коливання гідрологічного та гідрохімічного режиму є критичними [1, 2, 3, 4]. Внаслідок недостатнього рівня фізіологічної та екологічної пластичності певні види, які не здатні протистояти впливу абіотичних та антропогенних чинників, потрапили до Червоної книги України [5, 6, 7]. Іншою причиною скорочення ареалів та чисельності аборигенних видів риб є розповсюдження адвентивних та інвазивних риб, які за рівнем фізіологічної полівалентності переважають місцеві види та починають домінувати в нових для них водоймах [8, 9, 10, 11, 12, 13]. Тому виникає необхідність дослідження природних популяцій аборигенних видів риб в ареалах їх поширення. При цьому використання низки фізіолого-біохімічних показників дозволить оцінити особливості перебігу метаболічних процесів у риб з розірваних ареалів у процесі їх адаптації до нових умов існування [14, 15, 16, 17, 18, 19, 20]. Адже саме на біохімічному рівні у риб, що мешкають у змінених умовах, спостерігається порушення життєво необхідних функцій. Ці зміни відображають вплив чинників оточуючого водного середовища та дозволяють оцінювати та діагностувати стан екосистеми [21, 22, 23]. Фізіолого-біохімічний стан риб на підставі визначення ферментативної активності та гормонального фону дозволяє встановити наявність стресових та несприятливих умов середовища, коли ще немає видимих ознак пошкодження чи деградації екосистеми [24, 25, 26, 27]. При проведенні зазначених досліджень необхідно виявити найбільш інформативні біохімічні показники, за якими можна оцінювати фізіологічний стан риб, що перебувають під дією антропогенних чинників [28, 29]. За оцінкою їхнього стану можна також прогнозувати і зміни в іхтіоценозах [30].

Відомо, що адаптація риб до конкретних екологічних умов відбувається як за морфометричними та морфофізіологічними їх ознаками, так і на фізіолого-біохімічному рівні. Тому дослідження цих характеристик різних популяцій риб дає

можливість оцінити екологічні умови окремої екосистеми. На сучасному етапі досліджень сезонна динаміка гормонального регулювання обмінних процесів у риб з різних природних популяцій вивчена вкрай недостатньо. В той же час саме циклічність обмінних процесів є важливою складовою адаптивних механізмів виду до змінених умов середовища.

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

Дослідження за темою дисертаційної роботи проводили в Інституті гідробіології НАН України в рамках держбюджетних тем: «Особливості еколого-фізіологічної адаптації інвазійних та зникаючих аборигенних видів риб та безхребетних до дії природних та антропогенних чинників» (0108U000504), «Фізіолого-біохімічні та цитогенетичні механізми пристосування риб та безхребетних до несприятливих змін екологічних чинників» (РК0113U001581).

Мета і завдання досліджень.

Метою роботи було встановити характер та закономірності зміни морфо-фізіологічних та фізіолого-біохімічних показників окуневих риб та визначити межі їх адаптивних можливостей за дії екологічних чинників водного середовища

Мета здійснювалась шляхом вирішення наступних завдань:

- дослідити ступінь резистентності аборигенних видів риб родини окуневих до дії абіотичних та антропогенних чинників;
- вивчити межі адаптивних можливостей окуневих риб на різних етапах онтогенезу до дії абіотичних чинників та токсичного навантаження навколишнього середовища;
- встановити залежність між морфо-фізіологічними показниками та репродуктивними властивостями окуневих риб і ступенем антропогенного навантаження на водойму;
- з'ясувати фізіолого-біохімічні особливості адаптивних реакцій різних видів окуневих риб до змін умов існування;
- визначити найбільш показові та придатні для використання фізіолого-біохімічні показники окуневих риб для оцінки екологічного стану окремої водойми.

Об'єкти дослідження – механізми морфо-фізіологічної та фізіолого-біохімічної адаптації окуневих риб.

Предмет дослідження – фізіолого-біохімічні та морфо-фізіологічні показники окуневих риб за дії екологічних чинників водного середовища та їх адаптивні реакції до несприятливих умов існування.

Методи дослідження – гідрохімічні, іхтіологічні, токсикологічні, морфометричні, фізіолого-біохімічні, статистичні.

Наукова новизна отриманих результатів. На підставі морфологічного аналізу окуневих риб встановлено, що досліджувані угруповання йоржа, судака та окуня є репродуктивно ізольованими популяціями. Доведено, що окунь та йорж є екологічно полівалентними видами риб. Це підтверджується широким рівнем фенотипічної мінливості меристичних та пластичних ознак, а також токсикорезистентними можливостями стосовно дії на організм токсикантів різної хімічної природи. Судак за аналогічними критеріями характеризується більш вузьким діапазоном толерантних можливостей до дії негативних чинників. Отримані нові дані щодо особливостей гормонального та ферментативного регулювання проходження адаптивних процесів у різних видів окуневих риб до дії екологічних чинників. Вперше встановлено, що кортизол, соматотропін, пролактин, тироксин та трийодтиронін регулюють обмінні процеси у риб при пристосуванні до дії несприятливих чинників, зокрема при зниженні концентрації розчиненого кисню, зміні мінералізації води, токсичному навантаженні та збільшенні евтрофікації водойм. Вперше доведено, що успішність зимівлі риб залежить від рівня кортизолу у плазмі крові риб.

Підтверджено, що у водоймах, які зазнають значного антропогенного навантаження спостерігається зростання абсолютної плодючості в усіх досліджуваних окуневих риб.

Практичне значення одержаних результатів. Отримані дані, які стосуються фізіолого-біохімічної токсикорезистентності окремих представників родини окуневих, варто використовувати при нормуванні скидів стічних вод, щоб не зашкодити популяціям цінних видів риб. Морфо-фізіологічні та фізіолого-

біохімічні показники стану йоржа звичайного, окуня та судака можуть бути використані для біоіндикації стану водойм та розробки рекомендацій стосовно збільшення чисельності та розширення ареалів вразливих аборигенних видів родини окуневих. Зазначені дані можуть також бути використані в учбовому процесі при викладанні дисциплін іхтіологічного, фізіологічного, біохімічного та екологічного змісту на факультетах природничого профілю

Особистий внесок дисертанта. Автором дисертації особисто розроблено програму та методологію досліджень, опрацьовано літературні джерела з питань обраної проблеми, виконано експериментальні роботи. Друковані праці підготовлено безпосередньо автором, при спільному виконанні експериментів із співробітниками лабораторії біології відтворення риби Інституту гідробіології НАН України. Співвиконавці приводяться як співавтори відповідних публікацій. Автором самостійно проведено аналіз та узагальнення первинного матеріалу, сформульовано основні положення та висновки роботи, а аналіз окремих положень та написання плану викладення матеріалу в дисертації виконано разом із науковим керівником.

Апробація результатів дисертації. Основні результати, наведені в дисертації, доповідалися на 12 конференціях: V міжнародна науково-практична конференція «Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології» (Чернівці, 2012); VI Міжнародна іхтіологічна науково-практична конференція «Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології» (Тернопіль, 2013); VII Международная научная конференция «Биоразнообразие и роль животных в экосистемах» (Днепропетровск, 2013); Науково–практична конференція для молодих учених, присвячена 95-річчю НАН України «Актуальні проблеми сучасної гідроекології» (Київ, 2013); III Міжнародна конференція студентів, аспірантів і молодих учених «Фундаментальні і прикладні дослідження в біології» (Донецьк, 2014); Міжнародна конференція студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології» (Львів, 2014); Міжнародна науково-практична дистанційна конференція «Проблеми функціонування та підвищення біопродуктивності водойм» (Дніпропетровськ, 2014); Науково-практична конференція, присвячена 75-річчю заснування Інституту

гідробіології Національної академії наук України (Київ, 2015); Міжнародна науково-практична конференція для молодих учених та студентів (Житомир – 2015); Міжнародна іхтіологічна науково-практична конференція «Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології» (Херсон, 2015); VIII з'їзд Гідроекологічного товариства України (Київ, 2015).

Публікації. За результатами досліджень опубліковано 19 – наукових праць, з яких 7 – у фахових виданнях, 12 – у матеріалах та тезах конференцій та з'їзду.

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційну роботу викладено на 196 сторінках друкованого тексту. Вона складається із вступу, огляду фахової літератури, матеріалів та методів досліджень, 4-ох розділів власних досліджень, обговорення і узагальнення одержаних результатів, висновків і списку використаної літератури, який налічує 349 джерел, із них 199 латиною. Текст ілюстровано 71 рисунком і 7 таблицями.

РОЗДІЛ 1

МОРФО-ФІЗІОЛОГІЧНІ ТА ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПРИСТОСУВАННЯ РИБ ДО ВПЛИВУ АБІОТИЧНИХ ТА АНТРОПОГЕННИХ ЧИННИКІВ

Гідробудівництво на річках – один з основних чинників, що істотно змінив середовище існування для багатьох видів риб [36, 37]. Внаслідок зарегулювання малих та середніх річок утворюється низка репродуктивно розірваних груп риб, що в подальшому унеможлиблює здатність до підтримання належного рівня генетичного поліморфізму популяцій аборигенних видів, зміни умов відтворення, що полягають у порушенні нерестовищ і підриві чисельності популяцій [38]. Основними чинниками після зарегулювання водойм стало зростання вмісту біогенних та органічних сполук, переважання продукційних процесів над деструкційними, що в основному було спричинене порушенням водообмінних процесів [39] та коливанням термічного режиму [36, 38, 40, 41, 2, 42]. Крім того, у воду потрапляють значні кількості токсикантів різної хімічної природи (нафтопродуктів, фенолів, пестицидів, важких металів та ін.), які перевищують у декілька разів ГДК у багатьох водоймах України [2, 43]. Відомо, що при взаємодії з біотою вони призводять до змін фізіологічного стану риб, порушуючи при цьому умови живлення, відтворення, а також створюючи своєрідні зони хімічного стресу, які спричиняють зниження їх резистентних здатностей і, в цілому, порушення структури іхтіоценозів [44, 43]. У відповідь на дію різних чинників у риб змінюється система детоксикації та осморегуляції, яка забезпечує нормальний перебіг фізіологічних та метаболічних процесів. У цих процесах безпосередню участь бере нейрогуморальна система регулювання адаптивних реакцій риб відносно критичних коливань діапазону екологічних умов існування риб [41, 45, 46, 47]. Крім того, особливе значення у зниженні чисельності аборигенних видів відіграють інвазивні та адвентивні представники іхтіофауни [8]. Ці види мають ширші межі екологічної валентності та пластичності, які полягають у способі

вибору їжі, репродуктивних та фізіологічних особливостей адаптації до умов існування. Це, в свою чергу, дозволяє їм витіснити аборигенні види риб [11].

1.1 Морфо-фізіологічні особливості риб при адаптації до різних чинників середовища

Адаптація риб до умов існування, перш за все, полягає у зміні екстер'єрних ознак риб відповідно до певного типу екосистеми. Різниця між популяціями виявляється у фенотипічних особливостях окремих особин [48, 49]. Перш за все на риб впливають біотичні (тип живлення, конкуренція та ін.) та гідрохімічні чинники [50]. Надмірна чисельність риб у водоймі та зміна морфології водойм призводять до певних змін у екстер'єрних та морфо-фізіологічних показниках риб. Вони виявляються в появі тугорослих форм [17, 49] та утворенні і накопиченні міжпопуляційних відмінностей [51]. Багато досліджень присвячено виявленню фенотипічних відмінностей у популяціях, які перебувають у різних умовах існування [17, 52]. Найбільш використовуються такі показники, як зміщення луски, виродження плавців, редукція зябрової кришки, мопсоподібна голова, редукція очей та ін. [53, 54]. За деякими з цих ознак, наприклад аномаліями плавців, можна оцінити екологічний стан водойм [55, 52, 53]. На популяційному рівні можна вирішувати питання, пов'язані з вивченням внутрішньовидового поліморфізму та утворення внутрішньовидових відмінностей між вибірками [56, 57, 58, 59, 60].

Вже незначне забруднення водойми призводить до збільшення розмірів та маси функціонально важливих органів, як результату включення компенсаторних механізмів для протидії інтоксикації, що, перш за все, проявляється у підвищенні загального рівня метаболізму [61, 62, 34]. Перевищення адаптивних можливостей у риб призводить до неспецифічних реакцій, зокрема порушення гомеостазу, різного ступеня деградації органів та тканин [63]. Встановлено, що в умовах порушення стабільності екосистеми окунь може успішно адаптуватися до мінливих умов середовища [64, 65, 66]. Морфо-фізіологічні показники у риб змінюються пропорційно до змін екологічних умов, а вивчення мінливості цих параметрів

вказує на їх адаптивний характер [67, 68]. Зручними об'єктами для еколого-фізіологічних досліджень є види риб, які мають широкі ареали розповсюдження, а також відзначаються різним ступенем пластичності та толерантності до діючих чинників [69, 70, 71, 72, 73, 65].

Одними з головних критеріїв оцінки фізіологічного стану риб, а також екосистеми загалом є індекси внутрішніх органів риб, таких як печінка та селезінка [73, 74]. Зростання індексу селезінки свідчить про значне токсичне навантаження на середовище й збільшення утворення еритроцитів у відповідь на нього [75, 76]. Індекс печінки є досить інформативним біоіндикатором фізіологічного стану організму та середовища, в якому він перебуває [76]. У свою чергу, зміни абіотичних, біотичних та антропогенних чинників викликають посилення варіабельності індексу печінки і її ендогенну інтоксикацію як «біохімічної лабораторії організму» [62]. Печінка виконує низку життєво важливих функцій, пов'язаних з травленням, детоксикацією, а також утворенням деяких лейкоцитів. Тому її масо-розмірні характеристики у різних груп риб особливо важливі при оцінці якості водного середовища. [62, 71, 77]. Відомо, що колір, консистенція та розміри печінки використовують, як показові біомаркери екологічного стану водойми для багатьох видів риб [61]. Перевищення адаптаційних можливостей у риб призводить до неспецифічних реакцій, а саме порушення гомеостазу, різну ступінь деградації органів та тканин [62, 64].

Вгодованість риб також використовують як один із основних критеріїв оцінки фізіологічного стану риб, темпів їх росту, готовності до нересту та зимівлі, а також і екологічного стану водойми, зокрема наявності достатньої кількості кормових об'єктів. Кількісна характеристика цього показника свідчить про наявність або відсутність сприятливих умов існування риб [77].

Відомо, що репродуктивна функція риб відзначається чутливістю до впливу змін чинників середовища. Багато фізіологічних процесів, зокрема здатність до відтворення, порушуються внаслідок інтоксикації організму [21]. Адаптивна реакція на забруднення у деяких риб проявляється у ранньому статевому дозріванні та збільшенні плодючості [22, 78]. Плодючість риб є найбільш показовою

характеристикою фізіологічного стану та відображає пристосованість видів риб до умов середовища. Завдяки чітким корегуванням гормону росту відбувається закладка певної кількості ікринок. Але стресові чинники також впливають на різні аспекти відтворювальної функції. Цей вплив залежить від тривалості стресу, життєвого циклу та фізіологічного стану риб на цей момент [79]. Індивідуальна абсолютна плодючість характеризує не лише кількість відкладеної ікри, а й фізіологічний стан плідників, який впливає в подальшому на особливості їх нащадків [80, 81].

1.2. Енергетичне забезпечення адаптивних процесів у риб

Механізми адаптації риб до діючих чинників полягають у забезпеченні тканин енергетичними ресурсами. В нормальних умовах у тканинах риб зберігається певне співвідношення між наявними ліпідами, глікогеном та білками. При нормальному фізіологічному стані в результаті росту риб відбувається накопичення їх білкової маси – збільшується маса тіла [82]. Важливим чинником, що впливає на перебіг обмінних процесів у зимовий період є достатнє накопичення глікогену, який є одним з головних джерел енергії при нестачі розчиненого у воді кисню, а також при токсичному навантаженні у весняно-літній період, коли риба потребує значно більшої кількості енергії для адекватної та швидкої відповіді на стресові умови [83, 84, 85, 86]. Глікоген є основним енергетичним джерелом, що використовується різними видами риб за несприятливих або екстремальних умов існування, зокрема при зміні температурного чи газового режиму, а також при токсичному забрудненні [84, 87]. Оскільки цей вуглевод у першу чергу використовується за дії стресових чинників, то його вміст в органах та тканинах риб використовують як індикатор токсичності водного середовища [88]. Відомо, що хімічний стрес, який викликають токсиканти, призводять до зниження вуглеводів у печінці [89, 90]. За значного зменшення вмісту кисню у водному середовищі відбувається гідроліз глікогену до глюкози, яка використовується в дихальних процесах і є джерелом енергії для тканин в умовах гіпоксії [91]. При

виникненні гіпоксичних умов зростає рівень глюкози в результаті мобілізації печінкового глікогену в плазму крові [92, 93, 94].

При діагностиці фізіологічного стану риб використовують показник вмісту глюкозу [28, 95, 96]. Використання глікогену, як джерела енергії в процесах детоксикації, важлива і при забрудненні водойми [97, 98]. Наприклад, це характерно для тугорослих форм карася чи окуня з кислих водойм, де відмічаються низькі величини рН води, близько 4,0 [99, 100]. Таким чином, вміст глікогену та глюкози в органах та тканинах риб є надійним індикатором забруднення водойм [101, 102]. Зростання чи зменшення даного показника свідчить про стрес в організмі [103, 104]. У своїх працях S. Sangiao-Alvarellos продемонстрував, що вміст глюкози у плазмі крові у морського ляща зростає синхронно з підвищенням мінералізації води [105]. Тобто, за активного корегування кортикостероїдними гормонами відбувається мобілізація енергетичних ресурсів у вигляді глюкози, як одного з найбільш доступних енергетичних джерел для подолання стресу [101, 106, 107].

При активації метаболізму витрачаються і депоновані в тілі риби енергоємні сполуки у вигляді ліпідів. Вони як пластичні енергоресурси використовуються рибою для подолання більш тривалих енерговитрат, у протилежність виникнення особливо критичних умов, коли використовується, перш за все, глікоген [108, 109, 110]. У свою чергу, виникнення стресових умов викликає зрушення протікання метаболічних процесів, що призводить до активізації процесів перекисного окиснення ліпідів (ПОЛ). Наявність надлишків продуктів ПОЛ свідчить про ускладнення екологічного стану, а сам показник їх вмісту використовують для біоіндикації якості водного середовища [111]. Оскільки ліпіди відіграють важливу роль в адаптації риб до несприятливих умов середовища, зокрема антропогенного забруднення водойм. Відомо, що поступове підвищення мінералізації води, особливо в стоячих та малопротічних водоймах, є суттєвим екологічним чинником, що впливає на енергозабезпечення окремих видів іхтіофауни. Особливо це стосується стеногалійних видів, які чутливі до змін йонного складу води, що проявляється у зміні ліпідного обміну [112]. У риб, які мешкають в екологічно

неблагополучних умовах, відбувається порушення ліпідного обміну, що негативно впливає на перебіг життєвого циклу риб [106, 113]. Солі міді призводять до зростання загальних ліпідів, сприяючи активізації процесів перекисного окислення ліпідів і збільшенню вмісту малонового діальдегіду у плазмі крові та інших тканинах [114]. Так, зміна йонного складу води суттєво впливає на ліпідний та вуглеводневий обмін бичкових риб. Зокрема зростання вмісту гумінових кислот у воді сприяє зниженню вмісту загальних ліпідів та глікогену у тканинах печінки та м'язів [115]. Надходження до організму важких металів порушує баланс між ліпідним та вуглеводневим обміном та рівень енергозабезпечення організму [116, 117, 118, 119, 120, 121, 122]. Порушення білково-ліпідного співвідношення свідчить про розрив фізіологічної цілісності основних процесів, що, в свою чергу, може вказувати на напруженість екологічних умов [123, 124]. Також відомо, що рівень накопичення ліпідів перебуває у прямій залежності від коефіцієнту вгодованості риб [86].

За тривалої дії стресових умов на організм риб відбувається значне залучення білків на забезпечення енергетичних потреб тканин [84]. Окремі токсиканти за тривалої дії на організм риб сприяють зниженню як вмісту ліпідів, так і білків [96, 125, 126], що негативно відображається на синтезі протеїнів [127]. Зниження вмісту білків у тканинах м'язів та печінки пов'язують із утилізацією цих сполук для глюконеогенезу [128, 129]. Зі зростанням токсичності середовища відбувається зниження вмісту білків у тканинах риб [130, 131, 132, 133]. Білки плазми крові та інших тканин відображають фізіологічний стан і зміни в умовах існування [93, 134]. Саме динаміка вмісту білків в організмі істотно залежить від екологічних умов існування [135]. Наявність критичних чи екстремальних умов призводить до використання протеїнів як альтернативного джерела енергії для підтримки гомеостазу в організмі [90, 136, 137, 138]. Використання білків та амінокислот як енергетичного субстрату є важливим надбанням риб, пов'язаним з окисленням білків у їх організмі внаслідок частого кисневого голодування та низької інтенсивності аеробного окиснення вуглеводів та ліпідів [134, 139, 140, 141, 142]. За рівнем накопичення глікогену, білків та ліпідів у переднерестовий період можна

оцінити фізіологічний стан риб та готовність їх до нересту [143, 144]. Плодючість риб також залежить від вмісту ліпідів у печінці та м'язах [145].

Таким чином, за вмістом основних енергоємних сполук можна судити про фізіологічний стан риб, який адекватно відображає екологічну ситуацію окремої водойми або її ділянки.

1.3. Основні ферментативні реакції риб за адаптації до умов середовища

1.3.1. Ферменти енергетичного обміну

Активність ферментів енергетичного обміну відображає процеси, пов'язані з аеробним і анаеробним генеруванням енергії у вигляді АТФ та використанням енергії різноманітних субстратів для забезпечення метаболічних процесів [4]. Окремі сполуки, впливаючи на ферменти та їх субстрати навіть у незначній кількості, змінюють динаміку та активність ферментативних систем прісноводних риб [149]. Зміни в активності ферментів енергетичного обміну у відповідь на дію різних чинників середовища свідчать про їх роль у розвитку та забезпеченні адаптивних реакцій риб і вказують на спрямованість метаболічних процесів [18, 20, 44, 147, 148]. Ферментативна активність корелює зі змінами сезонів і має чітку видову специфічність як за типом тканин, так і об'єктом дослідження [5, 25, 149, 150].

Інтенсифікація анаеробного генерування енергії у вигляді АТФ – один із важливих механізмів регуляції енергетичного обміну клітин при активізації гліколізу, а здатність до швидкої утилізації лактату свідчить про пристосованість риб до гіпоксії [122, 151, 152]. Посилення анаеробного обміну, як компенсаторного механізму, перехід з аеробного на анаеробного синтезу АТФ відбувається в результаті перерозподілу певних білкових субодиниць ізоферментного комплексу ЛДГ [15, 153, 154]. Як показник наявності стресу, активність ЛДГ використовують для біомаркування фізіологічного стану тварин, потенційного забруднення водойм. Використання цього показника дає змогу оцінити якість середовища та в подальшому прогнозувати можливі зміни в іхтіоценозах [148, 155]. Відомо, що

функціональна активність ЛДГ зростає при отруєнні риб важкими металами [156], фенолами [25, 157, 158, 159, 160], органічними забруднювачами [161] при гальмуванні тканинного дихання. Активність ЛДГ значно підвищується і при гіпоксичних умовах [162, 163]. Відомо, що ізоформа ЛДГ₅ в найбільшій мірі бере участь в анаеробній респірації, перетворює піруват у лактат і продукує додаткову АТФ для йонного транспорту [105, 164, 165]. При зміні мінералізації води ЛДГ є ключовим ферментом, який забезпечує енергетичний обмін при адаптації риб. Передусім, це проявляється в зростанні кількості глюкози та лактату в печінці та м'язах внаслідок аклімації риб до різної солоності води [166]. Відомо, що у печінці окуня є специфічна ізоформа групи D, яка бере участь у синтезі глюкози із лактату і сприяє забезпеченню однієї з важливих функцій печінки – підтриманню рівня глікемії у крові [153]. Відомо і значна роль ЛДГ при температурній адаптації риб. Саме за цих процесів виникає гіпоксичний шок, який викликає зміну активності м'язової та печінкової ЛДГ у риб [167, 168]. Таким чином, зростання активності ЛДГ призводить до посиленої утилізації лактату різними тканинами при нагальній необхідності за ураження тканин токсичними, антропогенними та абіотичними чинниками. Швидкість утилізації лактату різними тканинами свідчить про біохімічну пластичність видів риб до несприятливих умов існування. Саме ці процеси сприяють виживанню стійких видів риб у мінливих екологічних умовах [155, 169].

За активністю ЛДГ в тканинах риб здійснюють екологічну оцінку водойм за стресових умов [170]. Крім того, проводять діагностику при тканинних пошкодженнях у риб [88, 171]. Зниження активності ЛДГ свідчить про пригнічення процесів гліколізу у зв'язку зі зниженням метаболізму, порушення клітинного балансу, а також свідчить про неспроможність організму протистояти негативним чинникам [172]. Низка вчених вказує на те, що активність ЛДГ є надійним біомаркером, за яким можна визначати норму чи патологію фізіологічного стану риб, стан екосистеми в цілому [162, 169, 171, 173].

1.3.2. Активність АТФ-зи як показник резистентності та здатності до адаптації риб за впливу абіотичних та антропогенних чинників

К, Na-залежна, Mg, Са-активуюча АТФ-за є одним з ключових ферментів при адаптації риб до зміни солоності, кислотності чи лужності води, а також при зміні температурного режиму водойми, при її забрудненні токсикантами різної хімічної природи [174, 175, 176, 177, 178]. Цей фермент відіграє важливу роль у процесах осморегуляції в кісткових риб. Тобто за зміною активності АТФази можна визначити чутливість риб до підвищення рівня мінералізації води [26, 174, 179]. Це передусім пов'язано з роллю епітеліальних клітин при регуляції водно-сольового балансу [180], оскільки фермент контролює активність транспорту йонів через мембрани клітин [181, 182]. Особливо це чітко проявляється при анадромних та катадромних міграціях риб та зміні ними гіпоосмотичного на гіпероосмотичного середовища, а також при інвазійному розселенні окремих солонуватоводних представників іхтіофауни. Зміни активності АТФази є прикладом біохімічної адаптації при модифікаційних процесах водно-сольового обміну [179, 183]. Зростання в плазмі йонів натрію та хлоридів відбувається одночасно зі зростанням активності зябрової АТФ-зи. Цей фермент тісно взаємопов'язаний з гормонами гіпофізу та інтерренальної залози [184, 185]. Від рівня активності АТФази залежать процеси окиснення та фосфорилування [186, 187], а зміна величини цього показника є критерієм оцінки метаболічного стану організму за різних екологічних умов існування гідробіонтів [181, 188]. Деякі зрушення у середовищі спричиняють зміни її активності, які можуть, у свою чергу, погіршувати біохімічний захист риб від окиснювального стресу [24, 25, 174]. Тому цей показник використовується численними дослідниками як біомаркер токсичного навантаження, а також для оцінки екологічного стану навколишнього середовища [181]. Адаптивна роль підвищення активності АТФази полягає у подоланні явищ стресу. Зміна її активності свідчить про наявність несприятливих умов, зокрема про присутність у воді токсикантів [189, 190, 191, 192].

При нітритному забрудненні водного середовища завдяки K^+ , Na^+ - й помпі епітеліальних клітин зябер відбувається активне виділення з клітин надлишку азоту, висока ступінь розвитку цього механізму дозволяє деяким видам риб краще адаптуватися до екстремальних умов існування [193]. При накопиченні хлоридними клітинами зябер токсинів, які пригнічують активність АТФази у прісноводних риб, відбувається гіпонатріємія [159]. Зі зростанням величини рН води також відбувається інгібування АТФази, що викликає зниження секреції йонів [174, 194]. Низка вчених вказує на роль АТФ-ази в процесі обміну метаболітів, зокрема глюкози та амінокислот, що підтримує різницю осмотичного градієнту між зовнішнім та внутрішнім середовищем, забезпечує тканинний гомеостаз та підтримує життєво важливі функції клітин [27, 174, 179].

Оскільки, при адаптації риб до зміни умов середовища корегується інтенсивність основних шляхів генерування енергії (гліколізу та циклу Кребса) при виникненні нагальної потреби організму в енергетичних ресурсах і це відображається на вмісті у тканинах АТФ, а також на мобілізації енергії за безпосередньої участі ферменту АТФази. Зв'язана з мембранами клітин АТФаза використовує енергію гідролізу АТФ в процесі переносу йонів натрію та калію у клітину для підтримання мембранного потенціалу. Відомо, що при виникненні гіпоксії активність йонного насоса зменшується [195]. За довготривалої дії гіпоксії відбувається зниження активності АТФази [195], але за свідченнями С. Хілланда та М. Вурнанена [196, 197] у деяких представників іхтіофауни цей показник менш мінливий. Виходячи з цього вони припускають можливість існування значної видової специфічності даного ферменту по відношенню до кисневого режиму. Зниження активності АТФази вказує на ощадливе використання АТФ клітинами в умовах гіпоксії [173, 191].

Також АТФазі належить важлива роль у підтримці йонних та електролітичних градієнтів, які необхідні для трансепітеліальної проникливості клітинних мембран [181, 198]. Так, внаслідок забруднення води йонами хрому, міді відбувається інгібування активності АТФази, яке супроводжується змінами градієнтів натрію та калію на клітинних мембранах, тим самим порушуючи баланс

йонів у клітинах [181, 186, 191, 199, 200, 201]. Деякі ксенобіотики, зокрема феноли, також змінюють активність цього ферменту та порушують утилізацію АТФ, що у подальшому негативно відображується в обмінних процесах тканин риб [159,174].

Отже, активність АТФази в організмі риб є одним із ключових показників для оцінки фізіологічного стану організму [202]. Цей фермент відзначається особливо високою чутливістю до деяких класів важких металів та пестицидів. На думку окремих вчених активність АТФази надійно вказує на тканинну гіпоксію. [188, 203, 204].

1.3.3. Роль ферментів фосфорного обміну в процесах адаптації риб до екологічних умов середовища

Лужна фосфатаза є один з ключових ферментів у риб, зміни активності якої використовується при біомоніторингу екосистем різного типу[147, 205]. Переважно цей фермент бере участь у низці метаболічних процесів, зокрема забезпеченню молекулярної проникливості мембран клітин, процесів росту та диференціації клітин, стероїдогенезу тощо [31, 146]. Крім того, ЛФ залучена у катаболічні процеси клітин та тканин риб. Вона бере участь у синтезі білків, фосфоліпідів та глікогену [170, 172]. Зміна активності ЛФ характеризує фізіологічний стан печінки, її біосинтетичні та детоксикуючі функції [30]. При паренхіматозному ураженні печінки чи некрозі відбувається пригнічення активності цього ферменту [206, 207, 208]. Низка вчених вказує на зростання активності ферменту при некрозі тканин печінки [209, 210, 211]. Тому цей показник використовують переважно як індекс ураження печінки [212]. Одна з реакцій риб на дію токсикантів це інгібування активності ферменту ЛФ, яке може бути наслідком активної гідратації тканин через порушення електролітичного балансу [213, 214, 215]. Навіть незначне коливання рівня токсикантів у водному середовищі відображається на динаміці активності цього ферменту у прісноводних кісткових риб [146]. Оскільки ЛФ чутлива до вмісту у воді токсикантів, її використовують як надійний індикатор хімічного стресу [213, 216, 217, 218].

З ЛФ пов'язані процеси синтезу глікогену та білків в тканинах риб [205, 208, 219]. Пригнічення активності ЛФ може викликати зниження вмісту глікогену. Ацидоз може спричинити зменшення активності зазначеного ферменту, порушуючи структуру та цілісність клітинних органел [84, 220, 221, 222]. Також ЛФ каталізує гідроліз сполук фосфору та свідчить про інтоксикацію організму завдяки своїй чутливості до впливу йонів важких металів [223, 224]. Так йони арсенію, міді акумулюються у тканинах зябер та печінки, при цьому знижують активність ЛФ [234, 250], що викликає послаблення процесів фосфорилування [225, 226]. Це негативно впливає на проникливість мембран клітин при забезпеченні детоксикації [228, 229]. Відомо, що нафтопродукти також знижують активність лужної фосфатази, наслідком чого є порушення структури та дисфункція внутрішніх органів, зокрема нирок та печінки [230]. За деякими дослідженнями процес зростання активності ферменту відбувається завдяки підвищенню синтезу молекул ферменту органами та тканинами [230]. ЛФ виконує важливу роль при дефосфорилування органічних сполук, також вона залучена у процеси формування кісток та при мембранному транспорті [206, 221, 231, 232].

Варто зазначити сезонні коливання активності ЛФ та участі у сезонній регуляції метаболічних процесів. Спостерігається зменшення активності цього ферменту взимку, коли мінімізуються енерговитрати, в свою чергу, весняне підвищення активності ЛФ свідчить про початок процесів гаметогенезу та соматичного росту тканин риб [31, 159].

1.4. Гормональна регуляція адаптивних процесів у риб.

Відомо, що своєчасність та адекватність розвитку адаптивних реакцій на біохімічному рівні у першу чергу відбувається за ендокринної регуляції обміну речовин [233]. У процесі адаптації риб до змін чинників середовища важлива роль належить нейрогуморальним процесам регуляції обміну речовин. При цьому відбувається активний синтез гормонів стресу, зокрема кортизолу, який у свою чергу бере активну участь у процесах енергозабезпечення уражених тканин [151,

159]. Саме від зміни чинників середовища загалом залежить вміст гормонів. Відомо, що за дії на організм негативних чинників підвищується у плазмі не лише вміст кортизолу, а й гормонів щитоподібної залози та гіпофізу [234]. Зокрема соматотропіну, які виконують роль регуляторів метаболічних процесів за довготривалої дії негативних чинників. Це виражається зокрема у посиленні росту, ранньому статевому дозріванню, а також скороченні тривалості життя, що несе за собою компенсаторний механізм адаптації до негативного впливу середовища [235]. У зв'язку з цим великий інтерес представляє вивчення гормонів гіпофізу, зокрема пролактину та соматотропіну, які регулюють процеси росту, ліпідного та білкового обміну, а також відіграють важливу роль у регуляції осмотичного та йонного балансу. У природі відбуваються певні зміни, спричинені впливом абіотичних та антропогенних чинників, які нерозривно поєднані з гормональною системою риб.

1.4.1. Кортикостероїдні гормони

Кортизол – один з найбільш досліджених гормонів у багатьох видів риб [95, 236]. Його вміст у плазмі крові доволі часто використовують для оцінки фізіологічного стану риб [26, 159, 237, 238, 239, 240, 243] та при біоіндикації водних та наземних екосистем [25, 41, 42, 46, 47]. Кортизол виконує важливі функції, пов'язані з імунітетом [244], обміном речовин [159, 245, 246, 247] та осморегуляцією [247, 248]. Головними органами-мішенями дії кортизолу є зябра, кишківник та печінка, де реалізуються дві основні адаптивні функції: осморегуляція та підтримання енергетичної рівноваги [238, 250]. Цей гормон бере участь у мобілізації таких енергетичних сполук, як глюкоза, ліпіди, жирні кислоти для підтримки гомеостазу безпосередньо чи опосередковано. Він впливає на проміжний обмін у реакціях, які розвиваються у відповідь на виникнення стресових умов [193, 245, 251, 252, 253]. За свідченнями низки авторів [184, 254], кортизол сприяє адаптації риб до зростання мінералізації водного середовища шляхом збільшення щільності хлоридних клітин [248]. Цей гормон викликає швидке

зменшення вивільнення пролактину з гіпофіза тилапії [255]. Відома його синергетична роль разом з соматотропіном, що виявляється у збільшенні активності зябрової Na^+ , K^+ -АТФази у зябрових хлоридних клітинах. Крім того, взаємодія з соматотропіном сприяє антиапоптичній дії на зяброві хлоридні клітини, що дозволяє кортизолу впливати на кількість диференційованих хлоридних клітин [256, 257]. Це допомагає багатьом видам адаптуватися до підвищення солоності водного середовища [184, 258]. Шляхом проліферації цей кортикостероїд збільшує кількість мітохондріальних клітин зябрового епітелію, а це покращує адаптивні можливості не лише при зміні параметрів солоності води, але й при токсичному навантаженні на водну екосистему та зміні кисневих параметрів. Наприклад, при зростанні у водному середовищі вмісту нітритів або при виникненні гіпоксії внаслідок зниження вмісту розчиненого кисню [26, 193, 236, 259]. Оскільки саме завдяки активізації метаболічних процесів відбувається посилення екскреції та детоксикації токсичних речовин, зокрема сполук амонію [260].

Вміст кортизолу є важливим показником функціональних змін у гіпоталамо-гіпофізарно-інтерренальній вісі [233, 252]. У більшості кісткових риб вміст кортизолу зростає у відповідь на всі форми навколишнього стресу [238, 261]. За дії деяких токсикантів на організм риб відбувається зменшення вмісту кортизолу, що вказує на порушення стероїдогенезу [25, 165, 262]. Йому належить важлива роль у регуляції глікогенезу білих м'язів [263]. Відомо, що завдяки мобілізації енергії у вигляді глюкози у відповідь на дію стресорів відбувається адаптація риб на біохімічному рівні [245, 264]. При виникненні стресових умов гормон сприяє активізації перекисного окиснення ліпідів [265]. Кортизол викликає збільшення метаболічної активності через залучення клітин паренхіми печінки протягом переднерестового сезону, підтримуючи необхідну кількість енергії для репродуктивної здатності у деяких прісноводних риб. Крім того, введення екзогенного гормону риbam викликає збільшення соматичного та гепатосоматичного індексів протягом переднерестової фази [247, 266, 267].

Варто зазначити значну роль гормону у регуляції імунних процесів. Оскільки завдяки дії кортизолу відбувається зростання розмірів імунокомпетентних органів,

зокрема селезінки. Це проявляється в зміні кількості лімфоцитів та еритроцитів, а також у лейкоцитарній формулі крові [265].

1.4.2. Роль соматотропіну в процесах адаптації.

Соматотропін бере активну участь у регуляції обміну речовин у риб, що проявляється в коригуванні обміну білків, ліпідів, вуглеводів, розвитку гонад і в підготовці риби до нересту [268, 269, 270]. Крім того, останні дослідження вказують на важливість впливу соматотропіну на імунну систему риб [271]. Він регулює не лише фагоцитоз, а й гуморальний захист у риб. Проте вивчення його дії на продукування антитіл чи специфічні імунні реакції у риб обмежені [271]. Соматотропін може модулювати індукцію імунних відповідей внаслідок проникнення чи захоплення патогенних чинників через зябра [272, 273].

Однією з найголовніших функцій соматотропіну є осморегуляція, яка полягає у збільшенні кількості та розмірів хлоридних клітин, коригуванні АТФазної активності, що сприяє виробленню адаптивних механізмів до зростання мінералізації води [187, 248, 258, 274]. При зміні мінералізації цей гормон активно координує та налагоджує до певних екологічних умов власні метаболічні процеси [275, 276]. У риб при введенні екзогенного соматотропіну зменшується синтез глікогенсинтетази, а також знижується рівень глікогену у печінці, що пояснює його коригування вуглеводного обміну [271, 277]. На думку М. С. Е. Йоусефіана [271], вплив соматотропіну на вуглеводневий обмін потребує деяких уточнень, що стосуються змін, які відбуваються у різних тканинах організму за дії даного гормону. При зміні умов існування як зовнішнього, так і внутрішнього характеру соматотропін змінює вміст білків та рівень молочної кислоти у плазмі крові, а також коригує вміст глюкози у печінці та спрямованість обміну ліпідів, стимулюючи при цьому зябровий та нирковий обмін глюкози та гліколітичну активність тканин у риб [277, 278, 279]. За даними нещодавно проведених досліджень, соматотропін виконує діабетичну, ліполітичну та протеїн-анаболітичну роль [271].

1.4.3. Участь пролактину в регуляції адаптивних механізмів.

Пролактин бере активну участь у регуляції обмінних процесів при зміні осморегуляційних процесів за пониження мінералізації води [280]. Тобто, він збільшує проникливість мембран клітин. Відомо, що зменшення мінералізації води для деяких видів є критичним, і тому за цих обставин риби виробили певні пристосування, щодо вчасного й адекватного викиду в плазму з передньої долі гіпофізу гормону пролактину [281]. Цей гормон виконує антагоністичну дію відносно соматотропіну в процесах адаптації до морської води [187, 257]. Сумісна дія пролактину та кортизолу значно перевищує адаптивність окремого їх впливу та проникливість йонів у клітину, що було відмічено для каналного сомика [184]. Загалом, для прісноводних риб головною функцією пролактину є обмін речовин у організмі, а саме ліпідного та вуглеводного. Пролактин зменшує ступінь окислення ліпідів у печінці і збільшує надходження глюкози до нирок та мозку [276, 277]. Відомо, що за безпосереднього коригування пролактином зростає активність АТФази у тканинах печінки, м'язів, зябер та вміст глюкози у плазмі крові [277].

Дослідженнями Ю. Ю. Саутіна доведена важливість пролактину при аклімації риб до зміни температури оточуючого середовища [282, 283]. При цьому він регулює обмін ліпідів та амінокислот, як енергетичного депо, оскільки це досить затратний механізм і риbam потрібні додаткові енергетичні ресурси для збереження ростового потенціалу за зміни фотоперіоду та температури води.

Екзогенний пролактин викликає збільшення вмісту йонів натрію у плазмі крові. Також він підвищує швидкість росту епітеліальних клітин тканини, проте на відміну від кортизолу не викликає апоптозу епітелію кишківника [284].

Процес адаптації риб до зростання солоності та температури води пов'язаний як з падінням рівня вмісту пролактину та синтезом гормону росту, так і змінами інших фізіолого-біохімічних показників у тканинах риб. Так, у морського ляща пристосування до води з низькою солоністю активується саме пролактином [280, 258, 285], зокрема через корекцію інтенсивності ліпідного обміну [277]. Вміст

глюкози в плазмі крові, активність та вміст Na^+, K^+ -АТФази в зябрах, м'язах та печінці зростають під дією пролактину [185]. Відомо, що зміна вмісту гормону сприяє анадромним міграціям лососевих та осетрових риб [187]. Крім того, показана можлива роль пролактину у розвитку стійкості морських риб, таких як фугу *Takifugu rubripes* Temminck, Schlegel, до дії низької солоності, а також активації пролактинових рецепторів у осморегуляційних органах [286]. Т. Сакамото та S.D. МакКормік [274] продемонстрували, що клітинна проліферація та диференціація є важливими механізмами, через які пролактин приводить в дію осморегуляційний механізм завдяки чому відбувається адаптація у риб до пониженої мінералізації води на гормональному рівні. Адаптація до гіпоосмотичного середовища включає зміни в енергетичному обміні риб [274, 287]. Але недостатньо з'ясований вплив пролактину на енергетичне забезпечення риб у процесі адаптації до пониження рівня мінералізації.

Відзначено неоднозначну роль пролактину при токсичному впливу на організм. Зменшення пролактину у плазмі крові вказує на деструкцію пролактинових клітин внаслідок дії важких металів [238]. За впливом на організм риби стресових чинників відбувається активація гіпоталамо-гіпофізарно-інтерренальної вісі. Це спричиняє вивільнення гіпофізарного пролактину і адренкортикотропіну [288]. Йому належить важлива роль у регуляції вмісту йонів за впливу токсикантів різної хімічної природи [289], а зміни вмісту пролактину у плазмі свідчать про реакцію організму риб на наявність у середовищі стресорів [285, 290]. Тому цей гормон одним із перших реагує на зовнішній подразник і часто виступає як регулятор процесів, які спрямовані на детоксикацію, під час порушення обміну речовин [250]. При експозиції лососевих риб в сублетальних концентраціях свинцю відбувалося зниження рівня пролактину, а також пригнічення його секреції залозами гіпофізу [291]. Тому пролактин разом з кортизолом ефективно використовують як біомаркери до токсичного навантаження на водне середовище [238, 250].

Пролактин разом із соматотропіном відіграє важливу роль у кальцієвому обміні у кісткових риб. Відомо, що у риб гормон виконує гіперкальцимічну роль,

сприяючи активному захопленню йонів кальцію зябровими клітинами [288, 292]. Під час зміни прісного на морське середовище у мозамбіцької тиляпії за активної участі пролактину не змінюється плазмовий вміст імуноглобулінів та рівень лізоциму. Крім того, внутрішня ін'єкція пролактину риbam сприяє активації фагоцитозу в організмі, як ефективного механізму при захисті організму від інвазій. Отже, імунна функція пролактину виявляється у мітотичній активності відносно лейкоцитів у кети та підтримці рівня імуноглобулінів у райдужної форелі [273]. Окремими вченими виявлена гемопоетична та імуномодуляційна дія пролактину [272, 273].

Варто зазначити важливу роль пролактину у період розмноження риb [280]. Виявлено, що він впливає на статевий цикл: сперматогенез, вітелогенез і овуляцію. Рівень гормону зростає протягом ікрометання у нільської та мозамбіцької тиляпії. Крім того, пролактин безпосередньо стимулює продукування тестостерону в самців мозамбіцької тиляпії. Також останнім часом відмічалася важлива роль пролактину у регулюванні шлюбної поведінки у окремих представників цихлових та бичкових риb [294, 295].

1.4.4. Роль гормонів щитоподібної залози в процесах адаптації до екологічних умов середовища.

Гормони щитоподібної залози у риb відіграють важливу роль у морфо-фізіологічній адаптації риb до екологічного середовища [295, 296, 297]. У природних популяціях риb концентрація трийодтироніну у плазмі крові варіює в значних межах від 0,2 нг/мл до 50 нг/мл [298]. Трийодтиронін та тироксин залучені у низку біологічних процесів, пов'язаних зі статевим розвитком, осморегуляцією, метаморфозом, температурною аклімацією та обміном речовин. Модельними експериментами доведено, що при екзогенному введенні цих гормонів посилюється ріст та життєздатність у костистих риb [299, 300]. Найчастіше це відображається у зміні пропорцій тіла, прискоренні розвитку шкіри, кісток та луски. Вірогідним механізмом стимуляції росту риb гормонами щитоподібної залози є їх синергізм з

гормоном росту та стероїдними гормонами. Відомо, що гормони тиреоїдної залози залучені у метаболічні процеси, які спрямовані на подолання стресу у риб [301, 302, 303]. За свідченням низки авторів [304, 305] їх метаболічна роль полягає у стимуляції окиснювальних процесів та регуляції ліпідного обміну, що допомагає адекватному відгуку риб щодо надходження токсикантів до тканин організму [301, 306, 307, 308]. Гормон трийодтиронін збільшує кількість хлоридних клітин і активність зябрової АТФази, посилюючи цим самим захоплення йонів цими клітинами [300]. Оскільки гормони щитоподібної залози сприяють адаптації до змін умов життєдіяльності і виявляють високий рівень лабільності відносно дії антропогенних чинників їх можна використовувати як біомаркери хронічного стресу [298]. Незважаючи на це, окремі автори наголошують [309,310] на тому, що деякі токсиканти, надходячи до тканин організму викликають руйнування залози, а це, в свою чергу, відображається на рівні циркуляції тироксину та трийодтироніну у плазмі крові. Тобто спостерігається негативна залежність між вмістом токсичних речовин, радіоактивних сполук та вмістом гормонів [311, 312]. Підвищення вмісту гормонів щитоподібної залози відбувається пропорційно зміні мінералізації воли [300, 313]. Це вказує на важливе значення гормонів у регуляції процесів осморегуляції [314]. Підвищення рівня тиреоїдних гормонів спостерігається у період анадромних міграцій та смолтифікації лососевих риб [315].

Загалом, вміст гормонів лежить в основі температурної адаптації риб. Деякі вчені [314, 316] відзначили, що за дії різного температурного режиму змінюється рівень тироксину в плазмі крові кісткових риб. За даними натурних спостережень за деякими представниками корошових риб зростання зазначеного вище гормону спостерігається в літній період за підвищення температури води, харчової активності та зростання анаболізму [299]. У свою чергу, найнижчий рівень гормону відмічено в зимовий період та ранньою весною в переднерестовий період. Екзогенне введення гормонів гіпофізу плідникам канального сома суттєво підвищує рівень тироксину на пізніх стадіях дозрівання гонад [317]. Залежно від сезону відбувається підвищення чи зниження рівня тироксину та трийодтироніну у плазмі крові відповідно до енергопотреб необхідної осморегуляції риб. Тобто,

залежно від дії на організм абіотичних чинників відбувається диференційна відповідь на рівні гормонів щитоподібної залози для задоволення енергетичних потреб, пов'язаних з осморегуляторною діяльністю організму [318].

Таким чином, було розглянуто основні чинники, які визначають рівень пластичності та вразливості аборигенних видів риб. Проаналізовано особливості пристосувальних реакцій у різних таксонів риб у відповідь на вплив чинників абіотичного та антропогенного походження. Проведено ознайомлення з міжнародним досвідом у дослідженні фізіологічних та біохімічних критеріїв визначення токсикорезистентності риб в умовах дії на організм токсикантів різної хімічної природи.

На основі розглянутого матеріалу нами буде проаналізовано особливості адаптації окуневих риб на морфометричному рівні. Буде з'ясовано наявність репродуктивно ізольованих фенотипів окуневих, а також рівень екологічної валентності. У подальшому з'ясовано рівень життєздатності окуневих риб до дії стандартних токсикантів. Буде показано вплив цих токсикантів на гормональну та ферментативну систему, а також на енергозабезпечення метаболічних процесів. У подальшому буде проаналізовано характер протікання метаболічних процесів у риб, які мешкають у різних екологічних умовах. У подальшому буде прирівняно фізіологічні показники, зокрема вгодованість, індекси внутрішніх органів та плодючість до рівня накопичення енергоємних речовин: глікогену, ліпідів та білків. Крім того вивчено вплив конкретних екологічних умов існування на вміст гормонів та активність ферментів. Це допоможе вибрати найбільш інтегровані показники для оцінки фізіологічного стану риб, для з'ясування особливостей адаптивних процесів, які відбуваються у ізольованих між собою вибірках риб, що у подальшому допоможе з'ясувати рівень пластичності зазначених видів.

РОЗДІЛ 2

ОБ'ЄКТИ, МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Лов риби проводили на Київському водосховищі протягом 2013–2014 рр. в районі с. Лебедівка (у зимовий період), на Канівському водосховищі – в районі затоки Собаче гирло (січень–лютий 2013 р.), обвідного каналу (січень 2013 р.), поблизу м. Ржищів (липень, 2012 р.), в гирловій ділянці р. Віта (липень 2012 р.), у ставках Пущі-Водиці (січень, 2013 р.), у дельтовій ділянці р. Тетерів (січень, 2013 р.), у русловій ділянці р. Дніпро в районі залізничного моста (м. Київ). В оз. Кирилівське та оз. Бабиному (м. Київ) відлов риб здійснювали в 2012 р. у серпні–вересні, у р. Рось – у районі ереднього Білоцерківського водосховища у квітні–січні 2011, 2012 рр. та у травні – червні 2013 р., у Каховському водосховищі в районі м. Каховка в квітні 2013 р.

2.1. Характеристика районів досліджень

2.1.1. Р. Тетерів

Р. Тетерів у районі с. Пилява характеризується піщаним та суглинистим типом ґрунтів. Швидкість течії за особистими дослідженнями становила 0,45–0,5 м/сек, вміст кисню коливався в межах 5,7–7,6 мг О/дм³, рН – 7,6, температура – 0,7°C, загальна мінералізація – 400 мг/дм³. ХСК – 24 мг О/дм³, БО – 18 мг О/дм³, рН – 7,6.

2.1.2. Ставки Пущі-Водиці

Ставки Пуща-Водиці характеризуються наявністю піщаних ґрунтів, а також джерельним водопостачанням, що певним чином зумовлює термічний режим водойм. За даними наших досліджень вміст кисню складав 6,1–8,0 мг О/дм³, рН – 7,1, температура води – 0,4°C.

2.1.3. Київське водосховище (с. Лебедівка)

Досліджувався район поблизу с. Лебедівка. На досліджуваній ділянці багато мілиних зон середньою глибиною 1,2–1,6 м. За результатами власних досліджень ділянка Київського водосховища характеризувалася піщаним типом ґрунтів, швидкість течії води була 0,5 м/с, вміст кисню в період проведення досліджень коливався в межах від 2,3 до 2,9 мг О/дм³, рН середовища – 7,4–7,9, температура води – 1,1–1,5°C, загальна мінералізація води – 260 мг/дм³. Вода збагачується гуміновими сполуками за рахунок надходження води з р. Прип'ять, яка протікає через болота і впливає таким чином на гідрохімічний режим акваторії [319]. Каламутність води складала 2,5–2,7 мг/дм³ [320]. За даними [319] вміст основних токсикантів становив: залізо – 0,40 мг/дм³, марганець – 0,84 мг/ дм³, алюміній – 47,5 мкг/ дм³, мідь – 13,5 мкг/ дм³. Вміст біогенів складав: фосфати – 0,105 мгР/дм³, нітрати – 0,069 мгN/дм³, нітрити – 0,040 мгN/ дм³, амоній – 0,540 мгN/ дм³. Вміст гумінових кислот був ГК-1,3 мг/ дм³, фульвокислот (ФК) – 18,0 мг/ дм³, дихромат на окислюваність БО – 38,4 мг О/ дм.

2.1.4. Р. Дніпро (м. Київ)

Руслова ділянка р. Дніпро неподалік залізничного (Петрівського) мосту характеризувалась наявністю піщано-кам'янистого дна. Температура води становила на період досліджень у квітні 5–6°C, у травні 20°C. Швидкість течії 0,9 м/с, загальна мінералізація у квітні складала – 300 мг/дм³, у червні – 290 мг/дм³, вміст розчиненого кисню у воді становив 7,4 мг О/дм³, рН – 7,3. Вміст сульфатів – 15 мг/дм³, хлоридів – 20 мг/дм³, кальцію – 45 мг/дм³, магнію – 10,9 мг/дм³, фосфатів – 0,059 мгР/дм³, нітритів – 0,001 мгN/дм³, нітратів – 0,049 мгN/дм³, амонію – 0,290 мгN/дм³.

2.1.5. Оз. Кирилівське

Оз. Кирилівське – водойма-приймач стоків міської дренажної системи. Із поверхневими стоками з промислових майданчиків, а також з прилеглих територій міської забудови і автошляхів до нього потрапляє велика кількість забруднюючих речовин [321]. Згідно результатів дослідження загальна мінералізація води становила 570–635 мг/дм³, вміст розчиненого кисню – 8 мг О/ дм³, температура води складала у липні – 24,3 °С. Водойма характеризується низьким рівнем водообміну, а також піщаним ложем дна. Швидкість течії – 2,5–3 см/сек. Вода оз. Кирилівське за вмістом азоту нітратів, максимальної величини ХСК і значень БСК₅ – до III класу категорії 5 (посередня, помірно забруднена), за концентрацією азоту нітритів і ступенем насичення киснем придонного шару води відноситься до IV класу категорії 6 (погана, брудна) [321]. При цьому спостерігається зсув якості водного середовища до евтрофної та політрофної зони. Водна рослинність представлена незначним видовим розмаїттям порівняно з оз. Бабиним. Згідно з видовим розмаїттям фітопланктону водойма відноситься до екосистем з високим ступенем забруднення і характеризується як деградована [322, 323]. Вміст нафтопродуктів – 0,194,4–0,492 мг/дм³, СПАР – 0,043–0,45 мг/дм³, фенолів – 0,167–0,225 мг/дм³, хрому – 0,54 мг/дм³, свинцю – 0,039 мг/дм³, міді – 0,004–0,01мг/дм³, цинку – 0,016–0,20 мг/дм³, марганцю – 0,081 мг/дм³, нікелю – 0,05 мг/дм³, заліза – 0,032 мг/дм³, хлоридів – 116–133,5 мг/дм³, сульфатів – 85,0–137,2 мг/дм³, нітритів – 0,004 – 0,102 мг N/дм³, амонію – 0,5–2,2 мг N/дм³, нітратів – 0,025–0,78 мг N/дм³ фосфатів – 0,04 – 0,14 мгР/ дм³, БО – 21–46,9 мгО/ дм³. ПО – 6,2–11,8 мгО/ дм³ заліза – 0,01 – 0,067 мг/ дм³ [324, 325, 326, 326].

2.1.6.Оз. Бабине

Оз. Бабине – ізольована водойма, фактично не підлягає антропогенному впливу. Донні відклади характеризуються переважанням піщаних ґрунтів. Водойма суцільно заростає надводною та підводною рослинністю. Для озера характерні великі глибини, що зумовлюють температурну стратифікацію [321]. Швидкість течії – 5 – 5,5 см/сек. Згідно даних М.І. Лінчук загальна мінералізація води становить – 281,2 мг/дм³. За даними біотестування на рослинних та тваринних

організмах водойма відноситься до досить чистих. Основна група трофо-сапробіологічних показників (вміст біогенних елементів, розчиненого у воді кисню і ХСК) – дають підставу віднести оз. Бабине до II класу категорії 2 і 3 (добра, чиста), за окремими показниками – азот нітратів, концентрація розчиненого у воді кисню – до класу I категорії 1 (відмінна, дуже чиста) [321]. Оз. Бабине відноситься до евфтрофної водойми [323]. За даними досліджень видового різноманіття фітопланктону водойма оцінюється як екосистема, де домінують природні процеси [324]. Згідно даних М.І. Лінчук твердість води складає 3,5 мг-екв./дм³, вміст йонів становив: кальцію – 52,10 мг/дм³, магнію – 10,94 мг/дм³, хлоридів – 15,51 мг/дм³, сульфатів – 17,20 мг/дм³, натрію-калію – 5 мг/дм³, вміст кисню – 8,11 мг О/дм, амонію – 0,270 – 0,346 мг N/дм, нітритів – 0,001 – 0,018 мг N/дм³, нітратів – 0,044 – 0,09 мг N/дм³, фосфатів – 0,018 – 0,02 мг Р/дм³, ПО – 12,45 – 13,37 мг О/дм³, БО – 20,8 – 23,5 мг О/дм³. рН – 8,0. Згідно даних [325] вміст окремих токсикантів становив: нафтопродуктів – 0,085 мг/дм³, цинку – 0,038, марганцю – 0,094 мг /дм³, свинцю – 0,031 мг /дм³, міді – 0,009 мг /дм³.

2.1.7. Канівське водосховище

Досліджувалися ділянки поблизу м. Ржищів, у обвідному каналі, затоці Собаче гирло.

Ділянка поблизу м. Ржищів характеризувалася піщаним ложем. За результатами власних досліджень вміст розчиненого кисню становив 7,8–8,2 мг/дм³. Загальна мінералізація води – 320 мг/дм³, температура у воді була – 25,6°C. Вміст окремих токсикантів: свинцю – 0,005 – 0,049 мг/дм³, хрому – 0,004 – 0,058 мг/дм³, марганцю – 0,021 – 0,340 мг/дм³, міді – 0,006 – 0,078 мг/дм³, цинку – 0,009 – 0,094 мг/дм³ [38].

Ділянка поблизу обвідного каналу досліджувалася в зимовий період. Згідно результатів гідрохімічних досліджень вміст розчиненого кисню становив – 2,5 мг О/дм³, загальна мінералізація води – 300 мг/дм³, температура води – 0,6°C.

Ділянка в районі затоки Собаче гирло характеризувалася наявністю піщаного ложа дна. За даними М.І. Лінчук твердість становила 4 мг-екв./дм³, вміст йонів кальцію - 2.7 мг- екв./дм³, магнію – 1,3 мг- екв/ дм³, хлоридів - 0,56 мг-екв./ дм³,

сульфатів – 0,48 мг-екв./дм³. Згідно власних даних загальна мінералізація становила 320 мг/дм³, вміст кисню – 5,7 мг/дм³, температура води – 0,6°C. Згідно класифікації водойма відноситься до мезотрофної [323].

2.1.8. Р. Рось

Досліджувалась ділянка поблизу м. Біла Церква у районі Білоцерківського середнього водосховища. Серед бентосних організмів домінували олігохети та личинки хірономід. Оскільки дослідження проводилися у різні сезони року, то вміст кисню в зимовий період становив – 2,9 мг О/дм³, температура – 1°C, у літні місяці температура – 25,6°C, вміст кисню – 7,4 мг О/дм³. Р. Рось (Білоцерківське середнє водосховище) характеризується істотними змінами рівня води, що впливає на її температурні параметри та процеси евтрофікації. За даними [321, 327, 328] акваторія у певних ділянках забруднюється токсичними сполуками – нафтопродуктами, фенолами, СПАР, мінеральними добривами та шестивалентним хромом. За оцінкою біотестування води, проведеного на вищих водяних рослинах цієї водойми, було визначено, що вода дещо забруднена [321]. Згідно даних [327] загальна мінералізація води у літній період становить – 460–522 мг/дм³, у зимовий – 554-614 мг/дм³. Ґрунти мулисті, частково піщані. Трофо-сапробіологічна оцінка виявила відповідність води до класу III категорії 4 (задовільна, помірно забруднена). Величина дихроматної окислюваності зростала внаслідок надходження до річки важкоокиснюваних забруднюючих речовин. Якість води можна віднести до класу III категорії 5 (посередня, помірно забруднена) [321]. Згідно даних М.І. Лінчук показники гідрохімії становили: рН – 8,32, твердість – 5,5-6,1 мг-екв./дм³, вміст іонів Ca²⁺ – 3,3 мг-екв./дм³ або 66,13 мг Са/дм³, Mg²⁺ – 2,8 мг-екв./дм³ або 34,08 мг Mg/дм³, Cl⁻ – 0,85 мг-екв./дм³ або 30,13 мг Cl/дм³, NH₄⁺ – 0,277 мг N/дм³, NO₂⁻ – 0,006 мг N/дм³, NO₃⁻ – 0,008 мг N/дм³, PO₄³⁻ – 0,062 мг P/дм³, ПО – 8 мг О/дм³, БСК – 18,48 мг О/дм³. БО – 32 мг О/дм³.

