

УДК 551.331.1:574.2:591.525(639.3.036591.133.1)

*В. М. Марценюк, О. С. Потрохов, О. Г. Зіньковський*

**ЕНЕРГЕТИЧНИЙ ОБМІН В ОРГАНАХ І ТКАНИНАХ  
ОКУНЯ РІЧКОВОГО PERCA FLUVIATILIS ЗА ЗМІНИ  
ТЕМПЕРАТУРИ ВОДИ**

Досліджено особливості енергетичного обміну у різних тканинах окуня за дії підвищеної температури води. Встановлено, що процеси генерування енергії та енергозатрати у тканинах м'язів, зябер та печінки риб характеризуються різною інтенсивністю. У м'язах із підвищенням температури води від 26 до 34°C вміст АТФ знизився у 1,51 разу, сума аденілатів – на 18% відносно контролю, що може свідчити про інтенсивне використання енергії організмом і про порушення метаболізму аденілатів. У зябрах починаючи з 26°C вміст АТФ поступово вірогідно зростає, при 28°C він перевищувало контроль у 1,27 рази, що може бути наслідком роз'єднання окиснювального фосфорилування. Значення основних біоенергетичних коефіцієнтів у тканинах за температури 26°C також знижуються, проте при підвищенні температури до 34°C різниця із контролем скорочується, що може свідчити про розвиток адаптації до дії несприятливого чинника. У роботі показано залежність реакцій енергетичного обміну, зокрема обміну аденілатів, у тканинах окуня від коливального режиму підвищеної температури води. Отримані дані вказують на різний ступінь енергозабезпечення тканин організму за нетипових умов.

**Ключові слова:** температура, аденілати, нуклеотиди, АТФ, АДФ, АМФ, макроергічні сполуки, енергетичний обмін, окунь, тканини.

Однією з найважливіших проблем науки другої половини ХХ та початку ХХІ століття є дослідження змін кліматичних умов у глобальному та регіональному масштабах [12, 15, 18]. Багато вчених займаються розробкою прогнозу майбутнього сценарію впливу клімату на функціонування природного середовища. На сьогодні потенційні наслідки збільшення вмісту вуглекислого газу та інших парникових газів в атмосфері визначені ще недостатньо, проте згубний вплив цього явища на функціонування гідроекосистем зафіксовано вже давно [4, 8, 15].

Відомо, що у Київському водосховищі з моменту його створення і до кінця 1990-х років температура води не піднімалась вище 30°C. З кінця 1990-х вона неодноразово перевищувала цю відмітку, що безперечно свідчить про потепління клімату. При цьому амплітуда температурних коливань за останні 15 років суттєво збільшилась [14]. У Канівському водосховищі, більш глибоководному, ніж Київське, у різні роки спостерігалась різна

© В. М. Марценюк, О. С. Потрохов, О. Г. Зіньковський, 2018

середня температура води. Максимальна влітку 2010 р. становила 28,0°C, у той час як у 2011 р. вона була нижчою — 22,4°C [31].

Мілководдя є найбільш високопродуктивними ділянками водойм. Саме на цих ділянках спостерігаються значні добові коливання температури, що не може не позначитись на фізіологічному стані риб. Отже, температура води є однією із важливих складових, що характеризує загальний природний стан водойм і безпосередньо впливає на процеси життєдіяльності у водних тварин [4, 12, 30]. Сюди можна віднести регулювання живлення, обміну речовин, розвиток, ріст, розмноження, міграції та інші прояви життєдіяльності у гідробіонтів [21]. Також від температури води залежить її якість, хімічний склад, кисневий режим, біохімічне споживання кисню, самоочищення тощо [26].

Відомо, що підвищення температури води спричиняє порушення енергетичного обміну у тканинах риб, стимулює мобілізацію всіх енергетичних ресурсів клітин, органів або системи органів. Також цей чинник може бути однією із причин розвитку енергодефіциту [12, 23, 26]. Останнє призводить до зниження швидкості окиснення субстратів мітохондріями, роз'єднання окисного фосфорильовання та дихання мітохондрій, а в окремих випадках до генерування активних форм кисню [12, 23, 26, 28]. Дослідження останніх років також показали, що передумовами внутрішньоклітинних порушень генерування енергії у гідробіонтів може бути низка причин: ускладнення транспорту поживних речовин через клітинну мембрану, порушення центральних внутрішньоклітинних метаболічних шляхів (пригнічення гліколізу, порушення циклу Кребса, пентозофосфатного шляху, пригнічення β-окиснення жирних кислот, процесів дезамінування амінокислот) тощо [19, 20, 25].

