

УДК 597.551.2:[591.524.1 : [546.56 + 546.711]]

В. Д. Романенко, В. О. Арсан, О. М. Арсан

**МЕХАНІЗМИ ГЕНЕРУВАННЯ ЕНЕРГІЇ В ОРГАНІЗМІ
КОРОПА ПРИ АДАПТАЦІЇ ДО ЗМІН КОНЦЕНТРАЦІЇ
ЙОНІВ МІДІ І МАРГАНЦЮ У ВОДНОМУ
СЕРЕДОВИЩІ**

На підставі власних і опублікованих у фаховій літературі результатів досліджень дано порівняльну характеристику функціонування основних механізмів генерування енергії (гліколіз і аеробне дихання) в організмі коропа при адаптації до різних концентрацій йонів міді (0,5, 2, 5 і 10 мкг/дм³) та марганцю (5, 20, 50 і 100 мкг/дм³). Показано, що енергозабезпечення адаптації коропа до низьких концентрацій йонів міді (0,5 мкг/дм³, або 0,5 рибогосподарських ГДК) та марганцю (5, 20 і 50 мкг/дм³, або 0,5, 2 і 5 ГДК) здійснюється переважно за рахунок аеробних процесів, а до високих концентрацій йонів міді (2, 5 і 10 мкг/дм³, або 2, 5 і 10 ГДК) та марганцю (100 мкг/дм³, або 10 ГДК) — гліколітичним шляхом.

Ключові слова: механізми генерування енергії, короп, адаптація, йони, мідь, марганець, гліколіз, аеробне дихання.

Забруднення внутрішніх вод речовинами різної хімічної природи внаслідок антропогенного впливу створило вкрай напружену еколого-токсикологічну ситуацію для життєдіяльності риб. Серед великої кількості хімічних речовин найбільшу небезпеку для водяних тварин становлять важкі метали, які в мікроконцентраціях виступають як мікроелементи, а у великих — як токсиканти. Тому вивчення реакцій гідробіонтів, зокрема риб, на зміни концентрацій таких елементів у водному середовищі має надзвичайно важливе значення для розробки наукових основ управління біопродуктивністю водних екосистем.

Необхідно зазначити, що наявна у фаховій літературі інформація щодо впливу різних концентрацій важких металів на риб не розкриває механізмів їх взаємодії на рівні фізіолого-біохімічних процесів, які забезпечують їх пристосування до змін умов навколишнього середовища. Особливо це стосується енергетичного обміну, який лежить в основі адаптивних реакцій водяних тварин. По суті, енергетичний обмін є тією функціональною базою, на якій формуються адаптивні процеси. Це пов'язано з тим, що у риб, як і у теплокровних тварин, більшість реакцій обміну речовин, які протікають в організмі, є енергозалежними. Звідси витікає, що чим більше енергії генерується у тканинах і органах риб, тим більш ефективно вони можуть проти-

© В. Д. Романенко, В. О. Арсан, О. М. Арсан, 2017

стояти дії несприятливих умов, в тому числі пов'язаних з дією важких металів.

Проведені експериментальні дослідження дозволили встановити взаємозв'язок між концентрацією йонів міді і марганцю у водному середовищі і їхньою акумуляцією в залозистих (зябра, гепатопанкреас) і м'язових (білі м'язи) тканинах. При цьому між інтенсивністю накопичення міді і марганцю та функціональною активністю організму існує прямий корелятивний зв'язок [2]. Найбільш інтенсивно йони міді накопичуються в залозистому апараті зябер і гепатопанкреасі, в меншій мірі — у білих м'язах [11]. Зі збільшенням тканинного вмісту міді відбуваються істотні зрушення у процесах енергозабезпечення функціонування риб (короп) в умовах зростання концентрації елемента у водному середовищі. Так, при підвищенні концентрацій йонів міді у воді від 0,12 (контроль) до 0,5 мкг/дм³, водночас зі збільшенням вмісту міді у залозистій тканині зябер з $0,97 \pm 0,07$ до $2,9 \pm 0,2$ мкг/г, спостерігається підвищення активності цитохромоксидази (на 94,9%) [1], що свідчить про більш високий рівень енергетичного обміну, пов'язаного з активацією процесів термінального окиснення. Як відомо, залозистий апарат зябер є органом, який забезпечує надходження кисню із води в організм риб. Поряд з цим, зябра риб забезпечують транспорт з водного середовища найбільш важливих макро- і мікроелементів. Той факт, що вміст міді у залозистому апараті зябер значно перевищує її концентрацію у водному середовищі, свідчить про те, що їм належить виняткова роль в активному транспорті цього елемента з водного середовища в організм риб.