2.1.9. Р. Віта

Р. Дніпро в районі дельтової ділянки р. Віта не характеризується суттєвим антропогенним навантаженням та гідрологічною мінливістю акваторії. Ґрунти піщані. За даними власних досліджень загальна мінералізація води становить 265 мг/дм³, вміст розчиненого кисню – 7,8 мг О/дм³, температура води становила у другій декаді червня 21,2 °С. Згідно даних М.І.Лінчук показники гідрохімії становили: рН – 7,28. Твердість була – 3,8 мг-екв./дм³, Ca²⁺ – 2,5 мг-екв./дм³ або 50,1 мг Са/дм³, Mg²⁺ – 1,3 мг-екв./дм³ або 15,8 мг Mg/дм³, Cl⁻ – 0,54 мг-екв./дм³ або 19,05 мг Cl/дм³, NH₄ – 0,320 мг N/дм³, NO₂⁻ – 0,004 мг N/дм³, NO₃⁻ – 0,0071 мг N/дм³, PO₄³⁺ – 0,039 мг Р/дм³, ПО – 12,48мг О/дм³, БСК – 20,79 мг О/дм³.

2.1.10. Каховське водосховище (м. Каховка)

Досліджувалась ділянка поблизу м. Каховка. Ґрунти кам'янисто-піщані. Температура води на період проведення досліджень складала – 8 °С. За даними власних досліджень вміст розчиненого кисню становив – 6 мг О/дм³, температура у квітні – 8°С, травні – 26,7°С, швидкість течії – 0,09 м/с. Водойма характеризується високим рівнем евфтрофікації, що зумовлює надходження із прилеглих територій значної кількості алохтонних біогенних сполук. У цій ділянці переважають а- та b - полісапроби [329]. Мінералізація води становила 433–473 мг/дм³, вміст розчиненого кисню – 6 мг О/дм³, температура 26,7°С. Дно Каховського водосховища відзначається наявністю мулистого ґрунту, де замуленість становить в середньому 0,19 м [329, 330]. Відмічається висока біомаса фітопланктону – 45 г/м³, що обумовлено бурхливим розвитком синьо-зелених водоростей. Крім того, відзначено й весняне цвітіння діатомових, що відбивається на процесах природного самоочищення водойми [329]. БСК – 3,2мг О/дм³, БО – 20,4, ХСК – 25,5 мг О/дм³. Твердість – 3,3 мг-екв./дм³. Вміст біогенів: PO₄³⁺ – 0,284–0,348 Р/дм³, NO₃⁻ – 4,96, NO₂⁻ – 0,34 мг N/дм³, NH₄ – 0,350–0,356 мг N/дм³, рН – 8,0. За даними [38, 329,330, 331] вміст деяких токсикантів становив: хрому – 0,009–0,1 мг/дм³, міді – 0,007–0,088 мг/дм³, марганцю – 0,017–0,495 мг/дм³, цинку – 0,016–0,152 мг/дм³, свинцю – 0,002–0,072 мг/дм³, кобальту – 0,002–0,003 мг/дм³, заліза – 0,137 мг/дм³, нафтопродуктів – 0,300 – 0,400 мг/дм³, фенолу – 0,015 мг/дм³, СПАР – 0,05 мг/дм³.

2.2. Іхтіологічні методи дослідження.

Ловлю риб здійснювали неводом довжиною 20 м і розміром вічка 1 см, вудковими та спінінговими знаряддями лову за загальноприйнятими в іхтіології методами [332]. Збір іхтіологічного матеріалу на озерах Кирилівське та Бабіне в 2012 р. проводили згідно отриманого дозволу від 31.05.2012 № ДАРТ 024 на здійснення науково-дослідного безквотного лову молоді і дорослих риб, у гирловій ділянці р. Віта – за дозволом № 001. від 29.03.2012 р. на здійснення науково-дослідного лову на Канівському водосховищі, на р. Рось у 2013 р. – згідно дозволу від 29.08.2013, № 2 на здійснення науково-дослідної ловлі окуневих та бичкових риб на різних ділянках р. Рось.

Необхідну кількість риб (по 25–30 екз. з кожної водойми) відбирали для проведення морфометричних, морфо-фізіологічних та біохімічних досліджень. Кров із серця отримували за допомогою пастерівської голки та гепаринізованого шприца і миттєво заморожували в рідкому азоті чи морозильній камері при -18°C . Для біохімічних досліджень, крім плазми крові, відбирали інші тканини (зябра, печінка, м'язи, гонади самок). Їх також заморожували і зберігали для подальших досліджень за температури -18°C .

Морфометричний аналіз здійснювали загальноприйнятими методами [333]. Вимірювання проводили за допомогою штангенциркуля. Було досліджено 19 пластичних та 6 (для йоржа 5) меристичних ознак.

Пластичні ознаки співвідносили до довжини тіла риби, а виміри на голові – до довжини голови. Порівняння середніх значень між різними вибірками проводили за t-критерієм Стюдента. Визначення морфофізіологічних показників – індексів внутрішніх органів (селезінки, печінки) – проводили загальноприйнятими методами [334], порівнюючи масу органів з масою тіла риби. Вгодованість риб за Кларком та Фультоном встановлювали згідно загальноприйнятої методики [335]. Вік риби визначали за хребцями, зябровими кришками (окунь, йорж), лускою – судак [333]. Абсолютну плодючість визначали шляхом відбору із середньої частини гонад наважки 0,5 г та перераховуючи кількість ікринок у ній та у гонаді в

цілому. Для визначення середньої плодючості з кожної водойми відбирали 10–15 екз. риб [333].

2.3. Гідрохімічні дослідження.

На дослідних водоймах під час лову риб проводили вимір вмісту розчиненого кисню у воді методом Вінклера [336], водневого показника (pH) за допомогою рН-метра РН-009 (1), загальної мінералізації води – TDS-метра IDS-2, температури – ртутним лабораторним термометром з одиницею виміру 0,1°C. Вміст окремих йонів, токсичних сполук у воді було взято з літературних джерел.

2.3. Методи проведення модельних експериментів.

Модельні експерименти проводили в акваріумах об'ємом 60–80 дм³ або кристалізаторах (5–10 дм³) на Білоцерківській експериментальній гідробіологічній станції НАН України. Як референтні токсиканти було обрано дихромат калію та фенол. Експерименти проводили з мальками та дорослими рибами. Мальки риб у кількості 50 екз. піддавали впливу дихромату калію концентрації 25, 50, 100 мг/дм³, фенолу – 3, 6, 12 мг/дм³ у 5-літрових кристалізаторах протягом 48 год. Крім того, досліджено життєздатність мальків судака при солоності води 4, 6, 8, 12, 16, 21‰ при поступовому або одноразовому її підвищенні протягом 96 год. При поступовому підвищенні солоності концентрації солей збільшували протягом 96 год на 1,0, 1,5, 2,0, 3,0, 4,0, 5,25‰ відповідно до заданої величини. Контролем слугувала вода з р. Рось, мінералізація якої становить близько 0,5‰. Приготування розчинів різної солоності проводили із розрахунку на 1‰: хлориди – 0,50 г, сульфати – 0,07 г, йони кальцію – 0,01 г, магнію – 0,03 г, натрію – 0,38 г, калію – 0,003 г. Співвідношення концентрації йонів відповідало воді Дніпровсько-Бузького лиману [336].

Токсикологічні експерименти на дорослих особинах окуневих риб проводили у 60-літрових акваріумах з постійною аерацією води. Досліджено вплив фенолу на риб у концентрації 0,2, 0,5, 2,0 мг/дм³, дихромату калію – 2,5; 5,0; 10,0 та 12,5 мг/дм³ протягом 96 год. Експерименти проводили з дотриманням норм біоетики.

2.4. Методи біохімічних досліджень.

Біохімічні дослідження здійснювалися в Інституті гідробіології НАН України. Вміст білків у печінці, м'язах, зябрах та гонадах визначали за Лоурі [337] вміст ліпідів – з використанням стандартного комерційного набору «Загальні ліпіди» (Філісіт-Діагностика). Вміст глюкози у плазмі крові визначали глюкозооксидазним методом, використовуючи комерційні стандартні набори «Глюкоза-Ф» (Філісіт-Діагностика, Україна), вміст глікогену – прямим антроновим методом [338]. Активність ЛДГ, лужної фосфатази встановлювали за допомогою стандартних комерційних наборів «ЛДГ» та «Лужна фосфатаза» (Філісіт-Діагностика, Україна). Активність АТФ-ази оцінювали за наростанням у реакційній суміші вмісту неорганічного фосфору, який виявляли за методом Фіске та Суббароу і перераховували на 1 мг білка [339]. Біохімічні дослідження проводили з використанням спектрофотометра СФ–26.

Вміст гормонів у плазмі крові визначали після її центрифугування протягом 15 хв при 6 тис. обертів за хв. Вміст кортизолу, пролактину, соматотропіну, тироксину та трийодтироніну визначали імуноферментним методом з використанням наборів реагентів «ДС-ІФА-Стероїд-Кортизол» «ДС-ІФА-Пролактин» (Наукове-виробниче об'єднання «Діагностичні системи», Росія), «Human Growth Hormone (hGH) ELISA» (Calbiotech, USA), «ТЗ–ІФА» та «Т4–ІФА» (Науково-виробнича лабораторія «Гранум», Україна) з допомогою ІФА-аналізатора RaytoRT-2100C.

Статистичну обробку матеріалу проводили за допомогою програм Excel із пакета Microsoft Office та Statistica 5.5.

РОЗДІЛ 3

МОРФОМЕТРИЧНА ТА МОРФО-ФІЗІОЛОГІЧНА МІНЛИВІСТЬ ОКУНЕВИХ РИБ ЗА РІЗНИХ ЕКОЛОГІЧНИХ УМОВ

Внаслідок зарегулювання великих водойм утворилися нові екосистеми, де в умовах географічної ізоляції почали формуватися різні екологічні форми аборигенних видів риб [52, 53]. Кожен окремий вид має свою фенотипічну структуру, що забезпечує його існування у конкретних умовах, але внаслідок ізолюваності можлива поява відмінних від материнської вибірки екологічних форм [43, 46, 50, 61]. Наявність широкого спектра фенотипічної мінливості забезпечується поліморфізмом риб [54]. Рівень пристосованості популяцій проявляється у здатності до внутрішньовидового генетичного поліморфізму [46, 53]. Саме за цим показником оцінюють стійкість чи вразливість виду, особливо коли відбувається інвазія або звуження ареалів. Тому для діагностики екологічного стану водних систем доцільно використовувати види, які займають великий ареал та зустрічаються у водоймах різного типу. Також вони повинні бути доступними об'єктами дослідження через свою чисельність [49, 57, 58, 62, 64, 340]. Слід зазначити, що окуневі риби є чутливими до дії екологічних чинників, чітко та конкретно реагують на них [66, 76]. Оцінка стану природних популяцій за морфо-фізіологічними ознаками риб, які змінюються пропорційно впливу екологічних умов існування, дозволяє показати можливість їх адаптації до діючих чинників [54].

3.1. Морфо-екологічна пластичність окуневих риб за умов географічної ізоляції

3.1.1. Морфо-фізіологічні особливості окуня

Згідно проведених досліджень було виявлено відмінності за 6 із 19 пластичних та 1 із 6 меристичних ознак окуня з Канівського та Київського водосховищ (табл. 3.1.1). Між рибами, що виловлені у р. Рось та Каховському

водосховищі, вірогідна різниця прослідковується за 12 пластичними ознаками. Особини популяції окуня із Київського і Каховського водосховищ відрізнялися за 8 із 19 пластичних ознак. Між рибами з р. Тетерів і Київського водосховища – за 8 із 19 пластичних ознак. Риби зі ставків Пущі-Водиці і Київського водосховища різнилися за 6 із 19 пластичних ознак. Окунь зі ставків Пущі-Водиці і Канівського водосховища відрізнявся за 12 пластичними ознаками, а з р. Рось та Каховського водосховища – за 11 із 19 ознак. Особини з р. Тетерів і р. Рось мали 8 пластичних і 2 меристичні відмінностей фенотипічних ознак. Риби з р. Рось та ставків Пущі-Водиці були різними за 6 пластичними і 1 меристичною ознаками. Найбільш відмінними між собою за меристичними та пластичними ознаками виявилися особини з р. Рось та Каховського водосховища, Пущі-Водиці та Канівського водосховища. Ці відмінності свідчать про те, що в умовах географічної ізоляції та за дії особливостей екологічної ситуації водойми в окуня розвиваються певні відмінні, зокрема морфологічні ознаки. Цей вид характеризується високою фенотипічною мінливістю, яка свідчить про його екологічну полівалентність та здатність змінюватись вже на рівні морфометрії. Найбільш варіабельними ознаками в умовах ізоляції окуня виявилися постдорсальна відстань, довжина голови, антидорсальна відстань, довжина першого спинного плавця.

Таблиця. 3.1.1.1.

Морфо-фізіологічні показники окуня з різних популяцій ($M \pm m$, $n=25$)

Показник и	Назва водойми					
	р. Рось	Ст. Пущі-Водиці	р. Тетерів	Каховське вдсх.	Канівське вдсх.	Київське вдсх.
Маса, г	39,7 $\pm$ 2,9	34,8 $\pm$ 2,4	40,8 $\pm$ 1,29	38,4 $\pm$ 2,87	37,8 $\pm$ 0,4*	42,9 $\pm$ 0,93
ab	14,6 $\pm$ 0,45	13,6 $\pm$ 0,4	12,9 $\pm$ 0,33	13,4 $\pm$ 0,62	13,0 $\pm$ 0,36	12,8 $\pm$ 0,23
Меристичні ознаки						
j.j.	61,3 $\pm$ 1,4	59,3 $\pm$ 0,96	55 $\pm$ 1,56	56,3 $\pm$ 0,98	58,4 $\pm$ 0,78	56,4 $\pm$ 1,03
ID	14 $\pm$ 0,00	14 $\pm$ 0,00	14,0 $\pm$ 0,00	14,6 $\pm$ 0,18	14,0 $\pm$ 0,00	14,0 $\pm$ 0,00
IID	2 $\pm$ 0,00	2 $\pm$ 0,00	2,0 $\pm$ 0,00	2,0 $\pm$ 0,00	2 $\pm$ 0,00	2 $\pm$ 0,00
IID	14 $\pm$ 0,00	13,5 $\pm$ 0,5	13,5 $\pm$ 0,5	14,75 $\pm$ 0,16	13,5 $\pm$ 0,5	14,2 $\pm$ 0,6
AI	2 $\pm$ 0,00	2 $\pm$ 0,00	2,0 $\pm$ 0,00	2 $\pm$ 0,00	2,0 $\pm$ 0,00	2,0 $\pm$ 0,00
API	10,6 $\pm$ 0,19*	8,5 $\pm$ 0,19	8,5 $\pm$ 0,20	9,25 $\pm$ 0,25	8,5 $\pm$ 0,18	8,6 $\pm$ 0,12

Продовження табл. 3.1.1.1.

Пластичні ознаки						
У % від довжини голови						
Ao	27,01±0,13*	28,13±0,32*	25,10±0,96	27,05±0,41	27,69±0,86	28,01±0,97
Lm	18,33±0,12	17,51±0,49	18,04±1,21	18,63±0,54	17,11±1,01	18,16±0,44
Gh	24,19±0,16*	23,09±0,22	25,83±0,37*	28,95±0,43*	26,45±0,19	25,83±0,59*
Ik	10,11±0,51	9,75±0,69*	8,51±0,35	7,64±0,56	7,14±0,39	6,58±0,17*
Fd	16,98±0,13	15,60±0,54	16,68±0,43*	19,29±0,64*	14,89±0,27	16,79±0,59
Aq	38,01±0,93	36,32±0,31*	31,69±0,74	33,79±0,68*	30,04±0,77*	35,05±0,91*
Rd	49,00±0,37	47,52±0,85*	41,38±0,11*	42,8±0,13*	45,75±0,81*	42,18±0,71*
Qs	46,29±0,13*	47,60±0,25*	44,10±0,26*	41,35±0,52	42,05±0,31*	44,18±0,13*
Q1s1	24,68±0,52*	23,99±0,48*	20,95±0,19*	22,4±0,54	21,85±0,65	21,00±0,85*
U1	16,88±0,75	16,48±0,87*	19,79±0,66*	15,97±0,41*	17,63±0,36	16,80±0,69
U2	13,72±0,93	13,68±0,29	11,87±0,60	12,49±0,30	11,02±0,38	10,05±0,72*
Yy1	15,38±0,75	15,04±0,36	14,14±0,77	13,37±0,31	13,85±0,35*	15,09±0,31
Ej	18,36±0,15	19,20±0,10	18,74±0,70	17,12±0,26	18,59±0,11*	16,85±0,29*
An	29,85±1,17	29,72±1,18	29,72±1,18	29,27±1,87	28,02±0,89	28,66±1,1
Po	22,20±0,96	22,01±0,81	22,01±0,21*	24,82±0,65	23,52±0,82*	20,57±0,58
Np	55,58±0,58*	52,40±0,29	54,4±0,29	52,99±0,66	52,91±0,25*	54,35±0,90
A1a2	43,59±0,59	44,6±0,66	44,6±0,66*	41,79±0,74	41,65±0,59	40,60±0,79*
K1l1	41,4±0,67	41,5±0,37	41,8±0,37*	44,33±0,84	45,00±0,95	44,54±0,65*
У % від довжини грудного плавця						
P	29,28±0,35	29,28±0,7	28,51±0,9	26,7±1,52	26,91±0,97	27,80±0,83
У % від маси тіла						
Індекс печінки	1,62±0,21	1,13±0,48	1,29±0,15	1,77±0,07*	0,89±0,08	1,38±0,14

Продовження табл. 3.1.1.1.						
Індекс селезінки	0,39±0,08	0,12±0,01	0,13±0,01	0,78±0,09	0,10±0,02	0,14±0,02
Індекси внутрішніх органів						
Вгодованість за Кларк	0,98±0,08	1,08±0,04	1,56±0,09	1,23±0,09	1,31±0,08	1,67±0,09*
Вгодованість за Фультон-ом	1,28±0,04	1,38±0,05	1,9±0,08	1,6±0,08	1,7±0,07	2,0±0,08**

Примітка: * – $P \leq 0,05$, ** – $P \leq 0,01$, *** – $P \leq 0,001$

Дослідження морфо-фізіологічних показників окуня показали несуттєву варіацію індексу селезінки, що, можливо, пов'язано зі стабільними кисневими умовами в літній період. У свою чергу, відмічено достовірне зростання індексу печінки в особин популяції окуня з Каховського водосховища порівняно з рибами Канівського, Київського водосховищ, р. Тетерів та ставків Пуща-Водиці на 50,8%, 27,1%, 38,2%, 27,0% відповідно. Це обумовлено екологічними умовами водойми та пристосуванням популяції окуня до конкретних чинників середовища.

При дослідженні вибірок окуня з р. Рось (Білоцерківське середнє водосховище), р. Дніпро (дельтова ділянка р. Віта) та оз. Бабине за меристичними та пластичними ознаками також відмічена істотна різниця (табл. 3.1.1.2).

Таблиця 3.1. 1. 2

Морфо-метричні ознаки окуня з р. Рось, р. Дніпро та оз. Бабине
($M \pm m$, $n=25$)

Показник	Р. Рось, м. Біла Церква	Р. Дніпро (поблизу дельтової ділянки р. Віта).	оз. Бабине, м. Київ
Маса, г	25,5±1,05	26,4±1,7	19,4±0,7
ad	12,01±0,25	13,04±0,36	11,53±0,26
Меристичні ознаки.			
J.J.	66,2±0,8***	57,7±0,7	56,5±0,8***
D 1	14,0±0,0	14,0±0,0	13,8±0,13
D 2	2±0	2±0	2±0
D 3	13,5±0,3**	14,6±0,2**	13,6±0,1**

Продовження табл. 3.1.1.2.			
A1	2±0	2±0	2±0
A2	8,2±0,2	8,6±0,3	8,1±0,16
У % від довжини тіла			
ao	27,83±0,53	27,35±0,54	27,16±0,56
lm	18,58±0,35**	17,34±0,36	16,52±0,52**
gH	23,98±0,29***	22,01±0,25	21,03±0,47**
ik	7,73±0,18**	6,38±0,14**	5,92±0,09**
fd	15,01±0,6**	16,62±0,44	16,25±0,64
aq	27,19±0,61	26,12±0,91	26,74±0,33
rd	34,46±0,46***	29,75±0,73**	34,56±0,76
qs	26,23±0,28	26,68±0,37	26,23±0,57
q1s1	16,76±0,68**	15,63±0,36**	14,56±0,33**
tu	12,63±0,35	12,40±0,62	12,46±0,41
t1u1	10,66±0,40	9,54±0,48	9,42±0,26*
Yy1	12,42±0,49**	11,04±0,49**	9,16±0,31***
ej	11,61±0,61	10,68±0,26*	11,89±0,32
У % від довжини голови			
an	28,49±1,07	28,08±0,88	28,03±0,99
np	26,45±1,14	25,58±0,94**	29,47±1,60
po	49,98±0,99	50,50±1,39*	47,62±0,49*
a1a2	38,26±1,06	36,05±1,44	39,42±1,25
k1l1	44,98±1,46**	39,56±1,68	43,55±1,55
У % від грудного плавця			
Ширина плавця	27,12±0,63	27,96±1,24	26,52±0,97
Індекси внутрішніх органів у % відносно маси тіла			
Індекс печінки	1,48±0,11**	1,13±0,12***	0,88±0,14**
Індекс селезінки	0,22±0,05	0,19±0,01	0,24±0,04
Вгодованість за Кларк	1,11±0,01*	0,90±0,02*	0,78±0,02
Вгодованість за Фультоном	1,24±0,03	1,02±0,03	0,91±0,04*

Примітка, * – $P \leq 0,05$, ** – $P \leq 0,01$, *** – $P \leq 0,001$.

При порівнянні вибірок риб оз. Бабіне та р. Дніпро було виявлено вірогідну різницю за 1 із 6 меристичних ознак (кількість гіллястих променів на другому спинному плавці), за 2 із 6 між рибами р. Рось та оз. Бабіне, за 2 із 6 між рибами р. Рось та р. Дніпро (кількість лусок на бічній лінії, кількість гіллястих променів на другому спинному плавці). За цими ознаками найбільшою варіабельністю відзначається кількість гіллястих променів у другому спинному плавці.

За 19 пластичними ознаками було виявлено вірогідні відмінності між вибірками з р. Рось та оз. Бабіне по 7 показниках (висота голови, найбільша висота тіла, найменша висота тіла, довжина основи другого спинного плавця, висота другого спинного плавця, довжина основи анального плавця, позаочна відстань), за 7 – між вибірками з р. Дніпро та оз. Бабіне (найменша висота тіла, постдорсальна відстань, довжина основи другого спинного плавця, довжина анального плавця, висота анального плавця, діаметр ока, позаочна відстань), за 8 ознаками – між вибірками з р. Рось та р. Дніпро (висота голови, найбільша висота тіла, найменша висота тіла, довжина основи другого спинного плавця, постдорсальна відстань, довжина основи анального плавця, довжина нижньощелепної кістки).

Між трьома популяціями найбільш варіабельними пластичними ознаками є індекс довжини основи другого спинного плавця, довжини основи анального плавця відносно довжини тіла. За індексом ока відносно довжини голови достовірні відмінності між вибірками відзначені лише при порівнянні риб р. Дніпро та оз. Бабіне.

Встановлені вірогідні відмінності у морфометричних індексах риб свідчать про наявність репродуктивно ізольованих популяцій окуня. А це, у свою чергу, демонструє поліморфну валентність цього виду, що дозволяє йому швидко адаптуватися до змін екологічних чинників водного середовища та поширювати межі свого ареалу. Популяція окуня, що мешкає в оз. Бабиному, є репродуктивно та географічно ізольованою від риб з р. Дніпро.

Характер темпів росту також залежить від умов існування виду. За результатами проведених досліджень встановлено, що найвищі ростові показники характерні для популяції окуня з р. Дніпро (гирлова ділянка р.Віта) – маса $26,4 \pm 1,7$ г, довжина $13,04 \pm 0,36$ з віком 2+. Найменшими темпами росту характеризується популяція окуня оз. Бабиного – маса $19,4 \pm 0,7$ г, довжини $11,5 \pm 0,26$ см, віком 2+ (табл. 3.1.2). Крім того, серед вивчених водойм найвищою вгодованістю відзначається популяція окуня з р. Рось (табл. 3.1.1.2). Цей показник за Кларк та Фультоном в окуня з р. Рось більший на 14,6% і 13,2% та 8,8% і 6,6% , ніж з р.

Дніпро та з оз. Бабине. Безперечно, це пояснюється як різним типом водойм та різними екологічними умовами, так і кількістю кормових організмів у водоймах.

Індекси внутрішніх органів також виявили значну різницю між популяціями окуня (див табл. 3.1.2). У риб р. Рось індекс печінки більший на 28,3% та 24,3% відповідно, ніж у особин оз. Бабиного та р. Дніпро. Це може свідчити про більш сприятливі, з меншим антропогенним навантаженням умови цієї ділянки р. Дніпро та оз. Бабиного, ніж в акваторії р. Рось. Важливим є те, що оскільки окунь веде осілий спосіб життя, то його фізіологічний стан характеризує саму водойму. Проте відзначається і вірогідна різниця між вибірками риб р. Дніпро та оз. Бабине за індексом печінки, у риб з річки він вищий на 23,9%. Така різниця може бути зумовлена кращими умовами для нагулу риб на цій ділянці р. Дніпро за рахунок більшої її трофності [323] та надмірною кількістю окуня в оз. Бабиному, що може спричинити тугорослість популяції.

Індекс селезінки окунів з різних популяцій не відрізнявся, що свідчить про сприятливі кисневі умови існування.

3.1.2. Морфо-фізіологічні особливості судака різних популяцій

Морфометричні індекси судака показали вірогідну різницю між рибами з Каховського водосховища та р. Рось за 3 пластичними і 2 меристичними ознаками, між рибами з Канівського і Каховського водосховищ – за 6 пластичними і 1 меристичною ознакою, з Київського та Канівського водосховищ – за 4 пластичними, з Київського водосховища і р. Рось – за 5 пластичними і 1 меристичною, з р. Рось та Канівського водосховища – за 5 пластичними ознаками (табл. 3.1.2.1). Несуттєві відмінності у меристичних і пластичних показниках можуть свідчити про меншу фенотипічну мінливість судака порівняно з таким видом, як окунь

Морфо-фізіологічні показники судака вказують на зростання індексу селезінки та печінки у Каховському водосховищі та р. Рось порівняно з особинами інших водойм. Підвищення індексу селезінки у риб із Каховського водосховища на

36,2% та 58,8% порівняно з особинами Київського та Канівського водосховищ, що свідчить про більш напружений екологічний стан цієї водойми. Неприятливі умови призводять до посилення еритропоезу в селезінці судака Каховського водосховища. Також відзначено зростання індексу печінки в судака з цього водосховища на 49,7 % і 59,9 % порівняно з рибами Канівського та Київського водосховищ, що, можливо, пов'язано з більш напруженими умовами існування досліджуваного виду [330, 35]

Таблиця 3.1.2.1

Морфо-фізіологічні показники судака звичайного ($M \pm m$, $n=25$)

Показники	Назва водного об'єкту			
	Київське вдсх (с. Лебедівка)	Канівське вдсх. (м. Ржищів)	Каховське вдсх. (м. Каховка)	р. Рось (Білоцерківське середнє вдсх.)
Маса, г	498±19,75	484±59,63	465±15,2	447±11,58
Довжина, см	34,0±1,48	34,6±2,04	35,5±0,99	35,0±0,66
Меристичні ознаки				
j.j	68,4±1,86	68,6±1,75	70,4±1,72**	66,5±0,45
Id	13,4±0,24	13,6±0,24	14,0±0,0	14,0±0,0
IID	1,2±0,2	1,0±0,0	1,6±0,24	2,0±0,0
IID	20,6±0,2	20,8±0,2	21,01±0,55	24,0±0,51*
AI	2,0±0,0	2,0±0,0	2,0±0,0	2,0±0,0
API	10,3±0,6	10,4±0,24*	13,2±0,37*	11,0±0,0
Пластичні ознаки				
У % від довжини тіла				
Ao	24,36±0,72	23,66±0,47*	27,67±0,18*	24,58±0,17
Lm	13,34±0,26	13,06±0,35	14,02±0,27	13,02±0,3
Gh	16,03±0,29	17,09±0,51*	20,89±0,31	19,9±1,08
Ik	7,13±0,21	7,69±0,2	7,82±0,32	7,24±0,28
Fd	10,38±1,05	12,78±1,25	12,67±0,56	11,62±0,47
Aq	26,55±0,49	27,33±0,9*	30,56±0,53	30,21±0,7
Rd	33,66±1,15	34,04±1,05*	28,29±0,88*	34,12±0,89
Qs	19,43±0,33*	21,04±0,56	22,67±0,08	22,34±0,23
Q1s1	18,9±1,1*	23,73±0,82	24,82±0,57	23,55±0,65
U1	9,14±0,66	10,19±0,3	10,19±0,19	9,21±0,29
U2	8,45±0,74*	10,26±0,31	9,87±0,32	8,9±0,21
Yy1	10,09±0,40	10,78±0,56	10,33±1,18	11,08±0,8
Ej.	8,45±0,44	9,99±0,44*	7,95±0,54	8,75±0,16
У % від довжини голови				

Продовження табл. 3.1.2.1.				
Ап	25,11±0,88	24,6±0,8	24,95±1,03	25,69±1,02
Нр	16,73±0,61	15,4±0,33	16,18±1,64	16,4±0,41
Ро	59,35±0,73*	62,38±1,82	63,64±0,8	63,29±1,02
А1а2	41,17±1,57	41,69±1,54*	44,35±0,96	45,82±0,95
К1l1	47,54±1,73	48,69±1,33	47,17±0,38	51,75±0,97*
У % від грудного плавця				
р	26,48±1,19	25,74±0,35	26,25±1,35	25,96±1,96
У % від маси тіла				
Індекс печінки	0,60±0,09	0,58±0,09*	1,43±0,05	1,11±0,06*
Індекс селезінки	0,05±0,01	0,04±0,01*	0,11±0,02	0,08±0,01
Індекси вгодованості				
Вгодованість за Кларк	0,95±0,06*	0,82±0,03	0,80±0,02	0,84±0,03
Вгодованість за Фультоном	1,27±0,09*	1,10±0,03	1,04±0,03	1,03±0,05

Примітка: * – $P \leq 0,05$, ** – $P \leq 0,01$, *** – $P \leq 0,001$

За рівнем вгодованості за Фультоном особини з популяції Київського водосховища вірогідно відрізняються вищою на 19,8, 14,6% і 19,1% порівняно з особинами, виловленими в Каховському, Канівському водосховищах, р. Рось, що обумовлюється специфікою екологічних умов існування (особливості фізіології, наявність тугорослих форм, характер водообміну, а також коливання гідрохімічних показників води).

Дослідження показали, що вищий темп росту виявлено у популяції судака (віком 0+) із оз. Кирилівське (середня маса 29,63±0,81 г; довжина 15,56±0,13 см), ніж з р. Рось та з Дніпра. У р. Рось середня маса та довжина риб були на 14,5% та 6,3% менші і становили 25,65±2,58 г та 15,3±0,44 см відповідно (табл. 3.1.2.1). Проте, у риб з р. Рось спостерігався більший коефіцієнт вгодованості (за Кларк – 0,71±0,01; за Фультоном – 0,79±0,01). В оз. Кирилівському риби мали на 10 і 12% нижчі показники вгодованості за Кларк та Фультоном і становили 0,64±0,03, 0,70±0,03 відповідно. Найвищими показниками відзначалася вибірка з р. Дніпра, яка на 33,1 і 24,2 та на 24,4 і 14,5 % за Кларк та Фультоном вища, ніж у оз.

Кирилівському та р. Рось. Нижчу вгодованість риби можна пояснити відмінностями в екологічних умовах існування (швидкістю водообміну, ступенем забрудненості водойми, мінералізацією води) або наявністю у водоймі тугорослих форм, що, можливо, обумовлюється репродуктивною ізоляцією досліджуваної вибірки від дніпровських.

Таблиця 3.1.2.2

Морфометричні характеристики судака ($M \pm m$, $n=25$)

Показник	оз. Кирилівське, м. Київ	р. Рось, м. Біла Церква	Р. Дніпро поблизу дельтової ділянки р. Віта
Маса, г	29,6 $\pm$ 0,8	25,6 $\pm$ 2,6	24,9 $\pm$ 0,9
ad	15,56 $\pm$ 0,13	15,30 $\pm$ 0,44	15,03 $\pm$ 0,79
Меристичні ознаки			
J.J.	76,8 $\pm$ 1,27	74,5 $\pm$ 1,3	72,8 $\pm$ 1,56
D 1	13,0 $\pm$ 0,0	13,1 $\pm$ 0,1	14,0 $\pm$ 0,0
D 2	2 $\pm$ 0	2 $\pm$ 0	2 $\pm$ 0,0
D 3	21,3 $\pm$ 0,2*	22,4 $\pm$ 0,5	20,8 $\pm$ 0,30*
A1	2 $\pm$ 0	2 $\pm$ 0	2 $\pm$ 0,0
A 2	12,3 $\pm$ 0,2	12,0 $\pm$ 0,0	12 $\pm$ 0,0
У % від довжини тіла			
ao	25,71 $\pm$ 0,92	26,23 $\pm$ 0,43	26,42 $\pm$ 0,77
lm	13,44 $\pm$ 0,38	13,99 $\pm$ 0,88	12,93 $\pm$ 0,71
gh	16,09 $\pm$ 0,30	16,43 $\pm$ 0,51	16,85 $\pm$ 0,50
ik	7,20 $\pm$ 0,44	7,06 $\pm$ 0,20	7,18 $\pm$ 0,09
fd	14,78 $\pm$ 0,55*	12,49 $\pm$ 0,67	11,71 $\pm$ 0,42*
aq	26,86 $\pm$ 0,55	27,98 $\pm$ 0,85	27,0 $\pm$ 0,53
rd	33,79 $\pm$ 0,80	33,10 $\pm$ 0,61	32,28 $\pm$ 0,32
qs	20,25 $\pm$ 0,38	20,07 $\pm$ 0,70	21,09 $\pm$ 0,13
q1s1	19,66 $\pm$ 0,48	19,65 $\pm$ 0,59	20,32 $\pm$ 0,21
tU	10,81 $\pm$ 0,33	10,86 $\pm$ 0,37	10,99 $\pm$ 0,49
t1u1	10,74 $\pm$ 0,30	10,52 $\pm$ 0,32	10,91 $\pm$ 0,85
yy1	10,73 $\pm$ 0,50	11,08 $\pm$ 0,34*	9,15 $\pm$ 0,32*
ej	10,7 $\pm$ 0,17	9,72 $\pm$ 0,41	9,83 $\pm$ 0,32*
У % від довжини голови			
an	31,18 $\pm$ 0,87	31,56 $\pm$ 0,98*	27,45 $\pm$ 0,87*
np	20,30 $\pm$ 0,63**	22,39 $\pm$ 0,98*	17,67 $\pm$ 0,47*
po	56,03 $\pm$ 0,73	58,99 $\pm$ 1,53*	55,3 $\pm$ 0,9
a1a2	44,73 $\pm$ 0,87	44,48 $\pm$ 0,86	43,7 $\pm$ 0,83
k1l1	51,55 $\pm$ 0,99	52,79 $\pm$ 0,75	52,8 $\pm$ 0,54
У % від грудного плавця			

Продовження табл. 3.1.2.2.			
Ширина плавця	27,48±0,76	27,78±0,13	27,45±0,87
Індекси внутрішніх органів у % відносно маси тіла			
Індекс печінки	1,13±0,10**	0,60±0,04	0,89±0,05*
Індекс селезінки	0,08±0,01*	0,05±0,01	0,04±0,01*
Вгодованість за Кларк	0,64±0,01	0,72±0,01	0,85±0,02*
Вгодованість за Фульноном	0,70±0,02	0,79±0,02	1,05±0,04*

Примітка, * – $P \leq 0,05$, ** – $P \leq 0,01$, *** – $P \leq 0,001$.

3.1.3. Морфо-фізіологічні особливості йоржа.

Згідно з проведеними морфологічними дослідженнями в особин йоржа зі ставків Пущі-Водиці та затоки Собаче гирло було виявлено різницю за 1 меристичною та 7 пластичними ознаками (табл. 3.1.3). У свою чергу, вибірки риб із ставків Пущі-Водиці та р. Рось відрізнялися за 1 меристичною та 5 пластичними ознаками, вибірки риб із затоки Собаче гирло та р. Рось мали відмінності за 2 меристичними та 8 пластичними ознаками. Риби з р. Дніпро відрізнялися від йоржа з р. Рось за 2 меристичними та 8 пластичними, а риби з Пуща-Водиці та Дніпра за 1 меристичною та 6 пластичними ознаками. Найваріабельнішою ознакою виявилась найбільша висота тіла. Зазначені відмінності свідчать про помітний рівень фенотипічної мінливості йоржа відносно екологічних чинників (рівень водообміну, наявність тугорослих форм, температурний режим та ін.) за умов географічної ізоляції, і це свідчить про наявність локальних екологічних фенотипів. Між рибами, виловленими у затоці Собаче гирло та русловій частині Дніпра, виявили відмінності між ними за 3 пластичними ознаками, що свідчить про очевидний репродуктивний зв'язок між досліджуваними вибірками. Дослідження внутрішніх органів показали більший індекс печінки в особин йоржа із Білоцерківського

водосховища на 61,9% та 49,8% порівняно з рибами із затоки Собаче гирло та ставків Пущі-Водиці.

Таблиця 3.1.3

Морфо-фізіологічні показники йоржа звичайного з різних ареалів($M \pm m$, $n=25$)

Показники	Назва району лову			
	Ставки Пущі- Водиці	Затока Собаче гирло	Р.Рось (Білоцерківське середнє водосховище)	Руслова ділянка Дніпра(залізничний міст)
Маса, г	31,65±0,81	32,25±0,89	48,8±0,81*	33,98±0,89
Довжина, см	11,25±0,14	11,58±0,67	12,8±0,39	11,65±0,45
Меристичні ознаки				
jj	37,63±0,53	37,98±0,72	39,0±0,38*	37,56±0,69
ID	13,75±0,18	14,0±0,00	13,38±0,32	14,0±0,0
IID	13,25±0,45	13,1±0,23	12,8±0,21	13,1±0,13
AI	2,0±0,0	2±0,00	2,0±0,0	2,0±0,0
AII	5,13±0,09*	6,1±0,12*	5,63±0,18*	6,13±0,0
Пластичні ознаки				
У % від довжини тіла				
Ao	27,0±0,43*	25,86±0,29*	27,51±0,31*	25,86±0,51
Lm	19,12±0,25	20,07±0,48	20,83±0,34***	17,37±0,46*
gh	23,14±0,42*	21,47±0,49***	24,98±0,21*	23,47±0,49
Ik	7,11±0,14	6,27±0,19***	7,32±0,14	6,47±0,19
Fd	7,78±0,37	8,33±0,9	8,29±0,17	7,99±0,87
Aq	26,0±0,48	27,29±0,65*	29,11±0,37*	29,45±0,89
Rd	24,92±0,54*	26,39±0,81*	23,57±0,24	25,89±0,38
Qs	30,98±0,88	28,67±0,89*	32,22±0,92*	32,05±0,89
Q1S1	17,26±0,76**	15,01±0,42*	18,55±0,54*	15,99±0,79
U1	16,12±0,44**	14,05±0,52	15,36±0,29	14,86±0,79
U2	9,67±0,14***	11,0±0,22	12,48±0,33*	10,0±0,32
Yy1	11,64±0,42	12,15±0,82	11,96±0,70	12,67±0,53
Ej	14,34±0,53**	13,41±0,48	12,24±0,25*	13,05±0,45
У % від довжини голови				
An	33,23±0,23**	35,53±0,49	34,98±0,11	35,99±0,98
Np	27,3±0,61	28,83±0,22*	26,61±0,39*	29,05±0,76
Po	42,81±0,92	43,75±0,85	44,79±0,67	44,32±0,65
A1a2	25,25±0,15	27,71±0,90	27,15±0,71*	26,83±0,92
K1l1	27,94±0,82	28,44±0,86	29,09±0,59	29,01±0,61
У % від довжини грудного плавця				
p	28,36±0,99	28,76±0,89	28,64±0,65	28,21±0,71

Продовження табл. 3.1.3.				
Індекси внутрішніх органів				
Індекс печінки	0,80±0,09	0,61±0,08	1,56±0,08**	0,68±0,1
Індекс селезінки	0,05±0,01	0,04±0,01*	0,08±0,01**	0,04±0,01
Вгодованість за Кларк	1,88±0,02*	1,75±0,03	1,47±0,04	1,70±0,02
Вгодованість за Фультоном	2,23±0,04*	2,07±0,05	1,85±0,03	1,98±0,04

Примітка: * – $P \leq 0,05$, ** – $P \leq 0,01$, *** – $P \leq 0,001$

Також варто відзначити підвищення індексу селезінки в особин з р. Рось на 50,0% і 38,5% відповідно, порівняно з рибами з затоки Собаче гирло та ставків Пуці-Водиці. За вгодованістю відмічені вірогідні відмінності між різними популяціями йоржа (див табл. 3). У риб з р. Рось цей показник нижчий на 11,3% і 14,0% за Кларк, 18,9% і 22,1% за Фультоном порівняно з особинами із затоки Собаче гирло та ставків Пуці-Водиці. Це вказує на залежність морфо-фізіологічних показників йоржа від екологічних чинників (типу ґрунтового покриву, характеру водообміну та ін.).

Таким чином, порівнюючи мінливість морфо-фізіологічних показників трьох окуневих риб, що перебувають у різних екологічних умовах, ми спостерігаємо вірогідні видоспецифічні відмінності у рисах їх екологічної мінливості. Зокрема, при дослідженні 6 вибірок окуня виявлено вірогідну різницю за пластичними індексами в межах 6–12 ознак. Це свідчить, що за географічної ізоляції окунь відзначається високим рівнем фенотипічної мінливості та екологічною полівалентністю залежно від екологічних умов середовища. Встановлено вірогідну різницю за індексом печінки в особин окуня з Каховського водосховища відносно риб, виловлених в інших регіонах.

При дослідженні 4 вибірок йоржа відзначено різницю за пластичними індексами в межах від 6 до 8 ознак. На морфо-фізіологічному рівні показано вірогідну міжпопуляційну різницю за вгодованістю, індексом печінки та селезінки,

що свідчить про екологічну мінливість цього виду відносно умов середовища. Це вказує на екологічну пластичність йоржа.

Судак характеризується незначним рівнем фенотипічної мінливості за меристичними та пластичними ознаками. Тобто відмінності у показниках варіюють у межах від 3 до 6 пластичних ознак. Проте, як показали дослідження індексів селезінки та печінки, цей вид риб може адекватно відображати екологічний стан водойми на морфо-фізіологічному рівні, а його показники можна використовувати для вивчення екологічної пластичності виду.

РОЗДІЛ 4

ТОКСИКОРЕЗИСТЕНТНІСТЬ ТА БІОХІМІЧНА РЕАКЦІЯ ОКУНЕВИХ ВИДІВ РИБ НА ВПЛИВ ТОКСИЧНИХ РЕЧОВИН

У попередньому розділі нами було показано значну морфометричну та морфо-фізіологічну мінливість у представників трьох видів окуневих риб за різних екологічних умов. Без сумніву, мінливість морфологічних і фізіологічних показників риб відбувається на основі більш глибоких змін на фізіолого-біохімічному рівні. У відповідь на дію несприятливих чинників середовища у риб запускаються адаптивні механізми, які полягають у гормональній регуляції активності та напрямків низки метаболічних процесів, у зміні активності широкого спектра ферментів, у використанні, або ж, навпаки, накопиченні енергоємних сполук. Вчасність та адекватність механізмів адаптації визначають життєздатність та толерантність видів до несприятливих умов середовища, їх екологічну валентність.

Для попереднього визначення напрямків та меж адаптивних, компенсаторних механізмів, їх видової специфічності необхідне визначення змін величин низки фізіолого-біохімічних показників у різних видів риб, які перебувають у заданих і чітко зафіксованих екстремальних умовах. Ці риби повинні підлягати дії достатньо вивчених та загальноприйнятих у токсикологічних дослідженнях для риб чинників.

Результати таких досліджень можуть слугувати основою для осмислення змін фізіолого-біохімічних показників та особливостей дії механізмів адаптації у цих видів у природних умовах.

4.1. Токсикорезистентність молоді окуневих риб до дії токсичних речовин.

Як чинники токсичного впливу на риб нами було обрано дихромат калію та фенол, дія яких досить широко висвітлена в токсикологічних та гідробіологічних дослідженнях [4, 25, 40, 131, 181, 223, 242]. Шестивалентний хром та феноли є

одними із найбільш поширених у модельних експериментах токсикантами. Крім того фенол досить часто зустрічається у водних екосистемах [4, 25]. У багатьох випадках саме вміст цього токсиканта визначає рівень антропогенного забруднення різних водойм [157]. Об'єктами експерименту було обрано три види риб з родини окуневих, які мають широкі межі розповсюдження, а також відрізняються між собою за ступенем адаптивних можливостей до несприятливих умов. Тому ці види риб доцільно використовувати як тест-об'єкти для оцінки екологічного стану водних екосистем [58, 62, 63, 340].

4.1.1. Токсикорезистентність молоді окуневих видів риб до дії дихромату калію.

Наші дослідження показали, що за концентрації 25 мг/дм^3 летальні випадки не реєструвалися як для окуня, так і для йоржа. У свою чергу, загибель судака за 36 год. становила 16,7%, а наприкінці експерименту зросла до 41,0% (рис. 4.1.1.А).

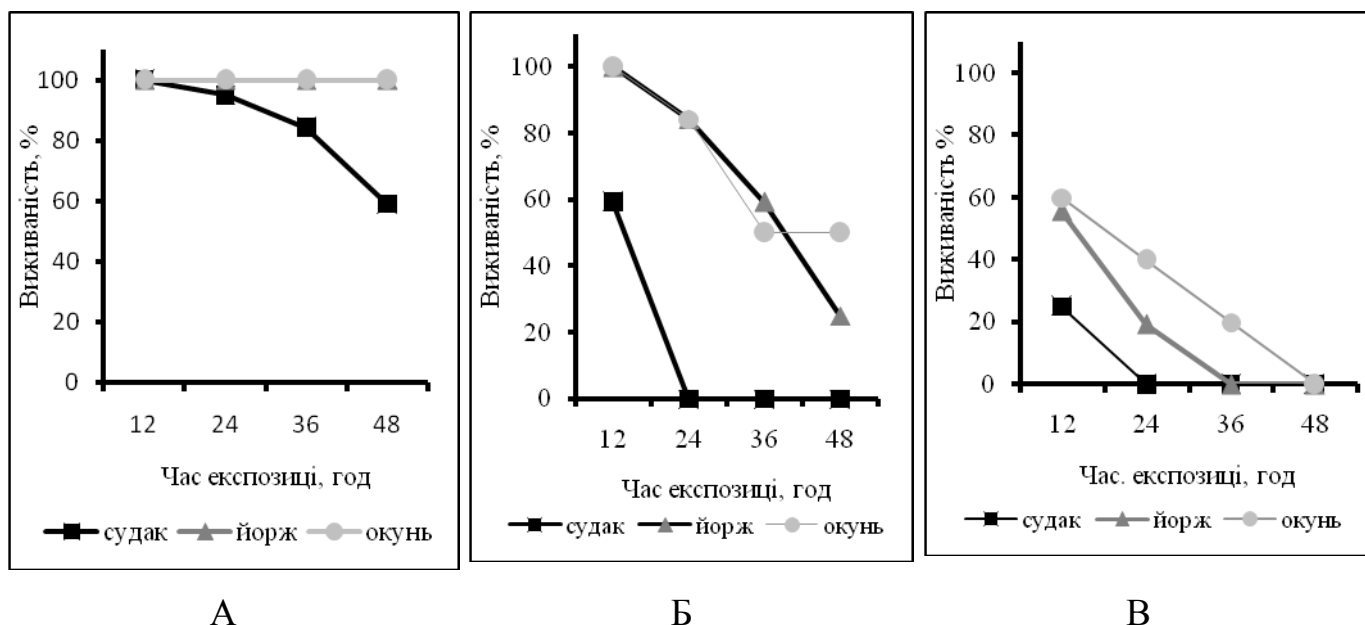


Рис. 4.1.1.1. Вживаність окуневих риб за дії дихромату калію у концентрації: А – 25 мг/дм^3 , Б – 50 мг/дм^3 , В – 100 мг/дм^3 . $n=50$.

У цьому проявляється більша чутливість зазначеного виду щодо токсичного впливу шестивалентного хрому. За концентрації 50 мг/дм^3 вже за 12 год. загибель у

судака становила 41,7%, а за експозиції риби протягом 24 год. – 100%. Було відмічено, що за цієї концентрації дихромату калію риби витримували 23 год.

Йорж за зазначеної концентрації дихромату починає гинути після 12 год. експерименту. Загибель порівняно з контролем у цій концентрації становила 16,7%, протягом 36 год. загибель зросла до 41,7%, а на 48 год. – до 75%. За дії цієї концентрації дихромату калію виживаність становить 25,0%. загибель окуня при концентрації 50 мг/дм³ протягом 24 год. становила 16,7%, а через 36 год. зростає до 50%. Виживання окуня за дії дихромату калію у цій концентрації становило 50% (рис. 4.1.1. Б).

При концентрації дихромату калію 100 мг/дм³ відмічено загибель мальків судака за перші 12 год. 75,0%, а за 24 год. – 100% (див. рис. 4.1.1.В). У цій концентрації його молодь гинула за 14 год. Так проявляється високий ступінь чутливості судака до дії дихромату калію. Йорж за концентрації 100 мг/дм³ починає гинути на 4-й год. експозиції. Загалом, його загибель за 12 год. становило 45,5%, за 24 год. – 81,8%, через 36 год. – 100%. За цієї концентрації мальки йоржа витримують 27 год., що на 49,0% вище порівняно із судаком. Нами відмічено, що за концентрації дихромату 100 мг/дм³ молодь окуня починала гинути на 6-й год. експерименту. Загалом, за 12 год. їх загибель становила 40,0%, за 24 год. вона зросла до 60,0%, а за 36 год. – до 80,0%. За цієї концентрації риби витримували 43 год. В особин окуня за цієї концентрації на зябрах відмічено забагато слизу, що, можливо, негативно відобразилося на резистентності риби. Отже, за концентрації 100 мг/дм³ окунь витримував 43 год., що у 3 рази та на 38,7% вище, ніж у судака і йоржа відповідно.

Встановлено, що концентрація 100 мг/дм³ дихромату калію є найбільш несприйнятливою, пороговою для досліджуваних видів риби. За концентрації 50 мг/дм³ відзначено 100 % загибель судака через 24 год. експерименту, що свідчить про критичність цієї концентрації дихромату калію для нього. Йорж і окунь відзначаються більшим рівнем опірності щодо токсичного впливу. Це дозволяє цим видам існувати у водоймах з різним антропогенним навантаженням.

4.1.2. Токсикорезистентність молоді окуневих до дії фенолу.

За 12 год. експерименту загибель молоді риб при концентрації фенолу 3 мг/дм³ відсутня у всіх трьох досліджуваних видів. Перші летальні випадки реєструвалися у судака на 13 год., йоржа – на 14 год., окуня – на 27 год. від початку експерименту (рис. 4.1.2.А). Це вказує на більшу чутливість йоржа та судака до зазначеного токсиканта. Тобто, два види перебували під впливом підвищеного вмісту у воді фенолу. Загалом, при цій концентрації найбільший відсоток летальних випадків відмічено у судака за перші 36 год. – 56%. У подальшому особини, які вижили, пристосувались до токсичних умов. У йоржа загибель була менш виражена, ніж у судака. На початкових етапах токсикозу найбільш чутливі особини йоржа до впливу фенолу у концентрації 3 мг/дм³ загинули. Більш стійка до впливу токсиканта група риб залишалася резистентною до діючого чинника та адаптувалася до наявних умов.

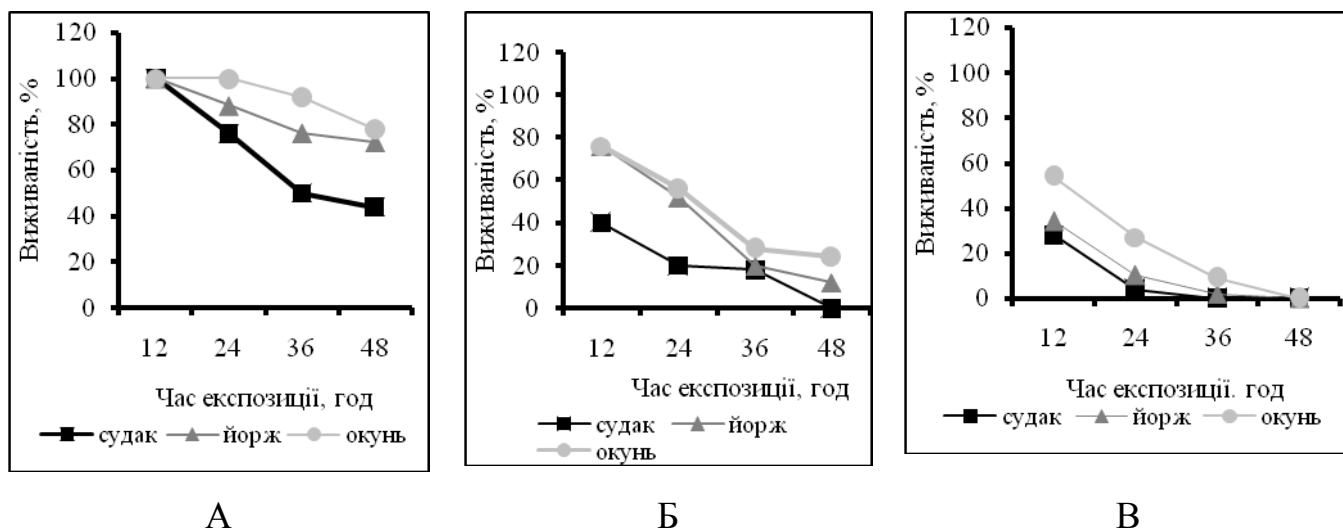


Рис. 4.1.2.1. Вживання окуневих риб за дії фенолу різної концентрації. n=50

Примітка: А – 3 мг/дм³, Б – 6 мг/дм³, В – 12 мг/дм³.

При концентрації фенолу 3,0 мг/дм³ виживання йоржа становило 72%, окуня – 78%, що на 50,0 та 44,6% було вищим, ніж у судака.

При концентрації фенолу 6,0 мг/дм³ перші летальні випадки у судака почали реєструватися на 3-й год. експозиції (рис. 4.1.2.Б), а у йоржа та окуня – на 4–5 год.

Загалом, загибель становила 60, 24 і 24% відповідно у судака, йоржа та окуня. Таким чином, у судака менш розвинена система детоксикації різних токсикантів, зокрема фенолу, і тому вона при цій концентрації перевищувала резистентні можливості судака. Його тканини, можливо, зневоднювались, а організм переходив у стадію виснаження.

Загибель окуня за 24-годинну дію $6,0 \text{ мг/дм}^3$ фенолу становила 44%, йоржа – 48%, судака – 80%, а за 36 год. експозиції – 72, 80, 82 відповідно, а за 48 год. – 76, 88 та 100%. Загалом, молодь судака витримує концентрацію 6 мг/дм^3 фенолу 37 год.

Концентрація фенолу 12 мг/дм^3 є ще більш токсичною для судака, що виявляється у швидкості загибелі риб (рис. 4.1.2.В). Загалом, на 12 год. експозиції відмічено 72% загиблих риб. Це свідчить, що організм судака проявляє високий рівень чутливості щодо цього токсиканта. Отже, цей вид окуневих риб швидко підлягає дії стресу та не в змозі перейти в стан резистентності після стадії тривоги через виснаження адаптивних ресурсів, коли організм вже не може протистояти токсичному впливу фенолу. Перші летальні випадки відмічалися на 2 год. від початку експерименту, а на 24 год. загибель складала 96%, а тривалість життя при заданій концентрації була 14,5 год.

У свою чергу, в окуня за 12 год. експозиції при цій концентрації фенолу відмічено 46% загиблих особин, у йоржа – 76%, за 24 год. загибель окуня була 73%, йоржа – 80%, за 36 год. у окуня – 91%, у йоржа – 98%.

Загалом, окунь виживає за дії $12,0 \text{ мг/дм}^3$ фенолу 32 год., йорж – 26,5 год., судак – 14,5 год. Таким чином, за впливу фенолу простежується закономірність резистентних можливостей трьох досліджуваних видів – витривалість окуня до токсичного навантаження була значно вищою, ніж у йоржа та судака. Це проявляється в здатності адаптації до несприятливих умов існування окуня та підтверджує його екологічну полівалентність та пластичність у мінливих екологічних умовах. Наслідком цих властивостей виду є значний ареал поширення окуня та здатність існування у забруднених водоймах.

Таким чином, встановлено, що йорж і окунь відзначаються більшим рівнем опірності щодо токсичного впливу різних хімічних сполук. Молодь судака

відзначається найвищою чутливістю до несприятливих умов існування, а молодь окуня – найбільшою резистентністю.

4.1.3. Опірність молоді судака до підвищення солоності води.

Судак є напівпрохідним видом, під час кормових та нерестових міграцій постійно змінює райони водойм з різною мінералізацією. Після зарегулювання стоку р. Дон в Азовському морі поступово зросла мінералізація води з 10‰ до 12‰. Це суттєво вплинуло на видовий склад та чисельність іхтіофауни. Передусім ці зміни стосуються чисельності аборигенних видів, що в процесі еволюції пристосувались до існування у слабко солоному середовищі. Відмічено, що у популяціях судака при різній солоності значно змінюється чисельність та співвідношення формених елементів крові, що свідчить про несприятливу екологічну ситуацію [341, 342]. Підвищення солоності водойм є небезпечним як для типових прісноводних, так і для солонуватоводних риб. Останнім часом забруднення водойм стічними водами, зокрема содових заводів, хлоридами та сульфатами лужних і лужноземельних металів призводить до підвищення солоності води прісноводних водойм до 5–8‰ і вище, що згубно діє на аборигенні види риб [36,342]. Ці негативні явища призводять до деградації популяцій риб, порушення їх фізіолого-біохімічного стану. Судак звичайний характеризується широкими адаптивними межами до впливу мінерального складу та солоності води [36]. У наших дослідженнях для визначення ступеня резистентності, виживання та інтенсивності дихання молоді судака застосовували різкі та поступові зміни солоності води.

Нами встановлено, що риби, які підлягали дії підвищення солоності до 21‰, на 20-у хв. експозиції змінювали своє забарвлення. Крім того, спостерігалось значне зростання швидкості дихальних рухів зябер. Через півтори години риби трималися у верхніх шарах води, що було наслідком гіпоксії. Підвищення солоності води викликало стрес у риб, який змінював їх фізіологічний стан та поведінку. На третій год. експозиції молоді судака при солоності 21‰ помічені

швидкі рухи по колу вздовж периметра кристалізатора, що, вірогідно, є наслідком осмотичного стресу у риб. Саме в цей час відмічається перший летальний випадок. За підвищенням солоності води до 21‰ фізіологічний стан риб ускладнювався, що проявлялося у прискоренні дихальних рухів та проявах гіпоксії. При солоності води у 21‰ молодь судака гинула протягом 8–9 год., експозиції. У багатьох особин були помічені крововиливи біля очей та на зябрах.

За солоності 16‰ риби на 4-й год. змінювали світле забарвлення тіла на темне, їх дихання було інтенсивніше порівняно з контрольними особинами і при нижчій солоності. Риби за цієї солоності гинули за 11 год. експерименту, що, вірогідно, також пов'язано з порушенням осморегуляторних механізмів (рис. 4.3.1).

Таблиця 4.1.3.1

Загибель та кількість дихальних рухів зябер мальків судака за гострої дії підвищення солоності води (96 год. експозиції; n =50).

Показник	Солоність води, ‰						
	Контроль	4	6	8	12	16	21
Кількість рухів зябрової кришки за хв.	67	68	67	68	78	78	91
Смертність, %	0	7	24	44	92	100	100

При солоності води 12‰ у першу добу типова поведінка молоді судака не змінювалась. На початкових етапах адаптації риби почувають себе досить добре, але вони починали виснажуватися на другу добу експозиції у підвищеній солоності. На цей час частина вибірки судака гинула. Для молоді при цій солоності відмічено підвищення інтенсивності дихальних рухів, яка становила 78 за хв. У той час, як при нижчих рівнях солоності вона становила 67–68 за хв. Значна кількість (73,9%) риб доживала до 3 і 4 доби. Таким чином, у наявній вибірці риби були присутні особини, як нестійкі до сольового чинника, так і риби з підвищеними адаптаційними здатностями. Чисельність вразливих особин до дії високої мінералізації води становила 31%, а резистентних – 69%. Це вказує на

неоднорідність вибірки відносно норми реакції на вплив підвищення солоності води. Нами помічені ознаки генетичного різноманіття популяції судака, яке може бути основою для створення життєстійкої популяції у подальшому за підвищення солоності води. Ці особини продемонстрували мінімальний зсув гомеостазу під час сольового стресу, а стадія виснаження організму у них була відсутня. Згідно класифікації Сельє ці риби залишилися на стадії резистентності [343, 344].