Як відомо, енергетичний стан клітин визначається вмістом АТФ, АДФ, АМФ, сумарним вмістом аденілових нуклеотидів, їх співвідношенням та характеризується енергетичним зарядом [18—20]. Для глибшого розуміння біоенергетичних процесів, що відбуваються в організмі риб, також розраховують значення біоенергетичних індексів [11, 19], наприклад індекса фосфорильовання, коефіцієнта порівняння, термодинамічного контролю дихання та енергетичного потенціалу клітини [11]. Значення цих показників тісно пов'язані між собою, адже вони значною мірою залежать від вмісту і співвідношення основних аденілатів. Також не менш важливу роль при дослідженні біоенергетики тканин риб відіграє кількість неорганічного фосфору, виділеного внаслідок відповідних метаболічних процесів [18, 20, 25, 26].

Враховуючи вищесказане, метою нашої роботи було встановити вміст та співвідношення аденілових нуклеотидів та значення основних біоенергетичних коефіцієнтів у тканинах окуня за дії змін температури води.

**Матеріал і методика досліджень.** Дослідження проводили у червні на дворічках окуня річкового *Perca fluviatilis* L. масою  $27,3 \pm 1,4$  г і довжиною тіла  $14,5 \pm 0,8$  см на Білоцерківській експериментальній гідробіологічній

станції Інституту гідробіології НАН України. Відомо, що найбільш сприятливою температурою для окуня є 10—22°C [24, 29].

Риб поміщали в експериментальні акваріуми об'ємом 75 дм<sup>3</sup>, наповнені водою із р. Рось, яку змінювали раз на три доби, та облаштовані системою нагрівання та аерації. Умови перебування риб були наступні: п'ять експериментальних акваріумів, у яких воду протягом дня поступово нагрівали до 26, 28, 30 та 34°C, а на ніч нагрівачі вимикали, що призводило до зниження температури води відповідно на 2, 4, 6 і 7—8°C. Контролем слугував акваріум із постійною температурою 24°C. Вміст розчиненого у воді кисню підтримували у межах  $5,5 \pm 0,9$  мг/дм<sup>3</sup> (з підвищенням температури вміст кисню у воді дещо знижувався), рН —  $7,0 \pm 0,2$ . Період аклімації риб до коливального режиму температури становив 14 діб, що є достатнім для формування адаптивної відповіді на дію стрес-чинника.

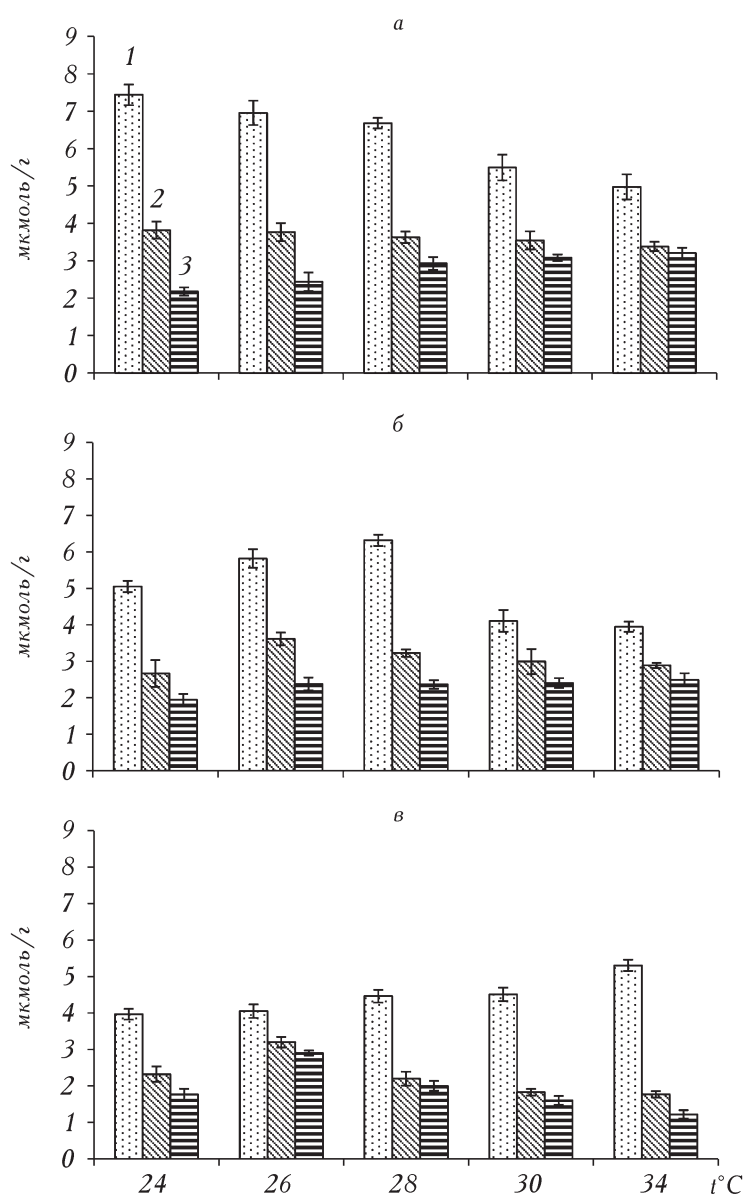
Після 14-добової аклімації при максимальній для кожного варіанту температурі води у риб відбирали тканини печінки, зябер і м'язів. Концентрації АТФ, АДФ та АМФ у тканинах визначали методом висхідної одномоірної тонкошарової хроматографії на силікагелевих пластинках «Sorbfil» з використанням системи розчинників: 1,4-діоксан : ізопропанол : аміак : вода у співвідношенні 4 : 2 : 1 : 4.