З високим рівнем міді у залозистому апараті зябер риб пов'язана висока активність окисно-відновних процесів, де ключову роль відіграє цитохромоксидаза, яка каталізує завершальний етап термінального окиснення у дихальному ланцюгу мітохондрій. Функція міді, як компонента ферментно-субстратних комплексів в каталітичних реакціях, пов'язана не тільки з цитохромоксидазою, а й з такими фізіологічно активними речовинами, як гем, піридоксин та аскорбінова кислота, які відіграють важливу роль у транспорті кисню і окисно-відновних процесах.

Активність цитохромоксидази в залозистому апараті зябер залишається більш високою порівняно з контролем при перебуванні коропа протягом 14 діб у водному середовищі, де концентрація йонів міді становила 0,5, 2, 5 і 10 мкг/дм³ [1]. Ці дані свідчать про те, що висока активність цитохромоксидази є компенсаторною реакцією організму, спрямованою на підтримання життєдіяльності шляхом забезпечення надходження кисню в організм риб при їхньому перебуванні в середовищі, де вміст міді перевищує фізіологічно допустимі концентрації. Якщо розглядати такий стан з позиції іхтіотоксикології, то він відповідає стадії компенсації токсичної дії за рахунок посилення окисно-відновних процесів у зябровому апараті, який підтримує надходження кисню в організм, а, відповідно, і його життєдіяльність.

Якби під впливом міді відбувалось блокування процесів транспорту кисню зябровим апаратом риб, то це неминуче призвело б до гіпоксії і загибелі піддослідних риб. Тобто, високий рівень активності цитохромоксидази в за-

лозистому апараті зябер слід розглядати як один з адаптивних механізмів організму риб до різкого зростання концентрації міді у воді.

Однак, незважаючи на високу акумуляційну здатність (у відсотковому відношенні) зябер коропа щодо йонів міді водного середовища, найвищий їхній рівень відмічено у печінці [11]. Це узгоджується з дослідженнями, які показали, що печінка риб, на відміну від інших тканин, здатна акумулювати велику кількість важких металів і є органом, який відіграє домінуючу роль в їхній детоксикації [4, 9, 10]. Останнє підтверджується результатами досліджень, згідно яких за дії на коропа йонів міді в концентрації 0,2 і 0,5 мг/дм³ в крові зростає кількість альбумінів [7]. Важкі метали, включно із міддю, зв'язуються з ними у комплекси, які транспортуються в печінку, де розпадаються, і токсичні йони виводяться з організму [14, 15].

Нами показано, що при збільшенні концентрації йонів міді у водному середовищі від 0,12 мкг/дм³ до 2 і, особливо, 5 мкг/дм³, а відповідно, і в печінці риб від $6,6 \pm 1,8$ мкг/г до $18,5 \pm 1,3$ і $13,4 \pm 0,09$ мкг/г, в її тканинах різко знижується активність цитохромоксидази (на 32 і 48%). Однак найсильніше інгібування цього ферменту (на 58% порівняно з контролем) зафіксовано в печінці риб за дії йонів міді у концентрації 10 мкг/дм³ [1]. Це можна пояснити тим, що, акумулювавшись в печінці у великих кількостях (22,4 мкг/г, що на 58,1% перевищує контрольний рівень), мідь пригнічує синтез самого ферменту, до складу якого вона власне входить. Зазначене узгоджується з даними, наведеними в роботі [18], згідно яких за дії на атлантичного оселедця підвищених концентрацій міді відбувається набухання мітохондрій клітин мозку, розриваються їхні кристи, зменшується щільність протоплазми, що є причиною значного накопичення металу. Оскільки цитохромоксидаза сконцентрована, головним чином, в мітохондріях, то такі зміни в них за дії підвищених концентрацій йонів міді водного середовища можуть порушити її синтез.

Так як інгібування активності цитохромоксидази в печінці коропа пропорційно підвищенню концентрації йонів міді у воді, то її можна використовувати як інтегральний показник забруднення водного середовища йонами цього металу.