Риби при гострому підвищенні солоності до 4, 6, 8‰ мали типову для цього виду поведінку. Про це свідчать випадки канібалізму риб у солоності 6‰ та активний пошук ними їжі. При 6‰ спостерігалися поодинокі випадки сольового отруєння. Судак виявив нормальне пристосування до солоності 4, 6, 8‰, при 12 ‰ він проявляв мінімальну адаптацію (загибель становила 92%), а 16‰ є несприйнятливою для риб (загибель 100 %). Таким чином, визначено, що критичною солоністю води для молоді судака є 14‰, а пороговою – більше 16‰.

Поступове підвищення солоності води послаблює прояви несприятливої дії осмотичного стресу. Так, при порівнянні гострого з поступовим підвищенням солоності відмічено збільшення життєздатності молоді судака при 16‰ до 93,4%, відсутність загибелі особин при 12‰ (рис. 4.3.2).

Таблиця 4.1.3.2

Загибель мальків судака та кількість дихальних рухів за поступового підвищення солоності води за 96 год. експозиції (n=50)

Солоність 12 ‰			Солоність 16‰			Солоність 21‰		
Підвищення солоності	Кількість рухів зябрових кришок за хв..	Смертність, %	Підвищення солоності	Кількість рухів зябрових кришок за хв..	Смертність, %	Підвищення солоності	Кількість рухів зябрових кришок за хв..	Смертність, %
2	66	--	2	66	--	2	66	--

Продовження табл. 4.1.3.2.								
4,5	66	4,3	5,5	66	4,1	6,8	67	3
7	67	8,8	9	68	6,3	11,6	68	6,6
9,5	68	---	12,5	71	--	16,4	75	10,2
12	70	---	16	79	8,4	21	91	100

Отже, при поступовому підвищенні солоності води у судака задіяні більш своєчасні та адекватні адаптивні механізми до дії несприятливого чинника. Риби доволі безпечно подолали два критичні пороги – 12 і 16‰.

Таким чином, встановлено, що критична солоність для молоді судаків становить близько 14‰, а порогова – вище 16‰. Поступове підвищення солоності протягом 3 діб сприяє зростанню життєздатності риб за дії високої солоності, а саме, риби пристосовуються до сольового порогу 16‰ і довший термін живуть при 21‰. Проте ця концентрація є пороговою.

Розглянувши неспецифічну реакцію трьох видів родини окуневих на дію токсикантів, у подальшому буде проаналізовано фізіологічну та біохімічну реакції організму на зазначені вище токсичні сполуки. Також буде проаналізовано, які саме фізіолого-біохімічні показники енергетичного обміну та ферментативної системи найбільш адекватно відображають адаптивний потенціал окуневих видів риб.

4.1.4. Вплив дихромату калію та фенолу на величину фізіолого-біохімічних показників окуневих риб

Забруднення водойм сполуками різної хімічної природи викликає порушення екологічної рівноваги у водоймах різного типу. Це в свою чергу відображається на

фізіологічному стані гідробіонтів та механізмах їх адаптації до нових умов водного середовища.

Стійкість до дії токсикантів різної хімічної природи визначається рівнем пластичності протікання метаболічних процесів та здатністю до адаптації організму. Резистентність риб до впливу несприятливих чинників залежить від можливості підтримання гомеостазу шляхом регуляції фізіолого-біохімічних процесів, зокрема через зміни в енергетичному обміні. Зміни, викликані дією токсиканта, мають широкий спектр проявів, зокрема можуть позначитися в змінах індексів органів та низки біохімічних показників. Стійкість організму визначається багатьма умовами, а саме: вмістом глікогену, ліпідів та білків у різних тканинах [122, 345], а також активності ферментів фосфорного та енергетичного обміну [155, 160, 225]. Крім того, ефективність детоксикації чужорідних речовин визначає можливість пристосування організму до зміненого середовища. Екотоксикологічна оцінка водойм можлива за визначенням змін у біохімічних реакціях риб. Відомо, що окуневі риби є чутливими індикаторами ступеня забруднення водних екосистем [58, 63, 64], і за змінами показників їхнього енергетичного обміну можна проводити оцінку наявності або відсутності токсичних сполук у водоймах [3].

Відомо, що однією з найперших реакцій риб на надходження токсичних сполук до організму є зміна розмірів внутрішніх органів, зокрема задіяних у процеси детоксикації та кровотворення [29, 64, 74].

Дія фенолу спричиняла зростання індексів печінки в окуня на 11,2; 17,3 та 19%, за дії дихромату калію на 14,3, 17,8, 20,0 та 27,7% залежно від їх концентрації. Це пов'язано з ростом функціональної активності цього органу в процесах детоксикації та виведення цих токсинів з організму. Виявлено підвищення індексу селезінки за дії фенолу (0,2; 0,5 та 2 мг/дм³) на 15,3; 28,0 та 34,4%, за впливу дихромату (всіх досліджуваних концентрацій) на 15,3; 22,8; 25,0 та 28%. Зростання індексу селезінки свідчить про активізацію процесів еритропоезу для забезпечення певного рівня кисню у крові, необхідного для підтримки високої активності енергетичного обміну за дії ксенобіотиків (рис. 4.2.1).

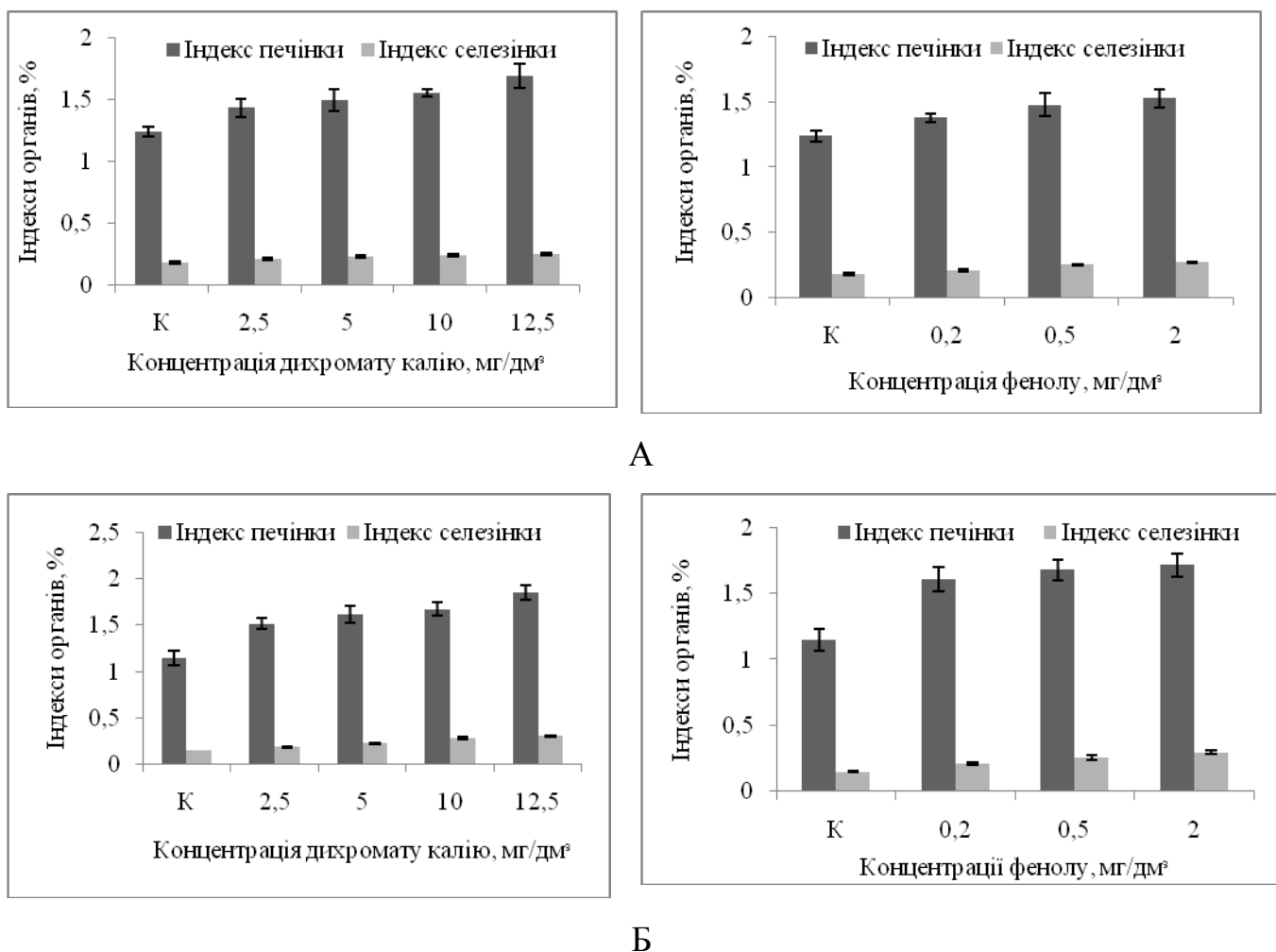


Рис. 4.1.4.1. Вплив дихромату калію та фенолу на індекси органів окуня (А) та йоржа (Б). $M \pm m$, $n=6$.

Примітка К – контроль.

У йоржа відмічалось більш істотне, ніж у окуня, підвищення індексу селезінки за впливу фенолу на 28,3; 42,2 та 50,4%, за впливу дихромату – на 20,0; 34,4; 47,7 та 50,0 % (за всіх досліджуваних концентрацій). Це пов'язано з особливостями даного виду та значно більшою участю цього органу у компенсаторних реакціях для підтримки гомеостазу.

У відповідь на інтоксикацію фенолом (за концентрацій 0,2; 0,5 та 2 мг/дм³) у йоржа спостерігалось зростання індексу печінки на 29,4; 32,5 та 33,9%, а за дії дихромату калію – на 26,6; 29,9; 32,1 та 38,0%. Таким чином, йорж активніше реагує на дію токсикантів порівняно з окунем, про що свідчить інтенсивніше зростання величини цих показників.

Зі зростанням концентрації токсикантів відбувалися зміни вмісту ліпідів, які також використовуються як енергоресурси в енергетичному обміні. Дія дихромату за всіх концентрацій спричинила зниження в окуня у м'язовій тканині на 27,8; 34,9; 47,5 та 55,0%, за впливу всіх концентрацій фенолів – на 9,5, 13,7, 53,2% (рис. 4.2.2.). У йоржа у м'язах за дії концентрацій фенолу 0,2; 0,5 та 2 мг/дм³ відбувалося зниження на 9,2; 28,0 та 41,7%, за впливу дихромату всіх концентрацій – на 6,9; 11,7; 17,3 та 12,7%. У тканинах м'язів судака вплив фенолу спричинив зниження вмісту ліпідів на 21,5; 37,8 % та на 2,2 раза (за всіх концентрацій). У свою чергу дія дихромату калію (за всіх концентрацій) на судака викликала зниження у м'язах ліпідів на 14,5; 24,3; 42,7 % та у 2,3 раза.

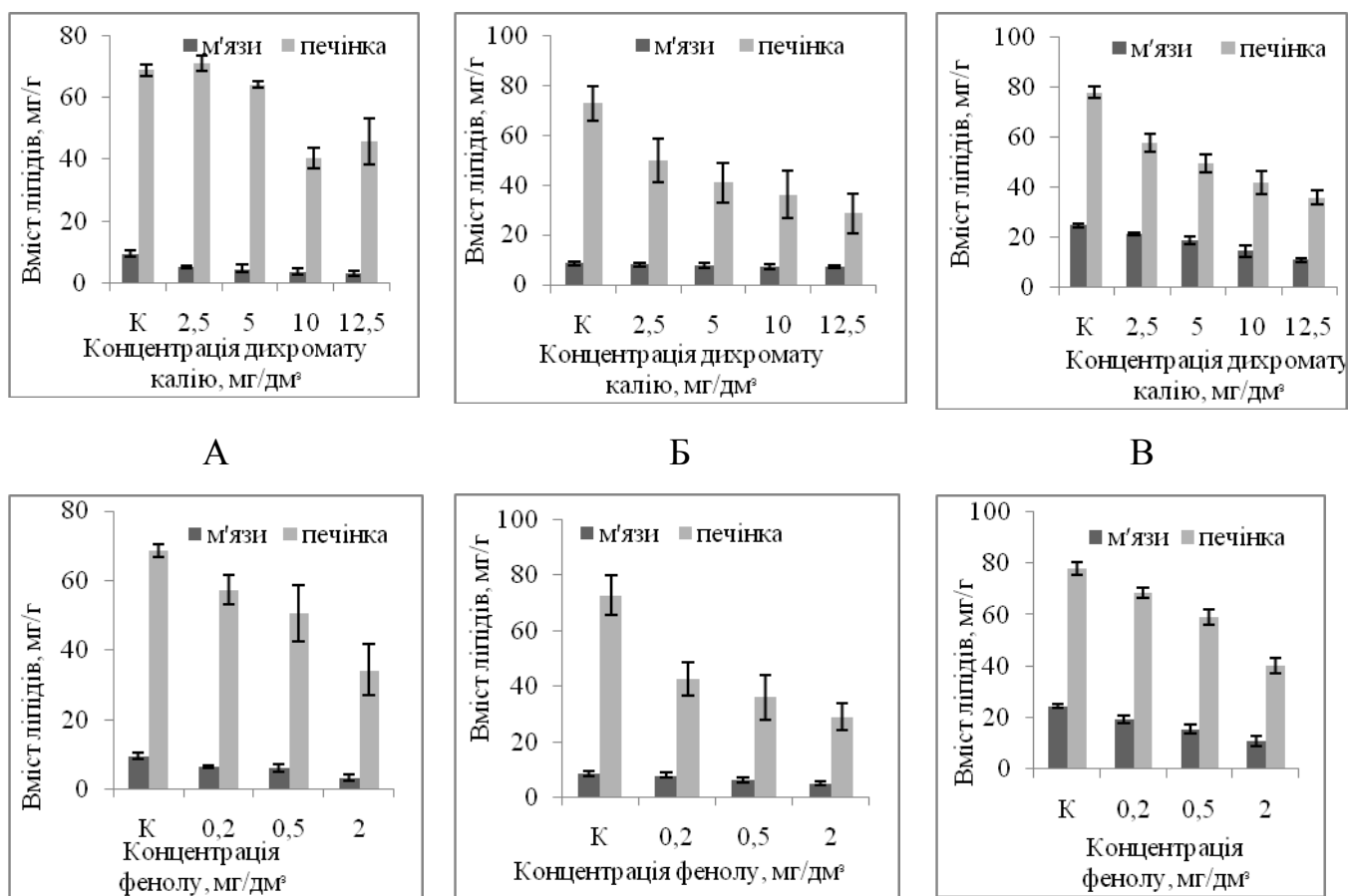


Рис.4.1.4.2. Зміна вмісту ліпідів у тканинах окуня (А), йоржа (Б) та судака (В) за дії токсикантів дихромату калію та фенолу. $M \pm m$, $n=6$.

Примітка: К - контроль.

Це свідчить про більшу роль ліпідів м'язів окуня та судака в процесах детоксикації токсичних сполук, ніж у йоржа. У тканинах печінки спостерігається протилежна залежність у змінах величини цього показника між даними трьома

видами, у йоржа ліпіди печінки більш задіяні в процесах пристосування до токсичного впливу.

Так, у йоржа виявлено зниження вмісту ліпідів за концентрації фенолу 0,2; 0,5 та 2,0 мг/дм³ на 44,5% та в 2,2 і 2,6 разів, за дії дихромату (при концентраціях 2,5; 5; 10 та 12,5 мг/дм³) – на 32,7; 45,0% та в 2,2 і 2,6 рази. В окуня виявлено зменшення вмісту ліпідів за дії фенолів на 17,5, 27,4 та 51,1 %, за дії дихромату калію – на 34,5 та 42,2% при концентрації 10,0 та 12,5 мг/дм³, а за концентрацій 2,5 та 5,0 мг/дм³ зміни були статистично невірогідними.

У судака показано зниження вмісту ліпідів на 27,3; 37,6; 47,7 % та 2,1 раза за впливу дихромату калію (за всіх концентрацій) та на 13,1; 25,3 і 49,6 % за дії фенолу (за концентрацій 0,2; 0,5 та 2 мг/дм³). Це, можливо обумовлено особливостями метаболізму цього виду.

Вплив токсинів спричинив швидке використання глікогену як одного з найбільш доступних енергоресурсів. В окуня відмічено зниження за впливу фенолу (всїх концентрацій) на 24,3, 42,9% та в 2,5 раза, за дії дихромату калію на 21,0; 33,6; 47,9% та в 2,1 раза (за всіх концентрацій) (рис. 4.1.4.3).

У м'язовій тканині йоржа відбулося зниження вмісту глікогену на 13,2; 27,9 та 30,3%, за дії всіх досліджуваних концентрацій дихромату – на 5,9; 25,4; 32,8 та 40,1%. Відбувалася активна утилізація найбільш доступних енергоємних сполук для забезпечення подолання стресу. Причому в окуня ці процеси протікають інтенсивніше, ніж у йоржа. У м'язах судака виявлено зниження вмісту глікогену за дії дихромату калію на 19,2; 40,9 % та у 2,1 і 3,6 рази порівняно з контролем. Це свідчить про активне залучення глікогену м'язів судака для забезпечення тканинного гомеостазу. За дії фенолу при концентраціях 0,2; 0,5 та 2 мг/дм³ відбувалися аналогічні процеси, які виявлялися у зниженні вмісту глікогену на 17,4; 35,5 % та 2,7 раза. В окуня виявлено зменшення вмісту глікогену в печінці за дії фенолів (при концентраціях 0,2; 0,5 та 2 мг/дм³) на 36,1; 50,1 та 51,8%, а дихромату (пр. концентраціях 2,5; 5; 10 та 12,5 мг/дм³) – на 31,6; 37,1; 42,4 та 46,5% (рис. 4.1.4.3.). У йоржа за інтоксикації фенолу виявлено зниження

зазначеного показника в 1,3; 1,5; 1,8 рази., а за дії дихромату – на 19,9; 33,8% та в 2,1, 2,4 рази.

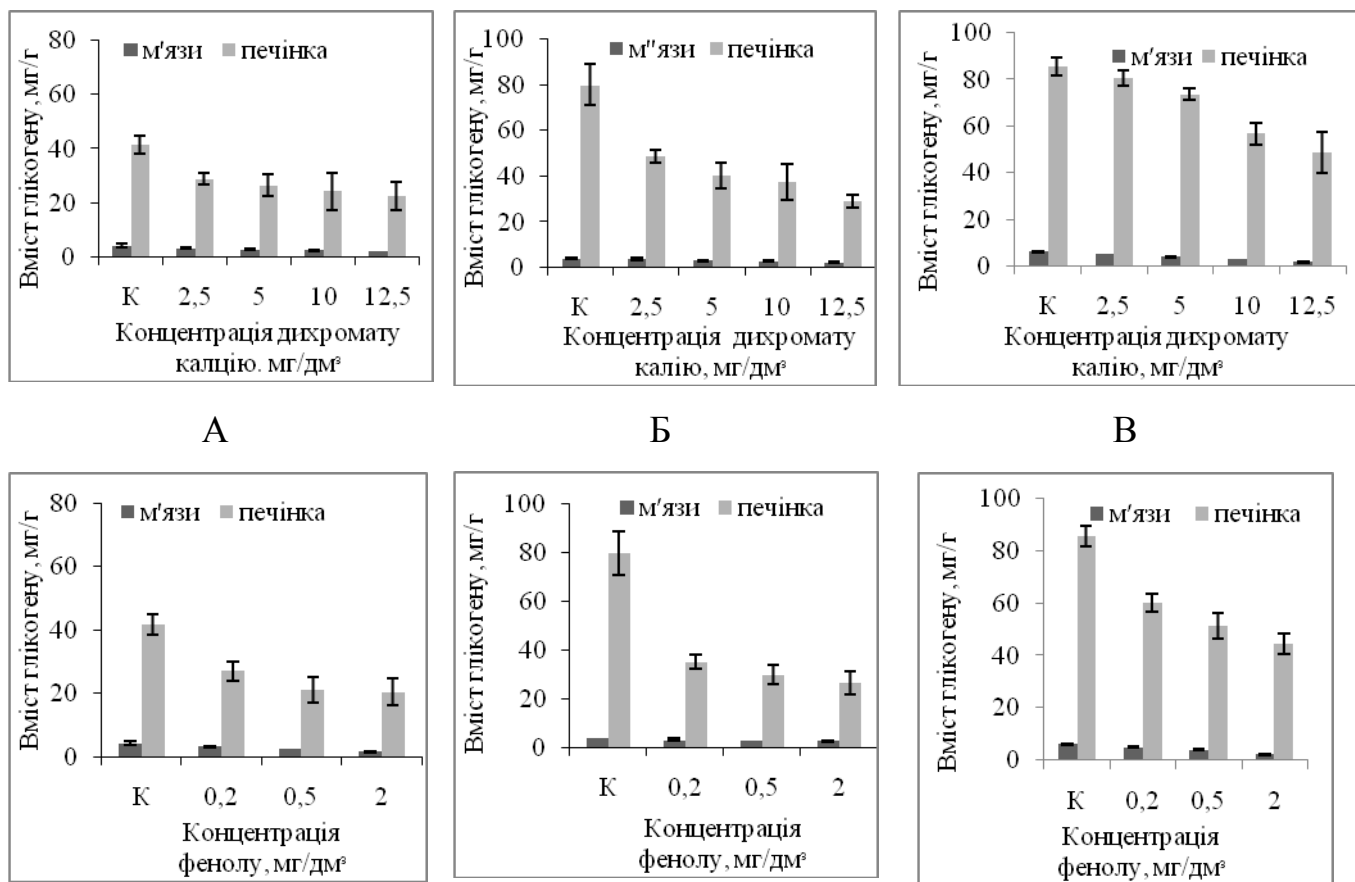


Рис. 4.1.4.3. Вміст глікогену у тканинах окуня (А), йоржа (Б) та судака (В) за дії токсичних речовин дихромату калію та фенолу. $M \pm m$, $n=6$.

Примітка: К – контроль.

У судака за дії дихромату калію у концентраціях 5; 10; 12,5 мг/дм³ відбулося зниження глікогену на 14; 34,7 та 44,3 %. За дії фенолу(при всіх досліджуваних концентраціях) нами було виявлено зниження зазначеної сполуки на 30,9;40; та 48,2 %. Ці зміни вказують на інтенсивне використання глікогену для потреб в енергії у риб за умов інтоксикації фенолом, причому у печінці йоржа відмічено більш істотне зниження його вмісту, ніж у окуня та судака.

Поряд з цим, за результатами наших досліджень, виявлено зниження вмісту загальних білків у тканинах печінки окуня на 28,9; 44,9 та 49,8% за дії фенолу(при концентраціях 0,2;0,5 та 2 мг/дм³) і на 13,0; 18,0; 28,1 та 31,4% за впливу різних концентрацій дихромату 2,5; 5,0; 10,0; 12,5 мг/дм³ відповідно. Вплив зазначених токсикантів спричиняв зростання катаболізму білків печінки для забезпечення

компенсаторних реакцій у відповідь на дію несприятливих чинників. Вагоміший вплив чинила інтоксикація фенолом. У м'язовій тканині встановлено зниження білка на 15,1; 22,9 та 29,0% за дії різних концентрацій фенолу і на 7,6; 9,2; 10,4 та 12,1% за впливу дихромату калію.

Це також підтверджує, що фенольна інтоксикація тканин м'язів та печінки спричинила використання запасних білків і що печінка є більш лабільним у цьому відношенні органом. У йоржа зміни у м'язовій тканині за дії фенолу були несуттєві, і вміст білків коливався в межах 242–250 мг/г. За дії дихромату калію показано падіння вмісту білків на 10,6; 12,6 та 14,5% за концентрацій 5,0; 10,0 та 12,5 мг/дм³ (рис. 4.1.4.4.).

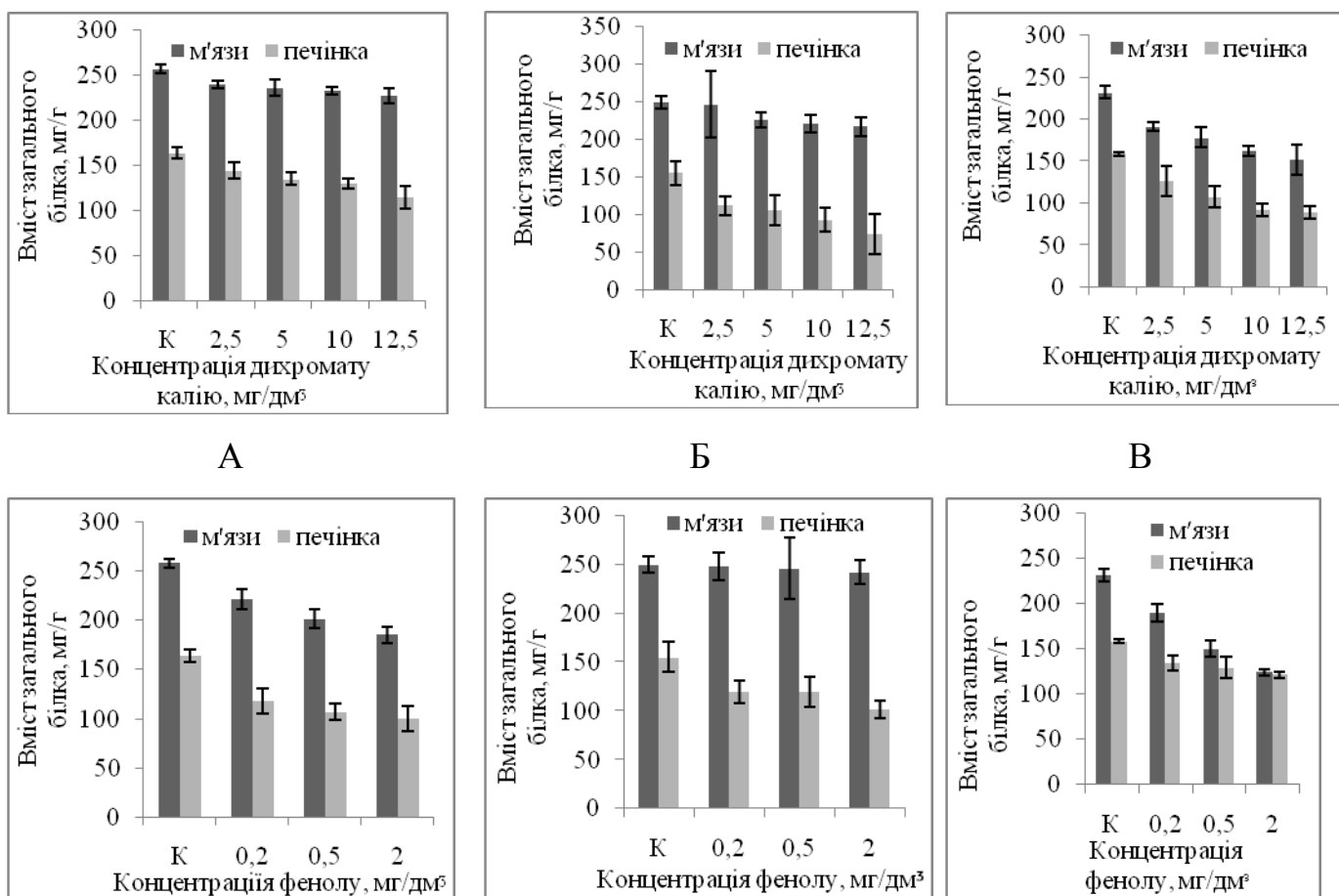


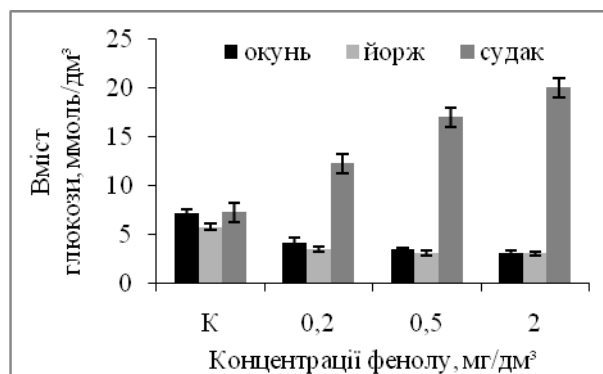
Рис 4.1.4.4. Вміст загального білка у тканинах окуня (А) та йоржа (Б) за дії токсикантів (дихромату калію та фенолу). $M \pm m$, $n=6$.

Примітка: К – контроль.

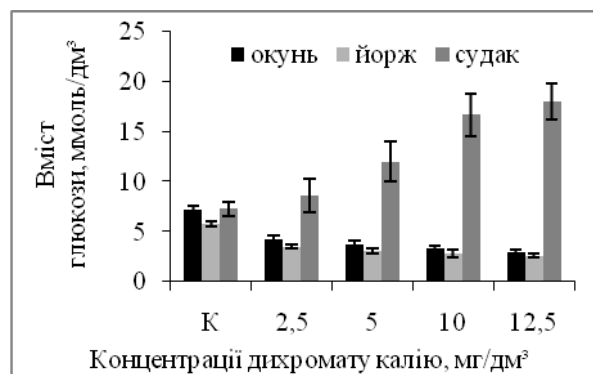
За дії фенолів (при концентраціях 0,2; 0,5 та 2 мг/дм³) виявлено зниження вмісту білка на 17,0; 24,6 та 35,7%. У свою чергу, за впливу дихромату виявлено зниження на 29,1; 32,2; 41,2 та 53,3% відповідно його концентрації у воді. Порівняно з окунем, у йоржа була дещо інша реакція на дію дихромату калію, що, можливо, пов'язано зі зростанням індексів селезінки та печінки відносно контролю, а також з тканинними особливостями процесів детоксикації (рис. 4.2.4). У свою чергу, в окуня відзначено вищий рівень до білків у м'язах, ніж у йоржа, що свідчить про більшу роль цієї тканини в адаптивних процесах (див. рис. 4.1.4.4.). У судака нами відзначено зниження вмісту білка у тканинах м'язів за дії дихромату калію на 18,4; 24,2; 30 та 35,5 %, за дії фенолу на 19,2; 36,1 та 47,4 %.

У тканинах печінки відзначено зниження білка на 21,6; 33,4; 42,9 та 45,1 за дії дихромату калію, на 16,1; 19,4 та 24,6 % за впливу фенолу. Отже, дія фенолу мала більш значний вплив на м'язову тканину, а за впливу дихромату калію показано більший розпад білка у тканинах печінки. Значне зниження вмісту білка у тканинах м'язів, можливо, пов'язане із зменшенням його синтезу внаслідок інтоксикації.

Під впливом фенолу та дихромату калію зі зростанням їх концентрації у водному середовищі в окуня та йоржа зменшується вміст глюкози при підвищенні вмісту цього гормону. Глюкоза, як одне з найбільш доступних джерел енергії [26, 96], використовується рибами для енергетичного забезпечення пристосувальних механізмів, роботу яких ініціює зафіксоване нами підвищення вмісту кортизолу. Додаткові енерговитрати забезпечують процеси детоксикації та екскреції токсикантів з організму (рис. 4.1.4.5).



А



Б

Рис. 4.1.4.5. Вміст глюкози у плазмі крові окуня (1), йоржа (2) та судака (3) за дії фенолу (А) та дихромату калію (Б), $M \pm m$, $n=6$.

Примітка: К – контроль.

На противагу двом попереднім видам риб було помічено, що у плазмі судака за дії фенолу та дихромату калію відбувається зростання вмісту глюкози, яка утворюється у процесі розпаду глікогену, але значна її кількість не повністю використовується в процесах адаптації до токсичного чинника.

Це також свідчить про суттєву відмінність норми реакції на токсикоз судака від інших досліджуваних видів при подоланні стресу.

4.2. Реакції риб до дії токсикантів різної хімічної природи

Одними з найбільш досліджених токсикантів з біохімічної точки зору на рибах є фенол та дихромат калію [4, 190, 151]. Це два різні за своєю хімічною природою токсиканти здатні суттєво впливати на фізіолого-біохімічний стан риб, зокрема через порушення нормального функціонування гормональної та ферментативної систем регуляції обміну змінюється напрямок та інтенсивність всіх метаболічних процесів [151, 160, 203]. Крім того, адекватність і своєчасність фізіологічної відповіді риб на дію несприятливих чинників залежить від ступеня пристосованості окремого виду до змін умов навколишнього середовища та екологічної ніші, яку він займає [239, 307]. Істотна роль у забезпеченні адаптивних процесів на дію токсикантів належить гормонам інтерренальної [237, 240, 242, 243] та щитоподібної залоз [298, 304, 307], ферментам енергетичного та фосфорного обміну [154, 155, 200, 220], а також енергетичному забезпеченню цих процесів, зокрема через використання глюкози [96]. Однією з перших реакцій на стрес є надходження з інтерренальної залози кортизолу у плазму крові [25]. Саме він відповідає за посилення чи пригнічення загальної інтенсивності перебігу метаболічних процесів за дії стрес-агентів різної природи [96, 233, 236]. Завдяки швидкості зміни фізіологічного стану і формується пластичність видів відносно екологічних умов існування.

У зв'язку з цим, метою нашого дослідження було визначення характеру токсичної дії фенолу та дихромату калію на фізіолого-біохімічні показники окуня, судака та йоржа.

4.2.1. Вплив дихромату калію та фенолу на вміст гормонів у плазмі крові окуневих

Як показали наші дослідження на четверту добу експерименту було встановлено вірогідне зниження в 1,63–3,70 рази вмісту тироксину у плазмі крові окуня за дії фенолу в концентрації від 0,2 до 2,0 мг/дм³ порівняно до контролю. (рис. 4.2.1.1). Це, в першу чергу, свідчить про пригнічення його синтезу у відповідь на фенольну інтоксикацію. У йоржа виявлена подібна ж картина змін величини цього показника, але вміст гормона знизився у більшій мірі, ніж у окуня, в 1,85–4,74 рази порівняно з контролем. На відміну від попередніх видів у судака за дії підвищених концентрацій фенолу у воді не відбувається вірогідних змін вмісту тироксину у плазмі крові, а його загальна кількість значно нижча, ніж в окуня та йоржа. Цей вид не реагує на фенольне забруднення підвищеним надходженням тироксину у плазму крові, що, в свою чергу, може свідчити про дещо відмінну та менш адекватну реакцію на токсичний вплив. Можливо це є однією з причин менших адаптивних можливостей цього виду.

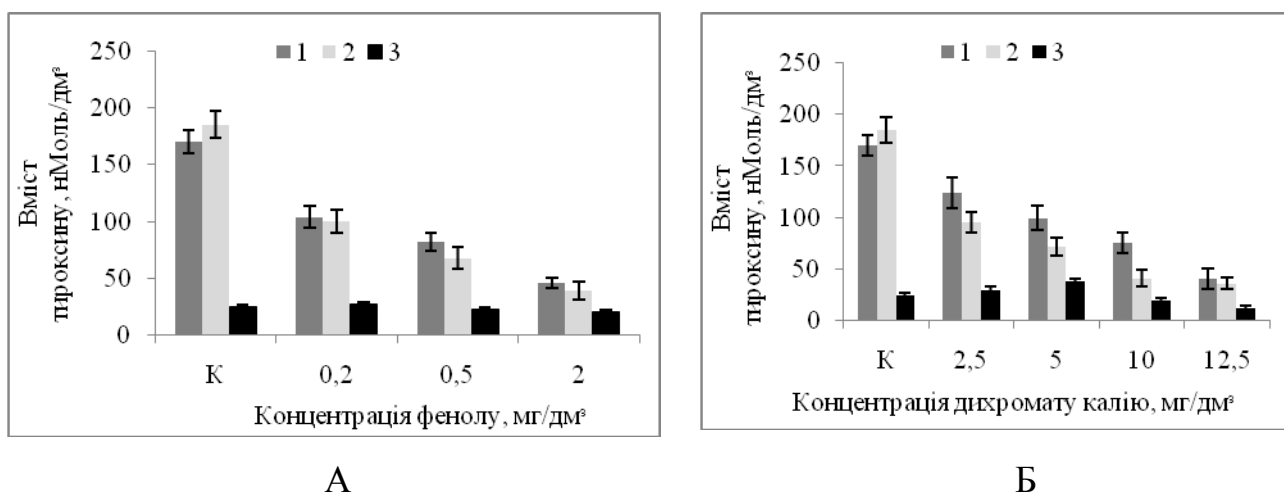


Рис. 4.2.1.1. Вміст тироксину в плазмі крові окуня (1), йоржа (2) та судака (3) за дії фенолу (А) та дихромату калію (Б), $M \pm m$, $n=6$. Примітка: К – контроль.

Дія дихромату калію за концентрацій 2,5–12,5 мг/дм³ викликала ще більше зниження рівня тироксину у цих видів риб. Відмічено падіння вмісту цього

гормона в плазмі крові груп зі збільшенням концентрації токсину у воді в 1,37–4,14 рази в окуня та в 1,92–5,14 рази у йоржа порівняно з контролем. За дії на судака дихромату калію в концентрації 2,5 та 5,0 мг/дм³ підвищувався вміст тироксину на 17,2 та 35,6% порівняно з контролем. У свою чергу, концентрація 10,0 та 12,5 мг/дм³ викликала зниження вмісту гормона на 24,0 та 52,6 %. На рис 4.2.1.1 показано, що за дії концентрацій дихромату калію 10,0 та 12,5 мг/дм³ у судака відбувається пригнічення активності функцій щитоподібної залози та зниження продукування нею тироксину, що повністю не забезпечує потреб компенсаторних реакцій за наявності стресу.

Таким чином, під впливом досліджуваних токсикантів відбувається зменшення вмісту тироксину, який надходить у плазму крові з щитоподібної залози. Риби використовують механізми ізоляції від навколишнього середовища через зменшення інтенсивності обмінних процесів. Звертає на себе увагу те, що два різних за хімічною природою токсиканти, яким властиві різні шляхи детоксикації і метаболізму в тканинах риб, викликають однакові зміни вмісту тироксину. Зокрема, вміст цього гормона у плазмі крові йоржа та окуня корелює з підвищенням концентрації обох токсинів. Судак при менших концентраціях токсикантів реагує підвищенням вмісту тироксину у плазмі крові з наступним падінням величини цього показника при більших концентраціях токсинів. Можна припустити, що зміни вмісту тироксину залежать не від хімічної природи токсиканта, а від концентрації, тобто відбувається реакція за типом стресу. Адаптивна роль зниження вмісту тироксину полягає в уповільненні енерговитрат та зниженні обміну речовин між зовнішнім токсичним середовищем та тканинами риб.

У той же час вміст трийодтироніну у плазмі крові риб знаходиться на значно меншому (на 1%) рівні від вмісту тироксину. Це дозволяє припустити, що його роль у регулюванні обмінних процесів не надто суттєва, але трийодтиронін теж виконує деяку роль при токсичному навантаженні на риб [301, 307].

За дії дихромату калію на окуня також знижувався вміст і другого тиреоїдного гормона – трийодтироніну (Т3) на 27,4 та 48,4% порівняно з

контролем, що може сприяти заощадженню енергоресурсів. У той же час, більша концентрація дихромату (10,0, 12,5 мг/дм³) викликала зростання вмісту Т3 у крові. Причиною цього може бути посилення його синтезу. У йоржа нами відмічений зворотний процес (рис. 4.2.1.2).

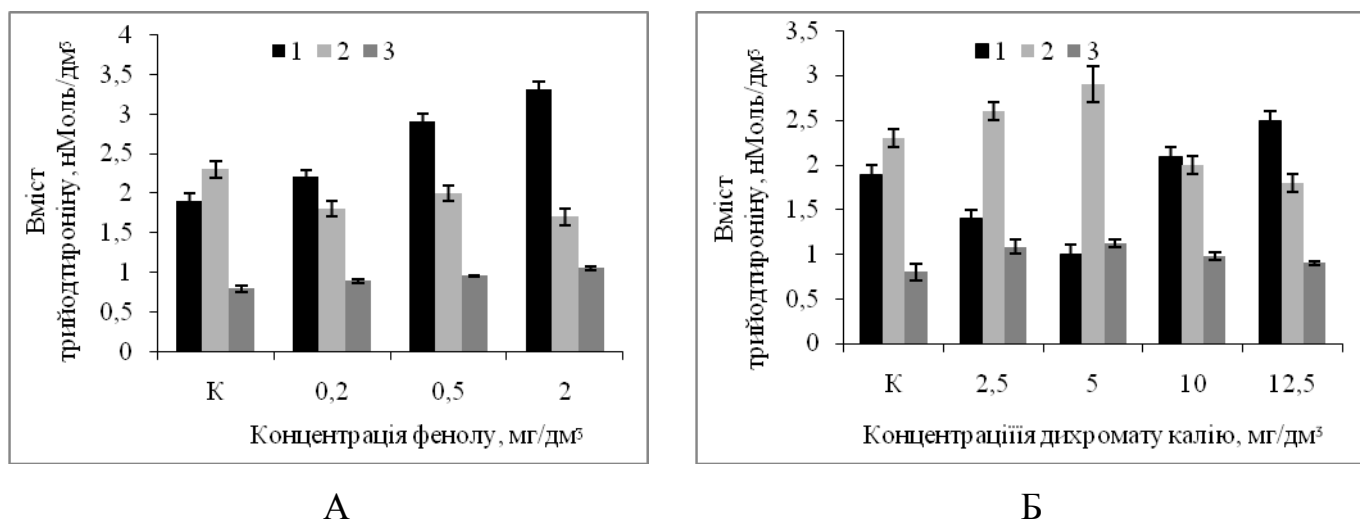


Рис 4.2.1.2. Вміст трийодтироніну в плазмі крові окуня (1), йоржа (2) та судака (3) за дії фенолу (А) та дихромату калію (Б), $M \pm m$, $n=6$. Примітка: К – контроль.

За нижчих концентрацій (2,5, 5,0 мг/дм³) зазначеного токсиканта вміст трийодтироніну зростає, а з підвищенням концентрацій він знижувався. Таким же чином реагує на підвищення вмісту дихромату і судак. При його концентрації 2,5 та 5,0 мг/дм³ вміст цього гормону зростає на 26,0 та 29,6% порівняно з контролем, а при 10,0 та 12,5 мг/дм³ поступово знижувався, але все ж таки перевищував контрольний рівень на 19,4 та 18,2% (див рис 4.2.1.2).

Можливо, це свідчить про більшу участь трийодтироніну, ніж тироксину, в обмінних процесах при токсикозі дихроматом калію.

За впливу фенолу було встановлено зростання (в залежності від збільшення концентрації) вмісту Т3 у плазмі крові окуня, що, вочевидь, зумовлено посиленням його синтезу за дії зазначеного токсиканта. В йоржа було виявлено, що зі зростанням концентрації фенолу відбувається зниження вмісту Т3 у плазмі крові, що може свідчити про пригнічення його синтезу за таких умов водного середовища. Судак на підвищення концентрацій фенолу реагує зростанням Т3, який коливався у межах 0,8–1,05 нМоля/дм³ (див. рис. 4.2.1.2.). Це вказує на

чутливість реакцій щитоподібної залози до наявності у воді досліджуваного токсиканта, а вона реагує викидом у плазму крові ТЗ, регулюючи таким чином активність метаболічних процесів.

Отже, нами виявлено видову специфічність реакцій різних риб на токсичне забруднення середовища речовинами різної хімічної природи. Кортизол умовно вважається гормоном стресу [236, 254]. Швидке зростання його вмісту в крові на початкових етапах адаптації обумовлює посилення опірності організму та викликає адекватні зміни фізіологічного стану у відповідь на вплив несприятливих чинників середовища [246]. Нами встановлено, що за дії фенолу (0,2–2,0 мг/дм³) залежно від його концентрації вірогідно зростає вміст кортизолу в плазмі крові окуня у 1,6–3,2 рази порівняно з контролем, у йоржа – в 2,0–4,7 рази відповідно (рис. 4.2.1.3). Протилежні закономірності спостерігалися у судака. У відповідь на підвищення концентрації фенолу у воді вміст кортизолу у плазмі крові цього виду знижується. Це підтверджує наявність істотної видової специфічності щодо впливу зазначеного токсиканта. Вплив дихромату калію на йоржа та окуня також викликає зростання вмісту кортизолу в плазмі при всіх досліджуваних концентраціях. Рівень цього показника досягав 328–700 нМоль/дм³ у йоржа та 440–731 нМоль/дм³ – в окуня проти 145 та 188 нМоль/дм³ у контролі (рис. 4.2.1.3). Характерним є те, що вміст кортизолу в обох досліджуваних видів змінюється під дією стресового чинника незалежно від хімічної природи токсиканта, як і у випадку з тироксином, але спрямованість цих змін носить протилежний характер.

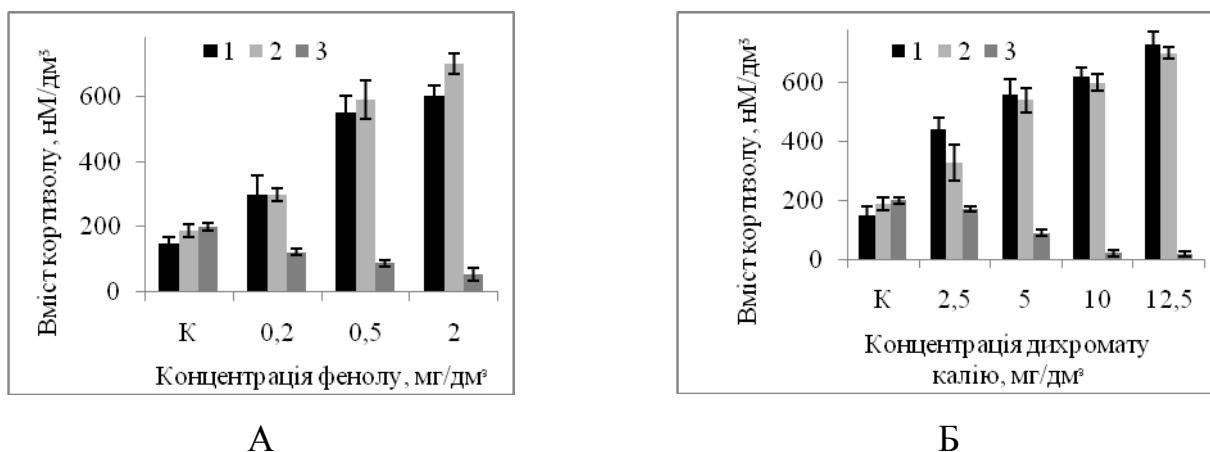


Рис. 4.2.1.3. Вміст кортизолу в плазмі крові окуня (1), йоржа (2) та судака (3) за дії фенолу (А) та дихромату калію (Б), $M \pm m$, $n = 6$.

Примітка: К – контроль.

У свою чергу, за дії дихромату калію у концентрації 2,5 та 12,5 мг/дм³ на судака істотно знижується вміст кортизолу на 17,6% та в 11,1 раза порівняно з контролем (рис. 4.2.13). Це свідчить про зменшення його синтезу. Особливо значне зниження вмісту гормону за концентрацій дихромату калію 10,0 та 12,5 мг/дм³ можна пояснити інгібуванням цими концентраціями його синтезу. Це, у свою чергу, свідчить про те, що судак виявляє підвищену чутливість до наявності дихромату калію у воді. Можливо, високі концентрації дихромату калію спричиняють порушення стероїдогенезу і це виявляється у зниженні синтезу інтерренальною залозою кортизолу, як головного регулятора розвитку адаптивних механізмів подолання стресу.

4.2.2. Вплив дихромату калію та фенолу на активність ферментів енергетичного та фосфорного обміну

За активністю низки ферментів нами встановлено також суттєві відмінності між різними видами окуневих риб, зокрема це стосується лактатдегідрогенази. Відомо, що ЛДГ – один з ключових ферментів, який бере участь в анаеробних процесах у тканинах при виникненні екстремальних чи критичних для організму умов існування. Передусім це перетворення лактату в піруват і навпаки в залежності від конкретних умов існування популяції [168].

Так, активність ЛДГ у плазмі крові зростала за дії дихромату калію за концентрацій 2,5–12,5 мг/дм³ окуня на 26,4–42,2%, у йоржа – на 38,5–50,9% порівняно з контролем.

Вплив фенолу мав дещо менший ефект на зміну активності цього ферменту, яка становила для окуня 1800–2010 МОд/дм³, для йоржа 1950–2250 МОд/дм³ проти 1500 МОд/дм³ та 1390 МОд/дм³ у контролі. У судака зазначений показник був на рівні 900–1200 МОд/дм³ за дії досліджуваних концентрацій дихромату калію та 1120–1390 МОд/дм³ за дії фенолу проти 800 МОд/дм³ у контрольній групі риб (рис. 4.2.2.1). Під впливом фенолу у плазмі крові судака виявлено більш суттєву

активність ЛДГ, що свідчить про інтенсифікацію гліколізу при ураженні зазначеним токсикантом.

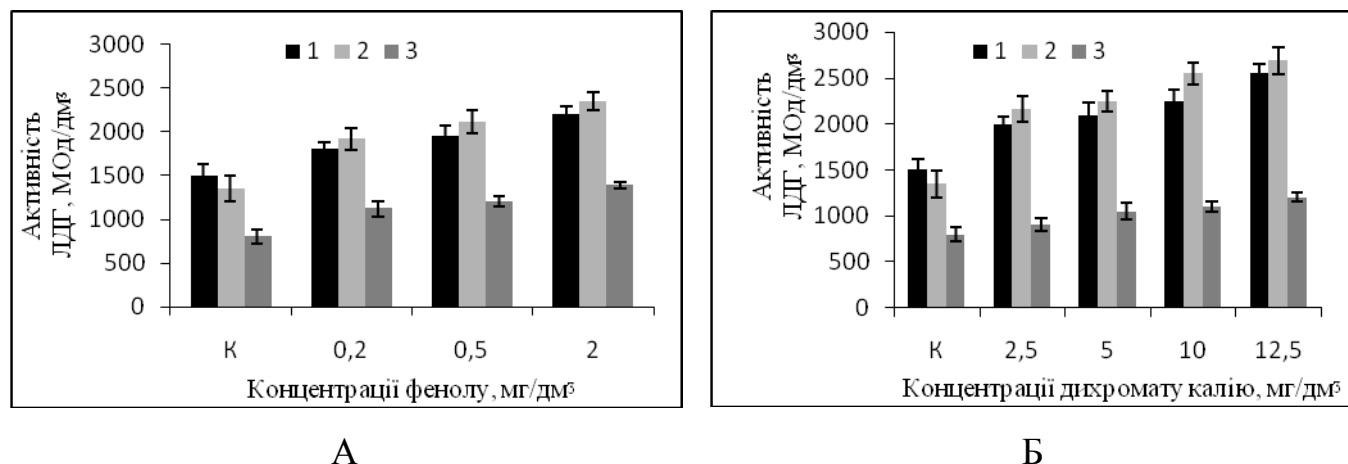


Рис. 4.2.2.1 Активність ЛДГ в плазмі крові окуня (1), йоржа (2) та судака (3) за дії фенолу (А) та дихромату калію (Б), $M \pm m$, $n = 6$. Примітка: К – контроль.

Отже, досліджувані токсиканти викликають зростання анаеробного обміну в організмі риб. Проте у йоржа та окуня активність ЛДГ зростає значно більше, ніж у судака, що свідчить про активацію гліколізу за таких умов. Вірогідно, через безпосередню дію токсинів на зяброві пелюстки відбувається модифікація і можливе послаблення їх функціонування, в результаті чого виникає недостатнє насичення крові киснем, що компенсується посиленням анаеробного дихання.

У м'язах окуня за дії концентрацій 2,5 та 5,0 мг/дм³ дихромату калію зростає активність ЛДГ на 22,9 та 37,5% порівняно до контролю. Тобто відбувається посилення гліколітичних процесів (рис. 4.2.2.2). За дії концентрацій дихромату калію 10,0–12,5 мг/дм³ відбувалося зниження активності ЛДГ у м'язовій тканині окуня на 12,7–21,8%, що призводило до інгібування гліколізу. При концентраціях 0,5 та 2,0 мг/дм³ фенолу відбувається посилення гліколітичних процесів, що виявляється у зростанні активності ферменту на 11,7 та 19,6%. Дещо подібна ситуація відбувається у тканинах зябер, де з підвищенням концентрації дихромату калію пригнічується активність ЛДГ. У тканинах печінки відмічено дозозалежний вплив дихромату калію і фенолу.

За дії дихромату калію зростання активності відбувалося в межах 25–48,9%, за дії фенолу 18,2–31,6%.

Зростання активності зазначеного ферменту свідчить про посилення синтезу молочної кислоти як кінцевого продукту гліколізу. У йоржа виявлено зростання активності ЛДГ за концентрацій дихромату калію 5,0, 10,0 та 12,5 мг/дм³ вірогідно на 13,2, 26,4 та 29,5% порівняно з контролем. Схожа тенденція була виявлена за впливу фенолу при концентраціях 0,5–2,0 мг/дм³ (рис. 4.2.2.2 Б). Це пояснюється посиленням гліколітичних процесів у м'язовій тканині. Нами було відмічено підвищення активності цього ферменту і у зябровій тканині, що пов'язано з тим, що вона безпосередньо контактує з середовищем.

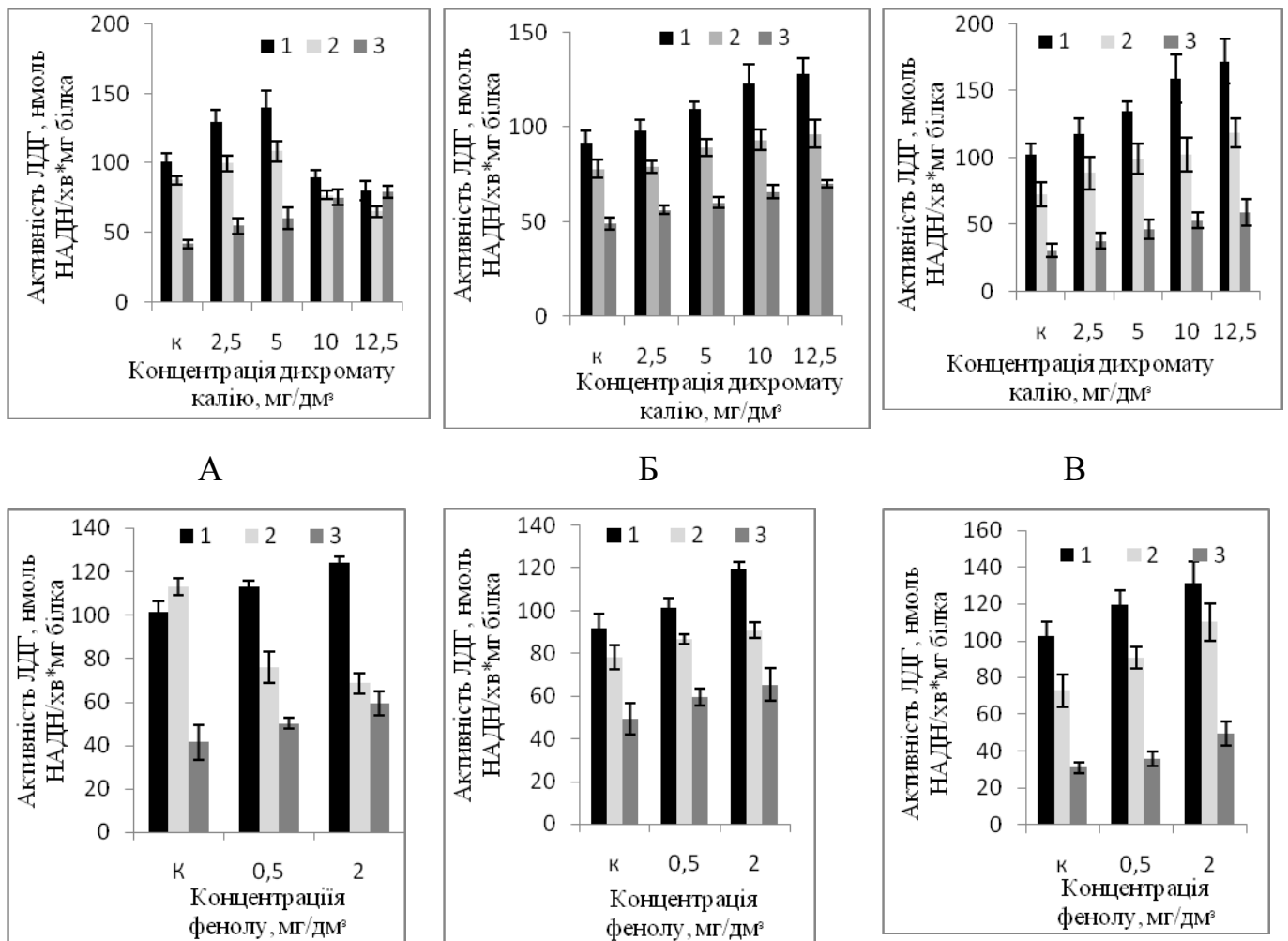


Рис. 4.2.2.2. Активність лактатдегідрогенази в тканинах печінки, зябер та м'язів окуня (А), йоржа (Б) та судака (В) за дії дихромату калію та фенолу. $M \pm m$, $n=6$. Примітка: К – контроль, 1 – м'язи, 2 – зябра, 3 – печінка.

Загалом зростання активності ЛДГ перебувало на рівні 10,1–14,9% від контролю. У тканинах печінки за дії концентрацій дихромату калію 2,5–12,5 мг/дм³ встановлено зростання активності цього ферменту на 13,3, 18,9, 26,2 та 29,6 %, за

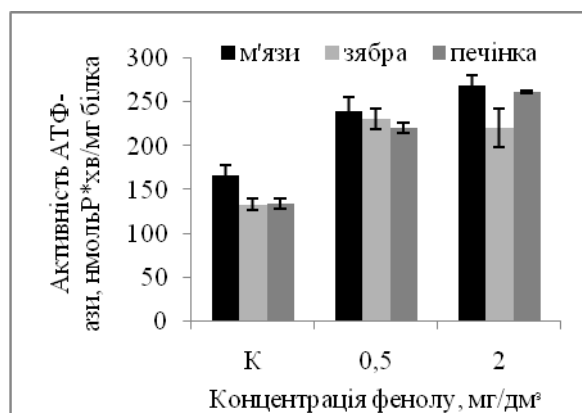
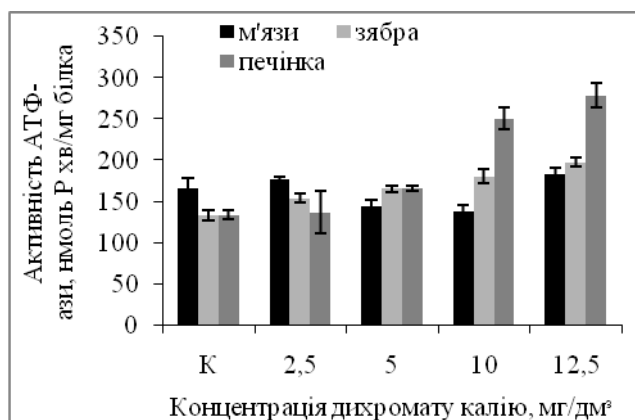
дії фенолу – на 18,1 та 25,7%. Це призводило до посилення гліколізу як одного із шляхів генерування енергії.

Нами було встановлено, що дія дихромату калію сприяє підвищенню активності ЛДГ у тканинах м'язів, зябер та печінки. Зокрема відмічено вірогідне зростання зазначеного ферменту на 14,4; 25,2; 34,8 та 41,6% у м'язах, на 18,1; 27,6; 29,9 та 39,5% у зябрах, на 31,3; 35,1; 43,2; 49,2% у печінці порівняно з контролем. Аналогічна закономірність нами була встановлена за впливу різних концентрацій фенолу. Це свідчить про активацію гліколітичних процесів, спрямованих на забезпечення адаптації риб до таких умов. У свою чергу, залучення процесів гліколізу дає можливість риbam вижити в умовах забруднення водного середовища токсикантами.

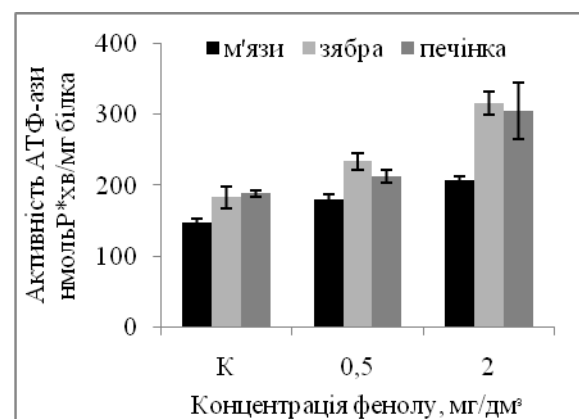
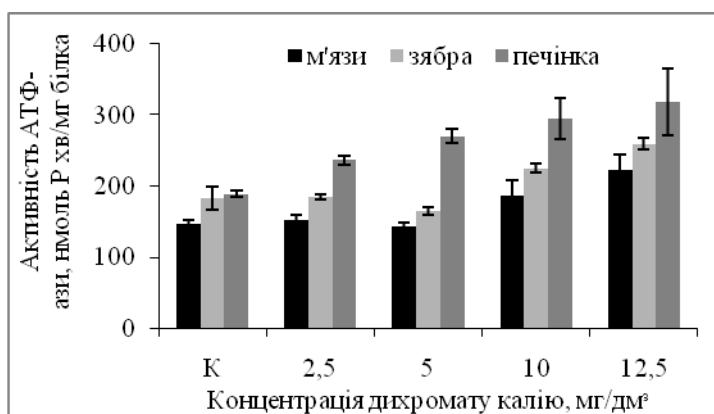
АТФ-аза – це фермент енергетичного обміну, який бере участь у регулюванні значної кількості життєво необхідних функцій, зокрема водно-сольового балансу, проникливості мембран [201, 203], а також виявляє підвищену чутливість відносно надходження у тканини токсичних сполук [180].