Наважку кожного органу ( $0,50 \pm 0,05$  г) гомогенізували і змішували з рівним об'ємом 0,6 Н тетрахлорної кислоти. Суміш центрифугували при 4000 об/хв протягом 10 хв і відбирали 0,5 мл супернатанту, який нейтралізували 0,06 мл 2М розчину K<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> і наносили в кількості 0,03 мл на пластинку для хроматографії. Хроматографію проводили протягом 60—90 хв. Плями нуклеотидів визначали під ультрафіолетовим світлом та елюювали з пластин 3 мл 0,1 Н соляної кислоти протягом 30 хв. Елюат спектрофотометрували при  $\lambda = 260$  нм. Кількість неорганічного фосфору ( $\Phi_n$ ) у тканинах визначали за методом Фіске — Суббароу [1].

Показники, що характеризують стан енергетичного обміну, розраховували за формулами: аденілатний енергетичний заряд —  $EЗ = (АТФ + 1/2 АДФ) / (АТФ + АДФ + АМФ)$ , енергетичний потенціал —  $ЕП = АТФ / АДФ$ , індекс фосфорилування —  $ІФ = АТР / АДФ + \Phi_n$ , термодинамічний контроль дихання  $ТКД = АДФ / АМФ$ , коефіцієнт порівняння —  $КП = (АТФ + АМФ) / АДФ$  [11, 13, 19]. Також розраховували співвідношення аденілових нуклеотидів у тканинах та їх сумарний вміст. Статистичну обробку даних проводили з використанням програм Statistica 10.0 та програми Excel із пакету Microsoft Office.

### *Результати досліджень та їх обговорення*

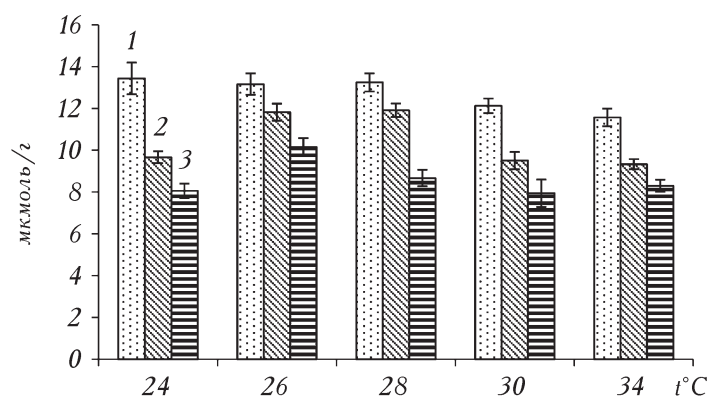
Встановлено, що вміст аденілових нуклеотидів та їх співвідношення у різних тканинах окуня значною мірою залежали від температурного режиму води. Так, у м'язах з підвищенням температури від 26 до 34°C вміст АТФ знижувався в 1,51 разу (рис. 1), а сума аденілатів — на 18% (рис. 2) відносно контролю. Зміни спостерігались і у вмісті інших компонентів аденілатної системи, так, за 34°C вміст АДФ знижувався, а АМФ — зростав (див. рис. 1).



1. Вміст аденилових нуклеотидів в м'язах (а), зябрах (б) та печінці (в) окуня за дії підвищеної температури води ( $M \pm m$ ,  $n = 5$ ). Тут і на рис. 3: 1 — АТФ; 2 — АДФ; 3 — АМФ.

Відповідний перерозподіл може свідчити про інтенсивне використання енергії організмом окуня та порушення метаболізму аденілатів [24, 25].