У м'язах коропа підвищені концентрації йонів міді водного середовища (2 і 5 мкг/дм³) викликали, як і в печінці, зниження активності цитохромоксидази (відповідно на 46,1 і 50,0%) порівняно з контролем. Особливо значне зменшення активності цього ферменту (на 69,2%) у м'язах було відмічено при концентрації йонів міді у воді 10 мкг/дм³ [2].

Відомо, що генерування енергії у м'язах риб відбувається переважно гліколітичним шляхом. Тому роль цитохромоксидази в цих процесах не настільки важлива, як в печінці і зябрах, де аеробні процеси переважають над гліколітичними. Про це свідчить також і найнижча її активність саме в м'язовій тканині.

Оскільки окиснення метаболітів гліколізу і циклу трикарбонових кислот здійснюється в дихальному ланцюзі мітохондрій тканин за участі цитохро-

моксидази, то виникла необхідність з'ясувати роль йонів міді водного середовища, а відповідно і її тканинного вмісту, в регуляції цих процесів.

Нашими дослідженнями показано, що, в залежності від концентрації йонів міді водного середовища, генерування енергії в тканинах коропа здійснюється різними шляхами. Так, за дії на риб йонів міді в концентрації $0,5 \text{ мкг/дм}^3$ спостерігається пригнічення гліколізу та активація циклу трикарбонових кислот в печінці, зябрах і м'язах. Про це свідчить зниження вмісту лактату і підвищення кількості пірувату, щавелево-оцтової кислоти (ЩОК), малату, α -кетоглутарату, а також відношення вільних НАД-пар в цих тканинах порівняно з контролем [2]. Нікотинамідні коферменти, як відомо, є регуляторними чинниками клітин. На підставі відношення їхніх окиснених і відновлених форм у цитоплазмі клітин можна судити про зміни інтенсивності і спрямованості гліколітичних і аеробних процесів, стану лактат-дегідрогеназної реакції та динаміки пірувату і лактату. Це викликано накопиченням міді в печінці, зябрах та м'язах відповідно на 49,2, 197,9 і 47,4% порівняно з контролем за таких умов.

Виходячи з отриманих результатів, можна стверджувати, що в енергозабезпеченні процесів адаптації коропа до $0,5 \text{ мкг/дм}^3$ йонів міді водного середовища основну роль відіграє аеробний шлях генерування енергії. Звідси випливає, що концентрація йонів міді $0,5 \text{ мкг/дм}^3$ у воді є фізіологічною для коропа. В даному випадку йони досліджуваного металу в такій концентрації виступають як мікроелементи по відношенню до риб.

Необхідно наголосити, що шляхи енергозабезпечення адаптації коропа до наявності у водному середовищі 2, 5 і 10 мкг/дм^3 йонів міді суттєво змінюються. Істотним підтвердженням цього є виявлені зміни величин досліджуваних показників в тканинах риб. Так, за дії на рибу йонів міді у концентрації 2, 5 і 10 мкг/дм^3 в печінці, зябрах і м'язах знижується рівень пірувату, ЩОК, малату і зростає вміст лактату порівняно з контролем [2]. Встановлений факт свідчить про те, що основним шляхом енергозабезпечення процесів адаптації риб до таких умов є гліколіз, оскільки йони міді у вказаних концентраціях пригнічують функціонування іншого, більш ефективного з точки зору генерування енергії, шляху — циклу трикарбонових кислот. Підтвердженням сказаного є також зниження відношення вільних НАД-пар в цитоплазмі тканин відносно контролю.

При адаптації коропа до концентрацій йонів міді водного середовища 2, 5 і 10 мкг/дм^3 в печінці, зябрах і м'язах суттєво зростає вміст α -кетоглутарату [2]. Це можна пояснити окисненням білків та амінокислот, енергія яких також використовується для процесів адаптації риб. Використання білкових речовин, а також амінокислот, як енергетичних субстратів, про що вказується в роботі [17], є важливим адаптивним надбанням риб, яке пов'язане з окисненням білків в їхньому організмі внаслідок частого кисневого голодування та низької інтенсивності аеробного окиснення вуглеводів і ліпідів. Наведене узгоджується з результатами досліджень В. З.Куранта [6], який показав, що за дії на коропа підвищених концентрацій йонів міді $0,2$ і $0,5 \text{ мг/дм}^3$ протягом 14 діб в печінці і м'язах зростає сумарний вміст вільних амінокислот. Відмічені зміни посилювались зі збільшенням концентрації

йонів даних металів у воді вище, ніж 2 і 5 мкг/дм³, що вказує на високий рівень катаболізму білків. Це свідчить про переважання розпаду органічних речовин над їхнім синтезом, що може негативно вплинути на біосинтетичні процеси і продуктивність риби.