У результаті досліджень ми встановили, що за дії на окуня дихромату калію відмічалось інгібування активності АТФази у м'язовій тканині окуня за концентрації 5,0 і 10,0 мг/дм³ порівняно з контролем. Проте при концентрації 12,5 мг/дм³ активність цього ферменту підвищувалась на 10,0% . Вірогідно, що за нижчої концентрації дихромату калію у риб інгібувався розпад АТФ. За вищої концентрації активувався обмін речовин у м'язовій тканині, посилювався гідроліз АТФ, енергія якої витрачалась на процеси адаптації до токсичних умов. Дія фенолу більш сприяла зростанню активності цього ферменту порівняно з окунем, який перебував під дією дихромату калію. Виявлено підвищення активності АТФази за концентрацій 0,5 та 2,0 мг/дм³ фенолу на 31,9 та 39,3%. (рис. 4.2.2.3). Це свідчить про активний гідроліз АТФ, енергія якої витрачалась на різного роду метаболічні процеси в організмі риб. У йоржа за концентрації дихромату калію 2,5 та 5,0 мг/дм³ помітних змін у активності АТФази у м'язовій тканині не спостерігалось. За дії концентрації 10,0 та 12,5 мг/дм³ підвищувалась її активність у цій тканині на 19,9 та 30%, під дією фенолу у концентрації 0,5 та 2 мг/дм³ – на 21,3 та 22,7% порівняно

з контролем. У зябрових пелюстках окуня за дії дихромату калію встановлено дозозалежний ефект. Тобто, зі зростанням концентрації підвищується активність АТФази на 16,7–33,5% порівняно з контролем.



А



Б

Рис. 4.2.2.3. Активність АТФ-ази в тканинах окуня (А) та йоржа (Б) за дії дихромату калію та фенолу. $M \pm m$, $n=6$.

Примітка: К – контроль

При цьому за дії фенолу також відмічена аналогічна реакція організму. Зростання активності цього ферменту коливалось у межах 43,4–51,5% за концентрацій фенолу 0,5 та 2,0 мг/дм³. Тобто, за дії обох токсинів основними мішенями впливу були зяброві пелюстки, які безпосередньо контактували з токсичним середовищем. У йоржа активізувалася АТФ-аза в зябрових тканинах лише за концентрацій 10,0 і 12,5 мг/дм³ дихромату калію.

Встановлено, що за дії дихромату калію у концентраціях 5,0; 10,0 та 12,5 мг/дм³ у тканинах печінки окуня зростала активність АТФази на 20,3; 47,4 та 62,4%

порівняно з контролем. При фенольній інтоксикації печінки відбувалося зростання активності цього ферменту на 40,1 та 49,7% залежно від концентрації. Це означає, що в межах зазначених вище концентрацій токсикантів відбувається активізація гідролізу АТФ для енергозабезпечення та компенсації впливу негативного токсичного чинника, тканини печінки беруть активну участь в детоксикації чужорідних речовин.

У печінці йоржа відмічено активізацію АТФ-ази у відповідь на зростання вмісту дихромату калію у середовищі. Вона коливалася в межах, які перевищують контрольні величини на 21,4–41,9%. Аналогічно дихроматній інтоксикації при фенольній відбувалося підвищення активності цього ферменту на 12,4 та 39,4%. Тобто, з підвищенням концентрації токсину зростає потреба в забезпеченні організму енергією, яка необхідна для протікання різноманітних реакцій обміну.

Як відомо, ЛФ – це фермент фосфорного обміну, який пов'язаний з процесами розщеплення складних ефірів фосфорної кислоти, а це, в свою чергу, сприяє утворенню неорганічного фосфату, що необхідний для забезпечення низки метаболічних процесів [119, 215].

У результаті проведених досліджень встановлено, що за дії фенолу в окуня та йоржа відбулося зростання активності лужної фосфатази, як і інших ферментів. Інтоксикація організму спричиняє використання енергоємних сполук та залучення процесів фосфорилювання. Так, в окуня активність лужної фосфатази була на рівні 301,0–398,1 нмоль/(с*л), у йоржа – 365,0–421,0 нмоль/(с*л) залежно від концентрації фенолу у воді від 0,2 до 2 мг/дм³ проти 268,0 та 305,8 нмоль/(с*л) відповідно у контролі (рис. 4.2.2.3). Вплив дихромату калію за концентрацій 2,5–12,5 мг/дм³ спричинив зростання активності цього ферменту в 1,6–2,7 рази в окуня та 1,4–3,0 рази у йоржа порівняно з контролем. Висока активність лужної фосфатази є одним з підтверджень наявності адаптивних реакцій у риб на дію фенолу та дихромату калію.

У тканинах печінки окуня спостерігається дозозалежний ефект між концентрацією дихромату калію у воді та активністю ЛФ. З підвищенням

концентрації токсиканта збільшується активність ферменту. Загалом, зростання його активності коливалося в межах від 42,5% до 2,4 разів.

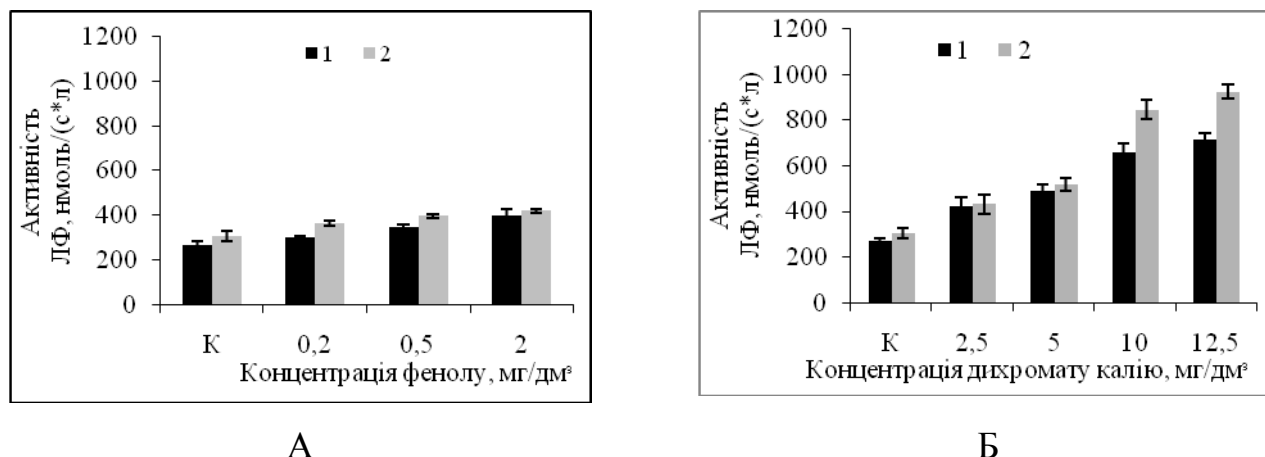


Рис. 4.2.2.4. Активність лужної фосфатази в плазмі крові окуня (1) та йоржа (2) за дії фенолу (А) та дихромату калію, $M \pm m$, $n = 6$.

Примітка: К – контроль.

За дії фенолу спостерігалася подібна картина змін величини цього ферменту, зокрема це викликало зростання активності ферменту у печінці на 61,3% та 2,37 рази порівняно з контролем (рис 4.2.2.5). У зябровій тканині окуня відбувалися дещо інші процеси. Зі зростанням концентрації дихромату калію пригнічувалася активність ЛФ. Отже, при ураженні тканин зябер дихроматом калію відбувається послаблення процесів фосфорилювання. У цьому випадку це була компенсаторна реакція характерна для цього виду. За концентрації фенолу 0,5 мг/дм³ відбулося зростання на 26,8% активності ЛФ. Проте за більшої концентрації токсиканта (2,0 мг/дм³) знижується активність ЛФ на 23,7% порівняно до контролю. Таким чином, дихромат калію в досліджуваних концентраціях є більш токсичним для риб. У печінці йоржа за впливу концентрації дихромату 2,5 та 5,0 мг/дм³ знижувалася активність ЛФ у 3,9 та 3,7 рази, що призводило до інгібування процесів фосфорилювання. За концентрації токсиканта 10,0 та 12,5 мг/дм³ відбувалося підвищення активності ферменту в цьому органі на 46,0 та 53,7% порівняно до контролю. Дія фенолу спричиняла активацію ЛФ на 44,7% та 2,5 рази відповідно його концентрації та порівняно з контролем. У зябрових пелюстка за дії

концентрації дихромату калію 2,5 та 5 мг/дм³ підвищувалася активність ферменту на 35,7 та 42,6% порівняно з контролем.

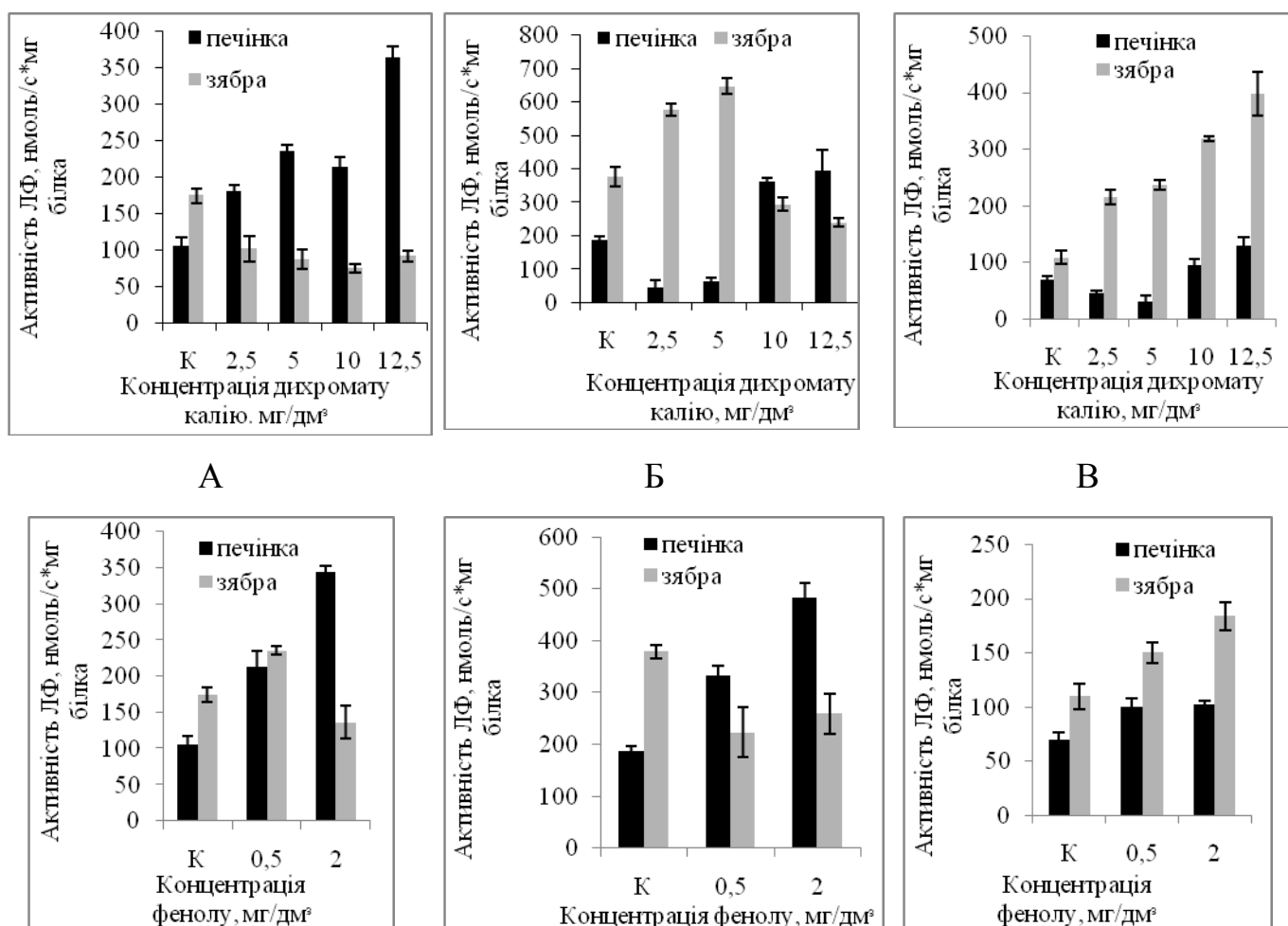


Рис 4.2.2.5. Зміна активності лужної фосфатази в тканинах окуня (А), йоржа (Б) та судака (В) залежно від концентрації деяких токсикантів. $M \pm m$, $n=6$.

Примітка: К – контроль.

При зростанні його концентрації до 10 та 12,5 мг/дм³ спостерігалася зворотна реакція організму на токсичне середовище, яка полягала у зниженні активності лужної фосфатази у клітинах зябер на 33,1 та 37,7% порівняно з контролем.

Аналогічні закономірності відмічені за дії на організм різних концентрацій фенолу.

За дії на риб концентрацій фенолу 0,5 та 2 мг/дм³ було встановлено зростання активності ЛФ у печінці та зябрових пелюстках на 30,9 і 40,4 та 27,7 і 41,1 % відповідно, що свідчить про посилення фосфорилування в зазначених тканинах судака. За дії концентрацій дихромату калію 2,5 та 5,0 мг/дм³ відбувалося зниження

активності ЛФ на 33% та у 2,1 раза, що свідчить про зниження процесів фосфорилювання у тканинах печінки. За дії концентрацій 10,0 та 12,5 мг/дм³ відбулося зростання активності ферменту на 27 та 47,4%, що свідчить про активне залучення зазначених вище процесів у забезпечення пристосувальних механізмів у цій тканині. У тканинах зябер було встановлено зростання активності ЛФ на 49% та у 2,1, 2,8 та 3,6 раза порівняно з контролем. Таким чином, зазначені концентрації дихромату калію сприяють активації лужної фосфатази, спрямованої на знешкодження і виведення шляхом детоксикації з організму метаболітів-токсикантів.

Таким чином, за результатами досліджень встановлено, що першою реакцією на вплив токсикантів є зростання у йоржа та окуня індексів селезінки та печінки, які активно залучаються у процес захисту та детоксикації організму від надлишку ксенобіотиків у тканинах та органах. Токсичний вплив дихромату калію та фенолу викликає посилене використання білків, ліпідів та глікогену для забезпечення достатньою кількістю енергоресурсів ушкоджених тканин, які підлягали дії негативних чинників. Необхідно зазначити, що суттєве зниження вмісту ліпідів, глікогену, білків та зростання індексу печінки, можливо, пов'язане з їх використанням на процеси енергозабезпечення адаптації риб до токсичних умов. Показано, що у йоржа в забезпеченні адаптивних процесів більшу роль виконують енергоресурси печінки, а в окуня та судака – м'язової тканини.

Зміни величини досліджуваних біохімічних показників, які спостерігаються в окуневих рибах, свідчать про наявність хімічного стресу. Характер та інтенсивність реакції риб не залежить від хімічної природи токсиканта, а визначається концентрацією фенолу або дихромату калію у воді. Перш за все суттєво збільшується вміст кортизолу, що викликає посилення енергетичних витрат на процеси адаптації. Завдяки цим процесам відбувається підвищення активності ферментів фосфорного та енергетичного обміну. Було відмічено видові відмінності у зміні гормональної та ферментативної систем, що вказує на різну ступінь екологічної валентності метаболічних процесів у зазначених рибах. Передусім звертає на себе увагу зростання вмісту кортизолу у плазмі крові окуня та йоржа і

надмірне зниження – у судака. Крім того, відмічена суттєва різниця у зміні вмісту тироксину та трийодтироніну між зазначеними видами, що обумовлюється відмінностями у чутливості до токсичних чинників середовища.

Було відмічено високий рівень чутливості судака відносно дії фенолу та дихромату калію, що виражалось у ступені життєздатності порівняно з окунем та йоржем. Це, можливо, пов'язано з тим, що організм судака має менш виражену активність інтерренальної залози відносно токсичного впливу порівняно з окунем та йоржем, що свідчить про адаптивну неспроможність виду існувати у надмірно забруднених водоймах. Отримані результати можуть бути використані для розширення розуміння екологічної пластичності аборигенної іхтіофауни в умовах мінливого навколишнього середовища.

РОЗДІЛ 5

ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ МЕТАБОЛІЗМУ ОКУНЕВИХ РИБ ІЗ РІЗНИХ ПОПУЛЯЦІЙ

У попередньому розділі ми проаналізували токсикорезистентні можливості окуневих риб на прикладі модельних експериментів з використанням токсикантів, зокрема дихромату калію та фенолу. Розглянуті різні сторони фізіологічної та біохімічної адаптації окуневих риб до токсичної дії зазначених речовин. Виявлено видову специфічність щодо реакції організму на токсичність середовища, що виражається у видових відмінностях метаболізму риб та рівні ферментативних та гормональних систем регулювання обмінних процесів щодо дії різної концентрації токсичних речовин.

У цьому розділі спектр модельних досліджень перенесено на природні популяції зазначених видів з метою оцінки вразливості або стійкості риб, які мешкають у розірваних ареалах, на морфо-фізіологічній організації адаптивної стратегії в умовах репродуктивної ізоляції окремо взятих популяцій, які у результаті зарегулювання водойм зіштовхнулися з новими та неспецифічними умовами існування. У свою чергу визначення токсикорезистентності та біохімічних реакцій окуневих видів риб на вплив токсичних речовин допоможе у виявленні найбільш інтегрованих та придатних для використання фізіологічних та біохімічних показників, які характеризують межі екологічної толерантності риб, що мешкають у природних ареалах.

Через зарегулювання річкових систем утворились відокремлені між собою ділянки, де почалось формування репродуктивно ізольованих популяцій місцевих риб. У зв'язку зі зміною екологічних умов існування риби пристосовуються до нових чинників водного середовища, зокрема на морфологічному, фізіологічному та біохімічному рівнях [46]. Одним з головних чинників, які впливають на риб, є токсичне забруднення водойм [71,160]. У риб спостерігається накопичення токсикантів у тканинах, що викликає різні патології, особливо це чітко виражається

у зміні індексів основних органів, зокрема печінки, селезінки, нирок та гонад [29, 65, 74]. Будь-які відхилення чинників середовища від природної норми відображаються на фізіологічних та біохімічних процесах організму, які викликають у риб морфо-функціональні перебудови [123]. Передусім, це прослідковується у ступені депонування енергоємних речовин – ліпідів, вуглеводів та білків, які необхідні для своєчасного та адекватного реагування на діючі чинники [84,86,119]. Вони використовуються для підтримки гомеостазу риб при літніх та зимових заморах, для протидії токсичному забрудненню, при нестачі у необхідній кількості якісного корму[30]. Інтенсивність обміну речовин гідробіонтів залежить від функціональної активності організму, яка виробилася у процесі адаптації до абіотичних чи антропогенних чинників. Фізіологічний стан риб змінюється пропорційно характеру впливу екологічних умов на організм [3]. Можливості пристосування окремих видів до діючих чинників залежать від ступеня генетичного поліморфізму окремої популяції.

5.1. Фізіологічний стан окуневих риб з різних популяцій

5.1.1. Фізіолого-біохімічні особливості метаболізму окуня

Нами встановлено, що за показниками вгодованості за Фультоном і Кларк риби із Каховського водосховища переважали риб із р. Рось та оз. Бабіне на 20,0, 21,4 та 29,2 і 27,9% відповідно, що пов'язано з наявністю кормів у цій водоймі, швидкістю течії води та водообміном [343]. В окуня з оз. Бабіне відзначено менший на 33,9–41,0% індекс печінки порівняно з рибами з р. Дніпро, Каховського водосховища та р. Рось. Це, в першу чергу, свідчить про відсутність значних екологічних навантажень та менші запаси кормових організмів у цій водоймі. Не можна не відзначити і забезпеченість їжею. Оскільки окунь є активним хижаком, можливо, кормова база у р. Рось та р. Дніпро багатша, ніж у оз. Бабиному, яке є малопродуктивним. За індексами селезінки виявлена відмінність між рибами із Каховського водосховища та р. Дніпро на 50,0%, що пов'язано з погіршеним

кисневим режимом Каховського водосховища через його високу евтрофікацію та високим вмістом токсичних речовин у воді [319, 327, 328] (рис. 5.1.1.1).

Риби реагують на несприятливі умови існування активізацією процесів еритропоезу, а це, в свою чергу, викликало збільшення розмірів селезінки як основного гемопоетичного органу.

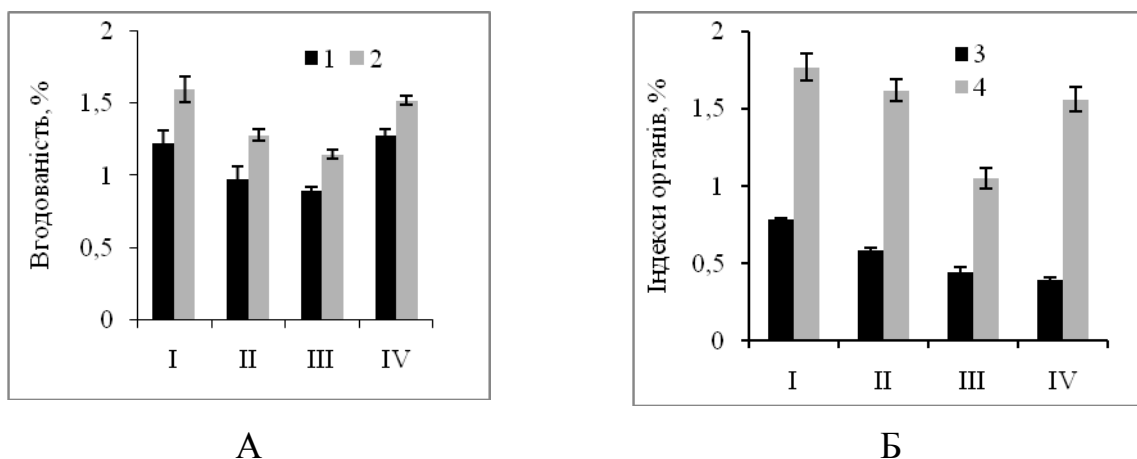


Рис. 5.1.1.1. Фізіологічний стан окуня з різних популяцій за основними індексами.

$M \pm m$, $n=10$.

Примітки: 1 – вгодованість за Кларк, 2 – вгодованість за Фультоном, 3 – індекс селезінки, 4 – печінки; I – Каховське водосховище, II – р. Рось, III – оз. Бабине, IV – річкова ділянка р. Дніпро.

Найбільший вміст глікогену був у білих м'язах окуня із р. Дніпро, а найменший – в особин із р. Рось. У печінці окуня із оз. Бабине вміст глікогену був на 40,1, 33,1 та 18,8% менший, ніж у риб із Каховського водосховища, р. Рось та р. Дніпро (рис. 5.1.1.2).

Порівняння величини цих біохімічних показників у окуня свідчать, що оз. Бабине з досліджених водойм має вищу якість води та низьку трофність. Це підтверджується біотестуванням якості води, проведеними на безхребетних та макрофітах [321], а також високим рівнем видового різноманіття фітопланктону озера [322, 323].

В окуня вміст ліпідів у м'язах коливався в межах 4,2–16,2 мг/г (рис. 5.1.1.2). Найвищі величини показників зареєстровані у русловій ділянці р. Дніпро, які в 3,4 , 2,8 рази та на 31,1% більші, ніж у риб із Каховського водосховища, р. Рось та оз.

Бабіне. У печінці вміст ліпідів менший у 2,0 рази та на 42,3 і 28,3%, ніж у р. Рось, Каховському водосховищі та оз. Бабіне відповідно.

Відмінності у вмісті ліпідів у окуня з р. Рось та Каховського водосховища пов'язані з більшою вгодованістю риби водосховища. Але, безперечно, ступінь накопичення ліпідів залежить від якості водного середовища, оскільки на чистій ділянці р. Дніпро їх вміст був максимальний (див. рис 5.1.1.2).

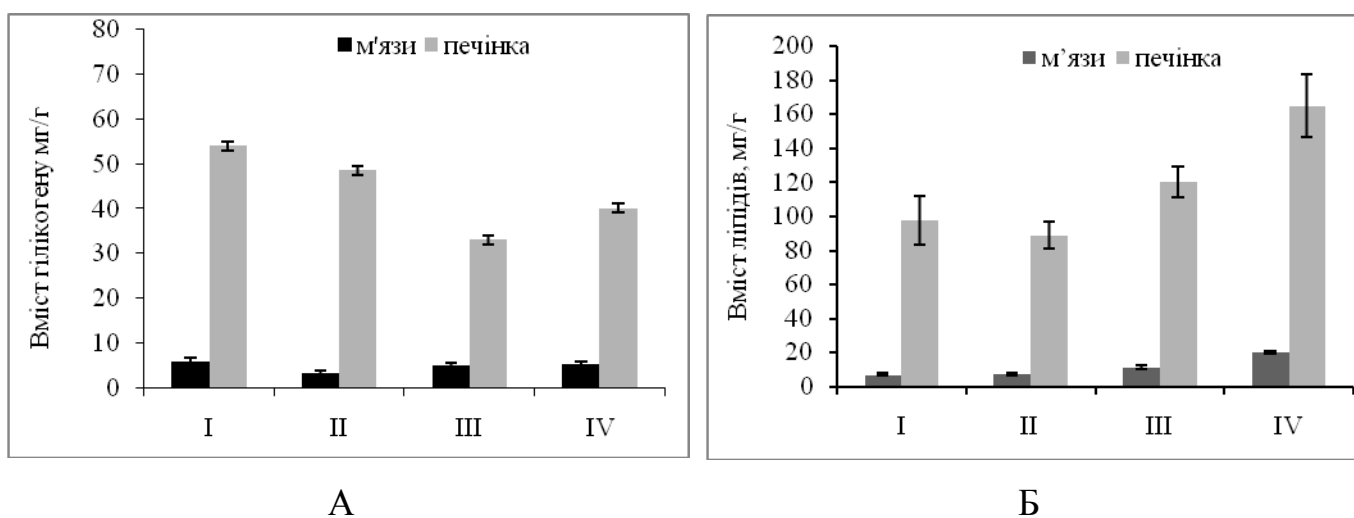


Рис 5.1.1.2. Вміст глікогену та ліпідів у тканинах окуня з різних популяцій.

$$M \pm m, n=6.$$

Примітка: I – Каховське водосховище, II – р. Рось, III – оз. Бабіне, IV – р. Дніпро.

За вмістом глюкози у плазмі крові окуні із р. Рось переважали риби із русла Дніпра на 47% (рис. 5.1.1.3). Вірогідно, підвищення вмісту глюкози пов'язане з гідролізом глікогену у риби, що мешкають у р. Рось порівняно з рибами, які були виловлені у р. Дніпро.

В окуня вірогідної різниці за вмістом білків у м'язовій тканині не виявлено. Показано незначне зниження величини цього показника у печінці риби, які мешкають у Каховському водосховищі порівняно з рибами оз. Бабиного та р. Дніпро (рис. 5.1.1.3). Це свідчить, у першу чергу, про наявність деякого зменшення енергоресурсів у зазначеній тканині риби через несприятливі умови існування (водосховище), або через наявність тугорослих форм у оз. Бабіне (яке за особистими спостереженнями перенасичене зазначеним видом).

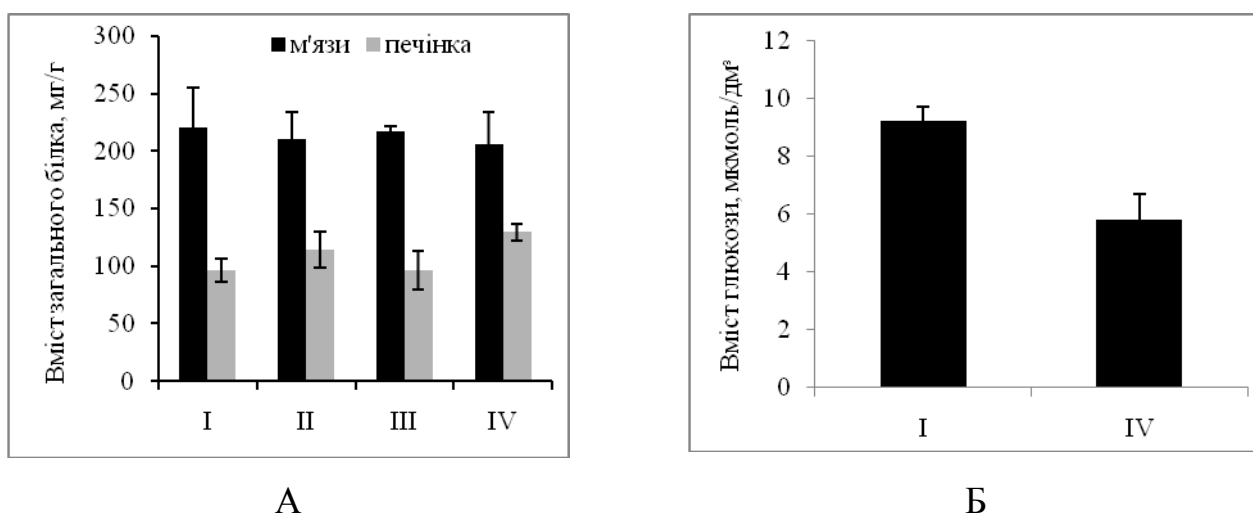


Рис 5.1.1.3. Вміст загального білка (А) у тканинах та глюкози (Б) у плазмі крові окуня з різних популяцій. $M \pm m$, $n=6$.

Примітка: I – Каховське водосховище, II – р. Рось, III – оз. Бабіне, IV – р. Дніпро

5.1.2. Фізіолого-біохімічні особливості судака

За довжиною, масою тіла та вгодованістю відмінностей між судаком з Каховського водосховища та р. Рось не виявлено (рис. 5.1.2.1). Це може свідчити про те, що екологічні умови існування були нормальні і не відобразились на двох досліджуваних вибірках розглянутого вище виду.

У судака із Каховського водосховища виявлено високі величини індексу печінки та селезінки, які були більші на 23,4 та 28,3%, ніж у риб із р. Рось (рис. 5.1.2.1). Це може бути обумовлено наявністю більшої кормової бази для риб, екологічними умовами існування у водосховищі, евтрофікацією водойми, а також антропогенним забрудненням та перепадами кисневого режиму [35, 329]. Активізації роботи печінки та селезінки, яка пов'язана з детоксикацією забруднення та посиленням процесів еритропоезу, в свою чергу, могло призвести до збільшення відносної маси селезінки та печінки. Оскільки судак виявляє підвищену чутливість відносно наявності у водоймі токсичних речовин, як показали модельні експерименти, їх дія призводить до обводнення печінки і до

зменшення в ній питомого вмісту енергетичних сполук, які використовує судак для подолання стресових явищ [72, 74].

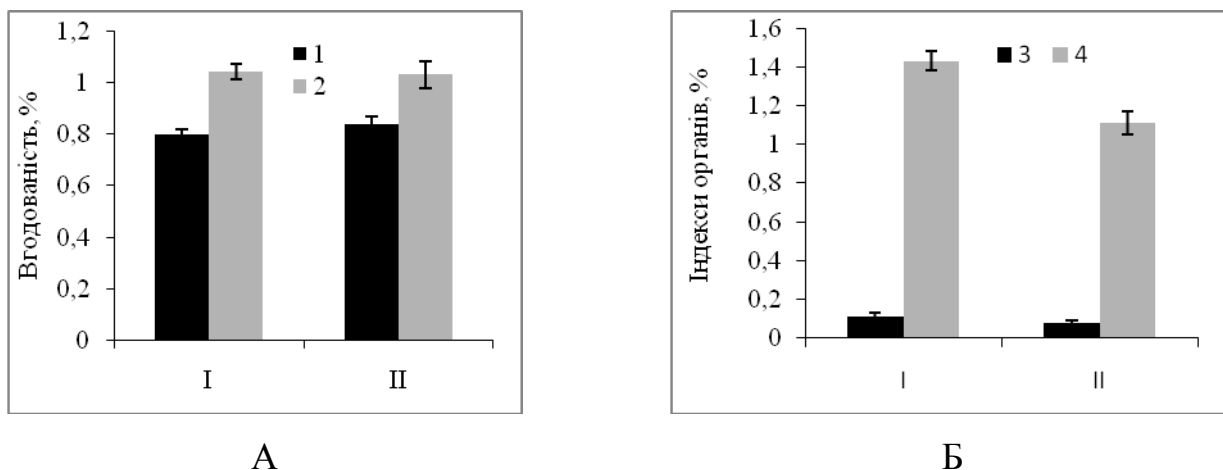


Рис. 5.1.2.1. Фізіологічний стан судака за показниками вгодованості (А) та індексів органів (Б). $M \pm m$, $n=10$.

Примітки: 1 – вгодованість за Кларк, 2 – вгодованість за Фультоном, 3 – індекс селезінки, 4 – індекс печінки; I – Каховське водосховище, II – р. Рось.

Вірогідної різниці за вмістом глікогену в печінці не виявлено. Риби із Каховського водосховища характеризувалися вищим вмістом глікогену у білих м'язах, який був у 2,1 раза більшим, ніж у судака із р. Рось (рис. 5.1.2.2).

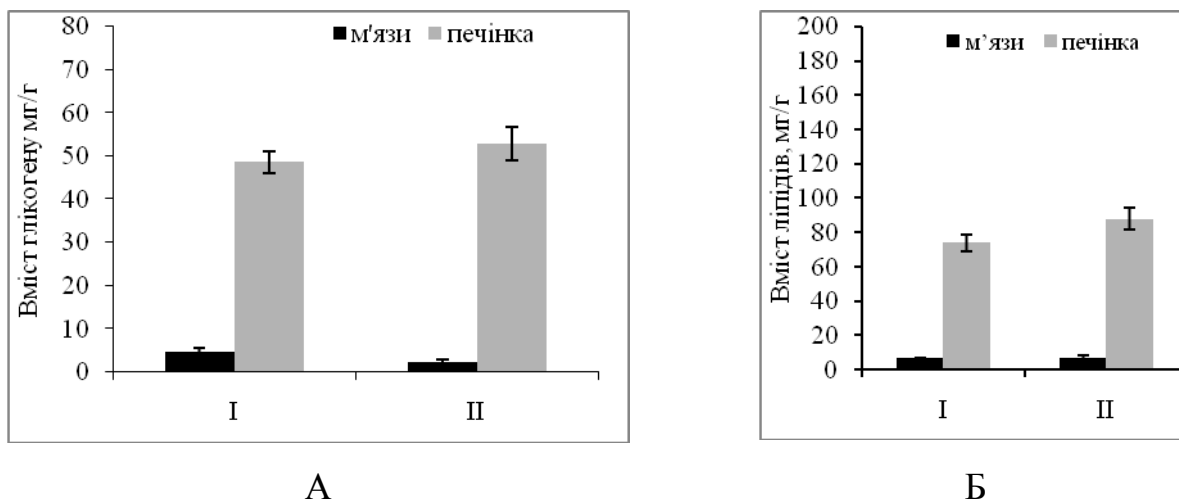


Рис 5. 1.2.2 Вміст глікогену (А)та ліпідів (Б) у тканинах судака з різних популяцій.

$M \pm m$, $n=7$

Примітка: I – Каховське водосховище, II – р. Рось.

Це, можливо, пов'язано з посиленням синтезом у м'язовій тканині лабільних енергоресурсів для адекватної реакції при потраплянні токсичних речовин до

тканин організму. Судак як вид з активним способом життя певну частку глікогену запасає у білих м'язах для подальшого використання у процесах гліколізу в умовах гіпоксії та інших несприятливих чинників. Наші дослідження показали, що вміст ліпідів у печінці риб із р. Рось на 17,1% вищий, ніж у особин з Каховського водосховища (див. рис. 5.1.2.2).

Таким чином, у різних екологічних умовах відбувався перерозподіл енергоресурсів між органами та тканинами судака. В умовах більш забрудненої водойми накопичується більший вміст глікогену, який може швидко використовуватися при несприятливих умовах. У той же час через більшу інтенсивність росту судака з водосховища в нагульний період не накопичуються значні запаси ліпідів. Одночасно про гірші умови існування судака у Каховському водосховищі, ніж у р. Рось, свідчить підвищення індексу селезінки та печінки (див. рис 5.1.2.1).

Вміст білків у білих м'язах судака із Каховського водосховища на 6,9% більший, ніж у р. Рось. Проте у печінці риб з р. Рось він був більшим на 25% (рис. 5.1.2.3).

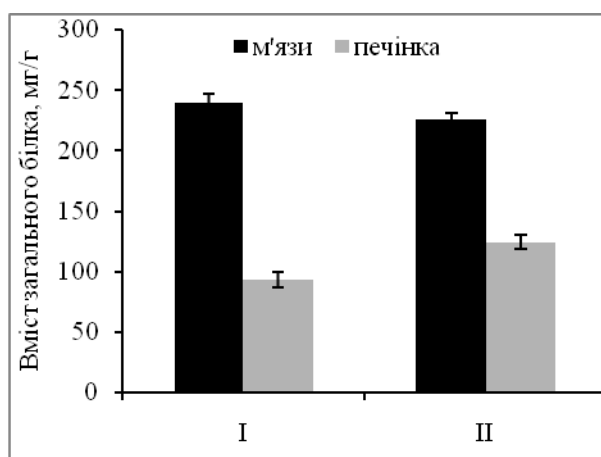


Рис. 5.1.2.3. Вміст загального білка у тканинах судака з різних популяцій.

$M \pm m, n=7$.

Примітка: I – Каховське водосховище, II – р. Рось.

Це вказує на катаболізм білкових сполук до амінокислот для забезпечення тканинного гомеостазу у риб з Каховського водсх та анаболізм у судака з р. Рось. Несприятливі умови – надходження до водойми токсичних речовин, зокрема марганцю, хрому, цинку, фенолів та нафтопродуктів, негативно відображаються на

білковому обміні риб [38, 329]. Відмічені особливості основних показників фізіолого-біохімічного стану судака свідчить, що риби перебувають у суттєво відмінних екологічних та токсикологічних умовах. Це сприяє значній дивергенції пластичних ознак цих популяцій. Такі відмінності утворюються переважно в результаті того, що риби в нагульний період життя досить адекватно реагують на вплив несприятливих умов середовища.

5.1.3 Фізіолого-біохімічні особливості метаболізму йоржа

Коефіцієнт вгодованості за Фультоном та Кларк йоржа з р. Дніпро вищий на 11,7 та 12,8%, ніж у риб з р. Рось (рис. 5.1.3.1).

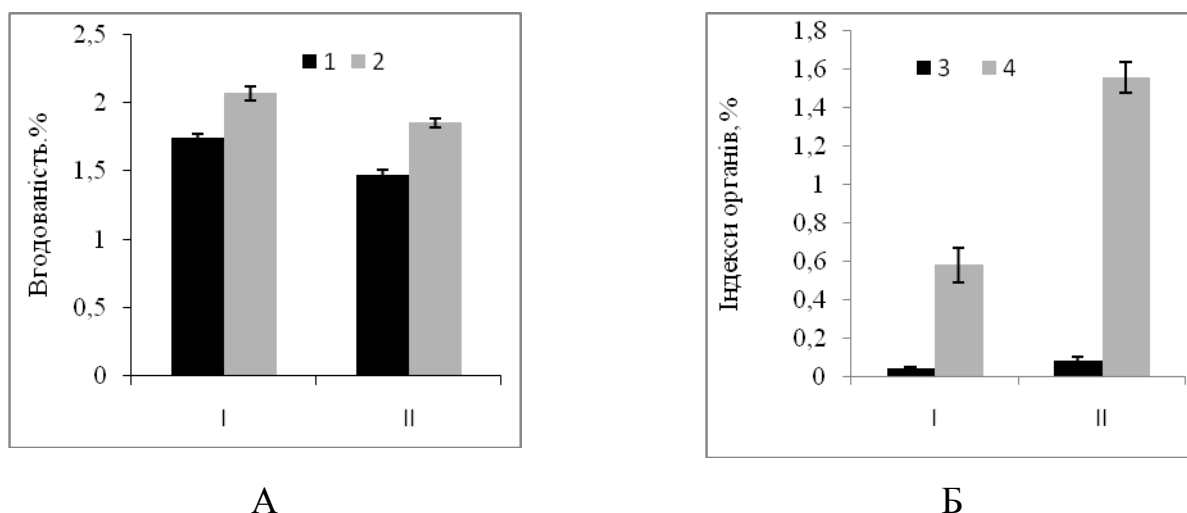


Рис. 5.1.3.1. Фізіологічний стан йоржа за вгодованістю (А) та індексами органів (Б). $M \pm m$, $n=10$.

Примітки: 1 – вгодованість за Кларк, 2 – за Фультоном, 3 – індекс селезінки, 4 – індекс печінки; I – р. Дніпро, II – р. Рось.

Це, очевидно, пов'язано з особливостями живлення риб та наявності кормових об'єктів у цих водоймах. Тобто, можна припустити, що характер донних відкладів є одним з лімітуючих чинників у існуванні даного виду. Оскільки це впливає на якісний та кількісний склад корму – донних організмів, якими живиться йорж. У йоржа з р. Рось встановлено підвищення індексів печінки та селезінки у 2,2 та 2,0 рази порівняно з рибами з руслової ділянки р. Дніпро (рис. 5.1.3.1). Зростання розмірів селезінки є наслідком часткового погіршення якості водного середовища

через надходження до водойми токсичних сполук [327, 328], а також через періодичне коливання рівня води у р. Рось, яке істотно впливає як на гідрохімічний стан води, зокрема на наявність завислих частинок та вміст розчиненого кисню, так і на термічний режим водойми. Саме в період різкого зниження рівня води і були зібрані відповідні біологічні матеріали.

Низька якість води також могла призвести до деякого обводнення й іншого важливого органа – печінки, в якому у йоржа накопичуються запасні енергоресурси. Крім того, вона є «біохімічною лабораторією організму». Саме в ній, як відомо, відбувається детоксикація токсичних речовин. Крім того, з цим органом пов'язані імунні функції організму [71, 65]. З літературних джерел відомо, що йорж виявляє особливу чутливість до органічного забруднення, яка виражається у зміні структурно–функціональних показників низки органів [63, 340]. Саме у таких умовах були відловлені риби з р. Рось.

Вміст глікогену в печінці у йоржа із р. Дніпро на 17,2% більший порівняно з особинами із р. Рось. Незначні, проте вірогідні відмінності у вмісті глікогену в тканинах печінки у риб з р. Рось можуть свідчити про наявність несприятливих екологічних чинників у цій водоймі, зокрема евтрофікації.

У м'язовій тканині вміст глікогену коливався в межах 3,8–7,2мг/г (рис. 5.1.3.2), але різниця не вірогідна. Йорж, що мешкає у русловій ділянці р. Дніпро, характеризувався вищим вмістом ліпідів на 27,8 та 17,5% відповідно у м'язах та печінці, ніж із р. Рось (рис. 5.1.3.2). Вірогідно, енергетичні ресурси риб з р. Рось у більшій мірі використовуються при підвищеному темпі росту, ніж у тугорослих особин з р. Дніпро (табл.. 3.1.3.).

Безперечно, важливе значення у виникненні цих відмінностей мають і екологічні умови існування. Йорж при меншій течії води та наявності достатньої кількості кормових організмів має прискорений ріст, а в літній період у його органах не відбувається накопичення запасних речовин. Крім того, у р. Рось вища загальна мінералізація на 38,9%, ніж у русловій ділянці Дніпра, що також може позначитися на обміні ліпідів досліджуваного виду. Незважаючи на незначні коливання вмісту глікогену, у тканинах печінки йоржа з двох досліджуваних

популяцій виявлено, що вміст глюкози у плазмі крові в 2 рази вищий у риб, що мешкають у р. Рось порівняно з особинами, виловленими із русла р. Дніпро (див. рис. 5.1.3.2).

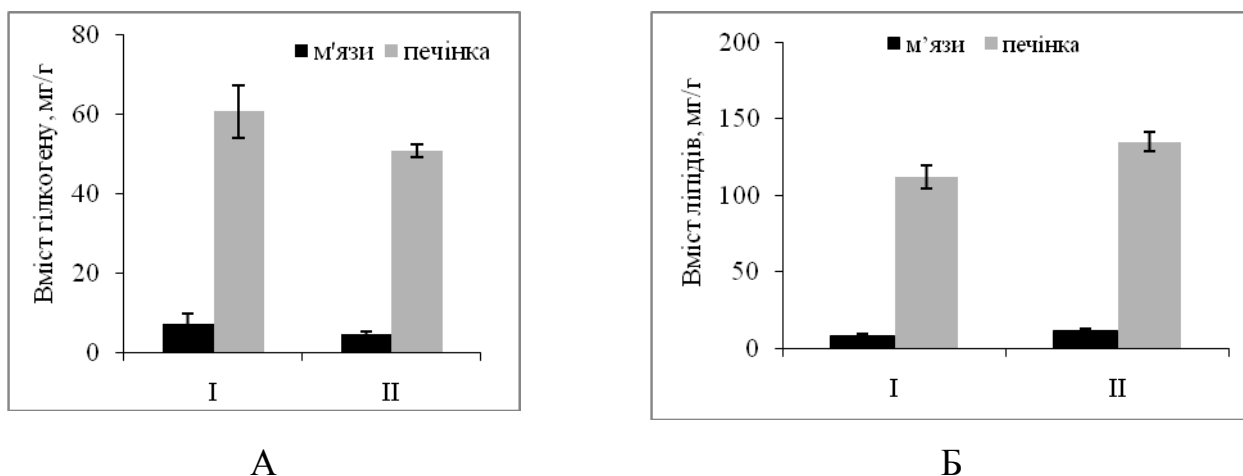


Рис. 5.1.3.2. Вміст глікогену (А) та ліпідів (Б) у тканинах йоржа. $M \pm m$, $n=7$.

Примітка: I – р. Дніпро, II – р. Рось.

У йоржа з р. Рось встановлено менший вміст білка у печінці на 18% порівняно з рибами р. Дніпро (рис. 5.1.3.3).

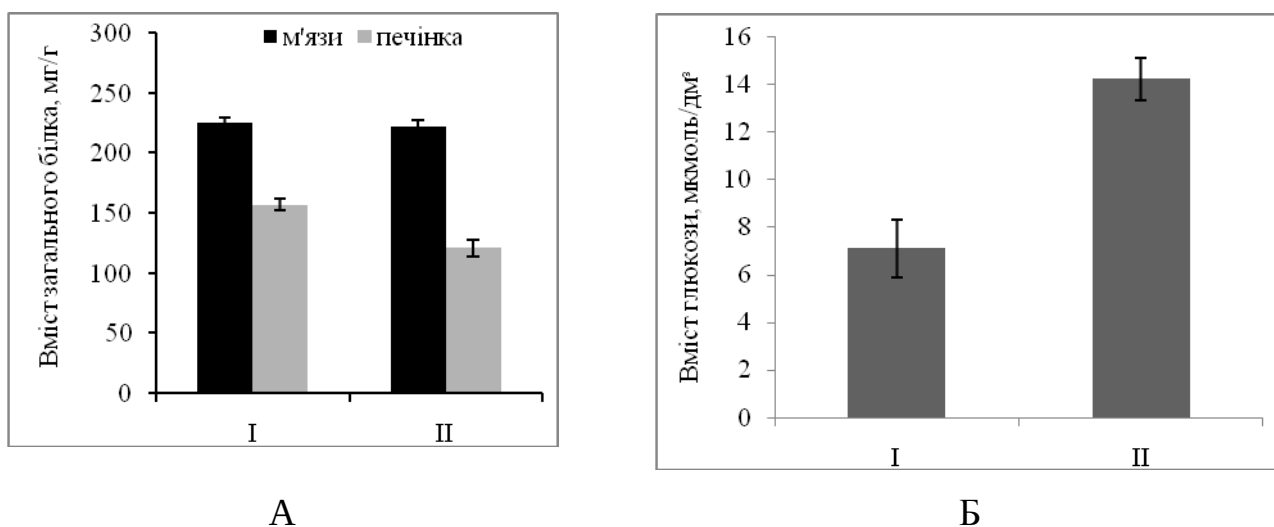


Рис. 5.1.3.3. Вміст загального білка (А) у тканинах та глюкози у плазмі крові (Б)

йоржа. $M \pm m$, $n=7$

Примітка: I – р. Дніпро, II – р. Рось.

Це пояснюється відмінними екологічними умовами (інтенсивність водообміну, йонний склад води, наявність кормових об'єктів), які, в свою чергу, викликають більші витрати, прискорений ріст та менше депонування білка у печінці.

Крім того, відмічене зниження його вмісту у печінці, можливо, спричинене додатковим синтезом глюкози, оскільки білки, розкладаючись до амінокислот, у подальшому стають субстратом для синтезу глюкози, утворення якої регулюється кортикостероїдними гормонами [25, 26]. За вмістом білка у м'язовій тканині досліджувані вибірки риб, вірогідно, не відрізнялися.

Таким чином, проведені дослідження показали, що найбільш задовільними екологічними умовами для окуня та йоржа є руслова ділянка р. Дніпро. На це вказують високий вміст ліпідів, вуглеводів та білків в органах та тканинах. Риби із Каховського водосховища та р. Рось частково втрачають резервні речовини на подолання несприятливих екологічних умов цих водойм. Крім того, судак та окунь із Каховського водосховища відзначалися вищим індексом печінки та селезінки, що теж свідчить про гірші умови існування в цій водоймі. Окунь із оз. Бабине характеризувався найнижчим вмістом глікогену, індексом печінки та темпом росту, що пов'язано з особливостями екологічних умов цієї водойми (незначна ступінь евтрофікації водойми, обмеження наявної кормової бази) та присутність тугорослих форм цього виду. Досліджувані нами показники можна використовувати для оцінки фізіологічного стану риб та для моніторингу якості водного середовища.

З вищезазначеного варто відмітити, що найбільш енергозатратними, з точки зору пристосування до екологічних чинників, є регіони Каховського водосховища, де риби витрачають максимальну кількість енергоресурсів для подолання стресових явищ. Оскільки найбільш вагомим чинником у водосховищі є токсичне забруднення, то незначне накопичення запасних речовин у літній період може позначитися на фізіологічному стані риб в зимовий період. Умови нагулу риб нерозривно пов'язані з майбутньою зимівлею. Оскільки від якості депонування енергоємних сполук залежить вдала зимівля. Тому на підставі досліджень вмісту енергоємних сполук в окуневих риб було визначено найбільш сприятливі ділянки, а також найбільш забезпечені енергоємними сполуками вибірки. На підставі цього буде детально розглянуто фізіолого-біохімічний статус окуня, йоржа та судака з різних вибірок у зимовий період. Це питання буде розглянуто у наступному розділі.

Проте у Каховському водосховищі краща кормова база для окуневих риб може внести свої корективи у баланс фізіолого-біохімічних показників.

5.2. Морфо-фізіологічний та фізіолого-біохімічний статус риб за різних умов їх зимівлі

Внаслідок зарегулювання змінився гідрологічний режим річок, що спричинило появу зон з низьким вмістом розчиненого кисню [2]. Відомо, що адаптація риб ґрунтується на фізіолого-біохімічних реакціях організму на дію чинників середовища. Одним з таких чинників для риб є алохтонне чи автохтонне забруднення водойм, зокрема надходження значної кількості біогенних речовин, що призводить до зниження вмісту розчиненого кисню у воді, а у подальшому сприяє розвитку тканинної гіпоксії [30, 37]. У свою чергу, у період зимівлі чутливі до перепадів кисневого режиму види риб знаходяться в зоні ризику до зазначеного чинника. Для пристосування риб до погіршення таких умов існування необхідна достатня кількість енергії. Енергоємними речовинами, які забезпечують енергією пристосувальні реакції у риб, є глікоген, ліпіди та білки, а їх вміст у тканинах може бути використаний, як показник адаптаційних можливостей окремого виду до умов навколишнього середовища. Кількість енергоресурсів у тканинах безпосередньо залежить від умов нагулу риб у вегетаційний період і, опосередковано, від впливу абіотичних та антропогенних чинників [3, 121]. Крім того, на відміну від таких риб, як сазан, бичок та карась, окуневим риbam властивий активний спосіб життя та здатність житися протягом усього року. Оскільки вони розпочинають нерест раніше, ніж мирні риби, то і закладка ікринок у гонадах відбувається раніше [116, 119]. Для нормального перебігу фізіологічних процесів у зимовий період та наступного розвитку статевих продуктів окуневим риbam необхідне достатнє накопичення глікогену, ліпідів та білків у органах та тканинах.

Метою цього підрозділу було оцінити, в якій мірі використані нами морфо-фізіологічні, біохімічні показники у судака, окуня та йоржа з різних популяцій відображають якість водного середовища в зимовий період.

5.2.1. Фізіолого-біохімічний статус окуневих за різних умов зимівлі

Вгодованість окуня з Київського водосховища була вищою порівняно з рибами обвідного каналу Канівського вдсх., затоки Собаче гирло, р. Рось, р. Тетерів та ставків Пущі-Водиці (рис. 5.2.1.1). Це свідчить про більш сприятливі умови нагулу у великій водоймі завдяки достатній кормовій базі, яка наявна у цій водоймі. Це зумовлено сприятливими гідрологічними та гідрохімічними умовами, які й визначають якісний та кількісний склад кормових організмів. Передусім це стосується великих косяків мирних риб, якими живиться окунь. Це підтверджується вищими показниками вгодованості окуня за Кларк на 9,5% та за Фультоном 7,2% судака з Київського водосховища порівняно з рибами р. Рось.

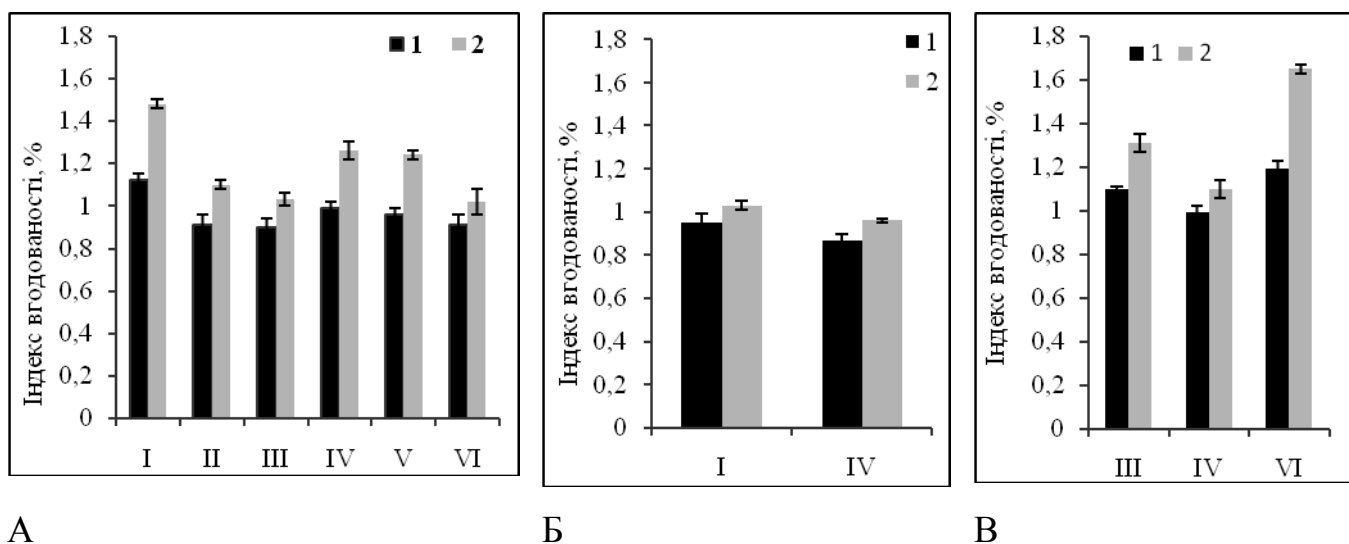


Рис. 5.2.1.1. Індекс вгодованості окуня (А), судака (Б) та йоржа (В) з різних популяцій, $M \pm m$, $n=10-25$. Примітки: I – Київське вдсх., II – обвідний канал Канівського вдсх., III – затока Собаче гирло, IV – р. Рось, V – р. Тетерів, VI – ставки Пуща-Водиці; 1 – вгодованість за Кларк, 2 – вгодованість за Фультоном.

Йорж потребує дещо інших умов для свого нагулу, тому його вгодованість у популяції зі ставків Пущі-Водиці на 8,4% і 21,3% за Кларк та на 17,1% і 34,6% за Фультоном вища порівняно з рибами із затоки Собаче гирло та р. Рось (див. рис. 5.2.1.1). Основне водопостачання досліджуваних ставків Пущі-Водиці відбувається переважно з джерел та артезіанських свердловин. Виявлені особливості індексу вгодованості йоржа свідчать про те, що такі невеликі водойми з дещо нижчими

температурними умовами та високою кормовою базою особливо сприятливі для нагулу цього виду риби.

Також про якість умов нагулу окуня в різних водоймах свідчать рівні індексу печінки. Відомо, що в окуневих риб переважна кількість ліпідів накопичується саме в цьому органі [129]. Було встановлено статистично вірогідно більші величини індексу печінки на 23,2–45,8% у риб з Київського водосховища порівняно з іншими досліджуваними водоймами. Це свідчить, у першу чергу, про сприятливі умови живлення риб. Проте індекс селезінки вказує на деяке погіршення умов існування риб в період зимівлі і, в більшій мірі, на нестачу розчиненого кисню у воді.

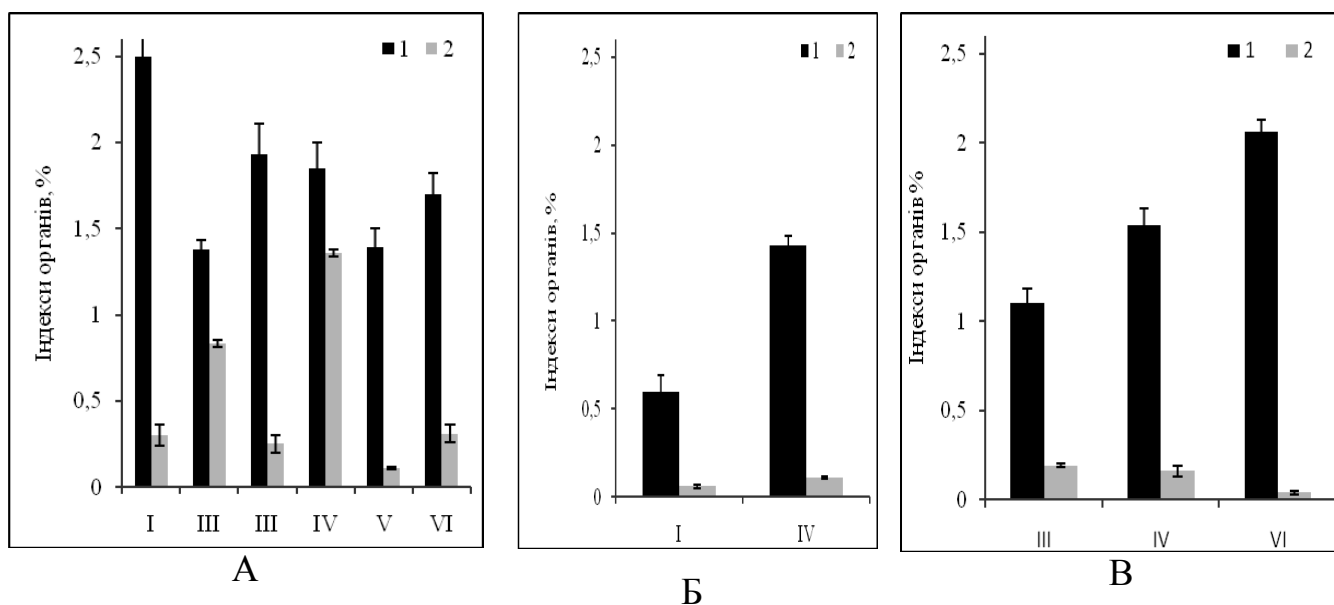


Рис. 5.2.1.2. Індекси печінки та селезінки окуня (А), судака (Б) та йоржа (В) з різних популяцій, $M \pm m$, $n=10-25$. Примітки: I – Київське вдсх.; II – обвідний канал Канівського вдсх.; III – затока Собаче гирло; IV – р. Рось; V – р. Тетерів; VI – ставки Пущі-Водиці; 1 – індекс печінки, 2 – індекс селезінки.

Так, у р. Рось та обвідному каналі Канівського водосховища спостерігалось істотне збільшення величини цього індексу, яке було вищим на 92% і 87,2% порівняно з рибами у кращих кисневих умовах (р. Тетерів). Вміст кисню у вищезгаданих водоймах становив 2,9 та 2,3 мг О/дм³ відповідно проти 5,7 мг О/дм³ у р. Тетерів. Селезінка є головним органом еритропоезу у риб та депо еритроцитів. У відповідь на нестачу розчиненого кисню у воді в ній активізується синтез

еритроцитів. Внаслідок цього збільшується відносна маса цього органа (рис. 5.2.1.2). Індекс селезінки найбільш адекватно відображає умови зимівлі у водоймі.

Для судака відзначено вищі величини індексу печінки в 2,8 раза та селезінки на 66,7% у р. Рось порівняно з рибами Київського водосховища. Висока величина індексу печінки судака з р. Рось, безперечно, пов'язана з фізіологічною реакцією риб на антропогенне забруднення води комунальними та забрудненими підземними стоками, які містять у своєму складі значні кількості фосфатів, нітратів, нафтопродуктів, хлоридів та ін. [4, 20]. Селезінка посилює процеси еритропоезу, що виражається у зростанні її маси у відповідь на зниження вмісту розчиненого кисню у воді. Під час проведення досліджень вміст кисню у воді досягав таких величин: р. Рось – 2,9 мг О/дм³, Київське водосховище – 2,3 мг О/дм³. Отже, судак, як найбільш чутливий до несприятливих чинників водного середовища вид [62, 65], реагує на гіпоксію збільшенням відносної маси органів, які відповідають за компенсаторні механізми підтримки гомеостазу в організмі, зокрема за імунні реакції та кровотворні функції.

У йоржа як вгодованість, так і рівні індексу печінки більші у риб із ставків Пуці-Водиці на 33,3% та 81,8% порівняно з рибами з р. Рось та затоки Собаче гирло (див. рис.5.2.1.2).