Відомо, що при роботі скелетних м'язів кількість АТФ зменшується, а АДФ та АМФ зростає [15, 16, 18]. Останні активують ресинтез АТФ у мітохондріях, гальмуючи транспортування йонів кальцію у міоцити [27]. Тому,



2. Сумарний вміст аденілових нуклеотидів (АТФ + АДФ + АМФ) у тканинах окуня за дії підвищеної температури води ( $M \pm m$ ,  $n = 5$ ). Тут і на рис. 4, 5: 1 — м'язи; 2 — з'ябра; 3 — печінка.

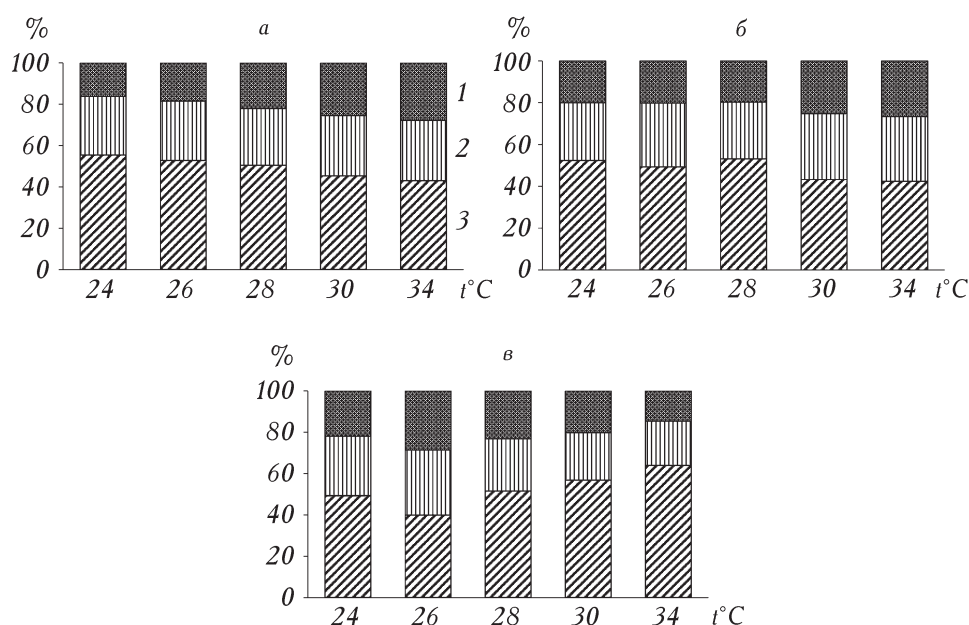
підвищення температури води могло спричинити переважання анаеробного шляху генерування енергії.

Відмічено тенденцію до поступового зниження частки АТФ та підвищення частки АМФ та АДФ у м'язах починаючи від температури 26°C. За температури 34°C відсоткове співвідношення АТФ : АДФ : АМФ становило 43 : 29 : 27, у той час як у контролі — 55 : 28 : 16 (рис. 3).

Очевидно, що підвищення частки АМФ в 1,70 разу може вказувати на переважання енерговитратних процесів над енергогенеруючими [5, 7, 16, 24]. Також можна припустити, що такі зміни спричинені сповільненням катаболічних процесів та пригніченням окиснювального фосфорилування [13, 20].

У з'ябрах окуня починаючи від температури 26°C вміст АТФ поступово вірогідно ( $p \leq 0,05$ ) зростав, при 28°C перевищуючи контроль у 1,27 разу. При подальшому зростанні максимальної температури відмічена тенденція до зниження його вмісту. Вміст АДФ був максимальним при 26°C, а АМФ незначно зростав у всьому діапазоні температур (див. рис. 1). Сума аденілатів у з'ябрах окуня зростала до 28°C, після чого знижувалась (див. рис. 2). За максимального підвищення температури води відсоткова частка АТФ знижувалась, а частки АДФ і АМФ — зростали, співвідношення АТФ : АДФ : АМФ при 34°C становило 42 : 30 : 28, у той час як у контролі — 53 : 27 : 20 (див. рис. 3).

Варто відмітити важливу роль посилення інтенсивності енергозалежних процесів у з'ябрах окуня та обмеження швидкості окиснювального фосфорилування у мітохондріях [2, 3, 6, 28]. Підвищення температури води у цьому випадку може спричинити роз'єднання дихання мітохондрій і окиснювального фосфорилування за рахунок стимуляції перекисного окиснення ліпідів у клітині [19, 20, 28]. Також не виключено, що відбувається процес адаптації організму до несприятливих чинників середовища, оскільки вже незначне зростання температура (на 2°C відносно контролю) викликає пер-