Поряд з цим, зростання рівня α -кетоглутарату в печінці, зябрах і м'язах коропа за дії підвищених концентрацій йонів міді водного середовища пов'язано з посиленням переамінування глутамату зі ЩОК. Це підтверджується зменшенням вмісту ЩОК у досліджуваних тканинах риби [2]. Звідси виходить, що за таких умов в тканинах риби повинна змінюватись активність трансаміназ, які, на думку авторів [16], беруть активну участь в процесах адаптації риби до стрес-факторів водного середовища. Дійсно, як показано в роботі [5], за дії на коропа високих концентрацій міді та марганцю у воді в тканинах (печінка, м'язи, плазма кров) значно зростає активність аспартамінотрансферази (АсАТ).

Отже, на підставі результатів проведених нами досліджень можна дійти висновку, що концентрація йонів міді 0,5 мкг/дм³ водного середовища знаходиться у фізіологічних межах для риби, а мідь в такій концентрації виступає як мікроелемент і активує функціонування ефективного аеробного шляху генерування енергії в організмі. А це, в свою чергу, буде позитивно відображатись на біопродуктивності і життєдіяльності риби. В той же час концентрації йонів міді у воді 2, 5 і, особливо, 10 мкг/дм³ можна розглядати як токсичні для риби, що проявляється в посиленні гліколізу, як менш ефективного шляху генерування енергії. Тому довготривале перебування риби в таких умовах може призвести в кінцевому рахунку до зниження рибопродуктивності і до можливої загибелі риби. Виходячи з цього, при вирощуванні коропа необхідно звертати серйозну увагу на концентрацію йонів міді у водному середовищі.

Оскільки при адаптації коропа до різних концентрацій йонів міді водного середовища в тканинах змінюється функціонування та інтенсивність основних шляхів генерування енергії (циклу трикарбонових кислот і гліколізу), то це повинно відобразитись і на вмісті в них АТФ, АДФ, АМФ, їх суми і величини аденілатного енергетичного заряду. Вказані показники характеризують енергетичний статус тканин гідробіонтів [8].

Наші дослідження показали, що тканини коропа за нормальних умов (контроль) відрізняються за вмістом аденілових нуклеотидів, величиною аденілатного пулу та аденілатного енергетичного заряду (АЕЗ). Найбільший рівень АТФ, АДФ і АМФ зафіксовано в печінці контрольних риби. До речі, вона характеризується високим аденілатним пулом (сумою аденіннуклеотидів) та величиною АЕЗ порівняно із зябрами і м'язами. Це вказує на те, що в печінці, на відміну від зябер та м'язів, процеси синтезу вказаних аденілових нуклеотидів проходять інтенсивніше. Відмічений факт і виділяє її з поміж інших тканин, як органу, в якому протікають найрізноманітніші, не тільки біосинтетичні, енергозапасуючі, але й біосинтетичні процеси, що пов'язані з використанням енергії [10].

Дещо менший ніж в печінці, вміст аденілових нуклеотидів виявлено в зябрах контрольної групи риб [2]. Як уже зазначалось, зябрам належить важлива роль в забезпеченні організму риб киснем та абсорбції йонів важких металів, в тому числі міді, із води, що пов'язано із затратою енергії, яка вивільняється при ресинтезі АТФ. Про це свідчить аденілатний пул, величина якого в зябрах набагато менша, ніж в печінці.

Щодо м'язів риб, то в них, порівняно з печінкою та зябрами, відмічено найнижчий рівень як аденілових нуклеотидів, так і їх суми. Це, на наш погляд, може бути пов'язане зі зменшенням їхнього синтезу в результаті активного функціонування гліколізу в даній тканині, а також з процесами дезамінування АМФ аденілатдезаміназою.

Необхідно відмітити, що за величиною АЕЗ досліджувані тканини майже не відрізняються між собою. Як показали деякі автори [19], величина цього заряду в клітинах в нормі знаходиться в межах 0,70-0,99 і забезпечує функціонування основних ферментних систем.