Зміна величини індексу печінки може обумовлюватися екологічними умовами, зокрема рівнем водообміну, вмістом розчиненого кисню, мінералізацією, наявністю різних токсикантів у воді. Відзначено зростання величини індексу селезінки у риб з р. Рось та затоки Собаче гирло порівняно зі ставками Пуці-Водиці на 75,0% та 83,7% (див. рис.5.2.1.2).

Окунь відзначається нижчим вмістом ліпідів у печінці риб з р. Рось, Київського водосховища та обвідного каналу на 37,7–53,1% відповідно до риб з р. Тетерів. Це пояснюється підвищеним рівнем їх катаболізму у печінці, який пов'язаний із несприятливими умовами водного середовища. У м'язах окуня з усіх досліджуваних водойм також встановлено зменшення рівня цього показника порівняно з рибами р. Тетерів від 29,4% до 55,5%. Таких чином, при погіршенні умов існування окуня в зимових умовах, зокрема при зниженні концентрації

розчиненого кисню у воді, активно використовуються запасні ліпіди м'язів та печінки для підтримки необхідного енергетичного балансу. Крім того, оскільки окуневі риби нерестяться наприкінці зими (у кінці лютого на початку березня) [116], то частка ліпідів використовується для дозрівання статевих продуктів.

Встановлено вірогідне зниження вмісту ліпідів у м'язах та печінці судака з р. Рось на 30,4 і 16,6% порівняно з рибами Київського водосховища (рис. 5.2.1.3).

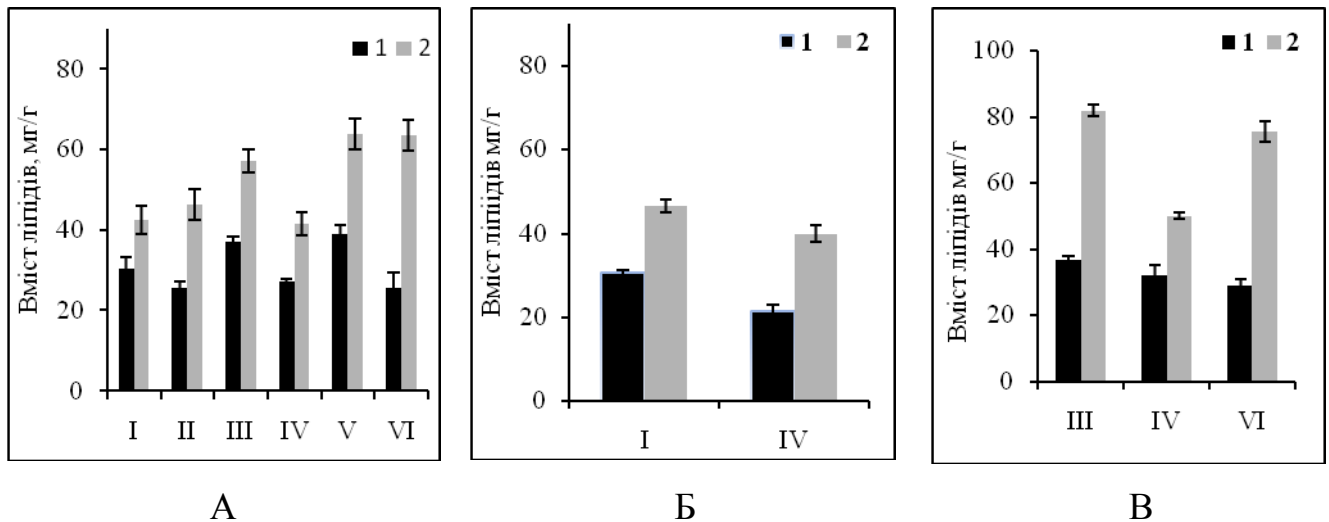


Рис.5.2.1.3. Вміст загальних ліпідів окуня (А), судака (Б) та йоржа (В) з різних популяцій. $M \pm m$, $n=10-25$.

Примітки: I – Київське вдсх.; II – обвідний канал Канівського вдсх.; III – затока Собаче гирло; IV – р. Рось; V – р. Тетерів; VI – Ставки Пущі-Водиці; 1 – м'язи, 2 – печінка.

Це, очевидно, спричинено коливаннями гідрохімічних показників води і, в першу чергу, вмісту розчиненого кисню через зниження рівня води у річці. Взимку умови р. Рось гірші для судака, ніж у Київському водосховищі. Цей вид окуневих риб також активно використовує накопичені ліпіди для енергозабезпечення адаптивних реакцій, які спрямовані на подолання погіршених екологічних умов середовища в процесі зимівлі.

У м'язах йоржа вміст ліпідів змінювався у незначних межах і становив 29,0–36,9 мг/г. Щодо печінки, то відзначено зменшення рівня цього показника у риб з р. Рось на 35,3 та 40,1% відповідно порівняно з рибами ставків Пущі-Водиці та затоки Собаче гирло (див. рис. 5.2.1.3).

Таким чином, всі окуневі риби реагують на зменшення вмісту розчиненого кисню додатковим використанням енергоємних сполук, зокрема ліпідів, для підтримки гомеостазу. Це особливо помітно на прикладі риб з р. Рось, де через техногенні негаразди гідрологічний та гідрохімічний режими були найменш сприятливими для зимівлі. Отже, для подолання гіпоксичного стресу окуневі риби використовують ліпіди печінки та м'язів.

Аналогічно при погіршенні кисневих умов ми відмітили низький вміст глікогену в печінці окуня з р. Рось, обвідного каналу Канівського та Київського водосховищ порівняно з рибами гирлової ділянки р. Тетерів. При низькому вмісті кисню у воді рівень глікогену був нижчим у 2,1 раза та на 49,8 і 42,5 % відповідно (рис. 5.2.1.3).

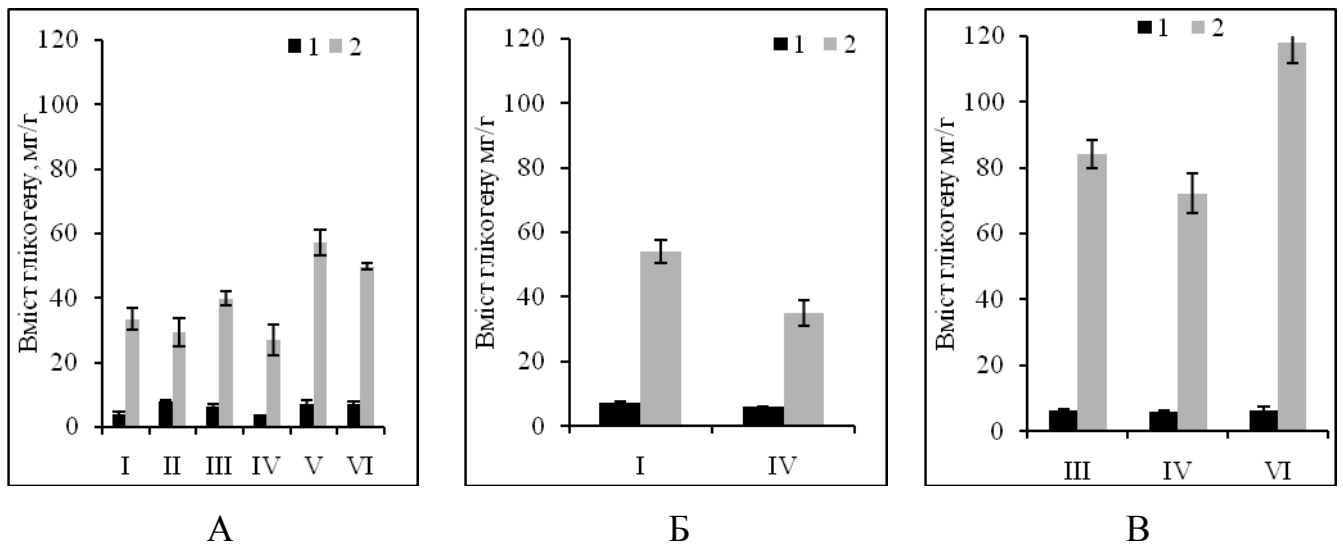


Рис. 5.2.1.4. Вміст глікогену у тканинах окуня (А), судака (Б) та йоржа (В) з різних популяцій. $M \pm m$, $n=10-25$.

Примітки: I – Київське вдсх.; II – обвідний канал Канівського вдсх.; III – затока Собаче гирло; IV – р. Рось; V – р. Тетерів; VI – Ставки Пущі-Водиці; 1 – м'язи, 2 – печінка.

Це пов'язано з активним його використанням в умовах гіпоксії. Глікоген досить лабільна речовина, використання якої дозволяє шляхом гліколізу швидко поповнити енергетичні ресурси риб для підтримки гомеостазу. В екстремальних умовах використання глікогену в енергетичному обміні забезпечує риbam

можливість адаптації до негативної дії низки природних чинників, в тому числі і токсичних сполук.

Було встановлено, що вміст глікогену у печінці окуня з гирлової ділянки р. Тетерів був значно вищим, ніж у риб з інших популяцій. Це може бути пов'язано з менш напруженими екологічними умовами взимку. Тому замість мобілізації енергоємних сполук у зимових умовах окуні з вищезгаданої популяції продовжували накопичувати глікоген і зберігати його до весняного нересту. Крім того, відзначено зниження вмісту глікогену у печінці та м'язах на 37,4 і 20,6% в судака з р. Рось порівняно з рибами Київського водосховища (див. рис. 5.2.1.4).

Низький його вміст у тканинах теж викликаний несприятливими умовами та, можливо, зниженням у воді розчиненого кисню, яке викликало гіпоксичний стрес та використання для підтримки енергетичного балансу гліколізу.

Варто зазначити, що зниження рівня глікогену в печінці йоржа з р. Рось порівняно з рибами, що мешкають у затоці Собаче гирло та ставках Пуща-Водиці, становило 14,6% та 63,7% відповідно. Вміст глікогену у риб з зазначених вище водойм у м'язах був на рівні 5,9–6,3 мг/г. Це вказує на кращі екологічні умови (швидкість водообміну, задовільний кисневий режим) в ставках Пущі-Водиці та затоці Собаче гирло для зимівлі йоржа.

Загальний вміст білків не відзначався значними коливаннями у м'язовій тканині серед усіх досліджуваних видів. Їх рівень становив у м'язах окуня 221–229 мг/г, судака – 196–200 мг/г, йоржа – 243–249 мг/г (рис. 5.2.1.4).

Відзначено менший вміст білків у печінці окуня з обвідного каналу та р. Рось на 46,1 та 51,9% порівняно із р. Тетерів. Якщо деяке зниження вмісту білків у печінці окуня з обвідного каналу можливо пояснити його катаболізмом у процесі пристосування до погіршення умов середовища, то у риб з р. Рось наявні дещо інші причини цього явища.

Найбільш вірогідно у конкретних умовах цієї річки у риб відбувалося обводнення печінки та надмірне використання ліпідів та білків у процесі адаптації до специфічних екологічних умов зазначеної водойми. Використання білків у

процесах катаболізму щодо енергетичного забезпечення адаптивних процесів для інших досліджуваних видів ми не спостерігали (див. рис. 5.2.1.4).

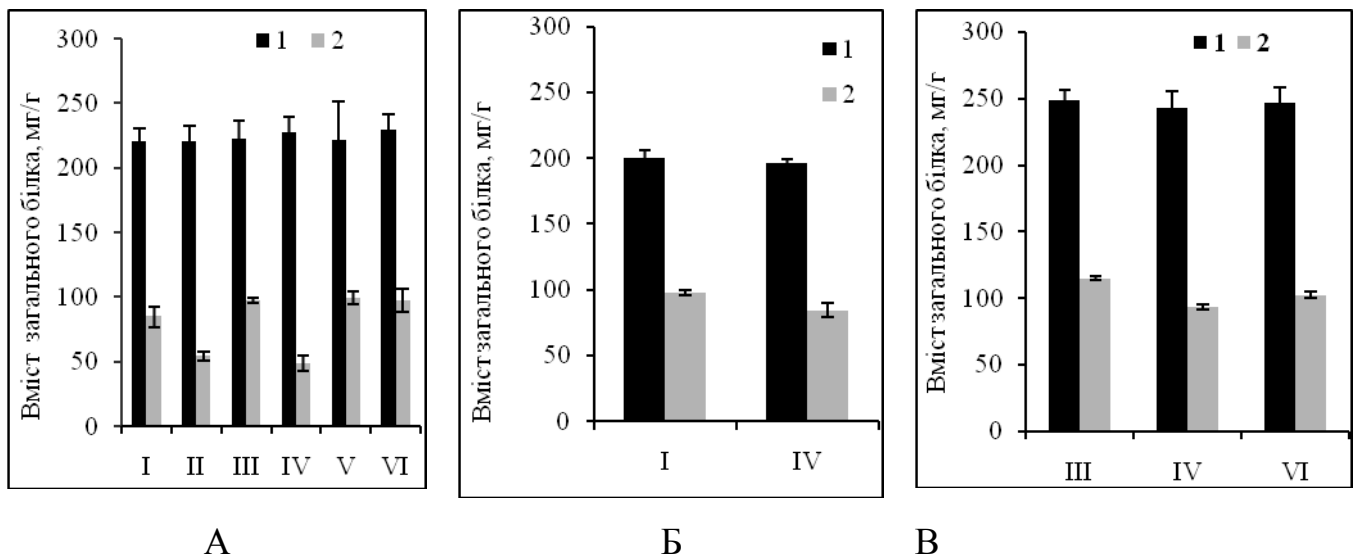


Рис. 5.2.1.4. Вміст загального білка у тканинах окуневих риб за різних умов зимівлі. $M \pm m$, $n=10-25$. Примітки: А – окунь, Б– судак, В– йорж; I – Київське вдсх.; II – обвідний канал Канівського вдсх.; III – затока Собаче гирло; IV – р. Рось; V – р. Тетерів; VI – ставки Пуща-Водиці; 1 – м'язи, 2 – печінка.

Таким чином, встановлено, що популяції окуня з р. Тетерів, ставків Пущі-Водиці та затоки Собаче гирло знаходяться у більш сприятливих екологічних умовах у період зимівлі порівняно з іншими водоймами. Це підтверджується низькою величиною індексу селезінки, високим вмістом загальних ліпідів та глікогену у тканинах.

Судак з р. Рось відзначався підвищенням величини індексів селезінки, печінки та нижчим вмістом ліпідів і глікогену у м'язах, печінці порівняно з рибами Київського водосховища, що було обумовлено несприятливими екологічними умовами під час зимівлі.

Йорж із ставків Пуща-Водиці відзначався вищими величинами індексу вгодованості та індексу печінки, що пов'язано з якісним та кількісним складом кормів у водоймі. Популяції цього виду із р. Рось відзначалися нижчим вмістом ліпідів та глікогену порівняно з іншими вибірками.

Досліджувані показники адекватно корелюють з якістю водного середовища і дозволяють визначати наявність або відсутність несприятливих чинників за умов зимівлі риб. Тому вони можуть бути використані для проведення моніторингу водоймищ різного типу, що особливо важливо, оскільки ці види риб доволі чутливі до умов існування та зустрічаються у більшості водойм України.

5.3. Плодючість окуневих риб з різних популяцій та вміст енергетичних сполук у ікрі в переднерестовий період

Відтворення – один з найважливіших процесів у житті риб. Зміни умов існування, яке пов'язане з термічним, гідрологічним режимом, зміною йонного складу води, забрудненням її токсикантами та кількісним і якісним складом кормових організмів, мають опосередкований чи безпосередній вплив на плодючість аборигенних видів риб [33, 78, 79, 81, 143]. Репродуктивні властивості є одним з критеріїв адаптивної здатності риб до умов середовища [78]. Під дією різних чинників навколишнього середовища змінюється біохімічний склад ікри, який безпосередньо впливає на успішність протікання нересту [113]. Оскільки окуневі риби – це ранньонерестова група риб [116], то лімітуючим чинником для них є вміст розчиненого у воді кисню та її якість. Для деяких водойм басейну Дніпра характерними ознаками є наявність зон з пониженим кисневим режимом, особливо взимку в період льодоставу. Відомо, що значна частина акваторії пониззя Дніпра забруднюється різними токсичними сполуками, які можуть впливати на репродуктивну функцію аборигенної іхтіофауни [1, 2, 34]. Саме плодючість риб є одним з показників фізіологічного стану, який характеризує не лише окрему особину, а й популяцію в цілому [77, 80]. Тому необхідно комплексне вивчення репродуктивної здатності аборигенних видів, найкращими моделями для цього є окуневі – судак, йорж та окунь, оскільки ці риби є хижаками і досить чутливі до зміни якості води [58, 62, 63, 65]. Варто зазначити, що абсолютна плодючість нерозривно пов'язана з енергетичним та пластичним обміном риби. Оскільки стресові умови та забезпечення кормом впливає на фізіологічний стан самок, то

вони безпосередньо в подальшому визначають ефективність та продуктивність популяції.

5.3.1. Оцінка пластичності репродуктивної системи самок окуня за їх фізіолого-біохімічним станом

Як показали наші дослідження, мінімальна маса ікринок окуня спостерігалася у риб з водосховищ порівняно з річковими системами і складала 1,00–1,03 мг (рис.5.1.1.).

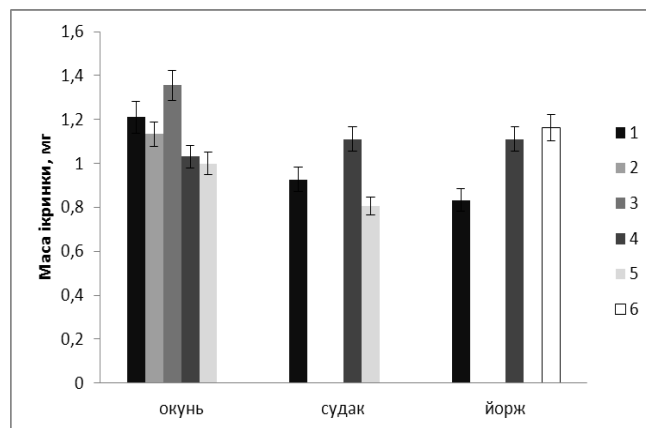


Рис. 5.3.1.1. Маса ікринок окуневих риб з різних водойм. $M \pm m$, $n=10-15$.

Примітка: 1 – р. Рось, 2 – р. Тетерів, 3 – ставки Пуща-Водиці, 4 – Київське вдсх, 5 – Каховське вдсх, 6 – руслова ділянка р. Дніпро.

Середня маса ікринок окуня в річкових системах була на рівні – 1,13–1,21 мг, а найбільша маса ікринок була відмічена у риб зі ставків (1,36 мг).

Варто зазначити, що температурний чинник суттєво не впливав на масу ікринки, оскільки у Каховському водосховищі вода була більш прогрітою, ніж у ставках. Для судака, як найбільш вразливого виду, характерним є істотний вплив екологічного стану водойми на розміри ікринок. Так, у Каховському водосховищі, де менш сприятливі умови існування для риб, маса ікринок мінімальна (0,79 мг), а в Київському водосховищі – максимальна (1,1 мг). Так, у Каховському водосховищі, де менш сприятливі умови існування для риб, маса ікринок мінімальна (0,79 мг), а в Київському водосховищі – максимальна (1,1 мг).

Маса ікринок йоржа також суттєво залежить від екологічних умов водойми. При цьому на русловій ділянці р. Дніпро маса ікринок була найбільшою (1,16 мг), а в Білоцерківському середньому водосховищі значно меншою (0,83 мг) (рис. 5.3.1.1).

За результатами досліджень встановлено, що найвища абсолютна плодючість окуня з Каховського водосховища, де вона перевищувала на 24,2, 32,0 та 42,9% риб з р. Тетерів, ставків Пущі-Водиці та Київського водосховища. У свою чергу, в р. Рось абсолютна плодючість на 13,5, 23,5 та 34,8% вища, ніж у р. Тетерів, ставках Пущі-Водиці та Київському водосховищі (рис. 5.3.1.1). Підвищення плодючості, вірогідно, пов'язане з адаптивною реакцією риб на менш сприятливі умови існування в Каховському водосховищі, де вміст деяких токсикантів перевищує рибогосподарські ГДГ [35, 329, 331]. Також і у р. Рось на період досліджень погіршилися умови існування риб через зниження рівня води на 1,0–1,5 м в зимовий період (рис. 5.3.1.1). Кращі умови існування для окуня були в гирловій ділянці р. Тетерів та акваторії Київського водосховища, що пояснюється більш стабільним гідрологічним та гідрохімічним режимами.

У воді в районі досліджень не спостерігалось перевищень ГДК за вмістом головних токсикантів [319]. Крім того, була відсутня замуленість берегів і наявна значна кількість нерестилищ для фітофільних груп риб, до яких належить окунь річковий. За вмістом глікогену найвищий його рівень відзначався в ікрі окуня з популяції Київського водосховища (рис. 5.3.1.2).

У цій водоймі в перерахунку на г сирої речовини він був вищим на 30,0, 40,8, 43,0 та 60,1%, ніж у р. Тетерів, р. Рось, ставках Пущі-Водиці та Каховському водосховищі. Причиною незначного вмісту глікогену в особин Каховського водосховища може бути забруднення акваторії різноманітними токсикантами, зокрема йонами важких металів, нафтопродуктами та фенолами [35, 38, 329]. Через погіршення екологічної ситуації та значну евтрофікацію водойми в період зимівлі риби втрачали енергоресурси на пристосування до несприятливих умов, внаслідок цього зменшувався рівень депонування глікогену в гонадах. Найбільшим вмістом глікогену відзначалася ікра в окуня з популяції Київського водосховища.

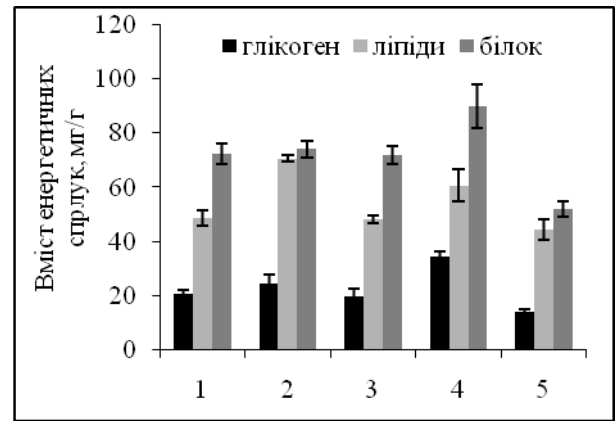
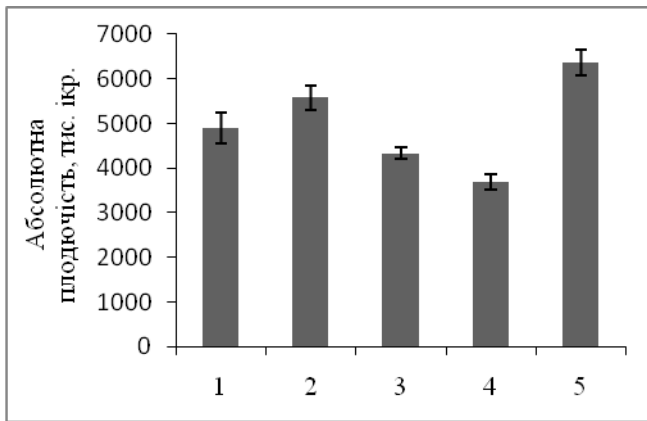


Рис. 5.3.1.1. Абсолютна плодючість окуня річкового. ($M \pm m$, $n=10-15$).

5.3.1.2. Вміст енергоємних сполук в ікрі окуня з різних популяцій. $M \pm m$, $n=10$.

Примітка: 1 – р. Рось, 2 – р. Тетерів, 3 – ставки Пуща-Водиці, 4 – Київське вдсх., 5 – Каховське вдсх.

Найбільшим вмістом глікогену відзначалася ікра в окуня з популяції Київського водосховища (рис. 5.3.1.2). Поряд з цим в окуня з р. Тетерів спостерігався вищий вміст ліпідів (мг/г), який був більшим на 31,5, 30,0 та 38,3%, ніж у риб з р. Рось, ставків Пущі-Водиці та Каховського водосховища. У Київському водосховищі величина цього показника переважала зазначені вище водойми на 20,8, 19,5 та 28,1%, але в перерахунку на ікринку вміст ліпідів майже не відрізнявся від окуня зі ставків Пущі-Водиці. Слід відмітити, що серед досліджуваних водойм найменша маса ікринки спостерігалася в окуня у водосховищах. Виходячи з отриманих результатів, можна стверджувати, що кращі умови нагулу окуня спостерігалися у р. Тетерів та Київському водосховищі. Негативний вплив на накопичення ліпідів в ікрі може чинити зміна гідрологічного режиму водойми (р. Рось), низька температура води (ставки Пущі-Водиці – $0,4^{\circ}\text{C}$), антропогенне навантаження на водойму (Каховське вдсх.). Забруднення води істотно змінювало фізіологічний стан та тканинний гомеостаз у риб, впливаючи на рівень депонування ліпідів та інших енергоємних сполук, необхідних для нормального протікання оогенезу в самок окуня.

Вміст білків в ікрі риб значно пов'язаний із вмістом інших сполук, чим більше накопичується в ній ліпідів та глікогену, тим нижча кількість білків на одиницю виміру. Вміст білків у ікрі окуня був на рівні 51,9–81,9 мг/г (див. рис. 5.3.1.2).

Найвищий вміст зареєстровано в особин із Київського вдсх., що на 37,7% є вищим, ніж у риб із Каховського водосховища і в середньому на 22,2% вищим за показники у р. Рось, р. Тетерів та ставках Пущі-Водиці.

5.3.2. Оцінка пластичності репродуктивної системи самок судака за їх фізіолого-біохімічним станом.

Абсолютна плодючість судака також, як і в окуня, була вищою у Каховському вдсх. порівняно з іншими водоймами. Вона була вищою на 35,7 і 25,5%, ніж у риб з Київського вдсх. та р. Рось (рис. 5.3.2.1). Це пояснюється наявністю задовільної кормової бази в період нагулу в цій водоймі [346], що дає можливість самкам судака закласти на початку осені велику кількість ооцитів. Крім того, наявність підвищеного вмісту йонів важких металів, нафтопродуктів, органічного забруднення та інших чинників [35, 329, 330] може призвести до адаптивної відповіді риб на незадовільні умови існування, які полягають у підвищенні плодючості для підтримки чисельності популяції.

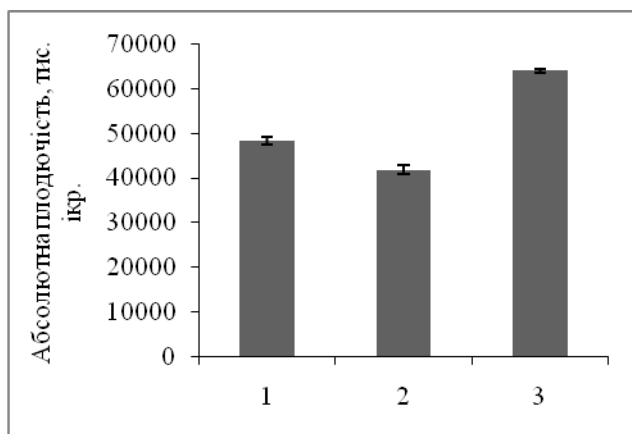


Рис. 5.3.2.1. Абсолютна плодючість судака звичайного ($M \pm m$, $n=10-15$).

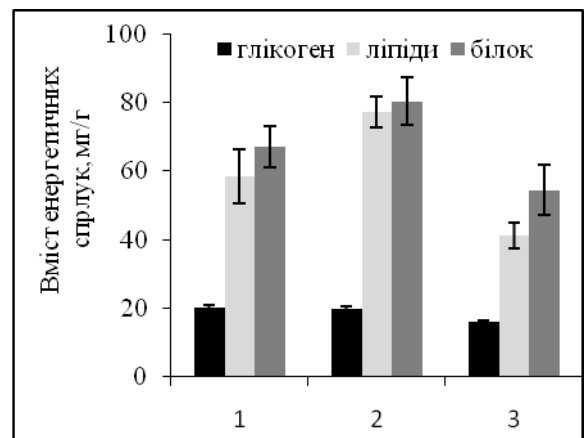


Рис. 5.3.2.2. Вміст енергоємних сполук у ікрі самок судака з різних популяцій.

$M \pm m$, $n=10$.

Примітка. 1 – р. Рось, 2 – Київське водосховище, 3 – Каховське водосховище.

Проте несприятливі умови зимівлі: зниження кисневого режиму, високий рівень евтрофікації водойми, надходження токсикантів різної хімічної природи

призводять до значних витрат запасних енергоємних сполук. Тому при підготовці до нересту ікра судаків з Каховського водосховища має низький вміст глікогену, ліпідів та білка порівняно з ікрою з інших регіонів. Велика кількість ікри компенсує зниження її якості. У р. Рось основним чинником для самок судака є зниження рівня водообміну через надмірні скиди води при регулюванні стоку.

У судака з р. Рось вміст глікогену був на 25,0% вищим від риб з Каховського водосховища. У р. Рось основним чинником, який впливає на самок судака є зниження рівня води з погіршенням кисневих умов через надмірні попуски води. Через значний антропогенний тиск на організм риб в переднерестовий період знижувалося накопичення глікогену в гонадах самок з Каховського вдсх. До того ж внаслідок високого рівня органічного забруднення при відмиранні рослинних організмів, порушенні самоочисних властивостей води істотно знижувався вміст розчиненого кисню у воді взимку [330]. Глікоген, як найбільш доступна речовина для енергетичного обміну, в значній мірі був використаний судаком з Каховського водосховища в зимових умовах. У Київському водосховищі були кращі умови зимівлі та підготовки до нересту. Тому в ікринці судака з цієї водойми був максимальний вміст глікогену (21,7 мг/ 1000 ікринок) порівняно з рибами р. Рось (18,6 мг/1000 ікринок) та Каховського водосховища (12,7 мг/1000 ікринок) (рис. 5.3.2.1). Також в ікрі судака з Київського вдсх. виявлено вищий вміст ліпідів на 43,0% порівняно з рибами, що мешкали у Каховському вдсх. (див. рис. 5.3.2.1).

Оскільки судак є особливо чутливим до умов існування, то за надходженням до акваторії Каховського водосховища значної кількості комунально-побутових стоків, токсичних речовин [329] змінюється фізіологічний статус риб, а також і рівень депонування енергетичних сполук в генеративному обміні. Крім того, внаслідок несприятливих токсикологічних умов, під дією яких час від часу перебувають самки судака, спостерігалися надмірні витрати енергоємних сполук, і, в першу чергу, ліпідів у зимовий та переднерестовий періоди. Тому накопичення ліпідів, як і глікогену в ікринці було меншим, ніж за сприятливих умов існування. В ікрі судака за вмістом загального білка з Каховського водосховища відзначено

зниження на 32,0% порівняно з рибами, виловленими із акваторії Київського водосховища, що обумовлюється негативною дією зазначених вище екологічних умов існування (див. рис. 5.3.2.1). Рівень водообміну у Каховському водосховищі знижений, значна частина акваторії замулена, а швидкість течії на 34,4% у Київському водосховищі вища, ніж у районі Каховки. До того у Київському водосховищі не спостерігалось перевищення рибогосподарських ГДК за вмістом головних токсикантів [320]. У свою чергу, у мулових донних відкладах Каховського водосховища накопичувалася величезна кількість патогенної мікрофлори та токсикантів [329, 330], які теж негативно впливали на фізіологічний стан самок судака, що виявлялося у зниженні вмісту білків у ікрі. Низьке накопичення запасних речовин може негативно відображатися на оогенезі риб, у тому числі в послабленні синтезу білків на ранніх стадіях розвитку статевих клітин у кінці нагульного періоду. У подальшому недостатня кількість запасних речовин в ікринці може призвести до неповного її дозрівання і зменшення життєздатності потомства.

Вірогідно, велика кількість ікри може дещо компенсувати зниження її якості. І це, в свою чергу, є своєрідною адаптацією до несприятливих умов існування.

5.3.3. Оцінка пластичності репродуктивної системи самок йоржа за їх фізіолого-біохімічним станом

Було встановлено, що абсолютна плодючість йоржа з р. Дніпро в районі м. Києва та ставках Пущі-Водиці на 19,0 та 16,9% нижча, ніж у риб із р. Рось (рис. 5.3.3.1). Цей вид, як літофільний, особливо примхливий до характеру нерестового субстрату, оскільки в замулених частинах водойми його ікринки вражаються патогенною мікрофлорою і гинуть через недостатній вміст розчиненого кисню у воді. Отже, в несприятливих умовах для нересту спостерігалася більша абсолютна плодючість у самок йоржа з р. Рось, де була висока замуленість дна [327].

Поряд з цим у йоржа вміст глікогену коливався в межах 11,9–23,3 мг/г (рис. 5.3.3.2).

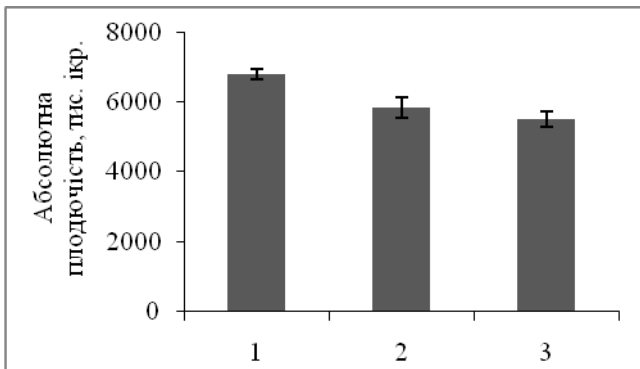


Рис.5.3.3.1. Абсолютна плодючість йоржа звичайного. ($M \pm m$, $n=10-15$).

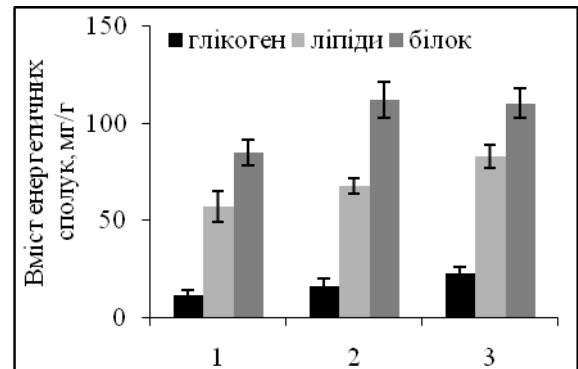


Рис.5.3.3.2. Вміст енергоємних сполук у ікрі йоржа з різних популяцій ($M \pm m$, $n=10-15$).

Примітка: 1. – р. Рось,, 2– ставки Пуща-Водиці, 3 – р. Дніпро (м. Київ).

Найвищий його вміст спостерігався у риб із руслової ділянки р. Дніпро. В той же час вміст загальних ліпідів у йоржа з р. Дніпро був на 32,1% вищим, ніж у риб з р. Рось (рис. 5.3.3.1).

Очевидно, визначальним критерієм для накопичення та синтезу жирів у гонадах йоржа є достатня кормова база в умовах нагулу, рівень мінералізації, а також гідрологічний та гідрохімічний режими. Температура води на період досліджень у ставках Пущі-Водиці була 0,4°C, у р. Рось – 1°C, у р. Дніпро – 5–6°C, величина рН середовища в ставках була на 13,1% нижчою порівняно з р. Рось. Загальна мінералізація у р. Рось вища на 42,6 та 48,4% порівняно з русловою ділянкою Дніпра та ставками Пуща-Водиці. Швидкість течії в русловій частині Дніпра була на 45% вищою, ніж у р. Рось. Такі суттєві відмінності в гідрологічному та гідрохімічному режимах, можливо, позначилися на процесах оогенезу і вплинули на рівень депонування ліпідів та інших запасних сполук у гонадах йоржа. У йоржа відзначено вищий вміст білка в особин з р. Дніпро та ставків Пуща-Водиці на 28,0 та 25,2% порівняно з рибами, що виловлені з р. Рось.

Таким чином, в результаті наших досліджень встановлено, що в Каховському водосховищі спостерігалось підвищення абсолютної плодючості самок окуня та судака з одночасним зниженням вмісту запасних речовин в ооцитах. Ділянки р. Тетерів, Київського водосховища мають відносно стабільні умови, на що вказують задовільний вміст енергоємних сполук в ікрі судака та окуня. У йоржа з р. Рось

зростала абсолютна плодючість та знижувався вміст енергоємних сполук відносно риб зі ставків Пущі-Водиці та руслової ділянці р. Дніпро. Це вказує на чутливість даного виду стосовно зростання мінералізації та органічного забруднення, якого зазнає акваторія р. Рось.

Було встановлено, що вміст запасних речовин в ікрі окуневих риб та абсолютна їх плодючість – це показники, які тісно пов'язані з конкретними екологічними умовами у водоймі. Тому їх можна використовувати для біомоніторингу та проведення прогнозу ефективності нересту у риб з конкретних водних екосистем.

РОЗДІЛ 6

ОЦІНКА ФІЗІОЛОГІЧНОГО СТАНУ ОКУНЕВИХ РИБ ЗА ГОРМОНАЛЬНИМ ФОНОМ ТА АКТИВНІСТЮ ФЕРМЕНТІВ

У попередньому розділі було проаналізовано особливості фізіолого-біохімічного стану окуневих риб із різних популяцій та водойм. Проведено порівняння величини основних фізіологічних показників, а саме: коефіцієнтів вгодованості, індексів органів та загальної плодючості. Крім того, встановлено особливості накопичення та витрат енергоємних сполук – вміст загальних ліпідів, білків та глікогену, які залучені в основні життєво важливі процеси, пов'язані із живленням, зимівлею та репродукцією риб. Розглянуто різні сторони фізіологічної та біохімічної адаптації окуневих риб до умов існування, які визначаються їхніми особливостями пристосування до конкретних екологічних чинників середовища.

Для більш детального розуміння біохімічної адаптації риб особливу увагу звернули на вивчення гормональної та ферментативної систем регуляції гомеостазу організму, які контролюють основні життєво важливі сторони адаптивної стратегії риб. Це дає змогу більш широко розглянути можливості адаптації досліджуваних видів риб за різних екологічних умов існування, тобто, в результаті змін яких біохімічних показників зазначені види здатні існувати в межах своїх ареалів. У свою чергу, на підставі визначення активності ферментів енергетичного та фосфорного обміну, вмісту гормонів гіпофіза, інттерренальної та щитоподібної залози можна відібрати найбільш інтегровані показники для оцінки екологічної пластичності трьох досліджуваних видів за зміни екологічних чинників водного середовища.

Існування риб змінюється під дією токсичного забруднення водних екосистем, зарегулювання водного стоку річок, які, в свою чергу, викликають зміни йонного складу води та температурного режиму водойм, підвищення рівня евтрофікації та ін. Це призводить до розвитку біохімічних пристосувальних реакцій у організмі гідробіонтів. У міру нагальної потреби організму в енергетичних

ресурсах у риб відбувається активізація ферментативних систем, які спрямовані на забезпечення енергією адаптивних реакцій на дію чинників середовища [17, 25]. Успішність існування риб у різних водоймах залежить від багатьох біотичних, абіотичних та антропогенних чинників. Саме для регуляції протікання, напрямків та активності метаболічних процесів залучені гормони [234, 250, 271, 279, 283], які визначають активність ферментів, зокрема енергетичного та фосфорного обмінів [25].

У процесі адаптації риб до діючих чинників активно залучені ферменти енергетичного та фосфорного обмінів – лактатдегідрогеназа (ЛДГ) та лужна фосфатаза (ЛФ). Відомо, що ЛДГ є маркерним ферментом, який характеризує спрямованість протікання енергетичних процесів у риб [151, 160]. Зміна активності цього ферменту може свідчити про наявність гіпоксії та стресових чинників [152, 163, 164]. У свою чергу, лужна фосфатаза – фермент, що відповідає за молекулярну проникливість мембран, фосфорилування фосфоліпідів та вуглеводів [219]. Крім того, вона активно залучена в катаболітичні процеси [220, 232]. Варто зазначити, що за зміною активності цих ферментів можна судити про адекватність та своєчасність реакції організму на дію абіотичних та антропогенних чинників.

Гідрологічний та гідрохімічний режими водойм особливо впливають на функціональний стан риб. Це, перш за все, пов'язано зі зміною йонного складу води та зменшенням вмісту розчиненого кисню у багатьох водоймах басейну Дніпра [1]. Відомо, що різкі зміни зовнішніх чинників викликають у риб біохімічні реакції за типом стресу [242, 245]. Активну участь у протидії розвитку стресу бере кортикостероїдний гормон – кортизол [233, 260]. Його роль чітко простежується особливо в зимовий період, коли часто виникають явища гіпоксії, які спричиняють зміни фізіологічного стану, а енергетичний обмін переважно відбувається за анаеробним типом. Вміст кортизолу у плазмі крові риб широко використовують для моніторингу фізіологічного стану популяцій риб за різних умов існування [26]. Крім того, стресові чинники спричиняють збільшення споживання енергетичних ресурсів, впливають на ростові та обмінні процеси у риб [151, 245, 246]. Корегування енергетичного обміну покращує фізіологічний стан при розвитку

стрес-реакцій у відповідь на несприятливий вплив чинників середовища [236, 260]. Кортизол не лише регулює обмін вуглеводів, ліпідів та білків, але й за певних умов може спричиняти зміни морфо-фізіологічних індексів, зокрема зростання індексів печінки, селезінки та гонад [247, 265, 267].

6.1. Гормональна регуляція пристосування окуневих риб до несприятливих умов їх зимівлі.

Результати проведених досліджень показали, що найбільший вміст кортизолу у плазмі крові був у окуня річкового з району обвідного каналу Канівського вдсх. та р. Рось в районі м. Біла Церква порівняно з гирловою ділянкою р. Тетерів. Це пояснюється напруженими умовами існування риб під час зимівлі. Вміст розчиненого у воді кисню у цих водоймах становив відповідно лише 2,3–2,9 мг О/дм³. Також у р. Рось внаслідок скиду води на нижній греблі водосховища рівень знизився на 2 м, що призвело до порушення водообміну. Саме погіршення кисневого режиму у водоймі викликало зростання вмісту кортизолу у плазмі крові риб. Так, у окуня річкового вміст у плазмі крові цього гормону був у 3,1 раза (обвідний канал) та 6,5 раза (р. Рось) вищим порівняно з гирловою ділянкою р. Тетерів.

У той же час у окуня з Канівського водосховища в районі затоки Собаче гирло, де не відмічалось різких перепадів концентрації кисню у воді, вміст кортизолу в плазмі крові був вищим лише в 1,8 раза порівняно з рибами з гирлової ділянки р. Тетерів. Найменший вміст кортизолу був у риб з Київського вдсх., (на 50% нижчим, ніж у гирловій ділянці р. Тетерів). Проте на досліджуваній ділянці вміст кисню становив 2,7 мг О/дм³. При цьому відмічено дещо інші особливості регуляції енергетичного обміну, риби активніше переходили на гліколітичний шлях генерування енергії за рахунок зростання активності лактатдегідрогенази (ЛДГ). Про це свідчить максимальна величина цього показника у риб з Київського водосховища (рис. 6.1.1). Вміст кортизолу у плазмі крові риб з гирлової ділянки р. Тетерів був одним з найнижчих, що пояснюється незначними коливаннями

кисневого та гідрологічного режимів цієї водойми та відсутністю явищ задухи. Ця популяція окуня річкового піддавалася незначним стресовим навантаженням з боку навколишнього середовища.

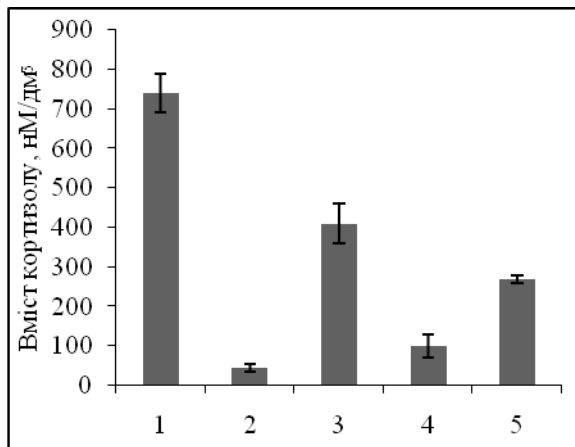


Рис 6.1.1. Вміст кортизолу у плазмі крові окуня з різних водойм. $M \pm m$, $n=6$.

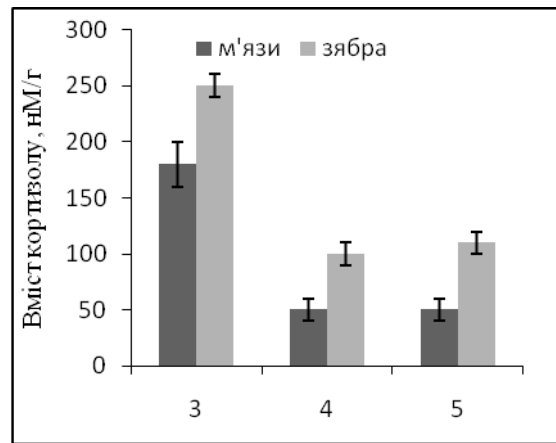


Рис. 6.1.2. Вміст кортизолу у м'язовій та зябровій тканині окуня. $M \pm m$, $n=6$.

Примітка: 1 – р. Рось, 2 – Київське водосховище (с. Лебедівка), 3 – Канівське водосховище (обвідний канал), 4 –р. Тетерів, 5 – затока Собаче гирло (Канівське водосховище).

Таким чином, підвищення вмісту кортизолу у плазмі крові пояснюється більш напруженими умовами існування риб. При цьому відбувались порушення окисно-відновних процесів через посилення енергозатрат у риб в популяції, що перебували у водоймах з пониженим вмістом кисню і внаслідок розвитку стресових реакцій змінювалась спрямованість енергетичного обміну у напрямку анаеробних процесів. Через додаткове надходження кортизолу в плазму крові відбувалася корекція обмінних процесів.

Також було визначено вміст кортизолу і в інших тканинах, зокрема зябрових пелюстках та білих м'язах окуня річкового різних популяцій. Так, його кількість у зябрах риб з обвідного каналу Канівського водосховища була у 2,50 і 3,6 рази вища, ніж у риб з р. Тетерів та затоки Собаче гирло, а у м'язах відповідно у 2,27 і 3,61 (рис. 6.1.2). Таким чином, низький вміст розчиненого кисню у воді в зимових умовах викликає підвищення вмісту кортизолу не лише у плазмі крові, а і в інших тканинах.

Отримані результати свідчать, що при зимівлі риби у водоймах з низьким вмістом кисню виникає нагальна потреба гормонального регулювання обмінних процесів, насамперед у зябрах риби, які безпосередньо контактують з навколишнім середовищем. Проте у підтримці енергетичного балансу задіяні і м'язові тканини, особливо білі м'язи, які виконують також роль в запасанні енергоємних сполук. Оскільки гіпоксія перешкоджала нормальному перебігу аеробних процесів, то підвищення вмісту кортизолу викликало зміни в забезпеченні організму енергією, що, в свою чергу, призводило до покращення фізіологічного стану риби у несприятливих умовах.

Вміст кортизолу у плазмі крові окуня з обвідного каналу Канівського водосховища був вищим на 64%, ніж у зябрах у риби з затоки Собаче гирло – на 170%, в той же час в р. Тетерів вміст кортизолу в плазмі крові був на 10% меншим, ніж у зябрах (див. рис. 6.1.1 та 6.1.2). Це відображає відмінності між реакцією організму різних популяцій риби на коливання кисневого режиму та вибором тканини-мішені, на яку першочергово діє цей гормон.

Вміст кортизолу у плазмі крові у всіх досліджуваних риби був вищим, ніж у м'язах у 2,0–5,4 рази. Це пояснюється більшою роллю крові у процесах передачі ендокринних сигналів всім тканинам-мішеням у відповідь на вплив негативних чинників. Саме він виконує роль сигнальної молекули і сприяє виробленню рибами напрямку біохімічної адаптації. Внаслідок збільшення активності ферментів енергетичного обміну, вчасної та адекватної мобілізації енергетичних субстратів відбувалося пристосування організму до низького вмісту кисню у воді.

Зростання кількості кортизолу у плазмі крові, зябрах та білих м'язах супроводжувалося зменшенням вмісту глікогену у печінці та м'язах. У цьому випадку гормон регулював мобілізацію енергетичних резервів тканин для забезпечення перебігу адаптаційних процесів. Одним з шляхів підтримки гомеостазу у риби при низьких концентраціях розчиненого кисню є перехід до гліколізу та використання глікогену як енергетичного субстрату. Була відмічена зворотна кореляція між вмістом кортизолу у плазмі крові, вмісту глікогену у печінці, оскільки вона є головним депо глікогену в організмі [26]. Відомо, що

кортизол регулює метаболізм глікогену в м'язових тканинах риб [263]. Отже, внаслідок гіпоксії відбувається переважання анаеробного обміну над аеробним, а м'язові тканини безпосередньо беруть активну участь у цих процесах. При гіпоксії саме в білих м'язах накопичується лактат. Перехід на анаеробне дихання особливо важливий для компенсації дії несприятливих умов середовища.

Саме у р. Рось та Київському водосховищі відмічено найбільш напружені кисневі умови. Це виявилось і у вмісті глікогену. Значна кількість глікогену з тканин печінки транспортувалася у м'язи. Різке зниження вмісту глікогену в печінці можна пояснити його швидкою мобілізацією як енергетичного субстрату для забезпечення організму додатковим джерелом енергії при погіршенні кисневих умов під час зимівлі. Завдяки цьому активуються адаптивні механізми, суть яких полягає у коригуванні обміну речовин кортикостероїдними гормонами та мобілізації глікогену як джерела для окислювальних анаеробних процесів. Під час зниження вмісту кисню у воді глікоген печінки і м'язів витрачається першим. Тому ми спостерігали явище, коли з печінки глікоген активно транспортувався у м'язи риб. Через це його вміст у риб з обвідного каналу Канівського водосховища був не нижчим, ніж у окунів з р. Тетерів.

У результаті досліджень було показано, що вміст кортизолу у судака з р. Рось та Київського водосховища був у 3,1 та 2,5 рази вищий, ніж у риб із затоки Собаче гирло. Це пояснюється перш за все кисневими умовами в досліджуваних водоймах, а значить і реакцією риб на дію стресуючого чинника. У даному разі спостерігалось зниження вмісту розчиненого кисню до 2,3 та 2,8 мг О/дм³. Судак, як вид-оксифіл, реагує на зміни кисневих параметрів за допомогою нейрогуморальної системи. У затоці Собаче гирло, незважаючи на те, що водойма належить до нестабільних екосистем за деякими гідрохімічними та біологічними показниками [323], вміст кисню був у межах 5,5–6,0 мг О/дм³. Саме тут спостерігався найнижчий вміст кортизолу (рис. 6.1.3). Було відмічено, що найбільший вміст кортизолу у м'язовій тканині спостерігався в риб із р. Рось, що на 21% вищий, ніж у Київському водосховищі (рис. 6.1.4).

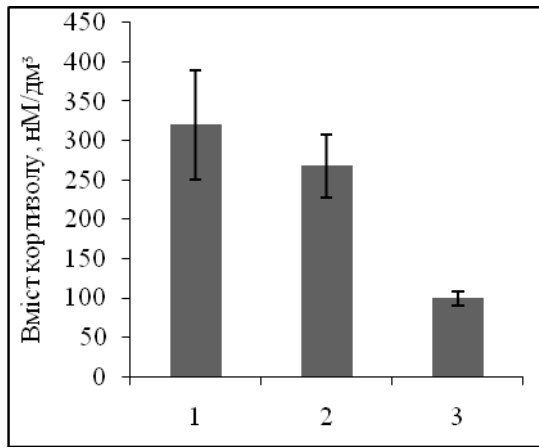


Рис.6.1.3. Вміст кортизолу у плазмі судака. $M \pm m$, $n=6$.

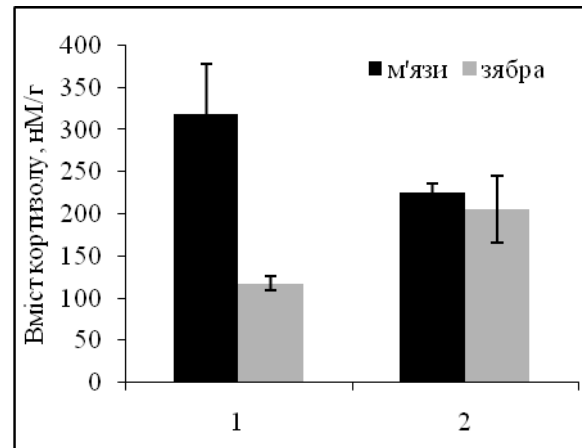


Рис. 6.1.4. Вміст кортизолу у м'язовій та зябровій тканинах судака. $M \pm m$, $n=6$.

Примітка. 1 – р. Рось, 2 – Київське водосховище (с.Лебедівка), 3 – затока Собаче гирло.

Стосовно вмісту кортизолу у зябрових пелюстках спостерігалася протилежна картина. Тобто, у риб із Київського водосховища вміст кортизолу був на 43,8% вищим, ніж у р. Рось, що вказує на відмінності вибору тканин-мішеней між різними вибірками судака відносно впливу несприятливого чинника на тканини організму. Таким чином в організмі судака підтримується власний тканинний гомеостаз.

Загалом, вміст кортизолу у плазмі крові судака із р. Рось був на 14% нижчий, ніж у м'язах і на 56% вищий, ніж у зябрах. У риб із Київського водосховища вміст кортизолу був найвищим у плазмі і переважав його вміст у м'язах та зябрах відповідно на 30,0 та 36,7%. Це пояснюється перерозподілом енергоємних речовин між органами та тканинами на користь тих, які задіяні в процесах пристосування. Умови, які склалися у водосховищах з великими нагульними площами, є більш сприятливими для цього виду і тому вміст кортизолу є нижчими у Київському водосховищі. На це може вказувати і рівень вгодованості риб (рис. 5.2.1.1Б), оскільки зазначений гормон виконує важливу роль під час зміни рибою кормових ресурсів у водоймі [26].

При дослідженні кортизолу у плазмі крові йоржа було виявлено, що найвищий його вміст зареєстрований у риб з р. Рось. Його кількість у 2,7 раза вища, ніж у ставках Пуці-Водиці. Це, очевидно, пов'язано з гідрохімічними умовами, а

саме вмістом розчиненого кисню, який у р. Рось становив $2,5 \text{ мг/дм}^3$, у ставках Пущі-Водиці – $6,1 \text{ мг/дм}^3$ (рис. 6.1.5).

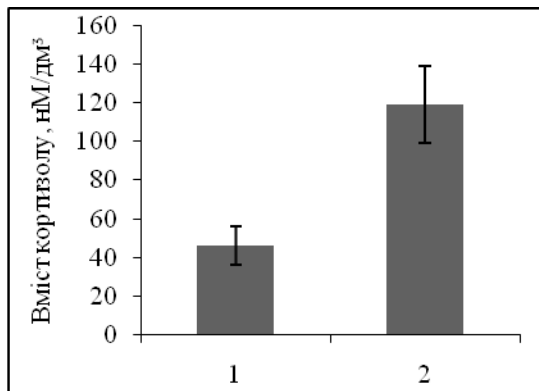


Рис. 6.1.5. Вміст кортизолу у плазмі крові йоржа. $M \pm m$, $n=6$.

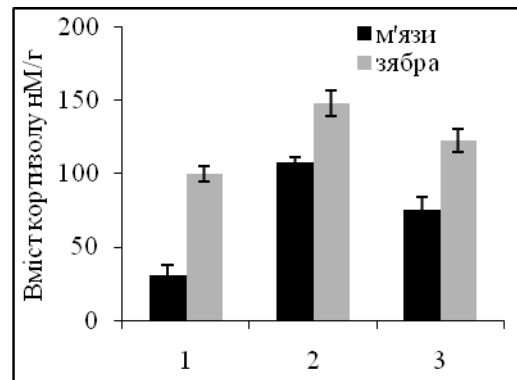


Рис. 6.1.6. Вміст кортизолу у м'язовій та зябровій тканині йоржа. $M \pm m$, $n=6$.

Примітка: 1 – ставки Пущі-Водиці, 2 – р. Рось, 3 – затока Собаче гирло.

Крім того, напруженість гомеостазу, на яке вказує підвищення вмісту кортизолу, могло бути спричинено також забрудненням водойми нафтопродуктами та СПАР [327, 328].

У м'язовій тканині йоржа вміст кортизолу був найвищим у риб з р. Рось та Собачого гирла і переважав його вміст зі ставків Пущі-Водиці у 3 та 2 рази, що свідчить про високу гормональну активність м'язової тканини досліджуваних популяцій. У зябрових пелюстках вміст кортизолу коливався у межах від 100 до 148 нМоль/г. При порівнянні вмісту кортизолу у різних тканинах виявлено, що його наявність у риб зі ставків Пущі-Водиці найвища у зябрових пелюстках, що на 54 та 39% вища, ніж у м'язах та плазмі крові. Особини з р. Рось характеризувались вищим на 28,1 та 20,6% вмістом кортизолу в зябрових пелюстках порівняно з тканинами м'язів та плазми крові (рис. 6.1.6). Це вказує на тканинну специфічність вмісту гормону за конкретних екологічних умов існування та їх варіабельності відносно існуючих змін у навколишньому середовищі. Вміст кортизолу у плазмі крові був найнижчим у ставках Пущі-Водиці. Можна припустити, що саме тут були найбільш сприятливі екологічні умови для життєдіяльності цього виду в зимовий період.

Таким чином, за фізіолого-біохімічним станом риб умови у затоці Собаче гирло (Канівське водосховище) та гирловій ділянці р. Тетерів є більш

сприятливими для зимівлі окуня річкового, ніж в обвідному каналі Канівського водосховища та Білоцерківському середньому водосховищі (р. Рось). Ставки Пущі-Водиці є найбільш благополучними для зимівлі йоржа, а затока Собаче гирло – для судака. Це підтверджується підвищенням вмісту кортизолу в плазмі крові у окуня з р. Рось та з обвідного каналу Канівського водосховища порівняно з рибами з р. Тетерів. Також вміст цього гормону зростає у судака із р. Рось та Київського водосховища, а у йоржа із р. Рось був вищим, ніж у риб зі ставів Пущі-Водиці.

Це ще раз підтверджує про участь кортизолу в адаптації окуневих риб до несприятливих умов зимівлі на біохімічному рівні. Вона перш за все виражається у зміні вмісту глікогену в м'язах та печінці, що відбувається за безпосередньої участі кортизолу, який відповідає за синтез та витрати глікогену у популяціях риб.

Поряд з кортизолом важливу роль у адаптивних процесах окуневих риб до умов навколишнього середовища відіграють соматотропін, пролактин та гормони щитоподібної залози (тироксин).

6.2. Роль гормонів у адаптивних процесах окуневих риб у нагульний період

До головних причин зміни видового складу в іхтіоценозах відносяться антропогенні чинники, зокрема гідрологічні та гідрохімічні умови, мінералізація і співвідношення основних йонів. Це базується на різній фізіологічній та біохімічній пластичності окремих видів риб до умов середовища [14]. Про протікання адаптаційних реакцій у риб можна судити за їх фізіолого-біохімічним станом в умовах дії різних чинників [17]. Розвиток пристосувальних реакцій на біохімічному рівні, в першу чергу, відбувається шляхом ендокринної регуляції обміну речовин [250].

Соматотропін, як відомо, регулює ріст риб, обмін речовин (йонний, осмотичний, ліпідний, білковий та вуглеводний), сприяє розвитку гонад, визначає інтенсивність живлення, бере активну участь у контролі імунної системи [235, 271, 279, 276]. Гормон пролактин також є важливим регулятором метаболічних процесів у хребетних тварин [280]. Зокрема, шляхом зниження йонної та водної

проникності мембран він відіграє важливу роль у процесах обміну йонів при осморегуляції [286], а також сприяє реакції організму риб на зміни термічного режиму водойм, тобто бере активну участь у термоадаптивних процесах [282].

Як показали дослідження, влітку окунь у всіх водоймах не знаходився в стресовій ситуації. Вміст кортизолу у плазмі крові був на рівні 570–760 нМоля/дм³. Найбільш стабільні умови для його існування склалися у досить незабрудненому оз. Бабіне, де вміст кортизолу в крові був найменшим. Проте вгодованість окуня з цієї водойми була низькою. В оз. Кирилівське, яке підлягає сильному антропогенному впливу, вміст кортизолу був вищим на 33% порівняно з оз. Бабіне. Цю різницю у показниках, можливо, викликала дія забруднюючих речовин, які надходять з комунальними та зливовими стоками. Передусім – це високий вміст хлоридів, амонійного азоту, фосфатів, нафтопродуктів та СПАР [322, 325, 326], що не може не відображатися на функціональній активності інтерренальної залози риб. Поряд з цим, не можна не враховувати забезпеченість їжею риб, а також кормової бази водойм і, зокрема, обмеженні кормових можливостей оз. Бабіне, яке є низькотрофним. Більш вразливий до дії несприятливих чинників є судак [6], який характеризувався вищим вмістом кортизолу у плазмі крові. В оз. Кирилівське вміст гормону був більшим на 38%, ніж у судака з р. Рось (рис. 6.2.1). Це пояснюється активною участю кортизолу у протіканні енергетичного обміну, а високий вміст цього гормону сприяє заощадженню енергетичних ресурсів. За результатами проведених досліджень було виявлено, що вміст кортизолу у період нагулу найвищий у йоржа із р. Рось (рис. 6.2.1). Він переважав на 57% аналогічний показник у риб із руслової ділянки р. Дніпро, що вказує на певну активацію нейрогуморальної регуляції пристосування до чинників навколишнього середовища. Оскільки йорж чітко реагує на зміни йонного складу води, то, можливо, це відображається і на гормональній системі. Цей гормон задіяний у регуляції водно-сольового балансу, вуглеводного обміну, що виражається у посиленні гідролізу глікогену до глюкози. Це узгоджується з нашими даними, у популяції йоржа з р. Дніпро був вищий вміст глікогену та ліпідів у тканинах. Крім того, кортизол є активним регулятором обмінних процесів (рис. 5.1.3.2).