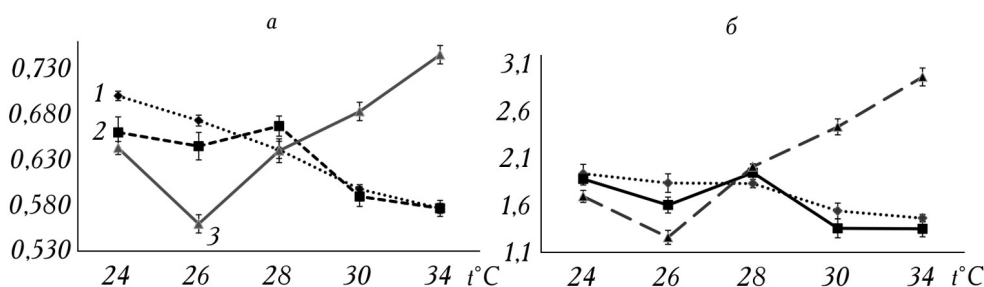


3. Співвідношення аденілових нуклеотидів (АТФ : АДФ : АМФ) у м'язах (а), зябрах (б) та печінці (в) окуня за дії підвищеної температури води ( $M \pm m, n = 5$ ).

винні зміни у концентрації та співвідношенні аденілатів (вірогідне підвищення вмісту АТФ) та подальші закономірні зміни при підвищенні температури [8, 16, 27].

У печінці окуня при 34°C вміст АТФ був вірогідно ( $p \leq 0,05$ ) вищий за контроль у 1,35 разу. Вміст АДФ та АМФ при 26°C перевищував контроль відповідно в 1,39 і 1,70 разу (див. рис. 1), при подальшому зростанні температури ці показники знижувались. Сумарний вміст аденілатів у печінці окуня з підвищенням температури практично не змінювався (див. рис. 2), у той же час при 34°C частка АТФ зростає в 1,30 разу, а АДФ і АМФ — знизилась відповідно в 1,33 і 1,57 разу (див. рис. 3). Такий перерозподіл може свідчити як про активацію фосфорилювання низькоенергетичних фосфатів, так і про порушення гідролізу та засвоєння АТФ [2, 5, 20, 22]. У будь-якому випадку, таке співвідношення є відхиленням від норми та вказує на дисбаланс у системі АТФ : АДФ : АМФ у печінці окуня.

Перебіг енергозалежних процесів у клітині (наприклад транспорт йонів, біосинтез білка) визначається аденілатним енергетичним зарядом (ЕЗ) [11, 19, 20]. Значення ЕЗ підтримується на постійному рівні завдяки підтриманню рівноваги між АТФ, АДФ і АМФ. Синтез АТФ інгібується високим зарядом, тоді як використання ним стимулюється [25, 28]. Встановлено, що у м'язах окуня в діапазоні температур 26—34°C значення ЕЗ вірогідно ( $p \leq 0,05$ ) знижувалось, при 34°C воно було у 1,24 разу нижче контрольного (рис. 4). Оскільки інтенсивного синтезу АТФ у м'язах окуня не відбувалось, то отри-

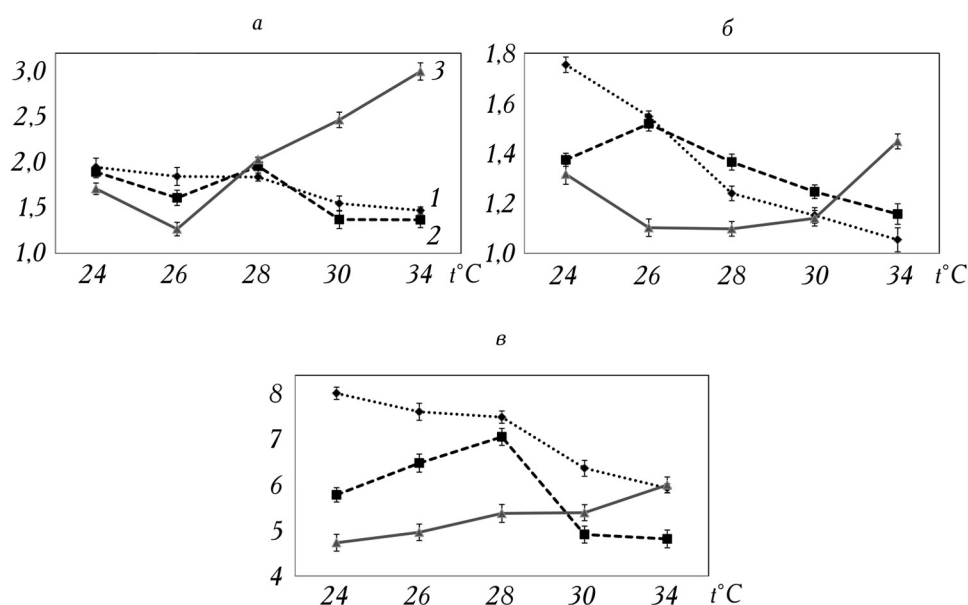


4. Значення аденілатного енергетичного заряду (а) та індексу фосфорилування (б) у тканинах окуня за дії підвищеної температури води ( $M \pm m$ ,  $n = 5$ ).