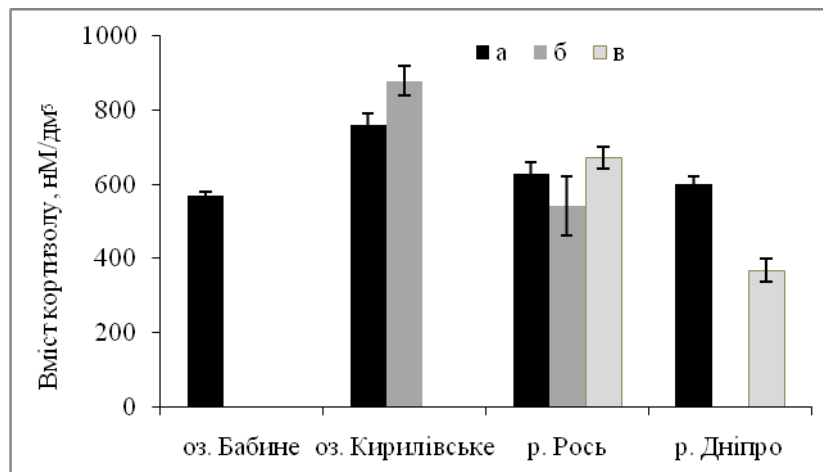


Рис. 6.2.1. Вміст кортизолу в плазмі окуневих риб з різних популяцій. $M \pm m$, $n=6$.

Примітка: а – окунь, б – судак, в – йорж.

Це може свідчити про анаболітичну роль гормона у риб з р. Дніпро і катаболітичну з р. Рось, проте основний вплив може чинити забезпеченість їжею, яка також неоднакова у зазначених водоймах (рис.5.1.3.1).

Вміст соматотропіну у плазмі крові окуня коливався в межах від $0,81 \text{ нг/см}^3$ (оз. Бабіне) до $1,92 \text{ нг/см}^3$ (оз. Кирилівське). Причому відмічено підвищений вміст цього гормона у плазмі крові риб, виловлених з оз. Кирилівське, який перевищував у 2,3 раза величини у риб з оз. Бабіне та на 31% порівняно з р. Рось (рис. 6.2.2). Безперечно, саме цей гормон бере участь у регуляції обмінних процесів при несприятливих умовах існування риб, а саме антропогенному забрудненні, високому рівні евтрофікації, низькому вмісті кисню. Вміст соматотропіну в зимовий час у окуня у 2,2 раза менший, ніж у риб у липні (рис. 6.2.3). Це пов'язано з активним залученням гормона росту в регуляцію обмінних процесів та виражається у переважанні в зимовий період катаболітичних, а в літній анаболітичних процесів у тканинах організму під активним контролем соматотропіну.

Це й пов'язано зі збільшенням фотоперіоду, а значить, і вегетаційного сезону в літній період порівняно із зимовим . Оскільки зростання фотоперіоду призводить до прискореного синтезу залозами гіпофізу гормона росту [347]. Оз. Кирилівське характеризується наявністю численних джерел забруднення, починаючи від скиду

колекторних вод великого міста до надходження у воду нафтопродуктів та інших токсикантів.

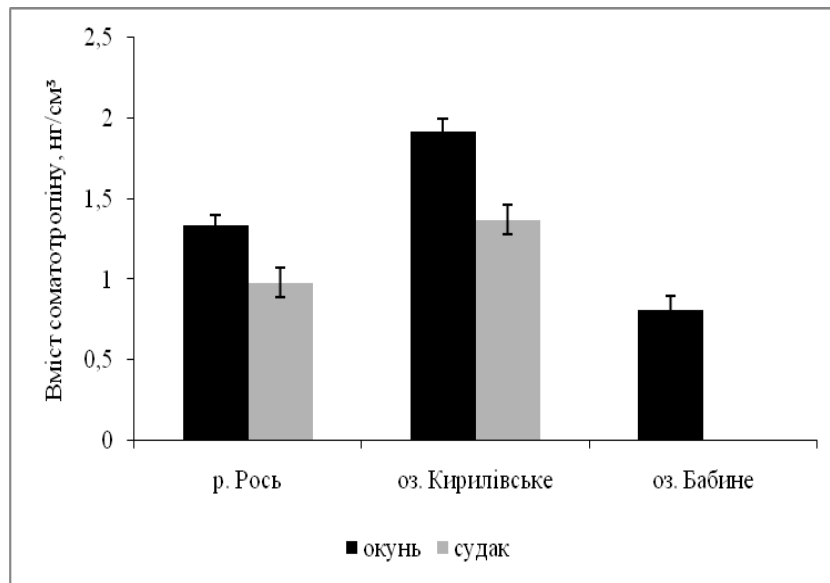


Рис 6.2.2. Вміст соматотропіну у плазмі окуневих риб із різних популяцій.

$M \pm m, n=6$.

Оскільки у водоймі спостерігається перевищення рибогосподарських ГДК цих токсикантів, це не може не позначитися і на життєздатності риб, а особливо таких чутливих, як судак. Дані стосовно судака повністю підтверджують ці спостереження. Якщо середній вміст соматотропіну в плазмі крові судака з р. Рось складає $0,98 \text{ нг/см}^3$, то у риб з оз. Кирилівське він підвищується до $1,37 \text{ нг/см}^3$ (рис 6.2.4). Відомо, що гормон росту сприяє адаптації риб до тривалої дії несприятливих чинників середовища [235]. Можливо, підвищення рівня соматотропіну пов'язане з максимальними затратами енергії ліпідів та білків на приріст та раннє статеве дозрівання в умовах токсичного навантаження водойми. Це підтверджує зокрема те, що за масою тіла судак з оз. Кирилівське переважав риб із р. Рось (табл.3.1.2.2), що, очевидно, вказує на роль гормону у прискореному рості та регуляції ліпідного обміну. Результати наших досліджень показали, що вміст соматотропіну у йоржа у весняний період нижчий у 2,1 раза, ніж у риб у серпні та вересні (рис. 6.2.4). Це, можливо, пов'язано з початком нересту та пояснюється високим рівнем активізації анаболітичних процесів, які контролює зазначений вище гормон.

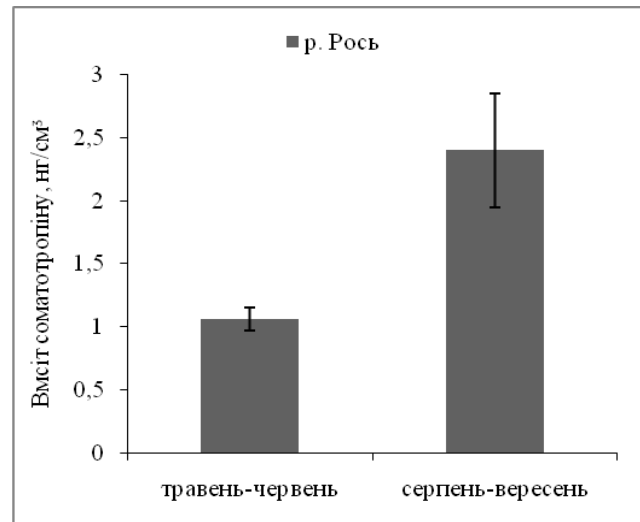
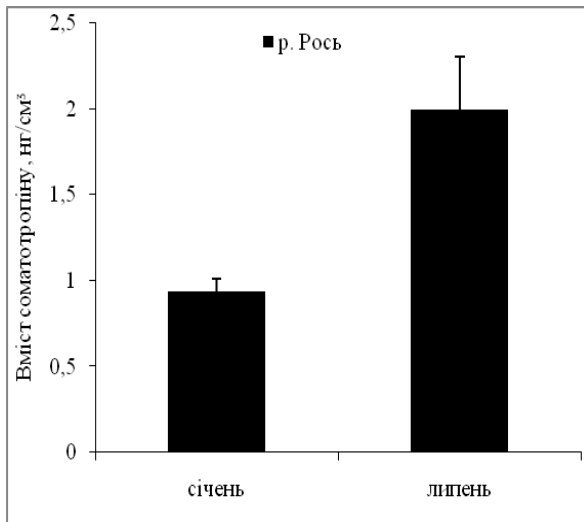


Рис 6.2.3. Вміст соматотропіну окуня з р. Рось у різні сезони. $M \pm m$, $n=6$. Рис 6.2.4. Вміст соматотропіну у йоржа з р. Рось у різні сезони. $M \pm m$, $n=6$.

В окуня в озерних системах (оз. Бабіне) вміст пролактину збільшується порівняно з річковою системою (р. Рось) на 65,2% (рис. 6.2.5).

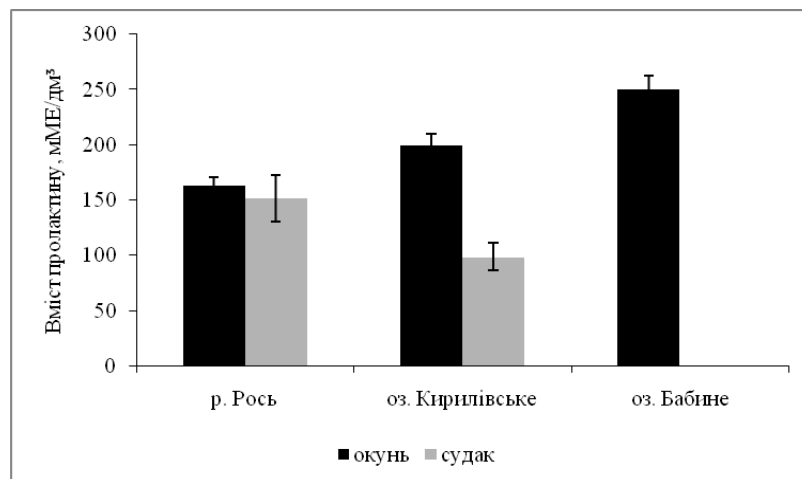


Рис. 6.2.5. Вміст пролактину у плазмі окуневих з різних водойм. $M \pm m$, $n=6$.

Певний вплив на вміст пролактину в плазмі крові має і ступінь мінералізації води окремої водойми. З літературних джерел відомо, що загальна мінералізація оз. Кирилівське та р. Рось на 47,2 та 46,6% вища порівняно з оз. Бабіне [322, 326].

Встановлено, що в окуня із оз. Бабіне та оз. Кирилівське вміст пролактину відрізняється за цим показником у риб із р. Рось. Окунь у різних умовах активно пристосовується до змін навколишнього середовища і може процвітати завдяки адекватним змінам рівня обмінних процесів. Одночасно зміни вмісту пролактину в плазмі крові риб протилежні вмісту соматотропіну. Зі зростанням антропогенного

навантаження його вміст знижується [250, 288, 291]. Так, якщо у риб з р. Рось (менш забрудненої водойми) вміст пролактину у плазмі крові судака складає 152,7 мМЕ/дм³, то за дії несприятливих чинників різної природи (оз. Кирилівське) його кількість у крові зменшується до 98,7 мМЕ/дм³ (рис. 6.2.5).

Тому в окуня та судака, які мешкають у оз. Кирилівське та р. Рось відмічається менший синтез пролактину гіпофізом, оскільки ці водойми мають достатню кількість хлорид-йонів. У свою чергу, в окуня з оз. Бабіне, яке суттєво відрізняється від попередніх водойм рівнем мінералізації, а також за вмістом хлоридів та сульфатів [321, 322, 326, 327] відбувається протилежна реакція на екологічні умови існування.

Передусім, це збільшення поглинальної здатності хлоридних клітин щодо йонів у воді. Це забезпечує свого роду осмотичний баланс у тканинах організму окуня із зазначеної вище водойми. Отримані дані свідчать про можливу участь пролактину в пристосувальних процесах до зміни йонного складу води. Вміст пролактину на 39,8% вищий у йоржа у травні-червні, ніж у серпні-вересні (рис. 6.2.6).

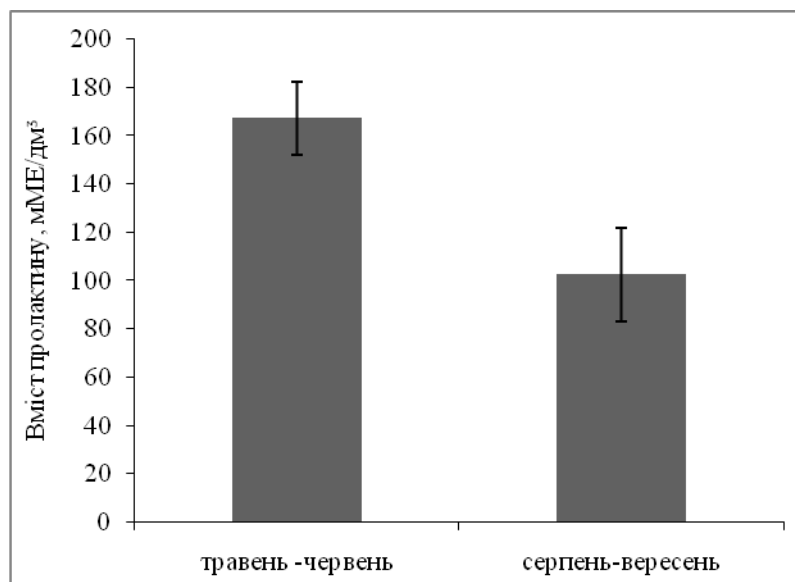


Рис. 6.2.6. Вміст пролактину у плазмі йоржа з р. Рось за різних сезонів. $M \pm m$, $n=6$.

Підвищення вмісту гормону у весняно-літній сезон, можливо, пов'язане із його залученням у процеси регуляції овогенезу у самок риб. Крім того, не можна не відзначити, що в окремих риб зазначений гормон залучений у формування

шлюбної поведінки [295]. Це вказує на важливу роль досліджуваного гормона при зміні сезонів.

При дослідженні вмісту тироксину в плазмі було виявлено, що окунь із р. Рось переважає за досліджуваним показником риб із р. Дніпро на 34,1%, що може бути обумовлено характером і, в першу чергу, активністю метаболічних процесів, які відбувалися за участі тироксину. Крім того, ці водойми відрізняються за температурою води на 4,5°C.

Таким чином, зі зростанням температури водного середовища відбувається підвищення вмісту тироксину, який залучений у процесах регуляції інтенсивності метаболізму відповідно до температури води (рис. 6.2.7).

У йоржа виявлено більший вміст тироксину у плазмі крові у риб з р. Рось на 33,4% порівняно з рибами руслової ділянки р. Дніпро (рис. 6.2.8). Це обумовлено відмінностями у температурному режимі водного середовища, оскільки температура в Дніпрі була на рівні 20 °C, а у р. Рось 25,6 °C.

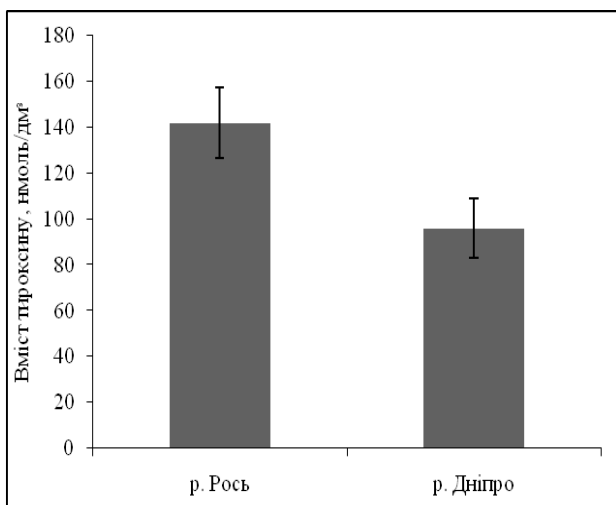


Рис. 6.2.7. Вміст тироксину в плазмі крові окуня з різних водойм. $M \pm m$, $n=6$.

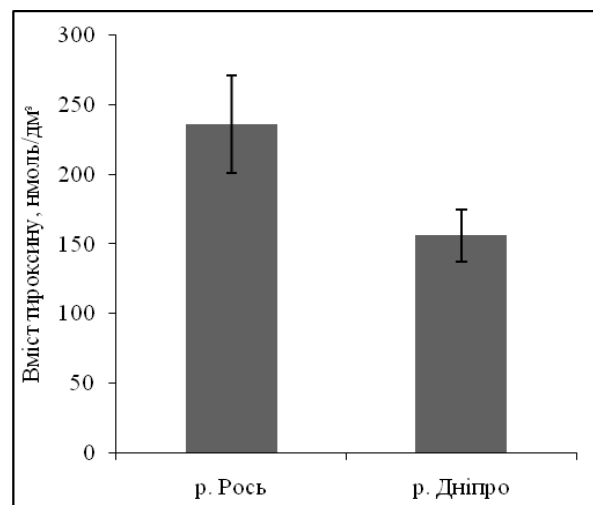


Рис. 6.2.8. Вміст тироксину в плазмі крові йоржа з різних водойм. $M \pm m$, $n=6$.

Саме цей гормон регулює активність обмінних процесів у риб за різної температури [317, 318, 348]. При його безпосередній участі відбувається зміна активності АТФ-ази [301], яка, в свою чергу, бере участь в забезпеченні йонного балансу між тканинами і середовищем. Досліджувані водойми відрізняються і за рівнем загальної мінералізації, яка на 42,6% була вища у р. Рось, ніж у русловій

частині р. Дніпро. Отже, високий вміст тироксину в плазмі крові риб із р. Рось вказує на можливу участь тироксину у процесах осморегуляції, оскільки низкою авторів цей гормон зазначений, як регулятор осмотичного балансу у тканинах риб [301, 316].

Таким чином, в процесах пристосування окуневих риб до умов існування активну участь беруть гормони, зокрема кортизол, соматотропін, пролактин та тироксин. Гормони гіпофізу сприяють забезпеченню гомеостазу організму під дією абіотичних та антропогенних чинників.

Відмічені кореляційні зв'язки між вмістом цих гормонів у плазмі крові риб та гідрохімічними умовами існування і антропогенним навантаженням на водойму. Навіть незначні коливання йонного складу води впливають на вміст гормонів гіпофізу та щитоподібної залози. У свою чергу, завдяки коригуванню метаболічних процесів зазначеними гормонами, аборигенні види риб можуть існувати в змінених умовах середовища. Крім того, варто відзначити, що дані характеристики фізіолого-біохімічного стану можна використовувати при проведенні біомоніторингу природних популяцій риб.

Не можна не відзначити, що гормональна система риб нерозривно пов'язана з ферментативною. Оскільки саме гормони сигналізують про активізацію чи послаблення метаболічної активності, за яку, зокрема, відповідають ферменти енергетичного (лактатдегідрогеназа та АТФ-аза) та фосфорного (лужна фосфатаза) обміну. Як відомо, зміни інтенсивності метаболічних процесів пропорційні змінам умов середовища. Тому зупинимося більш детально на регуляції метаболічних процесів ферментативними системами риб у весняно-літній період, коли зазначені види найбільш активні. З метаболічною активністю пов'язана і адекватність та своєчасність відгуку організму на найменші коливання екологічних умов існування окуневих риб (зміна йонного складу, температури, наявності токсикантів різної хімічної природи, трофність, рівень водообміну та ін.).

6.3. Ферментативна регуляція обмінних процесів при адаптації окуневих риб до чинників зовнішнього середовища.

За результатами проведених досліджень показана чітка залежність активності ЛФ у плазмі крові окуня від умов існування. Відмічено збільшення активності цього ферменту в окуня з оз. Кирилівське та р. Рось порівняно з оз. Бабіне на 68,4% та 48,6% відповідно. Підвищення величини показника свідчить про напруженість умов існування риб у оз. Кирилівське внаслідок надходження до водойми різноманітних забруднюючих речовин, що підтверджується гідрохімічними дослідженнями. Тому надходження у водне середовище токсинів навіть у незначній кількості викликає зростання активності лужної фосфатази. При цьому відбувається корекція обмінних процесів у окуня (рис. 6.3.1).

Морфо-фізіологічні дослідження риб підтверджують вищезгадані припущення. В окуня з оз. Кирилівське індекс печінки вищий на 45% і 8,5% порівняно з рибами, що мешкають у оз. Бабіне та р. Рось. Тобто, печінка як орган, що відповідає за компенсаторні реакції організму, реагує на надходження до організму токсикантів збільшенням своєї маси, а лужна фосфатаза бере участь у процесах детоксикації та виведенні метаболітів з організму і цим сприяє розвитку механізмів адаптації до антропогенного забруднення водойми.

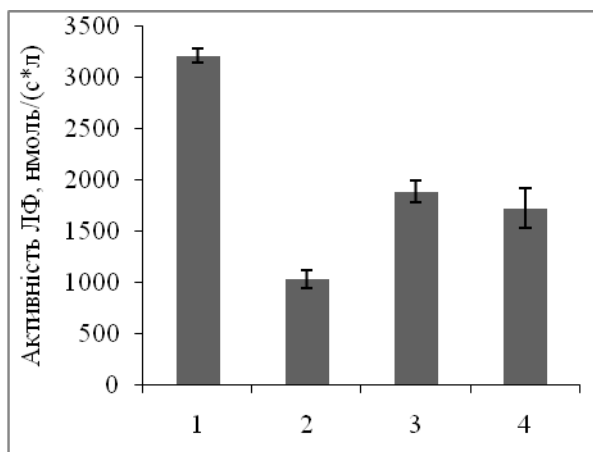


Рис. 6.3.1. Активність лужної фосфатази у плазмі крові окуня з різних водойм.

$M \pm m, n=6$.

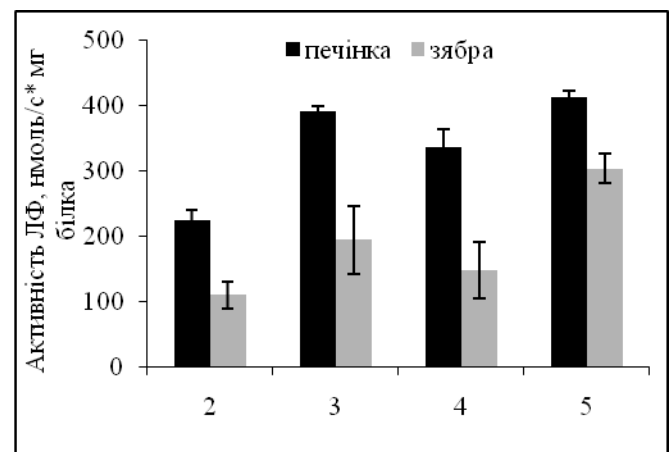


Рис. 6.3.2. Активність лужної фосфатази в тканинах окуня в різних водоймах. $M \pm m, n=6$.

$m, n=6$.

Примітка: 1 – оз. Кирилівське, 2 – оз. Бабіне, 3 – р. Рось, 4 – р. Дніпро, 5 – Каховське водосховище.

Незначна активність ЛФ у риб з оз. Бабіне порівняно з р. Рось та оз. Кирилівське вказує на більш стабільні умови цієї водойми, які, в свою чергу,

сприяють сталому фізіологічному стану риб. Результати дослідження показали, що найвища активність лужної фосфатази печінки зареєстрована в риб із Каховського водосховища, де вона була на 46.8% вища, ніж у риб з оз. Бабіне (рис. 6.3.2).

Виявлено зростання її активності в риб з Каховського водосховища, р. Рось та р. Дніпро на 46,8, 43,7 та 34,7% порівняно з рибами із оз. Бабіне, що, можливо, обумовлено відмінними екологічними умовами. Щодо Каховського водосховища, то варто зазначити, що водойма зазнає впливу антропогенного забруднення у вигляді токсичних сполук різної хімічної природи [35, 38, 329]. Підвищення активності лужної фосфатази могло стати наслідком активних процесів детоксикації та екскреції печінкою.

Отже, організм окуня реагує на надходження токсинів до тканини печінки підвищенням ферментативної активності, що призвело до активізації процесів фосфорилування.

Згідно проведених досліджень активність ЛФ тканин зябрових пелюсток показала дещо іншу картину. Оскільки окунь – активний хижак і має інтенсивний метаболізм, то у зябрах відбувається інтенсивний енергетичний обмін, який забезпечує йому особливу фізіологічну пластичність. У риб із Каховського водсх. відмічено найвищу активність ЛФ у зябрових тканинах, що у 2,0 рази та на 62,3 і 37,1% переважала величину цього показника порівняно з окунем з оз. Бабіне, р. Дніпро та р. Рось. Це може свідчити про посилення процесів фосфорилування у зябрових пелюстках при адаптації організму до надходження токсичних речовин. Зябра, як один з головних органів, безпосередньо контактують з токсикантами зовнішнього середовища, забезпечуючи тканинний гомеостаз за несприятливих умов існування. Також відмічено збільшення активності ЛДГ в плазмі крові окуня з оз. Кирилівське (на 37%) та р. Рось (на 35,4%) порівняно з рибами з оз. Бабіне (рис. 6.3.3).

Оскільки ЛДГ – фермент, який відповідає за реакцію організму на виникнення стресових ситуацій, можна зробити припущення, що зростання його активності викликане періодичним, а іноді тривалим забрудненням оз. Кирилівське [324, 325] та нестабільним рівнем води р. Рось і евтрофікацією водойм [327].

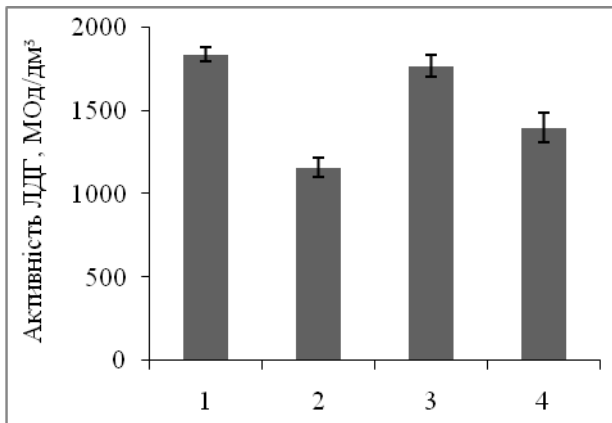


Рис.6.3.3.Активність ЛДГ у плазмі крові окуня з різних водойм. $M \pm m$, $n=6$

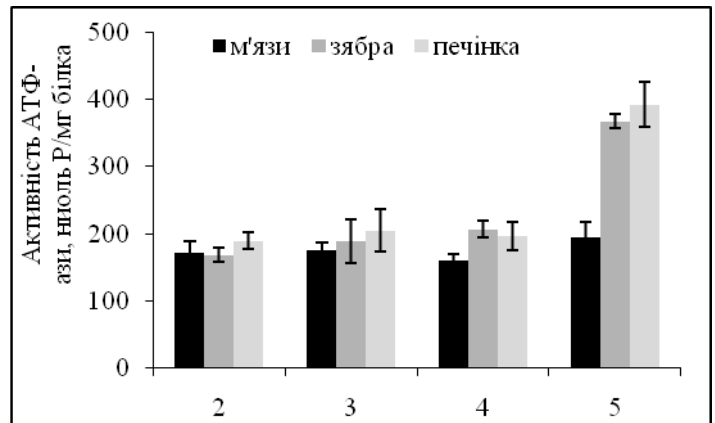


Рис.6.3.4. Активність АТФ-ази в тканинах окуня з різних популяцій. $M \pm m$, $n=6$.

Примітка: 1 – оз. Кирилівське, 2 – оз. Бабине, 3 – р. Рось, 4 – р. Дніпро, 5 – Каховське водох.

До того ж у оз. Кирилівське відбуваються певні зрушення в йонному складі водного середовища, зміна рівня мінералізації води, що також може впливати на активність цього ферменту. Оз. Бабине характеризується найнижчою активністю ЛДГ у плазмі крові риб, що свідчить про переважання аеробного шляху генерування енергії над гліколізом порівняно з рибами з оз. Кирилівське та р. Рось. Тобто, в цих умовах організм риб менше підлягає впливу стресових чинників (рис. 6.3.3).

За результатами досліджень різниці в активності АТФ-ази м'язової тканини окуня не виявлено. У тканинах печінки та зябер було виявлено зростання активності АТФ-ази у риб з Каховського водосховища порівняно з окунями з оз. Бабиного, р. Рось та р. Дніпро. Її активність була у 2,0 рази та на 44,6% і 49%; у 2,1, 2,0 рази та на 49,5% відповідно більшою. (рис. 6.3.4). Це вказує на активізацію цього ферменту, що викликане більш напруженими умовами існування і залученням цих тканин у формування адаптаційних механізмів захисту від надходження токсинів до організму шляхом регуляції зябрової проникненості. З літературних фахових джерел відомо, що зазначений фермент відзначається підвищеною чутливістю до наявності у воді ксенобіотиків та інших токсичних речовин [25, 180]. Місце перебування окуня Каховське водох., як район його

життєдіяльності, характеризується наявністю токсичного та органічного забруднення [329, 331].

Також варто зазначити незначне зростання активності АТФ-ази (на 8%) в тканинах зябер окуня з р. Дніпро порівняно з рибами з оз. Бабіне. Це, швидше за все, вказує на наявність інших чинників, які можуть впливати на метаболічні процеси у цих популяціях, оскільки екологічні умови є більш-менш стабільними, а ці водойми найменш підлягають токсичному навантаженню.

За результатами досліджень встановлено зростання активності лужної фосфатази у плазмі крові судака на 28,7% з оз. Кирилівське порівняно з рибами з р. Рось (рис. 6.3.5). При цьому відзначено зростання індексу печінки у судака з оз. Кирилівське на 47,1% порівняно з рибами з р. Рось (табл. 3.1.2.2). Крім того, у судака із Каховського водосховища також відмічено зростання активності ЛФ на 34,7 та 43,7% у тканинах печінки та зябер порівняно з рибами із р. Рось (рис. 6.3.6).

Це може свідчити про активізацію процесів фосфорилювання для забезпечення енергією пристосувальних механізмів, які розвиваються для протидії ураженню тканин токсичними речовинами. Не можна не відзначити, що якість води у оз. кирилівському на період досліджень погіршувалась внаслідок посиленої евтрофікації та надходженні з р. Сирець стоків, які містили у своєму складі нафтопродукти та пестициди [326].

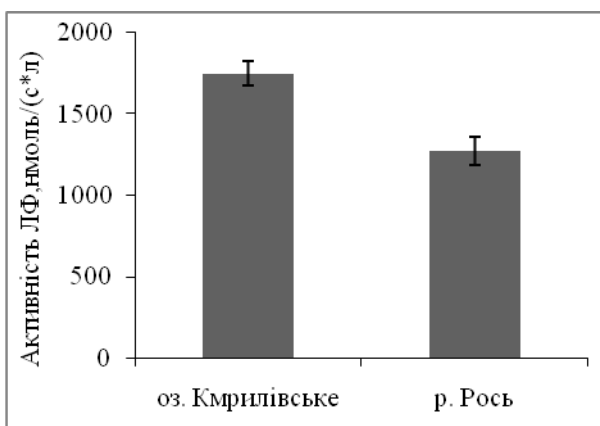


Рис. 6.3.5. Активність лужної фосфатази в плазмі крові судака з різних водойм.

$M \pm m$, $n=6$.

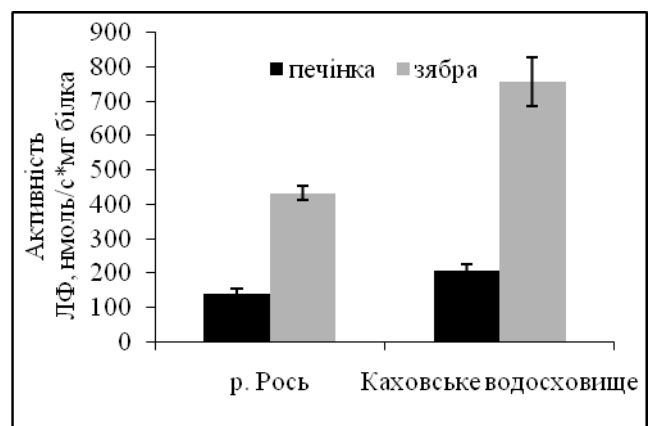


Рис. 6.3.6. Активність ЛФ у тканинах судака з різних водойм. $M \pm m$, $n=6$.

При цьому відзначено зростання індексу печінки у судака з оз. Кирилівське на 47,1% порівняно з рибами з р. Рось (табл. 3.1.2.2). Крім того, у судака із Каховського водосховища також відмічено зростання активності ЛФ на 34,7 та 43,7% у тканинах печінки та зябер порівняно з рибами із р. Рось (рис. 6.3.6).

Це може свідчити про активізацію процесів фосфориляції для забезпечення енергією пристосувальних механізмів, які розвиваються для протидії ураженню тканин токсичними речовинами. Дослідження активності ЛДГ у плазмі крові показали вірогідні високі величини цього показника у судаків з оз. Кирилівське (на 27,2% вище) порівняно з рибами з р. Рось (рис. 6.3.7).

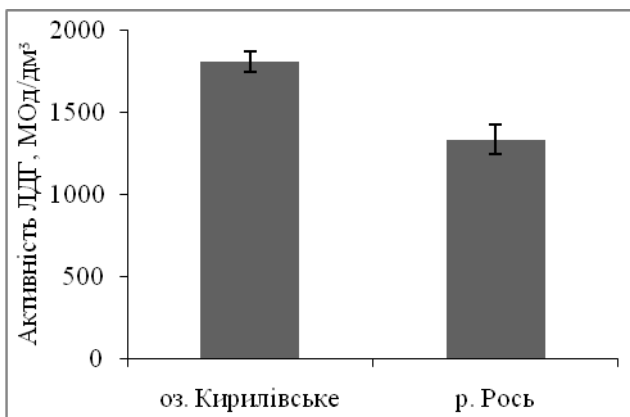


Рис. 6.3.7. Активність ЛДГ у плазмі крові судака з різних водойм. $M \pm m$, $n=6$.

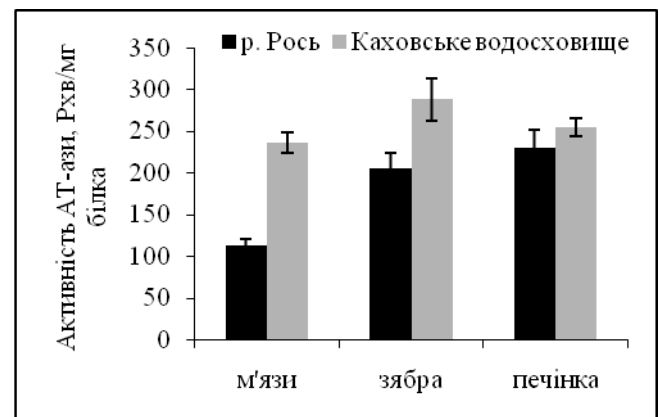


Рис. 6.3.8. Активність АТФ-ази в тканинах судака з різних популяцій. $M \pm m$, $n=5$.

Можна припустити, що зростання її активності викликане забрудненням оз. Кирилівське та нестабільним рівневим режимом р. Рось. До того ж у оз. Кирилівське відбуваються деякі зрушення у йонному складі води, зміна рівня її мінералізації, а також підвищена евтрофікація водойми, що, безперечно, також впливає на активність цього ферменту. У зябровій та м'язовій тканинах було виявлено найвищу активність АТФ-ази у судака з Каховського водосховища, яка була більшою у риб із р. Рось на 29,3% та у 2,1 раза відповідно. Це означає, що риби з водосховища знаходились у більш напружених екологічних умовах, ніж риби з р. Рось.

На рис.6.3.8 показано, що найбільш значні зміни в активності АТФ-ази спостерігалися у м'язовій тканині. Тобто, м'язи судака найбільш підлягали дії

несприятливих екологічних умов існування. Такі істотні зміни можна пояснити особливостями протікання метаболічних процесів у судака, який є активним пелагічним хижаком і більш активно під час полювання на здобич використовує енергію м'язів. М'язи риб залучені у забезпечення внутрішнього тканинного гомеостазу та є важливим резервом забезпечення енергетичних потреб шляхом використання білків білих м'язів [349]. При безпосередньому контакті із забруднюючими речовинами активується катаболізм білків для забезпечення тканин енергією.

Результати дослідження показали, що активність ЛФ в печінці у йоржа із р. Рось вища на 30,3%, ніж у риб із руслової ділянки р. Дніпро (рис. 6.3.9).

Зростання активності ЛФ може свідчити про відмінності в екологічних умовах існування риб, які спричинили енергоємні адаптивні реакції у печінці та призвели до зростання маси цього органа (рис. 5.1.3.1.). Передусім це відбувалося завдяки підвищенні евтрофікації та мінералізації водойми, а також термічного режиму, який відрізнявся між водними об'єктами і становив у р. Рось – 25,6°C, у р. Дніпро – 20°C. Було відмічено підвищення на 28,3% активності ЛФ у плазмі крові йоржа у риб з р. Рось порівняно з рибами з руслової ділянки р. Дніпро (рис. 6.3.9).

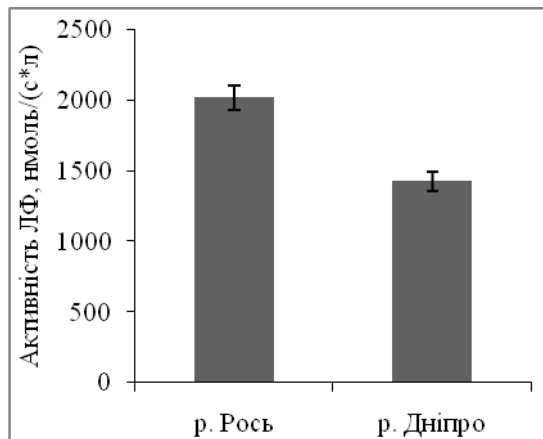


Рис. 6.3.9. Активність лужної фосфатази у плазмі крові йоржа з різних водойм.

$M \pm m, n=6$

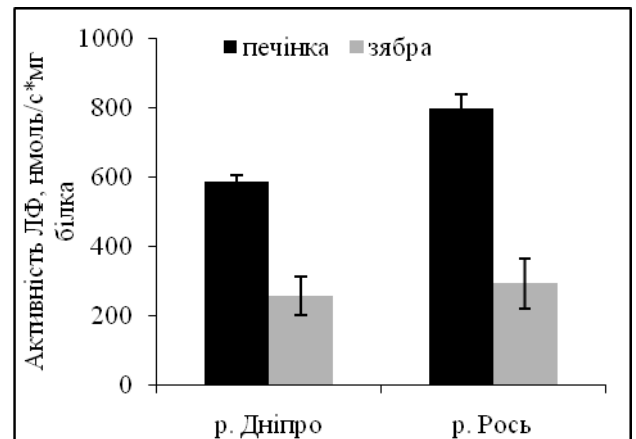


Рис. 6.3.10. Активність лужної фосфатази у тканинах печінки та зябер йоржа з різних популяцій. $M \pm m, n=6$

Це може свідчити про видову специфічність риб та наявність різних екологічних умов, що передусім позначається на метаболічних процесах, що протікають у печінці та крові.

Це підтверджує значну роль печінки у забезпеченні тканинного гомеостазу у йоржа. У зябрових пелюстках вірогідної різниці між різними вибірками не виявлено.

У йоржа із р. Рось активність ЛДГ у плазмі крові була у 1,8 рази більшою, ніж у риб з р. Дніпро (рис. 6.3.11).

Відомо, що активність ЛДГ завжди зростає з погіршенням кисневих умов [166, 163, 162]. Це може означати про наявність несприятливої екологічної ситуації.

Перш за все у цих водоймах на період дослідження була різною температура води 24,7°C (руслова ділянка р. Дніпро) та 20,0°C (р. Рось), мінералізація 300 та 513 мг/дм³ відповідно, швидкість течії 0,5 та 0,9 м/с. Крім того, вагому роль у активності ферментів має й раціон живлення, який у різних водоймах суттєво відрізнявся, що відображалось і на індексах печінки та коефіцієнті вгодованості риб (рис.5.1.3.1.). У йоржа на відміну від судака фізіолого-біохімічні показники тканин печінки більш адекватно відображають зміни екологічних умов навколишнього середовища. Так, відмічено зростання активності АТФ-ази у цій тканині на 29,3% у риб з р. Рось порівняно з йоржем з руслової ділянки р. Дніпро (рис. 6.3.12).

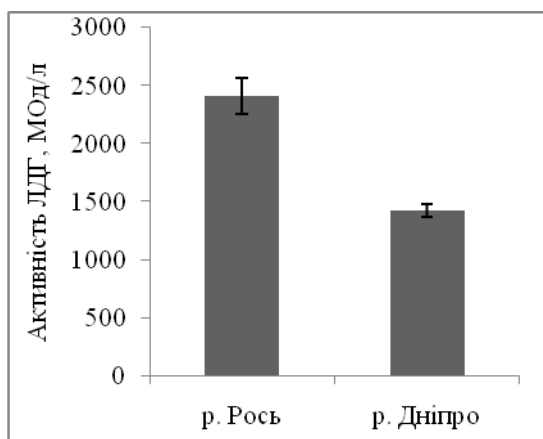


Рис. 6.3.11. Активність ЛДГ у плазмі крові йоржа. $M \pm m$, $n=5$.

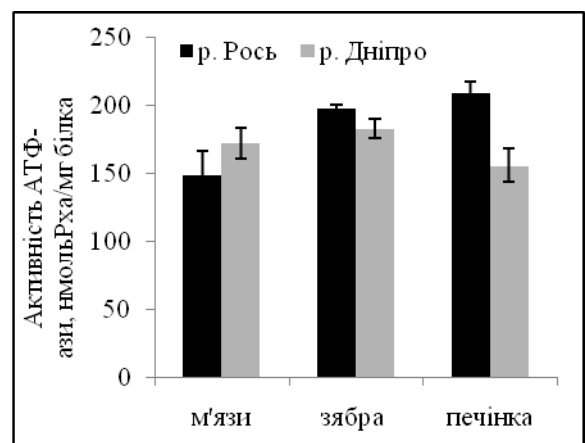


Рис. 6.3.12. Активність АТФ-ази в тканинах йоржа з різних водойм. $M \pm m$, $n=5$.

У зябрових пелюстках та білих м'язах суттєвої різниці між досліджуваними вибірками не виявлено. Це може свідчити про відсутність вагомих причин, які

викликали зміни пристосувальних реакцій у зазначених тканинах за участі К, Na–АТФази. У свою чергу, підвищення активності цього ферменту у риб з р. Рось у печінці швидше за все було пов'язане з різною мінералізацією води, оскільки К, Na–АТФази контролює проникність основних йонів крізь клітинну мембрану. І це може носити пристосувальний характер окремої популяції до конкретних екологічних умов існування.

Результати досліджень зміни активності ферментів у природних популяціях окуня, судака та йоржа показали, що при антропогенному забрудненні водойм відбуваються зміни обмінних процесів, зокрема тих, які каталізують ЛФ, АТФ-аза та ЛДГ. Саме зміни їх активності відображають адаптивні можливості видів щодо регулювання обмінних процесів і характеризують екологічний стан водойм, у яких вони мешкають. На прикладі оз. Кирилівське та Каховського водосховища вірогідно простежується зв'язок між зростанням активності цих ферментів у риб та погіршенням умов середовища. На відміну цього, в оз. Бабине, руслової ділянки р. Дніпро (м. Київ) та р. Рось відмічено протилежні закономірності, що свідчать про надійність використання зазначених показників для оцінки фізіологічного стану природних популяцій риб та екологічного стану водного середовища.

Крім активності вищезгаданих ферментів, особливу увагу звернули на роль ферментів енергетичного обміну у зимовий період за різного вмісту кисню у воді. Для цього вивчалися зміни активності цих ферментів у залежності від умов зимівлі після зарегулювання стоку води.

6.4. Зміна активності ЛДГ та К, Na–АТФази як показників ступеня популяційної пластичності окуневих риб за різних умов зимівлі.

У зв'язку з розірваністю ареалів риб, особливо у водосховищах, відбувається звуження популяційного поліморфізму, що негативно відображається на адаптаційній здатності окремих видів риб. Крім того, для оцінки якості води у водоймах, особливо в зимовий період, можна застосовувати зміни фізіолого-біохімічних показників риб. Одними з чутливих у цьому відношенні показників є

активність лактатдегідрогенази та АТФ-ази [163], які виконують низку важливих функцій у енергетичному забезпеченні адаптивних процесів організму [155, 181]. Відомо, що зміна активності ферментів як енергетичного, так і пластичного обміну свідчить про розвиток фізіолого-біохімічних реакцій риб у відповідь на дію несприятливих, а інколи критичних чинників середовища і вказують на спрямованість метаболічних процесів [25, 203]. Роль цих ферментів у процесах пристосування риб до навколишнього середовища було показано вище.

Було виявлено зростання активності ЛДГ у плазмі крові окуня із обвідного каналу Канівського водосховища р. Рось та Київського водосховища на 25%, 22% та на 32,2% порівняно з рибами із р. Тетерів (рис. 6.4.1.). Висока активність ЛДГ свідчить про пригнічення аеробних і активацію гліколітичних процесів внаслідок недостатнього забезпечення організму киснем. Величини цього показника окуня з р. Тетерів та з затоки Собаче гирло змінювалися несуттєво, що свідчить про сприятливі умови існування риб у р. Тетерів та затоці. Це підтверджується достатньо високим вмістом розчиненого кисню у воді – 6,3 мг/дм³ (р. Тетерів), 5,5 мг/дм³ (затока Собаче гирло). Відомо, що в анаеробних умовах глюкоза перетворюється на лактат, тому за цих обставин зростає активність ЛДГ.

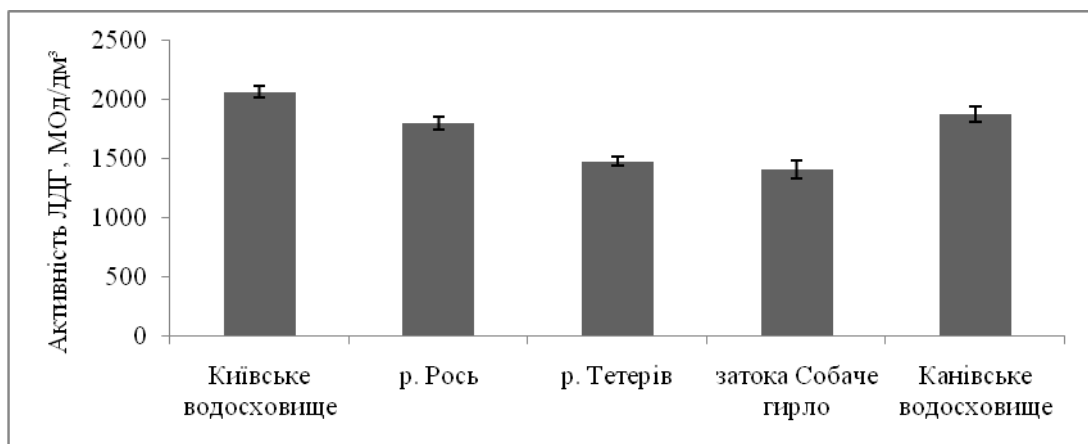


Рис. 6.4.1 Активність лактатдегідрогенази у плазмі крові окуня. $M \pm m$, $n=6$.

Підвищення активності цього ферменту свідчить про активацію гліколізу та інгібування анаеробного дихання при гіпоксії. На відміну від інших видів риб (плітка, верхівка, судак), окунь не здатний до переміщення на значні відстані у великих водоймах. Тому риби, перебуваючи під антропогенним навантаженням, застосовують широкі межі адаптаційних механізмів, які характерні для цього виду,

особливо на рівні енергетичного обміну. Залежно від умов існування перебіг метаболічних процесів змінює свою специфіку.

Суттєві відмінності в активності ЛДГ у плазмі крові окуня з різних популяцій, можливо, викликані наявністю у риб різних ізоформ цього ферменту (див. рис. 6.4.1.).

У результаті пристосування до різних умов існування, зокрема річкових систем та систем озерного типу, сформувалися популяції риб, у яких переважали ті або інші ізоформи, найбільш адекватні до конкретних чинників зовнішнього середовища [153]. Це припущення потребує подальших досліджень, але наявність чисельних ізоформ ЛДГ гарантує високу лабільність її активності та може сприяти широким адаптивним можливостям окуня. Це йому дозволяє заселяти різні водойми, зокрема ті, у яких значні перепади кисневого режиму.

За результатами наших досліджень встановлено вищу активність ЛДГ у м'язах окуня з обвідного каналу та Київського водосховища на 44,3; 43,8; 40,0% та 42,5; 43,0; 41,0% відповідно порівняно з особинами із затоки Собаче гирло, р. Тетерів та Пущі-Водиці (рис. 6.4.2).

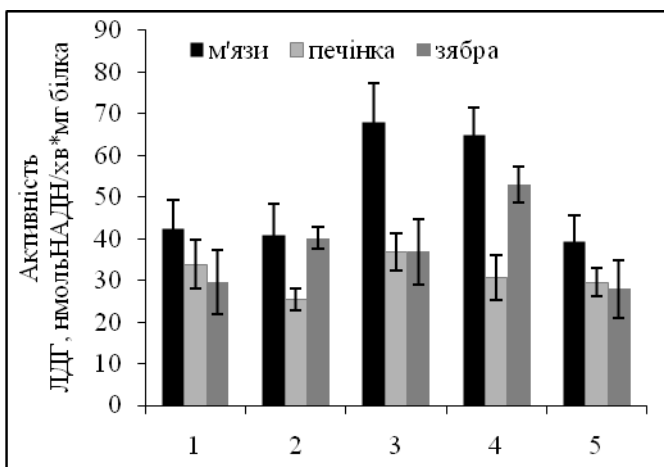


Рис. 6.4.2. Активність ЛДГ у тканинах окуня з різних водойм в зимових умовах. $M \pm m$, $n=5$.

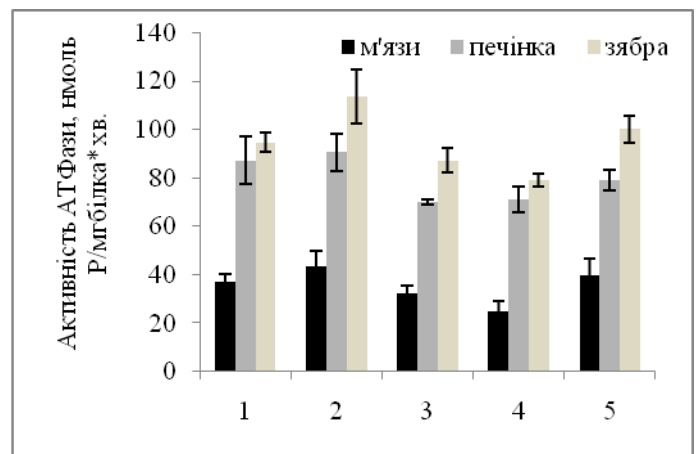


Рис. 6.4.3. Активність АТФ-ази у різних тканинах окуня з різних водойм. $M \pm m$, $n=5$

Примітка: 1 – затока Собаче гирло, 2 – р. Тетерів, 3 – Київське вдсх., 4 – Канівське вдсх., 5 – ставки Пущі-Водиці.

Також відмічено, що найвища активність ЛДГ у тканинах зябер риб із Канівського водосховища, де величина цього показника була більша на 28,2 %, ніж у риб із р. Тетерів. Це пояснюється посиленням гліколітичних процесів у зазначеній тканині, оскільки зябра – важливий орган, який забезпечує тканинний гомеостаз за критичних (зниження вмісту розчиненого кисню у воді) умов існування. У тканинах печінки вірогідної різниці не було виявлено. Лише у риб з Київського водосховища активність ЛДГ перевищувала на 29,7 величину цього показника у риб із р. Тетерів.

У тканинах печінки окуня з обвідного каналу та Київського вдсх. показано зниження активності К, Na–АТФази на 23,9 та 22,5% порівняно з рибами з р. Тетерів. У зябрових пелюстках риб із обвідного каналу та Київського вдсх її активність була нижча на 24,3, 13,9 та 31,4 і 25,0% порівняно з рибами, виловленими у р. Тетерів та Пущі-Водиці. Це пояснюється зниженням йонного обміну між зовнішнім та внутрішнім середовищем зябер та пригніченням їх функцій в умовах зниження у водоймі розчиненого кисню, а також переходом на анаеробні обмінні процеси. Активність К, Na–АТФ-ази в м'язах нижча в окуня з обвідного каналу та Київського водосховища у 2 рази та на 33,6% порівняно з рибами з р. Тетерів (рис. 6.4.3). Це викликане зниженням у цих водоймах розчиненого кисню до 2,5 та 2,3 мг О/дм³. Гіпоксичні умови викликали пригнічення активності цього ферменту. Адаптивне значення АТФази полягає в тому, що вона гідролізує АТФ та бере участь у йонному обміні для підтримання клітинного гомеостазу, зниження активності цього ферменту призводить до зменшення витрат АТФ та йонного обміну. Це у подальшому призводить до заощадження енергоресурсів.

Для судака було відмічено високий рівень активності ЛДГ у плазмі крові в риб із Київського водосховища та р. Рось. В обох водоймах риби перебували під впливом несприятливих екологічних умов, у першу чергу, низького вмісту розчиненого кисню у воді. Це призвело до зростання активності ЛДГ у судаків із зазначених водойм на 20,0 та 22,9% порівняно з рибами, що були виловлені у р.

Роставиця. У цій річці не зазначалося суттєвого зниження вмісту розчиненого кисню, який коливався в межах 5,5–6,0 мг О/дм³ (рис. 6.4.4).

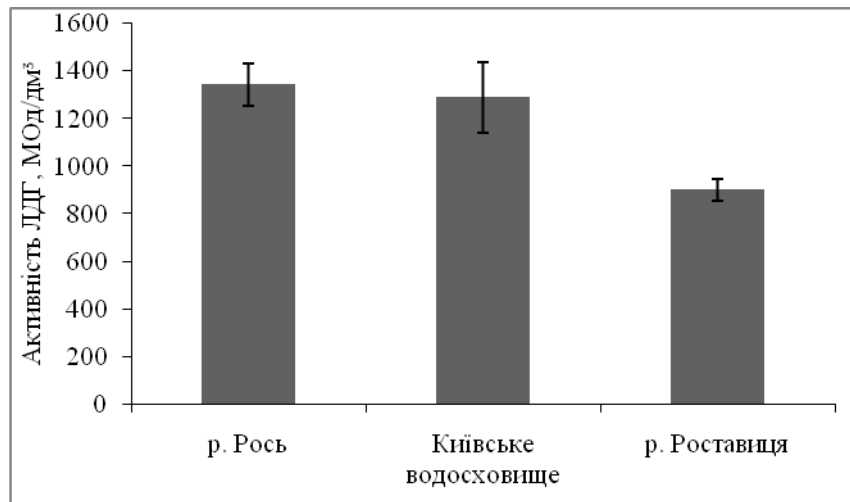


Рис. 6.4.4. Активність лактадегідрогенази у плазмі крові судака з різних водойм. $M \pm m$, $n=5$.

Судак здатний до активних переміщень у великих водоймах, наприклад Київське вдсх., у нього в зонах гіпоксії при зимівлі відмічалася активізація анаеробного шляху енергозабезпечення метаболізму, який залежав від зміни кисневих умов та підсиленням окиснювальних процесів у плазмі крові за рахунок катаболізму глікогену при гліколізі. Вірогідної різниці між активністю ЛДГ печінки у судака із р. Рось, затоки Собаче гирло та Київського вдсх. не виявлено.

Активність цього ферменту у м'язовій тканині зростала у риб з р. Рось на 10,7 та 16,1% порівняно з рибами із затоки Собаче гирло та Київського вдсх (рис. 6.4.5). Також виявлено підвищення активності ЛДГ на 15% у зябрових пелюстках у особин з р. Рось порівняно з рибами, що мешкали у Київському вдсх. Відмінності, які ми спостерігали, в активності ЛДГ, можливо, пов'язані з характером протікання окиснювальних процесів за умов кисневого дефіциту.

У риб із Собачого гирла, де нами встановлено найбільш сприятливі умови зимівлі, відзначено найвищу активність АТФ-ази у печінці та м'язах порівняно з рибами з р. Рось та Київського водосховища. Вона була вищою відповідно на 18,6, 32,5 та 26,6 і 16,0 % риб із р. Рось та Київського водосховища. Аналогічні закономірності відмічені і для білих м'язів. Це пов'язано з тим, що у судаків при задовільних кисневих умовах не відбувалося пригнічення аеробних окисно-

відновних процесів, тому активність АТФ-ази зберігалася на високому рівні. У риб із р. Рось та Київського водосховища переважають процеси анаеробного окислення, на що вказує зростання активності ЛДГ, відбувається пригнічення активності низки ферментів енергетичного обміну, і зокрема АТФ-ази (рис. 6.4.6).

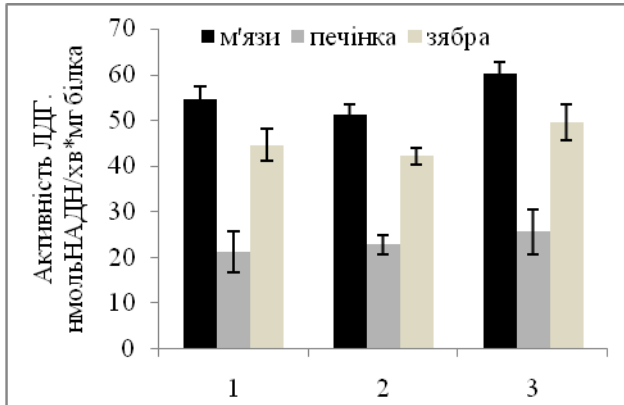


Рис. 6.4.5. Активність ЛДГ у тканинах судака з різних водойм. $M \pm m$, $n=5$.

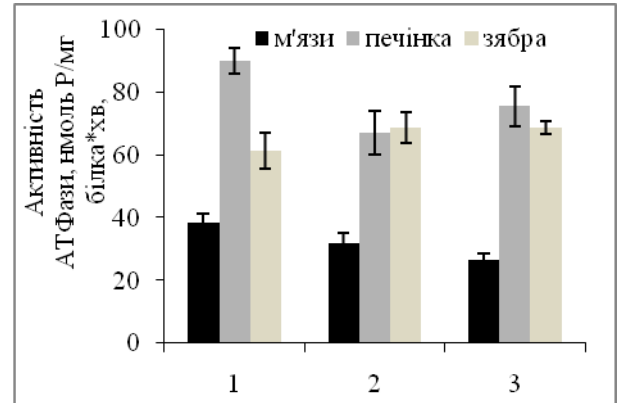


Рис. 6.4.6. Активність АТФ-ази у тканинах судака з різних популяцій. $M \pm m$, $n=5$.

Примітка: 1 – затока Собаче гирло, 2 – Київське водосховище, 3 – р. Рось.

Оскільки цей фермент виконує важливу роль при регуляції йонного обміну між зовнішнім та внутрішнім середовищем у клітині.

Винятком є лише той факт, що у судака усіх досліджуваних груп спостерігалася доволі висока активність К, Na-АТФази у зябрових пелюстках (рис 6.4.6.), оскільки в зимових умовах та при кисневому дефіциті цей орган повинен працювати особливо напружено.

Активність ЛДГ у плазмі крові йоржа із р. Рось на 14,1% вища, ніж у риб зі ставків Пушчі-Водиці (рис. 6.4.7). Отже, ми спостерігали активізацію цього ферменту, яка викликана зниженням вмісту кисню у воді і переходом на анаеробний обмін. Це підтверджується катаболізмом глікогену та ліпідів (рис. 5.2.1.3 5.2.1.4), а внаслідок цього відбувалося забезпечення енергетичного гомеостазу організму. Кисневі умови в р. Рось незадовільні, а вміст кисню був 2,9 мг/дм³. У інших досліджуваних водоймах, а саме: у ставках Пушчі-Водиці та затоці Собаче гирло він становив 6,1 та 5,7 мг/дм³ відповідно.

У йоржа у м'язах не виявлено вірогідної різниці між активністю ЛДГ.

В особин з р. Рось відмічено зростання величини цього показника у печінці на 37,3 та 14,8% порівняно з рибами з затоки Собаче гирло та ставків Пущі-Водиці (рис. 6.4.8). Це пояснюється тим, що йорж на відміну від двох попередніх видів веде малорухливий спосіб життя, а також має більш сповільнений енергетичний метаболізм, і печінка має особливо істотне значення у протіканні у нього адаптаційних процесів.

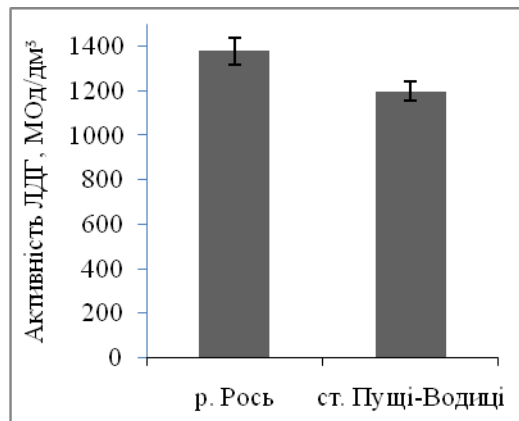


Рис. 6.4.7. Активність лактатдегідрогенази у плазмі крові йоржа з різних водойм.

$M \pm m, n=5$.

Активність ЛДГ зябрових пелюсток зростає у йоржа з р. Рось порівняно з рибами затоки Собаче гирло та Пущі-Водиці на 21,3 та 29,4% відповідно, що пов'язано з переважанням гліколітичного шляху генерування енергії над аеробним та з кисневим режимом водойм (рис. 6.4.9).