мані результати можуть свідчити про порушення генерування макроерга на протипагу активації розпаду [19]. У з'ябрах із підвищенням температури до 28°C ЕЗ зростає, а у подальшому знижується. Очевидно, що зростання температури створювало гіпоксичні для окуня умови, що відобразилося на зменшенні вмісту АТФ у з'ябрах і, як наслідок, зменшенні значення ЕЗ. У печінці окуня при 26°C ЕЗ знижується у 1,28 разу відносно контролю, при більш високій температурі він стрімко зростає (рис. 4). Такі зміни можуть бути пояснені зростанням частки АТФ та зниженням — АДФ та АМФ, що у подальшому може призвести до енергодефіциту в організмі окуня, оскільки високий заряд інгібуватиме синтез АТФ [12, 13, 15, 23].

Індекс фосфорилування (ІФ) є не менш важливим критерієм при дослідженні біоенергетичного стану організму, оскільки відображає здатність клітини синтезувати АТФ із АДФ і неорганічного фосфору [11, 18, 20]. Також цей показник вказує на співвідношення «діючих мас», тобто на інтенсивність фосфорилування. При 26°C значення ІФ у всіх тканинах окуня знизилось. У м'язах і з'ябрах мінімальне значення ІФ відмічено при 34°C (відповідно у 1,32 та 1,39 разу менше від контролю), а у печінці в діапазоні температур 28—34°C перевищувало контроль у 1,75 разу (рис. 4). Таким чином, при пристосуванні окуня до підвищеної температури води найбільш інтенсивні процеси фосфорилування відбуваються у печінці. Проте дія несприятливого чинника часто призводить до їх роз'єднання із мітохондріальним диханням, що проявляється у зміні шляхів генерування енергії [23, 27, 30].

Значення коефіцієнта порівняння (КП) відображає відношення прямої і зворотної реакції перетворення АДФ, тобто розвиток дисбалансу в аденілатній системі, адже напрям цього процесу залежить від вмісту як високоенергетичного (АТФ), так і низькоенергетичного (АМФ) фосфату [11, 19]. У м'язах окуня за температури 34°C значення КП було мінімальним — у 1,35 разу нижче контролю (рис. 5). У з'ябрах воно зростало за температури 28°C (у 1,22 разу) і знижувалося при більш високій температурі. У печінці цей показник зростає, досягаючи максимальних значень (у 1,25 рази вище контролю) при 34°C (див. рис. 5).



5. Значення енергетичного потенціалу (а), термодинамічного контролю дихання (б) та коефіцієнта порівняння (в) у тканинах окуня за дії підвищеної температури води ( $M \pm m, n = 5$ ).

Очевидно, що із підвищенням температури у м'язах та зябрах окуня порушується перебіг прямої реакції перетворення АДФ, що найчастіше відбувається з перевагою розпаду АТФ над його синтезом [2—4, 20]. Відповідно, тривала дія високої температури води може призвести до граничної межі енергетичного дисбалансу в організмі окуня і його загибелі.

Енергетичний потенціал клітини (ЕП) також важливий критерій при дослідженні біоенергетичного стану організму [11], оскільки певною мірою вказує на швидкість мітохондріального дихання у тканинах організму [19, 28]. Процес синтезу АТФ залежить від енергетичного статусу клітини, який, у свою чергу, виражається співвідношенням АТФ/АДФ. При зростанні потреб клітини в енергії підвищується концентрація АДФ і значення цього співвідношення знижується [20, 27, 28]. Це супроводжується активацією тканинного дихання і, відповідно, окиснювального фосфорилування [13].

Встановлено, що значення цього параметра прямо корелює із значенням ІФ. У м'язах та зябрах мінімальне значення ЕП відмічено при 34°C (відповідно в 1,31 та 1,38 разу менше контролю) (див. рис. 5). Як і у випадку з ІФ, у печінці в діапазоні температур 26—34°C значення ЕП вірогідно зростало, при 34°C перевищуючи контроль у 1,76 разу. Можна припустити, що за дії підвищеної температури у тканинах окуня активуються компенсаторні механізми, спрямовані на відновлення енергетичного гомеостазу організму, про що свідчать отримані значення ЕП [2, 4, 6, 7, 23]. Також значення цього параметра у печінці може вказувати на підвищену потребу в АДФ для забезпечення мітохондріального дихання.



Термодинамічний контроль дихання (ТКД) — показник, що вказує на залежність швидкості мітохондріального дихання не від концентрації окремих компонентів аденілнуклеотидної системи, а стану фосфорилування [11, 25]. На відміну від ЕП, при зменшенні ТКД інтенсивність дихання підвищується [9, 10, 20]. У м'язах окуня при 34°C значення ТКД було на 40% нижче, ніж у контролі (див. рис. 5). У зябрах після початкового підвищення при 26°C він знижувався (при 34°C в 1,19 разу відносно контролю), а у печінці відмічено початкове зниження і подальше зростання, що може вказувати на адаптивну реакцію організму на задані умови. Метаболізм аденілатів, а саме функціонування фосфорилування та мітохондріального дихання, у гепатоцитах окуня є більш адаптованим до підвищення температури води, ніж у клітинах інших тканин [2—4, 7, 12, 23].

Таким чином, з підвищенням температури води у окуня простежується тенденція до зміни співвідношення в системі АТФ-АДФ-АМФ із переважанням енергоспоживаючих процесів у тканині. У відповідь в організмі активуються компенсаторні механізми, спрямовані на інтенсифікацію енергогенеруючих реакцій у мітохондріях шляхом нормалізації концентрацій всіх компонентів аденілової системи та відновлення основних показників енергетичного обміну.

### **Висновки**

За дії підвищеної температури води на організм окуня у м'язах, зябрах та печінці переважає розвиток енергодефіциту над енергопродукуванням. Переважно це відбувається за рахунок пригнічення фосфорилування низькоенергетичних фосфатів, а також порушення гідролізу та засвоєння АТФ.

У м'язах з підвищенням температури води від 24 до 34°C вміст АТФ і суми аденілатів знижувався, що може свідчити про інтенсивне використання енергії організмом і порушення метаболізму аденілатів.

У зябрах вміст АТФ був максимальним при 28°C, що може бути наслідком роз'єднання дихання мітохондрій і окиснювального фосфорилування за рахунок стимуляції перекисного окиснення ліпідів в клітині.

Значення ІФ, ЕП, КП та ТКД у досліджених тканинах при 26°C знижуються і поступово зростають при подальшому підвищенні до 34°C, хоча і не досягають контрольних значень. Це може свідчити про розвиток адаптації до несприятливого чинника. Найбільш інтенсивно процеси фосфорилування при пристосуванні окуня до підвищеної температури води відбуваються у печінці.

Таким чином, відмічені зміни в енергетичному метаболізмі у тканинах окуня вказують на внутрішньоклітинні порушення генерування енергії у бік переважання енергозатратних процесів. У подальшому в природних водоймах це може визначати місцеперебування особин цього виду, а у штучних — його рибопродуктивність.

\*\*

*Исследованы особенности энергообеспечения различных тканей окуня под действием повышенной температуры воды. Установлено, что процессы энергообразования и энергозатраты при воздействии температурного фактора в тканях мышц, жабр и печени рыб характеризуются разной интенсивностью. Показана зависимость протекания реакций энергетического обмена, а именно обмена аденилатов в тканях окуня, от колебательного режима повышенной температуры воды. Полученные данные указывают на разную степень энергообеспечения тканей одного организма в нетипичных условиях.*

\*\*

*The peculiarities of power supply of various perch tissues under the influence of high water temperature were investigated. It was established that the processes of energy generation and energy consumption under unfavorable temperature factor in muscles, gills and liver were characterized by different intensities. The dependence was shown of the course of energy exchange reactions, namely the exchange of adenylates in the perch tissues on the fluctuated regime of water temperature. The data obtained indicate different degree of energy supply to tissues of one organism in atypical conditions.*