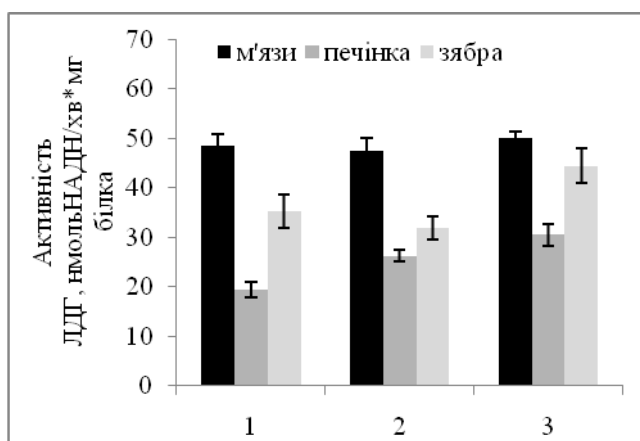


Рис. 6.4.8. Активність ЛДГ в тканинах у йоржа з різних водойм. $M \pm m, n=5$.

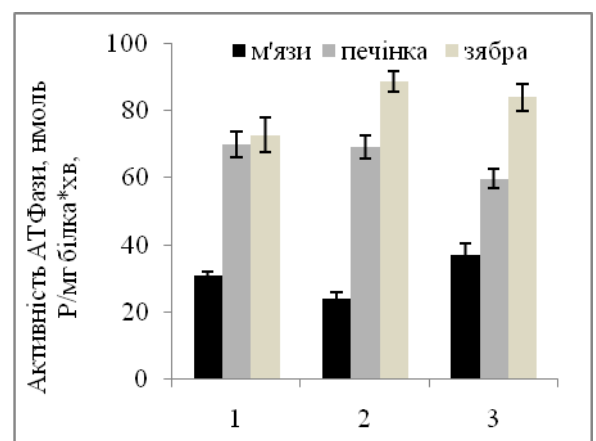


Рис. 6.4.9. Активність АТФ-ази в тканинах йоржа з різних водойм. $M \pm m, n=5$.

Примітка .1 – затока Собаче гирло, 2 – ставки Пущі-Водиці, 3 – р. Рось.

У м'язах йоржа відмічено зростання активності АТФ-ази з р. Рось на 36,4 та 12,3% відносно особин з Пущі-Водиці та Собачого гирла.

У печінці виявлено зниження її активності у риб з р. Рось на 15,8 та 15,6% порівняно з рибами із Пущі-Водиці та Собачого гирла, а у зябрах – зростання активності у риб з р. Рось та Пущі-Водиці на 19,1 та 14,7% порівняно з йоржами із Собачого гирла, що можна пояснити тканинною специфічністю.

Отже, в печінці та зябрах задіяні різні механізми енергозабезпечення адаптації риб до умов існування. Це свідчить про видові особливості метаболізму йоржа.

Таким чином, наші дослідження показали зв'язок між гіпоксичними умовами та активністю ЛДГ і АТФ-ази в органах та тканинах окуневих видів риб. У цьому проявляються відповіді окуневих риб на дію гіпоксичних умов, що забезпечує виживання досліджуваних видів у водоймах під час зимівлі. На підставі активності ЛДГ та АТФ-ази можна судити про фізіологічний стан окуневих видів риб з природних популяцій та водойм різного типу за умов зимівлі.

На основі досліджень було виявлено, що за зміни екологічних умов існування, спричинених забрудненням водойми, зниженням вмісту розчиненого кисню, посиленням евтрофікації, зміні термічного режиму, водообміну у водоймах істотну роль відіграють гормональна та ферментативна системи. Саме ці показники визначають рівень спрямованості метаболічних процесів у досліджуваних популяціях окуневих риб. Зміна величини цих показників характеризує пластичність зазначених видів за змінених умов існування. Крім того, вона визначає адаптивний потенціал досліджуваних риб за конкретних (інколи напружених) умов існування

РОЗДІЛ 8

УЗАГАЛЬНЕННЯ

Результати досліджень, які розглянуті в попередніх розділах, висвітлюють значення різних рівнів адаптації окуневих риб до змін екологічних умов існування. Передусім це стосується таких чинників, як зміна вмісту розчиненого кисню, мінералізації та температури води, наявність токсичних сполук у навколишньому середовищі. Зазначені чинники впливають на морфологічну та фізіологічну пластичність трьох представників родини окуневих – окуня річкового, йоржа звичайного та судака звичайного. З літературних джерел відомо, що до змін навколишнього середовища найбільш чутливим є судак [6, 62]. Окунь та йорж є більш стійкі до дії несприятливих чинників. Внаслідок географічної ізоляції, яка була викликана гідробудівництвом, риби, позбавлені можливості до обміну генетичним матеріалом, почали формувати нові фенотипи. Це викликало зміни пластичних та меристичних ознак окремих груп. Результати досліджень показали, що найбільш екологічно пластичним видом є окунь, який за цими ознаками має більш широкий спектр фенотипічної мінливості. Це підтверджується низкою робіт [53, 58, 61]. Встановлено, що судак мав найменший рівень фенотипічної мінливості і тому можна припустити, що він більш консервативний вид. На противагу наших досліджень А.А. Рюкшиєв [45] помітив велику варіабельність меристичних та пластичних ознак судака при зміні екологічних умов існування під час проведення акліматизаційних робіт зазначеного виду в оз. Вигозері (Карелія). Йорж має проміжний між окунем та судаком рівень фенотипічної мінливості, який проявляється у зміні пластичних та меристичних ознак в різних популяціях. Це свідчить про його достатню екологічну пластичність. Наші дослідження узгоджуються із роботами низки авторів [49, 63].

Встановлено, що за токсикорезистентністю мальків серед досліджуваних видів, судак виявляє особливо високу чутливість, яка проявляється в гострому експерименті вже за концентрації фенолу $3,0 \text{ мг/дм}^3$ та дихромату калію $25,0$

мг/дм³. Це вказує на вищий рівень його вразливості щодо токсичного впливу шестивалентного хрому та фенолу. Зі збільшенням концентрації фенолу до 6 та 12 мг/дм³ та дихромату калію до 50 та 100 мг/дм³ відбувалося істотне зниження життєздатності як судака, так і йоржа. Це передусім пов'язано з тим, що судак та йорж є видами, які досить вимогливі до якості води, зокрема наявності у ній токсичних сполук [59, 64]. Тому у випадку збільшення антропогенного навантаження існування судака буде знаходитися під загрозою. Окунь більш толерантний до токсичного забруднення води через лабільність його адаптивних та компенсаторних реакцій на зміни умов навколишнього середовища. Передусім це проявляється у рівні його життєздатності під впливом референтних токсикантів. Здатність до адаптації окуня в несприятливих умовах підтверджує його екологічну полівалентність та пластичність. Наслідком цього є значний ареал поширення окуня, зокрема і у забруднених водоймах [50]. Йорж займає проміжне положення між судаком та окунем за чутливістю до впливу токсикантів різної хімічної природи.

У процесі досліджень було встановлено, що фізіологічна адаптація окуневих риб починає проявлятися на органному рівні, зокрема у зростанні індексів селезінки та печінки, в яких відбуваються еритропоез та детоксикація ксенобіотиків. За дії фенолу та дихромату калію відбувається зростанням функціональної активності цих тканин. Енергозабезпечення активних пристосувальних процесів вимагає витрат глікогену та ліпідів печінки, особливо при токсичному забрудненні водойм. Зі зростанням концентрації токсикантів відбувалося зменшення вмісту глікогену та ліпідів в органах та тканинах риб. Ці речовини використовувалися в енергетичному обміні, спрямованому на протидію токсикозу у риб. В окуня та судака за дії досліджених токсикантів суттєво знижується вміст глікогену у м'язовій тканині, у йоржа – значно менше. За дії різних концентрацій дихромату калію в окуня та судака відмічалось зниження вмісту глікогену в білих м'язах на 21,0–110,0% та на 19,2–260,0% відповідно. При цьому у йоржа його вміст знизився лише на 5,9–40,1%. Відбувалися активні витрати найбільш доступних енергоємних сполук для подолання токсикозу. У

зазначених видів білі м'язи відіграють ключову роль у депонуванні енергоємних речовин [113, 119]. Подібні результати були отримані у модельних експериментах на мозамбіцькій тиліпії [25, 40]. Крім того, встановлено істотно більше, порівняно з йоржем та окунем, зниження вмісту білків у м'язовій тканині судака. Це пов'язано з необхідністю залучення додаткових енергетичних субстратів для підтримки енергетичного балансу в умовах токсичного навантаження у судака.

У відповідь на вплив несприятливих чинників, у першу чергу, у риб змінюється вміст гормонів у плазмі крові та їх співвідношення. Ми досліджували основні гормони, які беруть участь при розвитку стрес-реакцій та регулюванні енергетичного обміну.

Відомо, що швидке зростання вмісту кортизолу в крові на початкових етапах розвитку стресу обумовлює посилення опірності організму до діючих чинників та змінює його фізіологічний стан [233, 260]. Було встановлено, що за дії підвищених концентрацій фенолу ($0,2\text{--}2,0\text{ мг/дм}^3$) та дихромату калію ($2,5\text{--}12,5\text{ мг/дм}^3$) протягом 96-годинної експозиції зростає вміст кортизолу в плазмі крові окуня у $1,6\text{--}3,7$ та у йоржа – в $2,0\text{--}4,9$ разів відповідно. Характерним є і те, що вміст гормону в обох досліджуваних видів змінюється незалежно від хімічної природи токсиканта, отже, спостерігаються реакції за типом стресу. Інші закономірності відмічені у судака. У відповідь на підвищення концентрації фенолу та дихромату калію у воді вміст кортизолу у плазмі крові цього виду знижується в $1,6\text{--}3,7$ та $1,2\text{--}11,1$ разів відповідно. На цьому етапі спостерігається виснаженість адаптивних реакцій судака за дії токсичних сполук. Це підтверджує існування суттєвих відмінностей в резистентності між цими видами та здатності їх до адаптації. Подібні результати отримані S.M. Aly за впливу йонів свинцю на котячого сома та A. Alesander за впливу фенолу на кларієвого сома [239, 160].

Було встановлено вірогідне зниження вмісту загального тироксину у плазмі крові окуня та йоржа за дії підвищених концентрацій фенолу та дихромату калію. Це свідчить про те, що за нетривалого впливу токсикантів, у першу чергу, збільшується викид у кров кортизолу, а тиреоїдні гормони не задіяні в термінових пристосувальних реакціях. Одночасно низький вміст тироксину припускає деяке

пригнічення загальної активності перебігу метаболічних процесів та заощадження енергетичних ресурсів при інтоксикації організму. Отже, риби використовують фізіологічні механізми тканинної ізоляції від токсичного навколишнього середовища через зменшення інтенсивності обмінних процесів. Схожі процеси спостерігалися і у мозамбіцької тиліпії [308]. У протилежність до попередніх видів у судака за дії фенолу вміст тироксину у крові, вірогідно, не змінювався, а за дії дихромату калію вміст гормону коливався у міру збільшення концентрації токсиканта. Це загалом пов'язано з видоспецифічними особливостями реагування судака на токсикологічні навантаження.

З іншого боку, вміст другого тиреоїдного гормону – трийодтироніну – за впливу фенолу та дихромату залежно від концентрації зростає на 14,7–48,5% (окунь), 11,0–24,9% (судак). Саме цей гормон залучений до мобілізації енергетичних ресурсів у забезпеченні адаптивних процесів у токсичних умовах. Йорж реагував на зростання концентрації фенолу зниженням вмісту гормону у крові, дихромату – збільшенням. Це вказує на видові відмінності норм реакцій різних окуневих риб за короткочасної адаптації до токсикозу, що пов'язано з екологічними особливостями кожного окремого виду. У судака тиреоїдні гормони регулюють пристосування до токсичного навантаження менш активно. В окуня за дії менших концентрацій дихромату вміст трийодтироніну нижчий, з її збільшенням він істотно зростає. Це підтверджує здатність окуня активно пристосовуватися до токсичного середовища через посилення енергетичних процесів. Крім того, помічена залежність між силою діючого чинника (концентрації токсиканта) та інтенсивністю проходження обмінних процесів, яку корегує трийодтиронін [305, 307].

Зміни гормонального фону безпосередньо впливають на активність проходження метаболічних процесів за участю різних ферментативних систем. Так, під впливом фенолу та дихромату калію у плазмі крові судака, йоржа та окуня збільшувалася активність ЛДГ, що свідчить про посилення анаеробного шляху генерування енергії в організмі риб. Подібні результати отримані і для кларієвого сома при дії підвищеної концентрації фенолу M.S. Zakі [240]. Проте у йоржа та

окуня активність ЛДГ зростає значно більше, ніж у судака, що свідчить про потужнішу реакцію цих риб на діючий чинник. Крім того, зростає активність К, Na-АТФази в зябрах окуня, посилюється гідроліз АТФ, енергія якої витрачалась на протидію токсичним умовам. Активізація процесів гідролізу АТФ у зябрових тканинах йоржа спостерігалася під дією фенолу та максимальних концентрацій дихромату. Вплив фенолу спричиняє активізацію АТФ-ази у м'язовій, зябровій та печінковій тканині риб, але у більший мірі, ніж у окуня та йоржа за дії дихромату. Таким чином, основними мішенями впливу обох токсикантів були зяброві пелюстки, які безпосередньо контактували з токсичним середовищем.

Було встановлено зміни в активності лужної фосфатази в тканинах риб залежно від концентрації дихромату калію та фенолу. За меншої концентрації дихромату калію у печінці судака та йоржа відбувалося зниження активності ЛФ, що свідчить про послаблення процесів фосфорилування. Зі зростанням його концентрації активність цього ферменту збільшувалась. В окуня активність ЛФ збільшувалася у міру зростання концентрації дихромату калію. У зябрових пелюстках судака та йоржа відбувалося посилення активності ферменту за дії дихромату. Проте в окуня цей показник знижувався. На всі досліджені концентрації фенолу риби реагують зростанням активності ЛФ у зябрах та печінці незалежно від їх виду. Це вказує на дещо відмінну роль цього ферменту у різних тканин в процесах забезпечення компенсаторних механізмів на токсичне забруднення.

Наші дослідження вказують на видові відмінності норми реакції на токсичне навантаження. Можна сказати, що окунь більш активно та адекватно реагує на вплив токсикантів. Найбільш вразливим до дії забруднювачів є судак.

Попередні модельні експерименти показали закономірності змін низки фізіолого-біохімічних показників окуневих риб за дії окремого токсиканта. Для визначення, в якій мірі ці показники є об'єктивними критеріями для оцінки фізіологічного стану риб та екологічної ситуації у водоймі в цілому нами були проведені аналогічні дослідження окуневих риб з природних популяцій. При цьому ми відносили фізіологічні та біохімічні характеристики риб до сумарного

антропогенного навантаження, без визначення конкретної токсикологічної ситуації при відомих екологічних чинниках. Перш за все, на вплив екологічних чинників у природних умовах реагують печінка та селезінка риб, які є ключовими функціональними органами [69, 71]. Передусім за зниження вмісту розчиненого кисню у зимовий період до 2,3–2,9 мг/дм³ у судака, йоржа та окуня було виявлено зростання індексу селезінки, що обумовлено формуванням додаткової кількості еритроцитів. До того ж відзначено підвищення індексу селезінки у літній сезон у судака та окуня при посиленні евтрофікації водойми [327] та зниженні вмісту кисню у воді.

Оскільки всі риби мають високу чутливість до токсичних речовин в природних водоймах [62, 63, 64], то за нашими даними в модельних умовах це призводить до зменшення вмісту енергетичних сполук в печінці. Оскільки саме вони використовуються для подолання стресових явищ. Але переважно при посиленні антропогенного чинника або зниженні вмісту розчиненого кисню встановлено збільшення індексу печінки в окуневих риб. Цей показник риб, вірогідно, свідчить про наявність певних несприятливих умов у водоймі.

Важливу роль у забезпеченні фізіологічної адаптації відіграє ступінь попереднього накопичення запасних речовин, яке характеризується коефіцієнтом вгодованості [3, 77]. Було встановлено, що найвищим коефіцієнтом вгодованості характеризувалися окуневі риби з досить чистих водойм. Крім того, у цих водоймах повинна бути достатня кількість кормових організмів. Найбільш сприятливими для окуня та судака, як активних хижаків, є умови чистого водосховища. Передусім, завдяки достатній кормовій базі, зокрема наявності значної кількості бичкових риб, тюльки, дрібної плітки та верховодки, якими переважно живляться ці риби у прісних водоймах. Йорж в основному живиться бентосними організмами [6, 337], то для нього лімітуючими чинниками є характер донних відкладів, ступінь їх токсичного забруднення та наявність достатньої кормової бази.

При аналізі ступеня накопичення енергоємних сполук в тканинах окуневих риб, а саме, вмісту глікогену, ліпідів та білків, було встановлено, що з погіршенням

екологічних умов водойми, зокрема при наявності у воді токсичних речовин, зниженні вмісту розчиненого кисню та недостатньому їх забезпеченні кормовими об'єктами, містилося менше ліпідів та білків. Ці речовини переважно використовувалися на лінійний ріст риби.

При погіршенні умов зимівлі риби, зокрема при зниженні вмісту розчиненого у воді кисню, відбувається активне використання глікогену та запасних ліпідів з печінки та м'язів для енергетичного забезпечення проходження адаптивних процесів. Як і у модельних експериментах, за несприятливих умов зимівлі нами встановлено менш суттєве використання глікогену та ліпідів з м'язів йоржем, ніж окунем та судаком.

В умовах більш забрудненої водойми у судака в нагульний період не накопичуються значні запаси ліпідів, проте більший вміст глікогену в тканинах, який може швидко витрачатися при погіршенні умов існування. Аналогічно за дії антропогенних чинників встановлено менший вміст ліпідів та білків у печінці окуня, що вказує на значні енергетичні витрати цих сполук на процеси пристосування до несприятливих екологічних умов, але вміст глікогену був вищим. Йорж за ступенем накопичення енергоємних речовин у більшій мірі реагував на достатність кормової бази у конкретних водоймах.

Таким чином, всі окуневі риби реагували на несприятливі екологічні чинники зниженням накопичення ліпідів у тканинах. При цьому підвищувався вміст глікогену, який може бути швидко використаним на адаптивні потреби. Це свідчить про своєрідну адаптацію окуневих риби до несприятливих екологічних умов.

Відмічені особливості змін загальних фізіолого-біохімічних показників окуневих риби свідчать, що вони перебувають у суттєво відмінних екологічних та токсикологічних умовах та на які риби в нагульний період доволі адекватно реагують.

Всі пристосувальні реакції риби до дії екологічних чинників знаходяться під контролем гормональної системи. Як показали дослідження, кортизол виконує особливо важливу роль в адаптивних процесах окуневих риби до різних чинників.

Зокрема, при зимівлі риби у водоймах, де відбувалося зниження концентрації кисню у воді до 2,3–2,9 мг/дм³, відмічено підвищення вмісту кортизолу у плазмі крові та інших тканинах. При цьому посилюються енерговитрати, зменшується вміст глікогену у м'язах та печінці. Вміст кортизолу у різних тканинах суттєво відмінний, що пов'язано з необхідністю корегування участі кожної тканини та органа в процесах пристосування до діючого чинника.

Крім кортизолу суттєву роль у гормональному регулюванні пристосувальних процесів у окуневих риби відіграють і гормони гіпофізу, зокрема соматотропін та пролактин. Було встановлено, що зі зростанням антропогенного навантаження в окуня та судака відмічалось збільшення вмісту соматотропіну та зниження пролактину. Відомо, що гормон росту сприяє розвитку процесів адаптації риби до тривалої дії несприятливих чинників середовища [235, 275, 276]. Можливо, підвищення вмісту соматотропіну викликало значні затрати ліпідів та білків на прискорений лінійний ріст. Це підтверджується тим, що за масою та довжиною тіла судак з високим рівнем цього гормону в крові (оз. Кирилівське) переважав риби із р. Рось.

Одночасно вміст пролактину в плазмі крові риби протилежний змінам соматотропіну. Низка авторів вказує на зниження вмісту цього гормону за умов антропогенного навантаження [289, 290] та ступеня мінералізації води. Відомо, що загальна мінералізація оз. Кирилівське та р. Рось на 47,2 та 46,6% вища порівняно з оз. Бабіне [322, 323, 325]. За цих умов в окуня та судака відмічався низький рівень пролактину, а у риби з оз. Бабіне встановлено високий вміст цього гормону. Передусім це пов'язано з участю пролактину в осморегуляційних процесах, збільшення або зменшення поглинальної здатності хлоридних клітин зябер.

Проведені дослідження показали важливу участь гормонів щитоподібної залози в процесах адаптації до різних чинників, зокрема тироксину. Так, за збільшення температури води на 5,0 °С та її мінералізації на 45,0% у плазмі крові йоржа та окуня відмічалось зростання вмісту тироксину на 34,1 та 33,4%. Це вказує на важливу участь цього гормону при осмотичних та терморегуляційних процесах, що підтверджується й літературними джерелами [307, 313, 346].

Гормональна система риб нерозривно пов'язана з ферментативною. Гормони сигналізують та ініціюють активізацію чи послаблення різних ланок метаболізму, які відбуваються за участі різних ферментативних систем, зокрема ферментів енергетичного та фосфорного обміну [25, 181, 216].

У подальшому було встановлено, що з погіршенням екологічних умов, зокрема за зниження вмісту розчиненого кисню в зимовий період та за надходження у водойму токсичних сполук, змінюється напрямок дихання з аеробного на анаеробне, про що свідчить зростання активності лактатдегідрогенази в різних тканинах окуневих риб.

Крім того, встановлена важливість АТФ-ази для компенсаторних реакцій на несприятливу зимівлю та антропогенне навантаження. За сприятливих кисневих умов та досить чистої води активність АТФ-ази м'язів та зябер у судака та окуня була на високому рівні. Це пов'язано з тим, що у риб при задовільних умовах не відбувалося пригнічення аеробних окисно-відновних процесів, тому активність АТФ-ази зберігалася на високому рівні. За зниження кисню у воді спостерігалось зменшення активності АТФ-ази, що дозволяло заощадити АТФ, знизити йонний обмін та ізолюватися від несприятливих умов довкілля через пригнічення обміну речовин між зовнішнім та внутрішнім середовищем. У свою чергу за наявності токсичного впливу встановлено зростання активності цього ферменту, що вказувало на посилення йонного обміну в адаптивних цілях у досліджуваних видів.

Найбільш чітко можна встановити силу дії несприятливого екологічного чинника за показником активності лужної фосфатази в тканинах окуневих риб. Встановлено, що під впливом антропогенного навантаження, несприятливих абіотичних чинників зростає активність лужної фосфатази у зябрових пелюстках, печінці судака та окуня, що обумовлює посилення процесів фосфорилювання. У йоржа за зміни екологічних умов відбувається активізація ЛФ лише у печінці. Ступінь активізації цього ферменту у різних видів риб залежить від їх адаптивної здатності та рівня розвитку адекватних компенсаторних реакцій.

За різних екологічних умов змінюється і репродуктивний статус різних видів риб. Саме вплив абіотичних, біотичних та антропогенних чинників визначає

фізіологічну здатність щодо відтворення. Процес відтворення нерозривно пов'язаний із фізіологічним станом риб [124,145], зокрема їх вгодованістю, вмістом накопичених енергоємних сполук, гормональною та ферментативною системами, які забезпечують нормальне існування риб за конкретних екологічних умов. За дії несприятливих антропогенних та абіотичних чинників у досліджуваних видів риб відбуваються зміни в репродуктивних процесах. Вони прослідковуються за ступенем накопичення запасних енергоємних сполук в ікрі, її розмірами та загальною плодючістю риб. У процесі досліджень було виявлено, що за дії несприятливих чинників відбувається зниження депонування в ікрі запасних ліпідів, білків та глікогену і зростання кількості ікринок. Можливо, збільшення кількості ікринок компенсує її низьку якість. Це у подальшому забезпечує стратегію виживання виду за різних екологічних умов та характеризує рівень репродуктивної пластичності.

Узагальнюючи отримані нами результати, можна стверджувати, що екологічні умови суттєво впливають на протікання низки фізіологічних та метаболічних процесів у організмі окуневих риб. Тому наші модельні токсикологічні та натурні дослідження демонструють важливість гормональної та ферментативної систем у забезпеченні пластичності цих видів.

Судак проявляє вразливість та низький рівень опірності відносно дії несприятливих умов існування. За результатами проведених досліджень відмічено це як на морфометричному, так і метаболічному, зокрема гормональному рівнях. Проте, як показали дослідження, судак також має певний рівень пластичності, який дозволяє йому існувати у водоймах, що підлягають негативному впливу антропогенних та абіотичних чинників.

Окунь відзначався високим рівнем пластичності на різних рівнях адаптації до впливу навколишнього середовища. Це, в свою чергу, вказує на широкі межі адаптивного потенціалу окуня щодо впливу негативних чинників середовища, в протилежність судаку, і можливість його існування в багатьох водоймах, які підлягають суттєвому антропогенному впливу. Здатність до екологічного поліморфізму окуня відмічається вже за морфометричними ознаками. Крім того,

цей вид демонструє високий рівень життєздатності відносно впливу різних токсикантів. У природних умовах було встановлено, що окунь за рахунок своїх фізіологічних та метаболічних особливостей заселяє водойми з різкими перепадами кисневого режиму, з високим вмістом сполук азоту та при істотних змінах йонного складу води тощо.

Йорж, як відносно чутливий до зміни екологічних чинників вид демонструє певний рівень пластичності відносно негативного впливу на організм. Зокрема – це набір низки фізіолого-біохімічних показників, які забезпечують йому адаптивний захист до дії на нього токсикантів різної хімічної природи та здатність витримувати несприятливі умови у природних популяціях. Це дає змогу йоржу активно поширюватися в межах існуючих ареалів та частково розширювати їх за рахунок особливостей та пластичності його метаболізму.

Таким чином, розглянувши широкий спектр характеристик пристосувальних процесів різних за типом чутливості та метаболізму представників родини окуневих, нами було встановлено, що найбільші межі витривалості до зміни екологічних чинників середовища властиві окуню. Зважаючи на те, що окунь заселяє різні за екологічними характеристиками водойми, його доцільно використовувати, як модельний тест-об'єкт. Фізіологічна пластичність окуня за низкою біохімічних показників розширює наші уявлення про екологічну валентність видів, які мешкають у водоймах, що перебувають під впливом антропогенного впливу.

ВИСНОВКИ

На підставі багаторічних натурних та експериментальних досліджень встановлено, що у формуванні пластичності різних видів риб до змін екологічних умов існування важливу роль відіграють як морфо-фізіологічні ознаки, так і фізіолого-біохімічні процеси адаптації. Вони забезпечують ступінь адекватності реакції організму на зміни чинників зовнішнього середовища.

1. Встановлено, що за пластичними та меристичними ознаками окунь характеризується широкими межами екологічної пластичності (різниця в 6–11 ознаках). Судак відзначається низьким рівнем фенотипічної мінливості (3–6 ознак), йорж займає проміжне положення між двома зазначеними видами (5–8 ознак).

2. За ступенем резистентності до дії токсикантів (дихромат калію та фенол) окунь є найбільш стійким видом. Життєздатність його молоді під впливом референтних токсикантів – дихромату калію (100 мг/дм^3) та фенолу (12 мг/дм^3) – істотно вища в 1,4 та 3,1 рази і у 1,8 та 2,2 рази, ніж йоржа та судака відповідно. Судак є найбільш вразливим до дії цих токсикантів.

3. Індекси печінки та селезінки окуневих риб вірогідно підвищуються при зниженні вмісту розчиненого кисню, посиленні евтрофікації водойм та токсичного навантаження.

4. За дії дихромату калію ($2,5\text{--}12,5 \text{ мг/дм}^3$) та фенолу ($0,2\text{--}2,0 \text{ мг/дм}^3$) зростає вміст кортизолу у плазмі крові окуня від 148 до 731 нМоль/дм^3 , у йоржа від 188 до 700 нМоль/дм^3 . Проте в судака його вміст знижується від 200 до 18 нМоль/дм^3 .

5. Під впливом дихромату калію та фенолу у всіх риб зменшується вміст тироксину від 185 до 36 нМоль/дм^3 та активізується лактатдегідрогеназа від 900 до 2250 МОд/дм^3 . Це вказувало на зниження інтенсивності перебігу окисно-відновних процесів і на посилення гліколітичних шляхів генерування енергії. В окуня та йоржа зазначені процеси відбувалися активніше, ніж у судака.

6. Зниження вмісту розчиненого кисню у воді до $2,3\text{--}2,9 \text{ мг/дм}^3$ спричиняє зменшення вмісту глікогену та ліпідів у печінці окуневих риб (від 82,1–118 до 26,9–40 мг/г), які використовувались на пристосувальні процеси для забезпечення тканинного гомеостазу в умовах гіпоксії.

7. Зі зниженням вмісту розчиненого кисню до 2,3–2,9 мг/дм³ зростає вміст кортизолу у плазмі крові всіх досліджуваних видів. При цьому також збільшується активність ЛДГ, що вказує на посилення процесів гліколізу.

8. У більш забрудненій водоймі (оз. Кирилівське) у порівнянні з більш чистими (Середнє Білоцерківське водосховище, оз. Бабине) вміст соматотропіну у плазмі крові судака та окуня зростає в 2,4 рази та знижується вміст пролактину в 2,6 рази. Це свідчить про активну участь цих гормонів у розвитку компенсаторних та адаптивних реакцій у риб.

9. За погіршення екологічних умов в судака зростає активність лужної фосфатази у печінці та зябрах, К, Na–АТФази у м'язах та зябрах, в окуня – активність цих ферментів збільшується в зябрах та печінці. У йоржа вони активізовувались лише у тканинах печінки. Це вказує на видоспецифічність змін активності цих ферментів.

10. За активізації фізіолого-біохімічних процесів, при адаптації риб до впливу антропогенного навантаження збільшується плодючість окуневих риб на 19,0–42,9%, що є одним з компенсаторних механізмів підтримки чисельності риб за цих умов.

11. За рівнем життєздатності, морфо-фізіологічної мінливості, активності процесів фізіолого-біохімічної адаптації до дії несприятливих чинників окунь є найбільш резистентним та екологічно пластичним видом, який здатний активно поширювати ареал розповсюдження та домінувати в іхтіоценозах. Судак звичайний характеризується більш вузькими межами адаптивних можливостей.

12. Встановлено, що найбільш адекватно відображає та характеризує фізіологічний стан окуневих риб вміст гормонів, а саме: кортизолу, трийодтироніну, тироксину, соматотропіну та пролактину. Ці показники дозволяють оцінити ступінь екологічної пластичності цих видів риб.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ФАХОВОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Лукьяненко В.И. Экологические аспекты ихтиотоксикологии / В.И. Лукьяненко. – М.: Агрпромиздат, 1987. – 240 с.
2. Хильчевский В.К. Экологические аспекты выноса с речным стоком химических веществ в водные объекты бассейна Днепра / В.К. Хильчевский, Р.В. Хильчевский, М.С. Гороховская // Водные ресурсы. – 1999. – Т. 26, № 4. – С. 506–511.
3. Влияние рыбного хозяйства на биологическое разнообразие в бассейне реки Днепр / В.Д. Романенко, С.А. Афанасьев, В.Б. Петухов [та ін.]. – К.: Академперіодика, 2003. – 186 с.
4. Федоненко О.В. Вплив антропогенних факторів на стан промислової іхтіофауни Запорізького водосховища : автореф. дис. ...доктора б. н : спец. – 03.00.16. «екологія» / О.В. Федоненко. – Одеса, 2010. – 34 с.
5. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Круглороті (Cyclostomata). Риби (Pisces) / [Булахов В.Д, Новіцький Р.О, Пахомов О.Є, Христов О.О.]. – Д.: В-во ДНУ. – 2008. – 304 с.
6. Червона книга України. Тваринний світ / [під загальною ред. чл.-кор. І.А. Акімова]. – К.: Глобалконсалтинг. – 2009. – 600 с.
7. Немова Н.Н. Механизмы биохимической адаптации у водных организмов / Н.Н.Немова // Экологические и эволюционные аспекты. – 2010. – С. 198–214.
8. Efford I.J. Facing the challenges of invasive alien species in North America / I.J. Efford, C.M. Garcia, J.D. Willian // Global biodiversity. – 1997. – Vol. 7 (1). – P. 25–30.
9. Богуцкая Н.Г. Разширение ареалов пресноводных рыб в водоемах России / Н.Г. Богуцкая, А.М. Насека // Про-грама Института зоологии РАН. – 2002. – №296. – С. 21–30.
10. Слинько Ю.В. Закономерности и механизмы расселения рыб в пресноводных экосистемах рек русской равнины понто-каспийского стока / Ю.В. Слинько // Тези IV міжнар. іхтіологічної наук-практ. конф. «Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології» (Одеса, 7–11 вересня 2011р.). – 2011. – С. 198–201.
11. Бігун В.К. Живлення та харчова поведінка ротана у природному ареалі та водоймах західного полісся України *Perccottus glenii*: (Perciformes Odontobutidae) /

В.К. Бігун // Мат. второй междунар. научн. конф. «Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути методы решений», (Україна, Херсон, 24–27 августа 2008 г.). – 2008. – С. 64– 69.

12. Активність лактатдегідрогенази у деяких видів риб з різних популяцій / О.Г. Зінковський. О.С. Потрохов, Ю.М. Худіяш, В.П. Пустовгар // Наук. зап. Тернопільського нац. пед. ун-ту. ім. В.Гнатюка. Сер.: Біологія. – 2011. №2 (47). – С. 182–186.

13. Немова Н.Н. Эколого-биохимическое тестирование водоемов по состоянию рыб / Н.Н. Немова, Р.У. Высоцкая, В.С. Сидоров // Тезисы докладов Всеросс. конф. «Научные аспекты экологических проблем России»– Москва-СПб. – 2001.– 41с.

14. Nemova N.N. Biochemical markers of pollution effect in the fish from water ecosystems of Karelia (Russia) / N.N. Nemova // Toxicol. Lett. – 2007. – Vol. 172. – P. 176.

15. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб / В.С. Кирпичников // Л.: Наука, 1987. – 520 с.

16. Щербуха А.Я. Іхтіофауна України у ретроспективі та сучасні проблеми збереження її різноманіття / А.Я. Щербуха // Вестн. зоол. – 2004. – Т.38 (3). – С. 3–18.

17. Hochacka P.W. Biochemical adaptation mechanism and process in physiological evolution / P.W. Hochacka, G.N. Somero // New York, London Oxford University Press US, 2002. – 466 p.

18. de la Torre F.R. Assessment of the pollution impact on biomarkers of effect of a freshwater fish. / F.R. de la Torre, A.Salibian, L. Ferrari // Chemosphere. – 2007. – Vol. 68. – P. 1582–1590.

19. Лукин А.А. Особенности адаптивных реакций рыб в условиях антропогенного стресса / А.А.Лукин // Первый конгресс ихтиологов России: Тез. докл. – Астрахань. – 1997. –159 с.

20. Моисеенко Т.И. Стратегия ответов организма и популяций рыб на антропогенный стресс / Т.Т. Моисеенко // Междунар. научн. конф. и выездная научная сессия. «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и

растительного мира почвенного покрова Восточной Феноскандии» (Россия, Петрозаводск, 6–10 сентября 1999 г.). – 1999. – С. 243–282.

21. Немова Н. Н. Оценка состояния водных организмов по эколого-биохимическому статусу / Н.Н. Немова // Междунар. научн. конф. «Северные территории России: проблемы и перспективы развития» (Россия, Архангельск, 23–26 июня 2008 г.). – 2008. – С. 995–998.

22. Моисеенко Т.И. Экотоксикологический подход к оценке качества вод / Т.И. Моисеенко // Водные ресурсы. – 2005. – Т. 32 (2). – С. 184–195.

23. The use of biomarkers to assess the impact of pollution in coastal environments of the Iberian Peninsula. Practical approach / M.D. Cajaraville, M.J. Bebianno, J. Blasco [et al.] // Sci total environ. – 2000. – Vol. 247. P. – 295–311.

24. Eel ATPase activity as biomarker of thiobencarb exposure / E.Sancho, C. Fernandez-Vega, M.D.Ferrando, E. Andreu-Moliner // Ecotoxicology of Environmental Safety. – 2003. – Vol. 56. – P. 434–441.

25. Varadarajan R. Biochemical effects of different phenolic compounds on oreochromis mosambicus (Peters) / R. Varadarajan. Doctor of philosophy in biochemistry: Cochin-682016 // Remya Varadarajan. – Indis., 2010. – 250 p.

26. Martinez-Porchas M. Cortisol and glucose: Reliable indicators of fish stress / M. Martinez-Porchas, L.R. Martinez-Cordova, R. Ramos-Enriquez // Pan-American Journal of Aquatic Sciences. – 2009. – Vol. 4 (2). – P. 158–178.

27. Рощина О.В. Анализ сезонной динамики активности сывороточных ферментов морского ерша *Scorpaena porcus* / О.В. Рощина // Вопросы рыболовства. – 2010. – Т. 11 (3). – С. 413–469.

28. Trujillo-Jiménez P. Assessing the health condition profile in the freshwater fish *Astyanax aeneus* in Champoton river, Mexico / P. Trujillo-Jiménez, J.E. Sedeño-Díaz, E. López-López // Journal of Environmental Biology. – 2014. – Vol. 35. – P. 137–145.

29. Шахматова О.А. Отклик гидробионтов на стрессовые факторы морских экосистем / О.А.Шахматова // Экосистемы их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып.7. – С. 98–113.

30. Руднева И.Н. Применение биомаркеров рыб для экологической диагностики водной среды / И.Н. Руднева // Риб. хоз-во Укр. – 2006. – Вип. 1. С. 20–23.
31. Иванов А.П. Рыбоводство в естественных водоемах / А. П. Иванов. – М.: Агропромиздат, 1988. – 368 с.
32. Рудик Леуська Н.Я. Вплив факторів зовнішнього середовища на продуктивні властивості популяцій промислово-цінних видів риб Жулинської затоки Кременчуцького водосховища / Н.Я. РудикЛеуська., О.В. Віденко // Міжвідомчий тематичний науковий збірник «Рибне господарство», вип.. 67. – К.: 2009. – С.178–181.
33. Кошелев Б.В. Экология размножения рыб / Б.В. Кошелев. – М.: Наука, 1984. – 307с.
34. Тимченко В.М. Экологическая гидрология водоемов Украины // В.М. Тимченко. – К.: Наукова думка, 2006. – 384 с.
35. Романенко В.Д. Комплексна оцінка екологічного стану басейну Дніпра / [В.Д. Романенко, М.Ю. Євтушенко, П.М. Линник [та ін.]. – К.: Ін – т. гідробіології НАНУ, 2000. – 103 с.
36. Романенко В.Д. Основы гідроекології / В.Д.Романенко. – К.: Обереги – 2001. – 728 с.
37. Тищенко П.Я. Сезонная гипоксия Амурского залива (Японское море) / [П.Я. Тищенко, В.Б. Лобанов, В.И. Звалинский [и др.] // Изв. ТИНРО. – 2011. – Т. 165. – С. 136–157.
38. Линник П.Н. Тяжелые металлы в поверхностных водах Украины: содержание и формы миграции / П.Н. Линник // Гидробиол. журн. – 1999. – Т. 35, №1. – С. 22–42.
39. Kori-Siakpere O. Biochemical response of the African catfish: *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) to sublethal concentrations of potassium permanganate / O. Kori-Siakpere, B.R. Ikomi, M.G. Ogbe //Annals of Biological Research. – 2011. – Vol. 2 (2) – P. 1–10.
40. Metabolical changes induced by chronic phenol exposure in *Brycon cephalus* (teleostei:), juveniles / [Hori T.S.F, Avilez L.M, Inoue L.K, Moraes G.] // Comp. Biochem. Physiol. – 2006. – Vol. 143(1). – P. 67–72.

41. Cyr N.E. Identifying hormonal habituation in field studies of stress / N.E.Cyr, L.M.Romero // Gen. Comp. Endocrinol. – 2009. – Vol. 161. – P. 295–303.
42. Disentangling the effects of environment and life history stage on corticosterone modulation in Costa Rican rufous-collared sparrows, *Zonotrichia capensis costaricensis* / D.S. Buschю, A.A. Addisю, A.D. Clarkю, J.C.Wingfield // Physiol. Biochem. Zool – 2010. – Vol. 83. – P. 87–96.
43. Поляков Г.Д. Методы изучения и некоторые закономерности внутривидовой межпопуляционной изменчивости морфологических признаков рыб на примере судака / Г. Д. Поляков, Н. К. Каневская // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М., – 1979. – С. 195–219.
44. Баранов В. Ю. Морфометрический анализ речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) на Урале / В. Ю. Баранов // Конф. молодых учёных «Экология в меняющемся мире» (Екатеринбург, 24–28 апреля 2006 г.).– Екатеринбург, 2006.– С. 7–15.
45. Рюкшиев А.А. Сравнительная экологическая характеристика судака *Sandre luciorperca* (L.) в естественном ареале водоемов вселения (на примере Карелии): автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук : спец. 03.00.16. «Экология» / А.А. Рюкшиев. – Петрозаводск, 2011. – 24 с.
46. Кирпичников В.С. Генетические основы селекции рыб / В.С.Кирпичников. – Л.: Наука, 1979. – 392 с.
47. Попова И.В. Изменчивость морфометрических показателей у речного окуня (*Perca fluviatilis* L.) в пределах ареала / И.Я. Попова, В.Л. Андреева, И. П. Макарова [и др.]. // Биология речного окуня. – М., 1993. – С. 4–55.
48. Демченко В.О. Теоретичні та практичні аспекти проблеми використання риб як індикаторів стану гідроекосистем на прикладі Азовського моря) / В.О. Демченко // Наук, зап. Тернопільського. нац. пед. у-ту ім. В. Гнатюка. Сер.: Біологія. Спец. Вип. «Гідроекологія». – 2011. – № 2(47). – С. 25–30.
49. Сабодаш В.М.. Йорж звичайний (*Gymnoserphalus cernuus* (L.)) як індикатор стану екосистем малих річок / В.М. Сабодаш., А.О. Циба // Вісник Житомирського пед. ун-ту. – 2003. – Вип. 11.– С. 253–258.

50. Тропин Н.Ю. Морфометрическая характеристика окуня (*Perca fluviatilis* L.) Кубенского озера / Н.Ю. Тропин, Е.В. Сажин // Тезисы Шестой Всерос. межд. конф. «Биоразнообразие пресноводных и морских экосистем». – (Мурманск, 2007). – Мурманск. – 2007. – С. 143–146.
51. Баранов В.Ю. Анализ закономерностей фенотипической изменчивости в естественных и антропогенных условиях на примере уральских популяций леща и речного окуня: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.06 / Баранов Вадим Юриевич. – Екатеринбург, 2007. – 25 с.
52. Дребуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб / Ю.Ю. Дребуадзе. – М.: Наука, 2001. – 276 с.
53. Столбунув И.А. Внутривидовая морфологическая изменчивость пресноводных рыб умеренных и тропических широт / И.А. Столбунув // Вісник Дніпропетровського ун-ту. Серія Біологія. Екологія. – 2009. – В. 17, Т. 2. – С. 95–101.
54. Stolbunov L.A. Behavioral differences of various ecological groups of roach *Ruttinus ruttinus* and perch *Perca fluviatilis* / L.A. Stolbunov, D.D. Pavlov // Journal of ichthyology. – 2006. – V. 46 (2). – P. 215–219.
55. Лукьяненко В.И. Общая ихтиотоксикология / В.И. Лукьяненко. – М.: Пищев. промышленность, 1983. – 320 с.
56. Дорохова И.Н. Особенности морфофизиологических и биохимических параметров печени морского ерша из бухт с различным уровнем загрязнения / И.Дорохова, Ю. Новоселова // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Экология физиология и биохимия водных организмов: Обзор статей. Петрозаводск – 2010. С.44–47.
57. Тропин Н.Ю. Влияние специфики условий обитания на популяционные показатели окуня рек Вожеги и Лежи (Вологодская область) / Н.Ю. Тропин // Доклады Моск. общества испытателей природы – Т. 38: Биотехнология – охрана окружающей среды (под. ред. Садчикова А.П., Котелевцева С. В.). – М.: Изд-во Графикон, 2006. – С. 233–234.

58. Семенов Д.Ю. Морфологическая характеристика окуня (*Perca fluviatilis* L.) Центральной части Куйбышевского водохранилища / Д.Ю. Семенов, В.А. Назаренко // Бюл. Самарская Лука. – Самара: Самарский научный центр, 2004. – С.312–319.
59. Цыба А.А. Влияние техногенных факторов на некоторые виды рыб р. Стугна (на примере ерша (*Gymnoscephalus cernuus* L.)) / А.А. Цыба // Тезисы Всеукр. конф. молодых учёных «Актуальные вопросы современного естествознания» (Симферополь, 11–13 апреля 2003 г.). – Симферополь. –2003. – С. 92.
60. Nassr-Allah H. Physiological and histopatological alterations induced by phenol exposure in *Oreochromis aureus* juveniles / H. Nassr-Allah, A. Abbel-Hameid // Turkish journal of fisheries and aquatic sciences. – 2007. – Vol. 7. – P. 131–138.
61. Федоров Е.Ф. Эколого-морфологическая характеристика ихтиофауны реки Ишим на юге Тюменской области / Е.Ф. Федоров, Н.А. Калинин // Вестник Тюменского гос. ун-та. – 2011. – № 6. – С. 70–71.
62. Коновалов А. Ф. Морфопатологическая индикация популяции судака Белого озера / А.Ф. Коновалов // VII Молодежная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии». Тезисы докладов. – Т. 2. – Сыктывкар, 2000. – С.104–105.
63. Крупень И.М. Морфофизиологические особенности ерша *Gymnoscephalus cernuus* (L.) из различных условий обитания: автореф. дис. на соиск. научной степени канд. биол. наук : спец. 03. 00.10 «Ихтиология» / И.М. Крупень. – Петрозаводск. 1999. – 24 с.
64. Коновалов А.Ф. Роль судака (*Stizostedion lucioperca* (L.)) в экосистемах крупных озер Вологодской области: автореф. дис. на соиск. учен. степ, канд. биол. наук : спец. 03.00.16 «экология», 03.00.10 «ихтиология» / А.Ф. Коновалов. – Петрозаводск, 2004. – 27 с.
65. Промыслово-биологическая характеристика судака *Sander lucioperca* (L.) в верхней части Волжского плеса Куйбышевского водохранилища / В.А. Кузнецов, В.Н. Григорьев, И.Ф. Галанин, В.В. Кузнецов // Известия Самарского научн. центра Российской академии наук. – 2012. – Т. 14(8). – С.1894–1897.

66. Bolotova N. L., Konovalov A. F. Morphopathologic analysis of zander *Stizostedion luciperca* (L.) in Beloe Lake / N.L. Bolotova, A.F. Konovalov // Verh. Internal. Verein. Limnol. – Stuttgart, 2002. – Vol. 28. – P. 1609–1612.
67. Решетников Ю.С, Попова О.А. Рыбы как тест-объект для оценки состояния экосистем / Ю.С.Решетников, С.А. Попова // Мат. Всерос конф с междунар участием «Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптации гидробионтов» (Борок, 22–27 сентября). – Борок. – 2012. – С. 308–312.
68. Lang T. Liver histopatology in Baltic flounder (*Platichthys fleus*) as indicator of biological effects of contaminants / T. Lang, W. Wosniok, J. Barsiene [et al.] // Marine pollution bulletin. – 2006. – Vol. 53. – P. 488–496.
69. Кузьминова Н.С. Индексы печени и селезенки как биоиндикаторы состояния черноморских рыб / Н.С. Кузьминова, Л.П. Салехова // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: сб. материалов конф. – 2007., Петрозаводск. – Петрозаводск, 2007. – С. 81–82.
70. Дзюбук И.М. Морфофизиологические исследования ерша Лахтинской губы Онежского озера / И.М. Дзюбук, Е.А. Клюкина // Материалы III Международной конференции с элементами школы для молодых ученых, аспирантов и студентов 2010 года «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов» (Россия, Петрозаводск, 22 – 27 сентября, 2010 г.). –, 2010. – С.46–47.
71. Новоселова Ю.В. Физиолого-биохимические показатели морского ерша (*scograena porcus*) как индикаторы хронического загрязнения окружающей среды / Ю.В. Новоселова, И.И. Дорохова // Мат. II Междунар. научной конф. «Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы исследований – 2 » (Украина, Херсон, 24 – 27 августа 2008 г.). – 2008. – С. 302–307.
72. Butchiram M.S. Studied on the histopathological changes in selected tissues of fish *Labeo rohita* exposed to phenol / [Butchiram M.S, Vijaya M.Kumar, Tilak K.S.] //J. of environmental biology. – 2007. – Vol. 34. – P. 247–251.
73. Сергеева С.Г. Особенности патологических изменений в печени судака Азовского бассейна / С.Сергеева, Л.Бугаев // Материалы III Всероссийской конф.

по водной токсикологии, посвященной памяти Б.А. Флерова «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы» (Россия, Борок, 11 – 16 ноября. 2008 г.). – С. 150–153.

74. Кузьмина Н.С. Видовые сезонные и половые отличия индекса селезенки некоторых видов черноморских рыб и его подверженность антропогенному фактору / Н.С. Кузьмина // Вестник зоологии – 2008. – Т. 42(2). – С. 135–142.

75. Моисеенко Т. И. Морфофизиологические перестройки организма рыб под влиянием загрязнения (в свете теории С. С. Шварца) / Т.И.Моисеенко // Экология – 2000. – № 6. – С. 463–472.

76. Шакирова Г.Р. Морфологические изменения печени, почек, сердца окуня *Perca fluviatilis* L. и щуки *Esox lusio* l. из озера Асылкуль в результате загрязнения воды тяжелыми металлами / Г.Р. Шакирова, Ф.Х. Бактатева // Изв. Оренбургского гос. аграрного ун-та. – 2010. – №2. – С. 117–180.

77. Єсіпова Н. Б. Індикаторні показники екологічного стану популяцій риб / Н.Б. Єсіпова, О.В. Федоненко // Вісник Дніпропетровського університету. Серія Біологія. Екологія. – Вип. 13. – Т. 1. – Д.: ДНУ, 2005. – С. 56–60.

78. Федоненко О.В. Абсолютна популяційна плодючість судака (*Stizostedion luciorega*) у Запорізькому водосховищі / О.В. Федоненко, О.А. Олешко // Матер. III Міжнар. конф «Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах» (Україна, Дніпропетровськ, 4–6 жовтня 2005 р.). – 2005. – С. 85–86.

79. Guerriero G. Stress biomarkers and reproduction in fish / G.Guerriero, G.Garcia // Fish environ. – 2006. –Vol. 2. – P. 665–692.

80. Захарченко І.Л. Умови відтворення судака у Каховському водосховищі / І.Л. Захарченко // Рибне гос-во, вип. 63. – К.: 2004. – С. 83–89.

81. Адаптивный потенциал репродуктивных систем рыб в экологически трансформированных водоемах /Н.М.Абдулаева, О.Н. Маренков, Е.В. Федоненко [и др.] // Мат. VII наук.-практ. іхт. конф. «Сучасні проблеми теоретичної та практичної іхтіології» (Україна, Мелітополь-Бердянськ, 10–13 вересня 2014 р.). – 2014. – С. 10–12.

82. Сондак В.В. Особливості формування стресових ситуацій та ризику виживання аборигенної іхтіофауни в поверхневих водах України / В.В. Сондак // Доп. НАН України – 2008. – № 7 – С.191–200.
83. Responses of *Cyprinus carpio* (Linn.) to sub-lethal concentration of Cypermethrin: Alterations in protein metabolism profile / [David M, Mushigeri S. B, Shivakumar R, Philip G.] // Chemosphere – 2004. – Vol. 56. – P. 347–352.
84. Fatma A.S. Environmental pollution-induced biochemical changes in tissues of *tilapia zillii*, *Solea Vulgaris* and *mugil carpito* from lake Qarun, Egypt / A.S. Fatma, M.N.S. Gad // Global Veterenaria. – 2008. – Vol.2 (6). – P. 327–336.
85. Фосфоліпідний склад печінки та зябер риб як індикатор екологічного стану поверхневих вод річок Тернопільщини / [Лаврін Е.З., Бияк В.Я., Хоменчук В.О., Курант В.З.] // Біологія тварин. – 2014. – Т. 16 (2). – С. 56–65.
86. Дерун А. Порівняльна характеристика деяких біохімічних показників тканин та органів плітки і карася Запорізького водосховища / А. Дерун, О. Федоненко // Матеріали міжнарод. наук-практ. конф. студентів, аспірантів та молодих вчених. “Шевченківська весна”. – Вип. V, ч. I. – Київ, 2007. – С. 23–24.
87. Cicik B. The effects of cadmium on levels of glucose in serum and glycogen reserves in the liver and muscle tissues of *cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) / B.Cicik, K.Engin // Turk J. vet. – 2005. – Vol.29. – P.113–117.
88. Changes in carbohydrate metabolism in the eel *Anguilla anguilla* during short-term exposure to diazinon / J.J. Ceron, E. Sancho, M.D. Ferrando [et al.] // Toxicol. Environ. Chem. – 1997. – Vol. 60. – P. 201–210.
89. Jyothi B. Effect of phorate on certain protein profiles of serum in freshwater fish, *Clarias batrachus*. / B.Jyothy, G.Narayan // J. Environ. Biol. – 1997. – Vol.18. – P. 137–140.
90. Neft H.M. Use of biochemical measurement to detect pollutant-mediated damage to fish. ASTM. / H.M. Neft // Spec tech. publ. – 1985. – Vol. 854. – P. 155–183.
91. Martin D. P. P. Biochemical Study of freshwater fish *Catla catla* with reference to mercury chloride / D.P.P. Martin, S. Arivoli // Iran. J. Environ. Health Sci. Eng. – 2008. – Vol. 5 (2). – P. 109–116.

92. Padmavathy P. Quantitative changes of glycogen and lactin in muscle, blood and liver tissues of oreochromis mossambicus under hypoxia and recovery / P. Padmavathy, N. Ramanathan // J. Veterinary Animal Sci. – 2010. – Vol. 6, № 2, P. 54–59.
93. Effects of diazinon on biochemical parameters of blood in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Pesticide / [Banaee M, Sureda A, Mirvaghefi A. R, Ahmadi K.] // Biochemistry and Physiology. – 2011. – Vol. 99. – P. 1–6.
94. Candravathy V. M. Lead nitrate exposure changes in carbohydrate metabolism of freshwater fish / V.M. Candravathy, S.N.Reddy // J. Env. Biol. –1991. – Vol.17. – P. 75–79.
95. Thyroid hormone modifies the metabolic response of air-breathing perch (*Anabas testudineus* Bloch) to nimbecidine exposure / M. C. S. Peter, E. K. Joshua, V. Rejitha, V. S. Peter // J Endocrinol Reprod 13. – 2009. – Vol. 1 – P. 27–36.
96. Sachar A. Effect of Inorganic Pollutant (Nitrate) On Biochemical Parameters of the Fish, *Aspidoparia Morar* / A. Sachar, S. Raina // International Journal of Innovative Research in Science, Engineering and Technology. – 2014. – Vol. 3, № 5. – P. 12568–12573.
97. Bakthavathsalam R Changes in the content of glycogen and its metabolities during acute exposure of *Anabas testudineus* (Bloch) to furadan / R. Bakthavathsalam, Y.Srinivasareddt // J. Biosci. – 1982. – Vol. 4(1). – P. 19–24.
98. Мехед О.Б. Вплив зенкору на вміст глюкози та активність ферментів глюконеогенезу у тканинах коропа лускатого (*Cyprinus carpio* L.) за різних температур / О.Б. Мехед, Б.В Яковенко, А.О. Жиденко // Укр. біохім. журн. – 2004. – Т. 76, № 3. – С. 110–113.
99. Богдан В.В. Особенности липидного обмена у карпа в условиях низких температур / В.В. Богдан // Тр. Междунар. конф. “Инновации в науке и образовании – 2005”. – Калининград, 2005. – С.121–125.
100. Krishna MV. Studies on lipid profiles of fish liver on acclimation to acidic medium / M.V. Krishna, M.Bhaskar, S.J. Govindappa // Environ. Biology. – 1994. –Vol. 15. – P. 269–273.

101. Toxic Effect of Nuvan (Organophosphate) on Blood Biochemistry of Freshwater Fish *Clarias batrachus* / R.K. Gautam, S. Shakya, I. Shamim, V. Khajuria // Int. J. Interdisciplinary. – 2014. – Vol. 1, № 5. – P. 1–7.
102. Fluoride induced changes in carbohydrate metabolism in the tissues of fresh water carb *Barytelphusa guerini*, / [Reddy S.L.N, Venugopal N.B.R.K, Reddy A.N., Ramana Rao J.V.] // Ecotoxicology and Environmental Safety. – 1989. – Vol. 18. – P. 59–66.
103. Acute toxicity of phenol to the fresh water fish *Catla catla*, *Labeo rohita* and *Ciprinus mrigala* / [Tilak K.S. Veeraiah K, Butchiram M.S, Thuthujii P.B.] // J. ecotoxicol environ monit. – 2006. – Vol.16. – P. 311–316.
104. Thirumavalavan R. Effect of cadmium on biochemical parameters in fresh water fish, *Oreochromis mossambicus* / R. Thirumavalavan // Asian Journal of Science and Technology. – 2010. – Vol. 5. – P.100–104.
105. Acclimation of *S. aurata* to various salinities alters energy metabolism of osmoregulatory and nonosmoregulatory organs / S. Sangiao-Alvarellos, R. Laiz-Carrion, J.M, Guzman [et al.] // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. – 2003. – Vol. 285. – P.897–907.
106. Мехед О.Б. Активность некоторых ферментов углеводного обмена в тканях сеголеток и двухлеток карпа в осенний период / О.Б. Мехед, Б.В. Яковенко, А.А. Жиденко // Гидробиол. журн. – 2004 – Т. 40, № 3. – С. 83–89
107. Regulation of glucogen metabolism in gill and liver of the euryhaline tilapia (*Oreochromis mossambicus*) during acclimation to seawater / J.C. Chang, Y.C. Tseng, O. Baka [et al.] – J.Exp.Biol. – 2007. – Vol. 210. – P. 3494–3504.
108. Ramesh M. Effect of vegetable factory effluent on alkaline phosphatase activity in a fresh water teleost fish *Cyprinus carpio* var. *communis* / M. Ramesh, R. Manavalaramanujam, K. Sivakumari // Indian. J. Environ. Hlth. – 1994. – Vol. 36, № 3. – P.192–196.
109. Margarat A. Abtodotal recovery ion carbohydrate metabolism of mercury in toxicated mice *Mus musculus* (L.) / A. Margarat, G. Jagadeesan // Uttarpradesh. J. Zoo.– 1999. – Vol. 19. – P. 196–198.

110. Accumulation and effects of aromatic and chlorinated hydrocarbons in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*) caged in a polluted fjord (Sirfjorden, Norway) / A. Goksyr, J. Beyer, A.M. Husiy [et al] // *Aquat. Toxicol.* – 1994. – Vol. 29. – P. 21–35.
111. Липидный состав и некоторые показатели перекисного окисления липидов в печени рыб в условиях антропогенной нагрузки / О.Б. Васильева, М.А. Назарова, П.О. Рипатти, Н.Н. Немова // Мат. Всерос конф с междунар участием «Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптации гидробионтов» (Россия, Борок 12 сентября 2012 г.). – 2012. – С. 60–65.
112. Кириллов В.Н. Особенности липидного обмена в организме рыб в условиях повышенной минерализации воды / В.Н.Кириллов // *Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство.* – 2009. – № 1. – С. 132–133.
113. Стан популяцій промислових видів хижих рыб з різних за екологією ділянок Запорізького (Дніпровського) водосховища / [Федоненко О.В, Єсіпова Н.Б, Шрамук Т.С, Ананьєва Т.В.] // *Рибне го-во.* – 2009. – Вип. 67. – 201–205.
114. Acute effects of glyphosate herbicide on metabolic and enzymatic parameters of silver catfish (*Rhamatia quclen*) / [Gluszczak L, Miron S, Moraes B, Simoes R.] // *Comp biochem. Physiol.* – 2007. – Vol. 146. – P. 519–524.
115. Особливості дії гумінових кислот на фізіолого-біохімічний статус на бичка-пісочника / О.С. Потрохов, О.Г. Зінковський, Ю.М. Худіящ [та ін.]. // Мат. Між нар наук-практ дист конф. «Проблеми функціонування та підвищення біопродуктивності водних екосистем» (Україна, Дніпропетровськ, 24–25 квітня 2014р.). – 2014.– С.139–142.
116. Попова О.А. Реакция хищных рыб на изменение условий обитания под влиянием деятельности человека / О.А. Попова // *Изменение структуры рыбного населения евтрофируемого водоема.* – М.: Наука, 1982 б. – С. 146–160.
117. Попова Е.М. Ліпіди як компонент адаптації рыб до екологічного стресу / Е.М. Попова, І.В. Козій // *Рибогосподарська наука України.* – №1. – 2007. – С. 49–56.
118. Study on biochemical changes in the freshwater fish, *Catla catla* (Hamilton) exposed to the heavy metal toxicant cadmium chloride / [Sobha K, Poornima A, Harini P,

Veeraiah K.A.] // Katmandu univer J. engineering and technology.– 2007. – Vol. 1, № 4. – P. 1–11.

119. Федоненко О.В. Біохімічний склад тканин хижих риб з різних біотопів Запорізького водосховища / Федоненко О.В, Ананьєва Т.В. // Матер. міжнар. наук. конф «Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття».– Львів, 2008. – С. 11–12.

120. Федоненко, Т.В. Некоторые аспекты энергетического и пластического обмена у промысловых рыб Запорожского водохранилища в условиях загрязнения тяжелыми металлами / Федоненко, Т.В. Ананьева, Т.С. Шарамок // Мат. Всерос конф с междунар участием. «Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптации гидробионтов», 12 сентября 2012 г., Борок. – Борок, 2012. – С.182–184.