\*\*

1. Асатиани В.С. Новые методы биохимической фотометрии. — М.: Наука, 1965. — 544 с.
2. Белокопытин Ю.С. Биоэнергетика и суточные ритмы двигательной активности морских рыб. — Киев: Наук. думка, 1990. — С. 149—160.
3. Бретт Д., Гроувс Т. Физиологическая энергетика // Биоэнергетика и рост рыб. — 1983. — С. 203—274.
4. Гулевский А.К. Роль гликолиза при голодовой адаптации карася серебряного *Carassius auratus gibelio* // Пробл. криобиологии. — 2007. — Т. 17, № 1. — С. 64—70.
5. Ивлев В.С. О параметрах, характеризующих уровни энергетического обмена животных // Применение математических методов в биологии. — 1963. — Т. 2. — С. 146—151.
6. Ивлев В.С. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена // Журн. общей биологии. — 1959. — Т. 20, № 2. — С. 94—103.
7. Ивлев В.С. Энергетический баланс карпов // Зоол. журн. — 1939. — Т. 18, № 2. — С. 303—317.
8. Карамушко Л.И., Шатуновский М.И. Количественные закономерности влияния температуры на скорость энергетического обмена у *Gadus morhua morhua*, *Anahichas lupus* и *Pleuronectes platessa* // Вопр. ихтиологии. — 1993. — Т. 33, № 1. — С. 111—120.
9. Нагорна Н.В. Енергетичний обмін клітини в нормі й патології. Можливості його оцінки // Клінічна геронтологія. — 2008. — № 6. — С. 58.
10. Новиков Г.Г. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе. — Москва: Эдиториал, 2000. — 296 с.
11. Орлова О.А. Вплив парафармацевтика «Він-Віта» на стан енергетичного обміну в дорослих щурів // Укр. мед. альманах. — 2009. — Т. 12, № 5. — С. 124—128.

12. Романенко В.Д., Арсан О.М., Соломатина В.Д. Механизмы температурной акклимации рыб. — Киев: Наук. думка, 1991. — 192 с.
13. Скулачев В.П. Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи. — М.: АН СРСР, 1962. — 156 с.
14. Тімченко В.М., Линник П.М., Холодько О.П. та ін. Абіотичні компоненти екосистеми Київського водосховища / За ред. В.М. Тімченка. — К., 2013. — 60 с.
15. Фегоненко Т.В. Некоторые аспекты энергетического и пластического обмена у промысловых рыб Запорожского водохранилища в условиях загрязнения тяжелыми металлами // Материалы Всерос. конф. с междунар. участием. «Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптации гидробионтов», 12 сент. 2012 г., Борок. — Борок, 2012. — С. 182—184.
16. Шульман Г. И. Физиолого-биохимические аспекты энергетического обмена у рыб // Биоэнергетика гидробионтов. — Киев, Наук. думка, 1990. — С. 17—20.
17. Abraham J. P. A review of global ocean temperature observations: Implications for ocean heat content estimates and climate change // Rev. Geophys. — 2013. — Vol. 51, N 3. — P. 450—483.
18. Atkinson D.E. Adenine nucleotides as universal stoichiometric metabolic coupling agents // Advances in enzyme regulations. — 1971. — Vol. 9. — P. 207—219.
19. Atkinson D.E. Cellular energy metabolism and its regulation. — New York: Plenum Press, 1977. — 235 p.
20. Atkinson D.E. The energy charge of the adenylate pools as a regulatory parameter. Interaction with feedback modifiers // Biochemistry. — 1968. — Vol. 7, N 11. — P. 4030—4034.
21. Becker C.D. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish // Environ. Biol. Fish. — 1979. — Vol. 4, N 3. — P. 245—256.
22. Brody S. Bioenergetics and growth. — New York: Reinhold Publ. Corp., 1945. — 1023 p.
23. Clarke A. Temperature and energetics: an introduction to cold ocean physiology // Cold ocean physiology. — 1998. — P. 3—30.
24. Imbrock F., Appenzeller A., Eckmann R. Diel and seasonal distribution of perch in Lake Constance: a hydroacoustic study and *in situ* observations // J. Fish Biol. — 1996. — Vol. 49. — P. 1—13.
25. Jobling M. Bioenergetics: feed intake and energy partitioning // Fish Eco-physiol. Fish and Fisheries Series. — 1993. — Vol. 9. — P. 1—44.
26. Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum — rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish. Biol. — 1981. — Vol. 19, N 4. — P. 439—455.
27. Johnston I.A., Battram J. Feeding energetics and metabolism in demersal fish species from Antarctic, temperate and tropical environments // Mar. Biol. — 1993. — Vol. 115. — P. 7—14.

28. *O'Brien K. M.* Mitochondrial biogenesis in cold-bodied fishes // *J. Exp. Biol.* — 2011. — Vol. 214. — P. 275—285.
29. *Riehl R., Baensch H.A.* *Aquarien Atlas*. Band. 1. — Melle; Mergus: Verlag für Naturund Heimtierkunde, 1991. — 992 p.
30. *Seebacher F.* Responses to temperature variation: integration of thermoregulation and metabolism in vertebrates // *J. Exp. Biol.* — 2009. — Vol. 212. — P. 2885—2891.
31. *Shcherbak V.I., Zadorozhnaya A.M., Kalenichenko K.P.* Phytoplankton spatial and temporal dynamics in the additional net of the Kiev section of the Kaniv Reservoir // *Hydrobiol. J.* — 2014. — Vol. 50, N 3. — P. 3—12.

Інституту гідробіології НАН України, Київ

Надійшла 23.01.18