121. Ананьєва Т.В. Біохімічний склад тканин промислових риб Запорізького водосховища в умовах антропогенного забруднення / Т.В. Ананьєва, К.Г. Лісова // Мат.наук-практ дистанційної конференції. «Проблеми функціонування та підвищення біопродуктивності водних екосистем», (Україна, Дніпропетровськ 24–25 квітня 2014 р.). –2014. – С. 130–131.

122. Impairment of lipid storage by cadmium in the European eel (*Anguilla anguilla*) / [F. Pierron, M. Baudrimont, A. Bossy [et al.] // Aquatic Toxicology. – 2007. – Vol. 81, № 3. – P. 304–311.

123. Есипова Н. Б. Эколого-физиологическая характеристика рыб, обитающих в зоне антропогенного загрязнения / Н.Б. Есипова, Е.В.Федоненко, Т.С. Шарамок // Наукові зап. Терноп. Нац. У-ту ім.. В.Гнатюка. Сер.: Біологія. – № 3 (26). – 2005. – С. 150 – 152.

124. Ананьєва Т.В.Біохімічні показники тканин і органів окуня (*Perca fluviatilis* L.) Запорізького водосховища / Т.В. Ананьєва, О.В. Федоненко // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя: ЗНУ, 2010. – Вип. 15, № 2. – С. 223–231.

125. Banaee M. Adverse effect of insecticides on various aspects of fish's biology and physiology / M.Banaee // Insecticides-Basic and Other Applications Book, Edited by

Sonia Soloneski and Marcelo Larramendy, Published by InTech, Chapter – 2012. – Vol. 6. – P. 101–126.

125. Banaee M. Sub-lethal toxicity impacts of endosulfan on some biochemical parameters of the freshwater crayfish (*Astacus leptodactylus*) / M. Banaee, K. Ahmadi // Research Journal of Environmental Sciences. – 2011. – Vol.5 (11). – 827–835.

126. Effect of fluoride exposure on key enzymes activity of protein - carbohydrate metabolism in gills of fresh water fish tilapia mossambica, Keenjhar lake, Thatta, Sindh, Pakistan / [Aziz F, Akhtar Y, Bilal B, Parveen N.] // Int. Res. J. Environment Sci. – 2013. – Vol. 2(8). – P. 24-27.

127. Ganeshwade R.M. Impact of dimethoate on protein content in the freshwater fish *Puntius ticto* (Ham) / R. M. Ganeshwade, P.B. Rokade, S.R. Sonwane // The Bioscan. – 2012. – Vol. 7(1). – P. 153–155.

128. Bhattacharya H. Biochemical effects to toxicity of CCl₄ on rosy barbs (*Puntius conchonus*) / H. Bhattacharya, L.Lun, R.G.D.Gomez // J. Our Nat. – 2005. – Vol. 3. – P. 10–25.

129. Adamu K.M. Effects of sublethal concentrations of tobacco (*Nicotiana tobaccum*) leafdust on some biochemical parameters of hybrid catfish (*Clarias gariepinus* and *Heterobranchus bidorsalis*) / K.M. Adamu, O. Kori-Siakpere // Brazilian Archives of Biology and Technology. – 2011. – Vol. 54, № 1, P. 183 – 196.

130. Mushigeri S.B. Blood glucose and glycogen levels as indicators of stress in the freshwater / S.B. Mushigeri, R.C. Kuri // Journal of ecotoxicology and environmental monitoring. – 2005. – Vol. 15.–P.1–5.

131. Vutukuru S.S. Acute effects of hexavalent chromium on survival, oxygen consumption, hematological parameters and some biochemical profiles of the Indian major carp, *Labeo rohita* / S.S. Vutukuru // Int. J. Environ. Res. Public Health. – 2005. – Vol. 2, № 3. – P. 456–457.

132. Rajamanickam V. Effect of heavy metals induced toxicity on metabolic biomarkers in common carp (*Cyprinus Carpio* L.) / V. Rajamanickam, N. Muthuswamy // Mj. Int. J. Sci. Tech. – 2008. – Vol. 2, № 1. – P.192–200.

133. Oruc E. O. Effects of 2, 4 Diamin on some parameters of protein and carbohydrate metabolisms in the serum, muscle and liver of *Cyprinus carpio* / E.O. Oruc, N.Uner // Life Science Journal. – 2012. – Vol. 9, № 3. – P. 267– 272.
134. Fertilizer industry effluent induced biochemical changes in fresh water teleost, *Channa striatus* (Bloch) / A.Yadav, A. Gopesh. R.S. Pandey [et al.] // Bull. Environ. Contam. Toxicol. – 2007. – Vol. 79. – P. 588–595.
135. Безімова М, Прилуцька О. Динаміка вмісту білку у тканинах риб, що мешкають в умовах антропогенного навантаження / М.Безімова, О.Прилуцька // Мат. міжнарод. наук-практ. конф. студентів, аспірантів та молодих вчених. “Шевченківська весна”. – Вип. V, ч. I. – Київ, 2007. – С. 6–8.
136. George K. Roy Biochemical changes in liver and muscle of the cichlid, *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852) exposed to sub-lethal concentration of mercuric chloride / K.R. George, N.A.Malini, G.O.Sandhya Rani // Indian J. Fish. – 2012, Vol. 59, № 2. – P.147–152.
137. Курант В.З. Роль білкового обміну в адаптації риб до дії іонів важких металів : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук: спец. 03.00.10 «Іхтіологія». / В.З.Курант. – Київ, 2003. – 38 с.
138. Курант В.З. Роль білкового обміну в адаптації риб до дії іонів важких металів / В.З. Курант // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біологія. – 2005. – 3 (26). – С. 235–238.
139. Шульман Г.И. Физиолого-биохимические аспекты энергетического обмена у рыб / Г.И.Шульман, Г.А. Финенко // Биоэнергетика гидробионтов. – К.: Наук. думка, 2001. – С. 17–20.
140. Шульман Г.Е. Эколого-физиологические аспекты изучения липидов рыб / Г.В. Шульман, Т.В. Юнева // Тез. докл. физиология и биохимия рыб.– Ярославль, 1989. – С. 244–246.
141. Jha B.S. Biochemical profiles of liver, muscle and gonads of the freshwater fish *Heteropneustes fossilis* under chromium stress / B.S. Jha, A.K. Jha // Toxicity and monitoring of xenobiotics, Venus Publishing House, New Delhi. – 1995. – P.127–137.

142. Арсан В.О. Енергозабезпечення організму коропа при адаптації до змін концентрації іонів важких металів у водному середовищі: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд.. біол. наук: спец. 03.00.10 «іхтіологія» / В.О. Арсан. – Київ, 2004. – 20 с.
143. Стан популяції промислових видів хижих риб з різних за екологією ділянок Запорізького (Дніпровського) водосховища / [Федоненко О.В, Єсіпова Н.Б, Шарамок Т.С, Ананьєва Т.В.] // Рибне господарство.– Вип. 67.– К.: Аграрна наука, 2009. – С. 201–205.
144. Рудик-Леуська Н.Я. Продуктивні властивості та фізіолого-біохімічна характеристика ляща *abramis brama* L. та плітки *rutilus rutilus* L. Сулинської затоки Кременчуцького водосховища / автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.10 «іхтіологія» / Н.Я. Рудик-Леуська. –Київ, 2007. – 24 с.
145. Рудик-Леуська Н.Я. Стан популяції ляща та плітки Сулинської затоки Кременчуцького водосховища / Н.Я. Рудик-Леуська, М.Ю. Євтушенко // монографія – К.: – Фітосоціоцентр. – 2010. – 163 с.
146. Palanisamy P. Activity levels of phosphatases of the air-breathing catfish *Mystus cavasius* exposed to electroplating industrial effluent chromium / [P. Palanisamy., G Sasikala., D Mallikaraj [et al.] // *Biology and Medicine*. – 2012. – Vol. 4, № 2. – P.60–64.
147. Agrahari S. Fate and toxicity of cadmium and lead accumulation in different tissues (gills, liver, kidney, brain) of a freshwater fish *Channa punctatus* / S.Agrahari, G. Krishna // *J. of Ecophysio & Occupl Hlth*. – 2007. – Vol, (3 & 4). – P.151–155.
148. Kori-Siakpere O. Variations in acid phosphatase and alkaline phosphatase activities in the plasma of the african catfish: *Clarias gariepinus* exposed to sublethal concentrations of potassium permanganate / O. Kori-Siakpere, R.B. Ikomi, M.G. Ogbe // *Astan J. Exp. Boil. Sci*. – 2010. –Vol. 1, № 1. – P. 170–174.
149. Agrahari S. Fluctuations of certain biochemical constituents and marker enzymes as a consequence of monocrotophos toxicity in the edible freshwater fish, *Channa punctatus* / S. Agrahari, K. Gopal // *Pest. Biochem. Physiol* – 2009. – Vol. 94.– P. 5–9.

150. Эмертли Н.В. Активность ферментов основных путей окисления углеводов в тканях рыб / Н.Эмертли, О.Русинова // Гидробиол журнал. – 2001. – Т. 37(1). – С. 79–86.
151. Sublethal effects of phenolic compounds on biochemical, histological and ionoregulatory parameters in a tropical teleost fish *Oreochromis mossambicus* (Peters) / R.Varadarajan, H. S. Hari Sankar, J. Jose, B. Philip // International Journal of Scientific and Research Publications. – 2014. – Vol. 4(3). – P. 1–12.
152. Almeida J.A. The use of the oxidative stress responses as biomarkers in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) exposed to in vivo cadmium contamination / [J.A. Almeida, Y.S. Diniz, S.F. Marques [et al.] // Environ Int – 2002. – Vol. 270. – P. 673–679.
153. Мещерякова О.В. Динамика активности изоформ лактатдегидрогеназы, малатдегидрогеназы и глицерфосфатдередуктазы в процессе адаптации рыб к различным факторам окружающей среды / О.В.Мещерякова : автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук: спец. 03.00.12 «Биохимия». / О.В.Мещерякова. – Петрозаводск, 2004.– С. 22.
154. Carvalho C.S. Effect of copper on liver key enzymes of anaerobic glucose metabolism from freshwater tropical fish *Prochilodus lineatus* / C.S. Carvalho, M.N. Fernandes // Comp. Biochem. Physiol. – 2008. – Vol. 151.A. – P. 437–442.
155. Lactate dehydrogenase activity - an effective parameter in aquatic toxicity tests /T.C. Diamantino, E. Almeida, A.M. Soares, V.M.Guilhermino // Chemosphere. – 2001. – Vol. 45. – P. 53–560.
156. Енергозабезпечення тканин зябер та печінки риби за дії йонів цинку та кадмію / Ю.І.Сеник, І.Ю.Найко, Т.В.Маркова [та ін.] // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біол. – 2012. – № 4, (53). – С. 115–121.
157. Коваль В.О. Активність деяких ферментів вуглеводногого бміну за різної інтоксикації фенолу / В.О. Коваль // «Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах». Матеріали V Міжнародної наукової конференції. – Дніпропетровськ: Ліра, 2009. – С. 116–117.

158. Cohen A. Metabolic responses of fish following exposure to two different oil spills renutition / A.Cohen, G. Nugegova, M.M. Gagnon // *Techniques ecotoxicol. Environ. Saf.* – 2001. – Vol. 48. – P. 306–310.
159. Zaki M.S. Phenol toxicity affecting hematological changes in cat fish (*Clarius lazera*) / M.S. Zaki, M. Olfat, F.S.Shalaki // *Life science journal.* – 2011. – Vol. 8 (2). – P. 244–248.
160. Evaluation of changes in metabolic parameters and enzymes involved in metabolic pathways in *Clarias botrachus* after exposed to phenolic compounds / A. Alesander, O.P. Verna, A. Mathur [et al.] // *Asian journal of biomedical and pharmacential sciences.* – 2013. – Vol. 3 (21). – P. 60–67.
161. Курбатова І.М. Активність ферментів переамінування та деякі біохімічні показники крові (*Cyprinus carpio* L.) за дії комплексу ксенобіотиків / І.М. Курбатова, О.М. Тупицька, В.В. Цедик // *Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. Серія: Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва.* – К., 2011. – Вип. 160, ч. 1. – С. 210–214.
162. Das B. K. Toxicity of cypermethrin in *Labeo rohita* fingerlings: biochemical, enzymatic and haematological consequences / B. K. Das, S.C. Mukherjee // *Comp Biochem. Physiol. C Toxicol. Pharmacol.* – 2003. – Vol. 134. – P.109–111.
163. Lactate Dehydrogenase and Na^+/K^+ ATPase Activity in *Leiostomus xanthurus* (Spot) in Response to Hypoxia. Explorations / [B. E. Brinson, D. Huffman, M. M. Shaver [et al.] // *Biological, Earth, and Physical Sciences.* – 2007. – P. 22–29.
164. Martínez M. L. Population variation in hypoxic responses of the cichlid *Pseudocrenilabrus multicolor victoriae* / M. L. Martínez L. J. Chapman B. B. Rees // *Can. J. Zool.* – 2009. – Vol. 87, № 2. – P. 188–194.
165. Food deprivation alters osmoregulatory and metabolic responses to salinity acclimation in gilthead sea bream *Sparus auratus* / [S. Polakof, F.J Arjona, S. Sangiao-Alvarellos [et al.] // *J. Comp. Physiol.* – 2006. – Vol. 176. – P.441–452.
166. Tseng Y.C. Regulation of Lactate Dehydrogenase in *Tilapia* (*Oreochromis mossambicus*) Gills during Acclimation to alinity / Y.C. Tseng, J.R. Lee, J.C.H. Chang [et al.] // *Challenge Zoological Studies.* – 2008. – Vol. 47, № 4. – P. 473–480.

167. Panepuca M.N. Changes in lactate dehydrogenase and malate dehydrogenase activities during hypoxia and after temperature acclimation in the armored fish *Rhinelepis strigosa* (siluriformes, loricaridae) / M.N.Panepuca, J.R.Fernandes, F.T.Sanches // Rantin. . Rev. Brasil. Biol. – 2000. – Vol. 60, № 2. – P. 353–360.
168. Гулевский А.К. Роль гликолиза при холодовой адаптации карася серебряного *Carassius auratus gibelio* / А.К. Гулевский, Л.И. Релина, Е.Г. Жегунова [и др.] // Пробл. криобиологии. – 2007. – 17, № 1. – С. 64–70.
169. Rao J.V. Biochemical alterations in euryhaline fish, *Oreochromis mossambicus* exposed to sub-lethal concentrations of an organophosphorus insecticide, monocrotophos / J.V Rao // Chemosphere. – 2006. – Vol. 65. – P. 1814–1820.
170. Bakde C. Effect of steel plant effluent on acid and alkaline phosphatases of gills, liver and gonads of *Cyprinus carpio* Linn. (1758) / C. Bakde, A. N. Poddar // International journal of environmental sciences – 2011. – Vol.1, № 6. – P.1305–1316.
171. Ramesh M., Studies on the effect of nickel electroplating factory effluent on phosphatase activity of fresh water teleost, *Oreochromis mossambicus*. / M. Ramesh, R. Manavalavamugam, K. Sivakumari // Bull. Pure. Appl. Sci. – 1993. – Vol. 12. – P. 41–47.
172. Thirumavalavan R. Effect of copper on carbohydrate metabolism fresh water fish, *Catla catla* / R. Thirumavalavan // Asian Journal of Science and Technology. – 2010. – Vol. 5. – P. 095 – 099.
173. Коваль В.О. Вплив токсикантів на активність лактатдегідрогенази в організмі коропа / В.О. Коваль, Б.В. Яковенко // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. ім. В.Гнатюка. сер.: Біологія. – 2005. – 3(26). – С. 210 –211.
174. Alam M. Gill ATPase of silver perch *Bidyanus bidyanus*, and golden perch *Macquaria amhiqua*: effects of environmental salt and ammonia / M. Alam // Aqua culture. – 2006 – Vol. 151 – P. 118–133.
175. Physiological response in the European flounder (*Platichthys flesus*) to variable salinity and oxygen conditions / [Kim L, Pia K, Christian K.T, Steffen S.M.] // J. Comp Physiol B. – 2008. – Vol. 8. – P. 909–915.

176. Mechanism of acid adaptation of a fish living in a pH 3, 5 lake / [T. Hirata, T. Kaneko, T. Ono [et al.] // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* – 2003. – Vol. 284. – P. 1199–1212.
177. Watson C.F. Comparative activity of gill ATPase in three freshwater teleosts exposed to cadmium / C.Watson, W. Benson // *Ecotoxicology and Environmental Safety.* – 1987. – Vol.14. – P. 252–259.
178. Изменение активности фермента Na/K-АТФазы стерляди (*Acipenser ruthenus*) при изменении солености и кислотности / Е.И. Кяйвярайнен, Е.В. Борвинская, Н.Н. Немова [и др.] // Мат. VI юбилейной Международной научной конференции «Инновации в науке и образовании – 2008» (Россия, Калининград, 2008 г.). – о 2008. – С. 100–101.
179. Роль Na^+/K^+ АТФазы в биохимических механизмах адаптаций к абиотическим и биотическим факторам среды / Е. И. Кяйвярайнен, Е. В. Борвинская, Г. Г. Серпунин [и др.] // *Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов Т.1. Экологическая физиология и биохимия водных организмов – Петрозаводск – 2010. Сборник статей.* С. 115–120.
180. Болдырев А. А. Na^+/K^+ -АТФаза. Свойства и биологическая роль / А.А. Болдырев // *Соросовский образовательный жур - нал* – 1998. – № 4. – С. 2–10.
181. Praveena M. Chromium induced alterations on total atpases in different tissues of a fresh water fish, *Labeo rohita* / M.Praveena, N. Kavitha, K. Javyantha Rao // *Indian Journal of applied research.*– 2013.– Vol. 3, № 17.– P. 50–51.
182. Ravichandran S. Effect of phenol on the phosphomonoesterases and ATPase activity in the fish *Sarotherodon mossambicus* (Peters) in saline waters / S. Ravichandran, B.Ananthara // *Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.)* – 1984. – Vol. 93 (6). – P. 557–563.
183. Pollution biomarkers in estuarine animals: Critical review and new perspectives / J.M. Monserrat, P.E. Martinez, L.A.Geracitano [et al] // *Comparative Biochemistry and Physiology.* – Part C. – 2007. – Vol. 146. – P. 221–234.
184. Sakamoto T. Prolactin and growth hormone in fish osmoregulation /T. Sakamoto, S.M. McCormick // *Gen. Comp. Endocrinol.* –2006. – Vol. 147, № 1. – P. 24–30.

185. McCormick S.D. Hormonal control of gill $\text{Na}^+ \text{K}^+ \text{ATPase}$ and chloride cell function / S. D. McCormick. – Fish Physiology. – New York: Academic Press. – 1995. – Vol. 14. – P. 285–315.
186. Copper induced alterations of biochemical parameters in the gill and plasma of *Oreochromis niloticus* / [S.M. Monteiro, J.M. Mancera, A. Fontainhas-Fernandes, M. Sousa.] // Comparative Biochemistry of Physiology. – 2005. – Vol. 141. – P. 375–383.
187. Parvez S. Decreased gill ATPase activities in the freshwater fish *Channa punctata* (Bloch) exposed to a diluted paper mill effluent / S. Parvez, L. Sayeed, S. Raisuddin // Ecotoxicology and Environmental Safety. – 2006. – Vol. 65. – P. 62–66.
188. Begum G. Organspecific ATPase and phosphorylase enzyme activities in a food fish exposed to a carbamate insecticide and recovery response / G.Begum // Fish Physiology and Biochemistry – 2011. – Vol. 37, № 1. – P. 61– 69.
189. F.R. de la Torre. Biomarkers assessment in juvenile *Cyprinus carpio* exposed to waterborne cadmium / F.R.de la Torre, A. Salibian, L. Ferrari // Environmental Pollution. – 2000. – Vol. 109. – P. 277–282.
190. Effects of chromium (VI) on some iondependent ATPases in gills, kidney and intestine of a coastal teleost *Periophthalmus dips* / J.Thaker, J.Chhaya, S. Nuzhat, R. Mittal // Toxicology – 1996. – Vol. 112. – P. 237–244.
191. Dube P.N. Inhibition of ATPase Activity in the freshwater fish *Labeo rohita* (Hamilton) exposed to sodium cyanide / P.N. Dube, B.B. Hosetti // Toxicological Mechanisms and Methods – 2011. – Vol. 21(8). – P. 591 – 595.
192. Inhibition of eel enzymatic activities by cadmium / M.G.Lionetto., M.E.Ciordano., S.Viletta. T.Schettino // Aquatic toxicol. – 2000. – Vol. 48. – P. 561–571.
193. Interrenal response in climbing perch *Anabas testudineus* Bloch to nitrate exposure: Hydromineral and metabolic considerations / A.S. Vijayasree, V. Rejitha, S. Peter [et al] // J. Endocrinol Reprod. – 2008. – Vol. 12 (2). – P. 73–79.
194. Immunological detection of Na^+/H^+ exchangers in the gills of a hagfish, *Myxine glutinosa*, an elasmobranch, *Raja erinacea*, and a teleost, *Fundulus heteroclitus* / K.P. Choe, A.L. Morrison-Shetlar, B.P. Wall, J.B. Claiborne // Comp Biochem Physiol – 2002. – Vol. 131. – P. 375–385.

195. Hypoxic responses of Na⁺/K⁺ ATPase in trout hepatocytes / [Bogdanova A.B. Grenacher B, Nikinmaa M, Gassmann M.] // J. Exp. Biol. – 2005. – Vol. 208. – P. 1793–1801.
196. Brain Na⁺/K⁺-ATPase activity in two anoxia tolerant vertebrates: Crucian carp and freshwater turtle / S.Hylland, S. Milton, M. Pek [et al] // Neurosci. Dev. – 1997. – Vol. 73. – P. 117–123.
197. Vornanen M. J. The anoxia-tolerant crucian carp (*Carassius carassius* L.). In Hypoxia / M.J.Vornanen, A.W.Stecyk, G.Nilsson //(ed. J. G. Richards, A. P. Farrell and C. J. Brauner), San Diego, Elsevier. – 2009. – P. 397–441.
198. Niyogi S. Effects of water chemistry variables on gill binding and acute toxicity of cadmium in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): A biotic ligand model (BLM) approach. / S.Niyogi, R. Kent, C.M.Wood // Comparative Biochemistry of Physiology. – 2008. – Vol. 148. – P. 305–314.
199. Haya K. Adenylate energy charge and ATPase activity. Potential biochemical indicators of sublethal effects caused by pollutants in aquatic animals in: Nriagu Jo (ed) / K. Haya, B.A. Waiwood. // Aquatic Toxicology. – 1983. – Vol. 13. – P. 525–529.
200. Afsar S. Na⁺ K⁺ ATPase post exposure recovery from Lead intoxicated freshwater fish *Anabas testudineus* / S.Afsar, B.Govind, D.P.Jaiswa // Journal of Experimental Sciences. – 2012. – V.3, № 8. – P.01–03.
201. Takao K. Thermodynamic analysis of muscle ATPase mechanisms / K.Takao // Physiol. Rev. – 1985. – Vol. 65. – P. 467.
202. Kulac B. Investigations on the ATPase Activities and Cadmium Uptake in Freshwater Fish *Oreochromis niloticus* Following Exposures to Cadmium in Increased Salinity / B. Kulac, G. Atli, M. Canli // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2012. – Vol. 12. – P. 861–869.
203. Li Z.H. Evaluating the toxicity of environmental concentrations of waterborne chromium (VI) to a model teleost, *Onchorhynchus mykiss*: A comparative study of *in vivo* and *in vitro* / Z.H. Li, P. Li, T. Randak // Comparative Biochemistry and Physiology. – 2011. – Vol. 153. – P. 402–407.

204. Shwetha A. Effect of exposure to sublethal concentrations of zinc cyanide on tissue ATPase activity in the fresh water fish, *Cirrhinus mrigala* (Ham) / A.Shwetha, P. Dube, B.B. Hosetti // *Acta zool. Bulg.* – 2012. – Vol. 64 (2). – P. 185–190.
205. Metabolic changes in fresh water fish *Channa punctatus* due to Stem bark Extract of *Croton tiglium* / [R. P. Yadav, D. Singh, S.K.Sing, A. Singh] // *J. Biol. Sci.* – 2003. – Vol. 6, № 14. – P.1223–1228.
206. Acid and alkaline phosphatase activities and pathological changes induced in *Tilapia* fish (*Oreochromis* sp.) exposed subchronically to microcystins from toxic cyanobacterial blooms under laboratory conditions / R. Molina, L. Moreno, S. Pichardo [et al] // *Toxicon.* – 2005. – Vol. 46 – P. 725–735.
207. Arellano J.M. Histological changes and copper accumulation in liver and gills of Senegales sole (*Solea Senegalesis*) / J.M.Arellano, V.Storch, C.Saraquete // *Ecotoxicol Environ. Safety.* – 2004. – Vol. 44. – P. 62–67.
208. Parthasarathi K. Fenvalerate impact on tissue acid and alkaline phosphatase activity of the fish, *Channa punctatus* (Bloch) / K. Parthasarathi, R. Karuppasamy // *Poll. Res.* – 1998. – Vol. 17, № 3. – P. 281–285.
209. Barse A.V. One- tenth dose of LC50 of 4-tert-butylphenol causes endocrine disruption and metabolic changes in *Cyprinus carpio* / A.V. Barse, T.Chakrabarti, T.K. Ghosh [et al] // *Pesticide Biochem. Physiol.* – 2006. – Vol. 86. – P. 172–179.
210. Verma S. The influence of Ider 20 on the biochemical and enzymes in the liver of *Clarias batrachus*. / S.Verma, M.Saxena, J.Tonk // *Environ. Pollut* – 1984. – Vol. 33. – P. 245 –255.
211. Simonato J. D. Biochemical, physiological, and histological changes in the neotropical fish *prochilodus lineatus* exposed to diesel oil / J.D.Simonato, C.L.B.Guedes, C.B.R.Martinez // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* – 2008 – Vol. 69. – P. 112–120.
212. Sastry K.V. In vivo effects of cadmium on some enzyme activities in tissues of the freshwater catfish, *Heteropneustes fossilis* / K.V. Sasry, K. Subhara // *Environ. Res.* – 1985. – Vol. 36 (1). – P. 32 – 45.

213. Response of Acid and alkaline phosphatase activities to copper exposure and recovery in freshwater fish *Carassius auratus gibelio* var / [H. Jiang, H. Yang, X. Kong [et al.] // Life Science Journal. – 2012. – Vol. 9(3).–P 233–245.
214. A physiological disturbances in fish living in coastal water polluted with bleached Kraft pulp mill effluents / [Anderson T, Forlin L, Hardig J, Larsson A. Can] // J. Fish Aquat. Sci. – 2002. – Vol. 45. – P. 1525–1536.
215. Gabriel U.U.Changes in metabolic enzymes activities in selected organs and tissue of *Clarias Gariepinus* Exposed to cypermethrin / U.U.Gabriel, O.A. Akinrotimi, V.S.Ariweriokuma // Journal of environmental engineering and technology– 2012. – Vol.1, № 2. – P. 13–19.
216. Sreekala G. Biochemical markers and histopathology of the target tissues of *Labeo rohita* reared in freshwater lakes of Bangalore, Karnataka / G. Sreekala, S, Raghuprasad, G. Bela Zutshi. // IndiaJournal of Research in Environmental Science and Toxicology. – 2013. – Vol. 2(2). – P. 43–52.
217. Valocky I. Activity of alkaline phosphatase, acidic phosphatase and nonspecific esterase in the oviducts of puerperal ewes after exposure to polychlorinated biphenyls / I. Valocky, J. Legath, L. Lenhardt [et al.] // Veterinarni Medicina – 2007. – Vol. 52, № 5. – P. 186–192.
218. Jyothi B. Pesticide induced alterations of non-protein nitrogenous constituents in the serum of a freshwater catfish, *Clarias batrachus* (Linn.) / B. Jyothi, G.Narajan // Indian J. Exp. Biol. – 2000. –Vol. 38, – P. 1058–1061.
219. Shrivastava S.M. Toxicological effects of carbaryl on testicular morphology, gonadotropin, alkaline and acid phosphatase, total lipid and testosterone levels in *Mus musculus* / S.M. Shrivastava, V.K.Shrivastava // Poll.Res – 1998. –Vol. 17, № 3. – P.215–218.
220. Shaikila B.I. Adaptive trends in tissue acid and alkaline phosphatases of *Sarotherodon mossambica* (Peters) under sevin toxicit / B.I.Shaikila, P. Thangavel, M. Ramaswamy // Indian. J. Environ. Hlth. – 1993. –Vol. 35, № 1. – P. 36–39.

221. Effect of 14: 17-19. arsenic on the enzymes of the rohu carp, *Labeo rohita* (Hamilton, 1822) / [Nchumbeni H, Davoodi R, Kulkarni B. G, Chavan B.] // The Raffles Bull. of Zoology supplement – 2007. – Vol. 14. – P. 17–19.
222. G. Sreekala. Acid and alkaline phosphatase activity in the tissues of *labeo rohita* from freshwater lakes of Bangalore International quarterly / G. Sreekala, Bela Zutshi . // Journal of life sciences. – 2010. – Vol. 2. – P. 365–372.
223. Effects of hexavalent chromium at non-lethal concentrations on the enzymology of the intestine of *Salmo gairdneri* and *Dicentrarchus labrax* (Pisces) / [Boge G. N, Diage P, Roche H, Peros S.] // J.of Physiologie. – 1988. – Vol. 83, № 2. – P. 57–63.
224. Динамика активности аминотрансфераз и щелочной фосфатазы в крови сеголеток карпа при хроническом воздействии ионов кадмия и марганца / Б.С. Мусаев, И.К. Курбатова, Д.И. Магометхаджиева [и др.] // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2010. – Т.12. №1(5). – С. 1321–1324.
225. Effect of arsenic on the enzymes of rohu carp *Labeo rohita* (Hamilton, 1822) / [Humtsoe N, Davoodi R, Kulkarni B. G, Chavan B.] // The Raffles Bull. Zool. – 2007. – Vol. 14. – P.17–19.
226. Atli G. Alterations in ion levels of freshwater fish *Oreochromis niloticus* following acute and chronic exposures to five heavy metals / G. Atli, M. Canli // Turkish Journal of Zoology. – 2011. – Vol. 35. – P.725–736.
227. Vijaravel K. Assesment of biochemical components and enzyme activities in the estuarine crab *Scylla tranquebrica* from contaminated habitants / [K. Vijaravel, L. Anbuselvam, A. Balasubramanian [et al] // Ecotoxicology. – 2006. – Vol. 15. – P. 469–476.
228. Sunmonu T. O. Changes in liver enzyme activities in African catfish (*Clarius gariepinus*) exposed to crude oil / T.O.Sunmonu., O.B. Oloyede // Asian Fish Sci. –2009. – Vol. 19. – P. 97–103.
229. Venkateswara Rao. Sublethal effects of an organophosphorus insecticide on biochemical parameters of tilapia *Oreochromis mossambicus* // Venkateswara Rao // J. Comparative Biochemistry and Physiology Part C. – 2006. – Vol. 143. – P. 492 – 498.

230. Nwamba H. Toxicity of products and detergent on serum alkaline phosphatase concentration of *Clarias gariepinus* juveniles / H. Nwamba, O. Chidobem, I. Joseph // *Animal Research International*. – 2009. – Vol. 6, № 3. – P. 1045–1048.
231. Akanji M. A. Effect of chronic consumption of metabisulphite on the integrity of the kidney cellular system / M.A.Akanji, O.A.Olagoke, O.B.Oloyede // *Toxicol* – 1993. – Vol. 81. – P. 173–179.
232. Roy S.S. Some toxicological aspects of chlorpyrifos to the intertidal fish *Bolephthalmus dussumieri* / S.S.Roy // PhD thesis, University of Mumbai, India – 2002. – P. 52–71.
233. Norris D.O. The HPA axis and functions of corticosteroids in fishes / D.O. Norris, S.L. Hobbs // *Fish Endocrinology*. – Enfield, NH, USA. Science Publishers. – 2006. – P. 721–765.
234. Peter V.S. Metabolic and thyroidal response in air-breathing perch (*Anubus testudineus*) to water-borne kerosene / V.S. Peter, E.K. Joskua, S.E. Wendelaar-Bonga, M.C.S. Peter // *Gen. Comp. Endocrinol.* – 2007. – Vol. 152. – P. 198–205.
235. Physiological stress response in white suckers from agricultural drain waters containing pesticides and selenium / [Miller L, Rasmussen J.B, Palace V.P, Hontela A.] // *Ecotoxicol. Environ, Saf.* – 2009. – Vol. 72(4). – P. 1249–1256.
236. Wendelaar Bonga S.E. The stress response in fish / S.E. Wendelaar Bonga // *Physiol. Rew.* – 1997. – Vol. 77. – P. 591–625.
237. Dobirova R. Stress response to long distance transportation of common carp (*Cyprinus carpio* L.) / R.Dobirova, Z.Svobodova, J.Blahova // *Acta vet.* – 2006. – Vol. 75. – P. 437–448.
238. Ramesh M. Hormonal responses of the fish, *Cyprinus carpio*, to environmental lead exposure / M.Ramesh, M.Saravanan, C.Kavitha // *Afr. J Biotechno.* – 2009. – Vol.8. – P. 4154–4158.
239. Aly S.M. Pathological, biochemical, hematological and hormonal changes in catfish exposed to lead pollution / S.M. Aly, M.S. Zaki, E.L. Genrity // *J. Ejypt Vet. Med. Assoc.* – 2012. – Vol. 63. – P. 331–342.

240. Hopkins T.E. Interactions of cortisol and nitrogen metabolism in the ureogenic gulf toadfish *Opsanus beta* / T.E.Hopkins, C.D.Wood, P.J.Walsh // *J.Exper.Biol.* – 1995. – Vol. 198. – P. 2229–2235.
241. Cortisol response and immunerelated effects of Atlantic Salmon (*Salmo salar* Linnaeus) subjected to short- and long-term stress / M.D. Fast, S. Hosoya, S.C. Johnson [et al] // *Fish and Shellfish Immunol.* – 2008. – Vol. 24. – P. 194–204.
242. Wang C. Physiological indicators of divergent stressresponsiveness in male striped bass broodstock / C. Wang, W.V. King, L. Curry Woods // *Aquaculture* – 2004. – Vol. 232. – P. 665–678.
243. Goss G.G. The effects of acid and acid/aluminum exposure on circulating plasma cortisol level and other blood parameter in the rain bow trout, *Salmo gairdneri* / G.G.Goss, C.M.Wood // *J.Fish Biol* – 1988. – Vol. 32. – P. 63–76.
244. Микряков Д.В. Влияние гидрокортизона на антителообразовательную функцию иммунной системы карпа *Cyprinus carpio* / Д.В. Микряков, В.Р. Микряков // *Вопр. ихтиологии.* – 2002. – Т. 42 (6). – С. 820–824.
245. Jentoft S. Effects of stress on growth, cortisol and glucose levels in non-domesticated Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) and domesticated rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) / S. Jentoft, A.H. Aastveit, P.A Torjesen // *Comparative Biochemistry and Physiology.* – 2005. – Part A. – Vol. 141. – P.353–358.
246. Mommsen T.P. Cortisol in teleost: dynamics, mechanisms of action, and metabolic regulation / T.P. Mommsen, M.M.Vijayan, T.W. Moon // *Reviews on Fish Biology and Fisheries.* – 1999. – Vol. 9. – P. 211–268.
247. Shankar D.S. Role of cortisol on condition factor in the female freshwater fish, *Notopterus notopterus* during four reproductive phases / D.S. Shankar, S.S. Sudarashan, R.S. Kulkarni // *Journal of Environmental Biology.* – 2007. – Vol. 28, № 2. – P.275–278.
248. Mancera J.M. Evidence for growth hormone/insulin-like growth factor I axis regulation of seawater acclimation in the euryhaline teleost *Fundulus heterocticus* / J.M. Mancera, S.D. McCormick // *Gen. Comp. Endocrinol.* – 1998. – Vol.101 – P. 103–112.

249. Mancera J.M. Osmoregulatory action of PRL, GH, and cortisol in the gilthead seabream *sparus aurata* L. / J.M.Mancera, R.Laiz-Carrion, M.P.Martin del Rio // Gen. Comp. Endocrinol.–2002. – Vol. 129. – P. 95–103.
250. Chezhian A. Hormonal responses in freshwater fish *Cyprinus carpio* var. communis (Linnaeus) exposed to ammonia toxicity / A. Chezhian, D. Senthalselvan // International Journal of Environmental Biology. – 2012. – Vol. 2. – P. 142–145.
251. Seasonal variation in carbohydrate and lipid metabolism of cortisol-impaired metal exposed yellow perch (*Perca flavescens*) / [Levesque H, Moon T.W, Campbell P.G.C, Hontela A.] // Aquat. Toxicol. – 2002. – Vol 60. – P. 257–267.
252. Hontela A. Effects of Cu on plasma cortisol and cortisol secretion by adrenocortical cells of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* / A. Hontela, A. Gagnon, C. Jumarie // Aquat. Toxicol. – 2001. – Vol. 78. – P. 59–65.
253. Gagnon A. Effects of Cu on plasma cortisol and cortisol secretion by adrenocortical cells of rainbow trout, *Onchorhynchus mykiss* / A. Gagnon, C. Jumarie, A. Hontela //Aquat.Toxicol. – 2006. – Vol. 78 – P. 59–65.
254. Iwana G.K. Stress in fish. / G.K. Iwana, L.O.B. Afonso, M.M.Vijayan // The Physiology of fishes. – New-York. – 2006. – P. 319–342.
255. McCormick S.D. Endocrine control of osmoregulation in teleost fish / S.D. McCormick, D. Stephen // Amer. Zool. – 2001. – Vol.41. – P. 781–794.
256. Seidelin M. Effects of insulin-like growth factor I and cortisol on Na^+ , K^+ – ATPase expression in osmoregulatory tissues of brown trout *Salmo trutta* / M. Seidelin, S.S. Madsen, A. Byrialsen // General and Comparative Endocrinology. – 1999. – Vol. 113. – P. 331–342.
257. McCormick S.D. Hormonal control of salt and water balance in vertebrates / S.D. McCormick, D.J. Bradshaw // Gen. Comp. Endocrinol.–2006.–Vol. 15 (147). – P. 24–30.
258. Mancera J.M. Role of prolactin, growth hormone, insulin-like growth factor I and cortisol in teleost osmoregulation / J.M. Mancera, D. Stephen, S.D. McCormick // In fish osmoregulation, Sci Publishers, Inc Enfield, New Delhi. – 2007.– P.498–515.

259. Романенко В.Д. Гормональный механизм энергообеспечения адаптации рыб к воздействию минерального азота / В.Д. Романенко, А.С. Потрохов, О.Г.Зиньковский // Гидробиол. журн. – 2010. – Том 46, № 6. – С. 58–66.
260. Sinha A.K. Combined effects of high environmental ammonia, starvation and exercise on hormonal and ion-regulatory response in goldfish (*Carassius auratus L.*) / A. K. Sinha., L. H. J. Diricx., Marjan Kumar [et al.] // Aquatic Toxicology. – 2012. – P. 153–164.
261. Impaired cortisol secretion in yellow perch *Perca flavescens* from lakes contaminated by heavy metals: in vivo and vitro assessment / [Brodeur J.C, Sherwood G, Rasmussen J.B, Hontela A.] // J. Fish Aquat. Sci. – 1997. – Vol. 54. – P. 2752–2758.
262. PCB disruption of the hypothalamo-pituitary-interrenal axis involves brain glucocorticoid receptor down regulation in anadromous Arctic charr” / N. Aluru, E.H. Jorgensen, A. Maule, M.M. Vijayan // Am. J. Physiol. – 2004. – Vol. 287. – С. 787–793.
263. Louise Milligan C. A regulatory role for cortisol in muscle glycogen metabolism in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* Walbaum / C.A. Louise-Milligan // The Journal of Experimental Biology. – 2003. – Vol. 206. – P. 3167– 3173.
264. Hormonal morphological and physiological responses of yellow perch *Perca Flavescens* to chronic environmental metal exposure / H. Lavesque, J. Dorval, Y.D. Kraak, P.G.C. Campbell // J. Toxicol. Environ. Health. – 2003. – Vol. 66. – P. 657–676.
265. Микряков Д.В. Изменение ряда морфофизиологических показателей карпа под действием повышенной концентрации минерального азота в воде / Д.В. Микряков, В.Р. Микряков, Н.И. Силкина // Вопр. Ихтиологии. – 2007. – Т. 47(3). – С. 418–424.
266. Shankar D.S. Effect of cortisol on female freshwater fish *Notopterus notopterus* / D.S. Shankar, R.S. Kulkarni // Journal of Environmental Biology. – 2006. – Vol. 27, № 4. – P. 727–731.
267. Corticosteroids: Friends or foes of teleost reproduction / [Milla S, Wang N, Mandiki S.N.M, Kestemont P.] // Comp. Biochem. Physiol. – 2009. – Vol. 153. – P. 242–251.
268. Perez-Sanchez J. Overview of fish growth hormone family. New insights in genomic organization and of growth hormone receptors / J. Perez-Sanchez, J.A. Collner, M. Mnyrro [et al] // Fish physiology Biochem. – 2002. – Vol. 27 – P. 243–258.

269. Canosa C.P. Neuroendocrine control of growth hormone in fish / C.P. Canosa, J.F. Chana, R.E. Peter // *Gen. Comp. Endocrin.* – 2007. – Vol. 151. – P. 1–26.
270. Growth hormone and insulin-like growth factors in fish. Where we are and where to go / M. Rainecke, B.T. Bjornssen, W.W. Picktoft [et al] // *Gen.Comp. Endocrinol.* – 2005. – Vol. 142. – P. 20–24.
271. Yousefian M.S.E. The review of the effect of growth hormone on immune system, metabolism and osmoregulation of fish / M.S.E. Yousefian // *Australian Journal of Basic and Applied Sciences.* – 2011. – Vol. 5(5). – P. 467–475.
272. Immunomodulatory effects of prolactin and growth hormone in the tilapia, *Oreochromis mossambicus* / T.Yada, K. Uchida, S.Kajimura [et al] // *Journal of Endocrinology.* – 2002. – Vol. 173. – P. 483–492.
273. Yada T. Stimulation of non-specific immune functions in seawater acclimation rainbow trout, *Oncorhynchus mukiss* with reference to the role of growth hormone /T. Yada, T. Azuma, Y. Takagi // *J. Comp. Physiol B. Biochem. Mol. Biol.* – 2001. – Vol. 129. – P. 697–701.
274. McCormick S.D. The hormonal control of osmoregulation in teleost fish / S.D. McCormick // In: Farrell A.P., (ed.), *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment*, San Diego: Academic Press. – 2011. – Vol. 2. – P.1466–1473.
275. Davidson M.B. Effect of growth hormone on carbohydrate and lipid metabolism / M.B. Davidson // *Endocrine Rev.* – 1987. – Vol. 8. – P. 115–231.
276. Growth hormone and prolactin actions on osmoregulation and energy metabolism of gilthead sea bream (*Sparus auratus*) / S.Sangiao-Alvarellos, F.J. Arjona, J.M. Miguez [et al.] // *Peptides.* – 2006. – Vol. 27(5). – P. 1104–1109.
277. Time course of osmoregulatory and metabolic changes during osmotic acclimation in *Sparus auratus* / [Sangiao-Alvarellos S, Arjona F.J, Martin del Rio M.P, Miguez J.M.] // *J Exp Biol.* – 2005. – Vol. 208. – P.4291–4304.
278. Fauconneau B, Effect of growth hormone on muscle protein synthesis in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) / B. Fauconneau , M.P. Mady, P.Y. LeBail // *Fish Physiol Biochem* – 1996. – Vol.15. – P. 49– 56.

279. Kulgren A. Environmental, nutritional and endocrine regulation of metabolic processes in fish / A. Kulgren // University of Gothenburg, Department of zoology faculty of science, Sweden. – 2011. – P. 44.
280. Manzon L.A. The Role of prolactin in fish Osmoregulation: A Review / L.A. Manzon // General and Comparative Endocrinology. – 2002. – Vol. 125. – P. 291–310.
281. Prolactin and the prolactin receptor: new target of an old hormone / J. Harris, P.M. Stanford, S.R. Oakes [et al] // Annals in Medicine. – 2004. – Vol. 36. – P. 414–426.
282. Саутин Ю.Ю. Соматотропная и пролактинообразующая активность гипофиза и некоторые стороны обмена белков и липидов у карпа при тепловодном и прудовом выращивании / Ю.Ю.Саутин // Гидробиол. журн. – 1985. – Т. 21, № 3. – С. 92–98.
283. Саутин Ю.Ю. Об участии пролактиноподобного гормона гипофиза в контроле энергетических и структурных липидов при изменениях температурных условий / Ю.Ю. Саутин // Энергетический обмен у рыб. – М., 1986. – С. 57.
284. Takahashi H. In vivo effects of thyroid hormone, corticosteroids and prolactin on cell proliferation and apoptosis in the anterior intestine of the euryhaline mudskipper (*Periophthalmus modestus*) / H. Takahashi, A. Takahashi, T. Sakamoto // Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Physiol. – 2006. – Vol. 144, № 4. – P. 491–500.
285. Effects of environmental salinity and temperature on osmoregulatory ability, organic osmolytes and plasma hormone profiles in Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*) / J.C. Fiess, A. Kunkel-Patterson, L. Mathias [et al] // Gen. Comp. Endocrinol. – 2006. – Vol. 149, №3. – P. 285–293.
286. Prolactin gene expression and gill chloride cell activity in fugu *Takifugu rubripes* exposed to a hypoosmotic environment / K.M. Lee, T. Kaneko, F. Katoh [et al] // Life Sci. – 2006. – Vol. 79, № 19. – P. 1873–1880.
287. Marshall W.S. Ion transport, osmoregulation, and acid-base balance / W.S. Marshall, M.Grosell. – In: Evans DH, Claiborne JB (Eds), Physiology of fishes. CRC Press, Boca Raton. – 2006. – P. 117–230.

288. Prolactin cell activity and sodium fluxes in tilapia, *Oreochromis mossambicus* after long-term acclimation to acid water / G. Filk, J.A. Van der Velden, H.C.M. Seepers [et al.] // *Gen. Comp. Endocrinol.* – 1989. – Vol.15. – P. 39–45.
289. Bern H.N. A selective survey of the endocrine system of the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* with emphasis on the hormonal regulation of ion balance / H.B. Bern, S.S. Madsen // *Aquaculture.* – 1992. – Vol. 100. – P. 237–262.
290. Fu .H. Pituitary response to cadmium during the early development of tilapia (*Oreochromis mossambicus*) / H. Fu, R.A.C. Lock // *Aquatic Toxicology.* – 1990. – Vol. 16. – P. 9–18.
291. Plasma prolactin, cortisol and thyroid responses of the brown trout, *Salmo trutta* (L), exposed to lethal and sublethal levels of aluminum in acidic soft waters / [Waring C.P, Brown J.A, Collins J.E, Prunet P.] // *Gen. Comp. Endocrinol.* – 1996. – Vol.102. – P. 377–385.
292. Kaneko T. Role of prolactin and somatolactin in calcium regulation in fish / T.Kaneko, T.Hirano // *Journal of Experimental Biology.* – 1993. – Vol. 184. – P. 31–45.
293. Weber G.M. Changes in serum concentrations and pituitary content of the two prolactins and growth hormone during the reproductive cycle in female tilapia, *Oreochromis mossambicus*, compared with changes during fasting / G.M. Weber, E.G. Grau // *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology.* – 1999. – Vol. 124. – P. 323–335.
294. Tacon P. Effect of egg deprivation on sex steroids, gonadotropin, prolactin and growth hormone profiles during the reproductive cycle of the mouthbrooding cichlid fish *Oreochromis niloticus* / P.Tacon, J.F.Barossier, P.Y. Le Bail [et al] // *J. Gen. Comp. Endocrinol.* – 2000. – Vol. 117, № 2. – P. 54 – 65.
295. Changes in thyroid hormone levels during zebrafish development / J.Chang, M.Wang, W.Gui Zhao [et al.] // *Zoolog. Sci.* – 2012. – Vol 29. – P. 181–184.
296. Зензеров В.С. Тироксин как стимулятор роста молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) Баренцева моря / В.С. Зензеров // *Докл. РАН.* – 2006. – Т.410, № 2. – С.278 –280.

297. El-Badavi A.A. Effect of hypoxia on some plasma hormones, metabolic and electrolyte concentrations of pigface bream fish *lethrinus lentjan* / A.A. El-Badavi // World Journal of fish and marine Sciences. – 2014. – Vol. 6 (1). – P. 30–39.
- Thyroid hormone modifies the metabolic response of air-breathing perch (*Anabas testudineus* Bloch) to nimbecidine exposure / M.C.S. Peter, E.K. Joshua, V. Rejitha, V.S. Peter // J Endocrinol Reprod. – 2009. – Vol. 1. – P. 27–36.
298. Bau F. Seasonal variations of thyroid hormone levels in wild fish / F. Bau, J.P. Parent // C.R. Acad. Sci. Paris. Sci dela vie. Life Sci. – 2000. –Vol. 323(4).– P. 365 – 372.
299. Болотовский А.А., Левин В.А. Сезонная изменчивость уровня трийодтиронина у трех видов карповых рыб из Рыбинского водохранилища, бассейн Волги / А.А. Болотовский, В.А. Левин // Материалы всероссийской конференции с международным участием, 12 сентября 2012 г., Борок. – Борок, 2012. – С. 54–57.
300. Effects of cortisol and thyroid hormone on peripheral outer ring deiodination and osmoregulatory parameters in the Senegalese sole (*Solea senegalensis*) / F.J.Arjona, L.Vargas-Chacoff, M.P. Maria del Rio [et al] // J. Endocrinol. – 2011. – Vol. 208. – P. 323–330.
301. Peter M.C.S, Stress tolerance in fenvalerate-exposed air-breathing perch: Thyroidal and ionoregulatory responses / M.C.S. Peter, S.B. Anand, V.S. Peter // Proc Indian Env Congress – 2004. – P. 294–298.
302. Peter M.C. The role of thyroid hormones in stress response of fish / M.C.Peter // Gen. Comp. Endocrinol. – 2011. – Vol. 172, № 2. – P. 198–210.
303. The influence of stress on thyroid hormone production and peripheral deiodination in the Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) / [Walpita C.N., Grommen S.V.H., Darras V.M., Van der Geyten S.] // Gen Comp Endocrinol. – 2007. – Vol. 150. – P. 18– 25.
304. Varghese S. Thyroid hormones regulate lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in *Anabas testudineus* (Bloch) / S. Varghese, B.Shameena, O.V. Oommen // Comp. Biochem. Physiol. – 2000. – Vol. 3. – P. 165–171.

305. Varghese S. Thyroid hormones regulate lipid metabolism in a teleost *Anabas testudineus* (Bloch) / S. Varghese, O.V. Oommen // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1999. – Vol. 124. – P. 445–450.
306. Ponepul M.C. Effect of phenol intoxication on some physiological parameters of *perca fluviatilis* and *pelophylax rudibundus* / M.C.Ponepul, A. Paunesen // *Current trend in Natural sci.* – 2014. – Vol. 3(3). – P. 82–87.
307. Peter M.C.S. Physiological responses of African catfish (*Clarias gariepinus*) to water-borne ferric iron: Effects on thyroidal, metabolic and hydromineral regulations / [M.C.S. Peter, J. Leji, V.Rejitha [et al.] // *J. Endocrinol Reprod* – 2008. – Vol.12. – P. 24–30.
308. Nahed S. Effect of environmental pollution by phenol on some physiological parameters of *Oreochromis niloticus* / S. Nahed, S. Gad // *Global Veterinaria.* – 2008. – Vol. 2, № 3. – P. 312–319.
309. Rolland J.G. A review of chemically-induced alterations in thyroid and vitamin A status from field studies of wildlife and fish / R.M.Rolland // *J. Wildlife.* – 2000. – Vol. 36. – P. 615–635.
310. Brown S.B. Altered thyroid status in lake trout (*Salvelinus namaycush*) exposed to co-planar 3, 3 4, 4, 5- pentachlorobipheny / S.B. Brown, R.E. Evans L. Vandenbyllard, K.W. Finnson // *Aquat. Toxicol.* – 2004. – Vol. 67. – P. 75–85.
311. Oliveira M. Fish thyroidal and stress responses in contamination monitoring – an integrated biomarker approach / M. Oliveira, M. Pacheco, M.A. Santos // *Ecotoxicol. Environ. Sci.* – 2011.–Vol. 74, № 5. – P. 1265–1270.
312. Iwanowicz L.R.Histologic, immunologic and endocrine biomarkers indicate contaminant effect in fishes of the Asthabula river / L.R.Iwanowicz, V.S. Blazer, N.P. Hitt [et al] // *Ecotoxicology.* – 2012. – Vol. 12. – P. 165–182.
313. The involvement of thyroid hormones and cortisol in the osmotic acclimation of *Solea senegalensis* / F.J.Arjona, L. Vargas-Chacoff, M.P. Martin del Rio [et al.] // *General and Comparative Endocrinology.* – 2008. – Vol. 155. – P. 796–803.

314. Acclimation of *Solea senegalensis* to different ambient temperatures: implications for thyroidal status and osmoregulation / F.J. Arjona, J. Ruiz-Jarabo, L.Vargas-Chacoff [et al] // *Marine Biology*. – 2010. – Vol. 157. – P. 1325–1335.
315. Influence of exogenous thyroxine on plasma melatonin in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) / E. Kulezykowska, E. Sokolowska, B. Takwam [et al] // *Comp. Biochem and Phisiol.* – Part. B. – 2004. – Vol. 137. – P. 43–47.
316. Van den Burg E.H. Temperature-induced changes in thyrotropin-releasing hormone sensitivity in carp melanotropes / E.H. Van den Burg, J.R. Metz, H.A. Ross [et al.] // *Neuroendocrinology*. – 2003. – Vol. 77, № 1. – P.15–23.
317. Blanton M.L. The hypothalamic-pituitary-thyroid (HPI) axis in fish and its role in fish development and reproduction / M.L. Blanton, J.L. Specker // *Critical Rev. Toxicol.* – 2007. – Vol. 37. – P. 97–115.
318. Peter V.S. Influence of coconut husk retting effluent on metabolic, interrenal and thyroid functions in the air-breathing perch, *Anabas testudineus* Bloch / V.S. Peter, M.C.S. Peter // *J. Endocrinol Reprod* – 2007. – Vol. 11. – P.8–14
319. Линник П.М. Гідроекологічна характеристика Київського водосховища в експериментальних умовах прояву дефіциту розчиненого кисню / П.М. Линник, А.О. Морозова, Т.О. Васильчук // *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту ім. В.Гнатюка. Сер. Біологія*. – 2010. – № 2(43). – С. 331–334.
320. Стецюк З.О. Екологічний стан Київського водосховища за гідрохімічними показниками після водопілля 2010 р. / З.О. Стецюк, А.П. Мельник И.Г. Михайленко // *Рибогосподарська наука України*. – 2011. – № 4. – С. 15–19.
321. Природні і штучні біоплато. Фундаментальні та прикладні аспекти / В.Д. Романенко, Ю.Г. Крот, Т.Я. Киризій [та ін.]. – К.: Наук. думка, 2012. – 109 с.
322. Щербак В.І. Функціональна характеристика фітопланктону водойм мегаполісу / В.Щербак, Н.Семенюк // *Наукові записки Терноп наук пед. у-ту ім. В.Гнатюка. Сер Біологія*. 2010. – №2 (43). – С. 556–559.
323. Щербак В.И. Использование фитопланктона для оценки экологического состояния водоемов мегаполиса согласно водной рамочной директиве ЕС 2000/60 / В.И. Щербак, Н.Е. Семенюк // *Гидробиол. журн.* – 2008. – Т.44 (6). – С. 29–41.

324. Акімова О.Р. Літологічна характеристика і геохімічний розподіл важких металів у поверхневих водах і донних відкладах Київського мегаполісу / О.Р. Акімова, І.В. Кураєва, К.С. Злобіна // Екологія і природокористування. – 2013. – Вип. 17. – С. 98–104.
325. Особливості формування сучасного еколого-токситкологічного стану водойм урбанізованих територій та його можливі зміни / О.М. Арсан, Ю.М. Ситник, Л.О. Горбатюк [та ін.]. – Наук. зап. Терноп. Нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер.: Біологія. – 2010. – № 2 (43). – С. 14–17.
326. Екологічні проблеми київських водойм і прилеглих територій [Романенко О.В., Арсан О.М., Кіпніс Л.С., Ситник Ю.М.] // Київ «Наукова думка». – 2015. – С. 189.
327. Хільчевський В.К. Гідроекологічний стан річки Рось / [В.К. Хільчевський, С.М. Курило, Є.М. Дубняк [та ін.]]. – К.: Ніка-Центр, 2009. – 116 с.
328. Негода Ю.О. Оцінка забруднення геологічного середовища нафтопродуктами та важкими металами в районі державного дендропарку «Олександрія» / Ю.О. Негода, Г.І. Голуб, О.М. Шпак // Міжн. наук-практ. конференція. «Національні природні парки – минуле, сьогодення, майбутнє присвячено 30-річчю створення Шацького національного природного парку» (Світязь, 23 – 25 квітня 2014 р.). – 2014. – С. 168–172.
329. Гідроекологічний стан Каховського водосховища / [Федоненко О.В., Єсіпова Н.Б., Шарламок Т.С., Маренков О.М.] // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя: ЗНУ, 2010. – Вип. 15, № 2. – С. 214–222.
330. Цветкова А.М. Антропогенное загрязнение тяжелыми металлами донных отложений Каховского водохранилища / А.М. Цветкова, Б.И. Новиков // Гидробиол. журн. – 1995. – Т. 31(6). – С. 79–85.
331. Мельник А.П. Розподіл і накопичення важких металів в органах і тканинах промислових видів риби Каховського водосховища / А.П. Мельник, Н.М. Власова, І.Л. Захарченко // Рибогосподарська наука України. – 2011. – №1 – С. 74–80.

332. Методи збору та обробки іхтіологічного і гідробіологічного матеріалу з метою визначення лімітів промислового вилучення риби з великих водосховищ і лиманів України. – К. ІРГ УААН 1998 . – 47 с.
333. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб / Правдин И. Ф.–М.: Пищевая промышленность, 1966.– 376 с.
334. Методика морфо-физиологических и биохимических исследований рыб. – М.: ВНИРО, 1972.–118 с.
335. Яржомбек А.А. Справочник по физиологии рыб / А.А.Яржомбек, В.В.Ламанский, Т.В.Щербина. – М.: Агропромиздат, 1986. – 192 с.
336. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / О.М. Арсан, О.А. Давидов, Т.М. Дьяченко [та ін.]; за ред. В.Д. Романенка. — К.: ЛОГОС, 2006.–408 с.
337. Protein measurement with the Folin phenol reagent / [Lowry J.O.H, Rosenbrough N.J, Farr A.L. Randal R.J.] // J. Biol. Chem. – 1951. – Vol.193, № 1. – P. 265–275.
338. Практикум по биохимии: Учеб пособие / под. ред. С.Е. Северина, Г.А. Соловьевой. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – 509 с.
339. Fiske C. H. The colorimetric estimation of phosphorous / C.H. Fiske, Y.J. Subbarow // Biol. Chem. – 1925. – Vol. 66. – P. 375.
340. Семенов Д.Ю. Биоэкологическая характеристика обыкновенного ерша (*Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus , 1758)) Куйбышевского водохранилища / Д.Ю. Семенов // Вестник Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. Серия. «Биология». – 2010. – 3(1). – С. 117–125.
341. Сергеева С.Г. Экологический мониторинг физиологического состояния популяции судака в периоды с разным режимом Азовского моря / С.Сергеева, Л. Бугаев // Сб. научн. трудов. – 2000 – 2001 гг. – 2002. – С. 291–299.
342. Корниенко Г.Г. Физиологическая реакция рыб азовского бассейна на воздействие антропогенных факторов в современных экологических условиях / Г.Г. Корниенко, С.Г. Сергеева, Т.В.Ложичевская // Материалы III Всероссийской конференции по водной токсикологии, посвященной памяти Б.А. Флерова «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы» (Борок 11–16 ноября 2008 г.). – 2008. – С. 69–72.

343. Selye H. Stress and the general adaptation syndrome // H.Selye // Brit. Med. J. – 1950. – Vol. 1. – P.1383–1392.
344. Потрохов А.С. Разнородность выживаемости карповых рыб при токсическом действии аммония / А.С. Потрохов // Гидробиол. журн. – 2010. – Т 46 (4). – С. 75–84.
345. Somnath B. Effect of acute and sublethal concentration of tannic acid on the protein, carbohydrate and lipid levels in the tissue of the fish *Labeo rohita* / B.Somnath // J. Environ. Biol. – 1991. – Vol. 12(2). – P. 107–112.
346. Захарченко І.Л. Біологічна характеристика популяції судака (*Stizostedion lucioперса* (L.)) Каховського водосховища та його промислове значення: автореф. дис. на здобуття вченого ступ. канд. біол. наук : спец. 03.00.10 «Іхтіологія» / І.Л.Захарченко. – К., 2006. — 24 с.
347. Влияние света на рост и развитие рыб [Власов В.А, Маслова Н.И, Пономарев С.В, Баканева Ю.М.] // Вестник АГТУ. Сер. Рибное х-во. – 2013. – Т. 2. – С. 24–33.
348. Романенко В.Д. Механизмы температурной акклимации рыб / В.Д. Романенко, О.М. Арсан, В.Д. Соломатина. – К.: Наукова думка, 1991. – 190 с.
349. Лав М.Р. Химическая биология рыб // М.Р.Лав. – Москва.: Пищ. пром-сть, 1976. – 349 с.