В результаті досліджень нами встановлено, що при концентрації йонів міді у воді 0,5 мкг/дм³ підвищується вміст АТФ і АДФ у печінці та зябрах риб порівняно з контролем [2]. Це свідчить про зростання їхнього біосинтезу внаслідок посилення аеробних процесів, що підтверджується підвищенням активності цитохромоксидази, вмісту пірувату, ЩОК, малату, α -кетоглутарату, відношенням нікотинамідних коферментів та зниженням рівня лактату [1, 2].

Крім того, зростання кількості АТФ і АДФ у печінці коропа при цьому може відбуватись і за рахунок фосфорилування АМФ. На користь сказаного свідчить також зменшення вмісту АМФ в даній тканині порівняно з контролем.

Слід відмітити, що за дії на риб йонів міді водного середовища в концентрації 0,5 мкг/дм³ в їх печінці не відмічено змін суми аденіннуклеотидів та величини АЕЗ. Це свідчить, що за таких умов ступінь енергізації аденілатної системи печінки коропа, тобто міра зарядженості АМФ високоенергійними фосфатними зв'язками, не відрізняється від контролю.

На відміну від печінки, в зябрах коропа за дії 0,5 мкг/дм³ йонів міді зростає сума аденілових нуклеотидів за рахунок АТФ і АДФ без зміни величини АЕЗ.

Щодо м'язів коропа, то в них, на відміну від печінки і зябер, під впливом всіх досліджуваних концентрацій йонів міді водного середовища виявлено дещо інший вміст досліджуваних показників. За дії на коропа йонів міді в концентрації 0,5, 2, 5 і, особливо, 10 мкг/дм³ в м'язах зменшувався рівень АТФ та зростала кількість АДФ і АМФ порівняно з контролем. При цьому збільшувалась також сума аденіннуклеотидів і знижувалась величина АЕЗ [2]. Встановлений факт пов'язаний не тільки зі збільшенням вмісту АДФ і АМФ в м'язах коропа внаслідок розпаду АТФ, при якому утворюються еквімолярні кількості АДФ і АМФ, але й, можливо, із зростанням їх синтезу.

Останнє впливає із більш значного (у відсотковому відношенні) підвищення рівня АДФ і АМФ в даній тканині, ніж такого, яке б мало місце при розпаді АТФ.

Зовсім інша картина змін вмісту аденілових нуклеотидів в тканинах коропа спостерігається за дії підвищених концентрацій йонів міді (2, 5 і, особливо, 10 мкг/дм³) водного середовища. За таких умов в печінці, зябрах і м'язах риб значно понизився рівень АТФ за рахунок його розпаду, що призвело до одночасного збільшення вмісту АДФ і АМФ. Поряд з цим, в досліджуваних тканинах зросла сума аденіннуклеотидів та зменшилась величина АЕЗ порівняно з контролем. Останнє може свідчити про затрати енергії на процеси адаптації коропа до таких умов.

Відомо, що при порушенні гомеостазу величина АЕЗ змінюється [19]. Виходячи з цього, його було запропоновано використовувати як неспецифічний показник стресу, який реагує на дію різноманітних антропогенних чинників, включно і забрудненням довкілля. Він дає діагностичну інформацію щодо стану організму при сублетальних впливах токсичних речовин [21].

Зазначені зміни величин досліджуваних показників в організмі риб пов'язані з тим, що при адаптації протягом 14 діб до підвищених концентрацій йонів міді (2, 5 і 10 мкг/дм³) водного середовища в тканинах значно зростає накопичення цього металу. Він активує гліколітичні процеси та пригнічує функціонування циклу трикарбонових кислот в тканинах, про що свідчать відповідні зміни вмісту їхніх метаболітів.

Йони міді у підвищених концентраціях можуть роз'єднувати процеси окисного фосфорилування, як нами показано, шляхом інгібування активності цитохромоксидази в тканинах риб, внаслідок чого енергія, яка генерується в дихальному ланцюзі мітохондрій, не акумулюється у вигляді АТФ, а розсіюється у вигляді тепла. У теплокровних тварин це метаболічне тепло вносить свій вклад у підтримку температури тіла. У риб, за винятком акул і тунців, воно незворотно втрачається [20].

Щодо йонів марганцю водного середовища, то в енергозабезпеченні адаптації коропа до їхньої дії виявлено певні особливості порівняно з йонами міді. Це зумовлено не тільки тим, що в ряду токсичності марганець стоїть далеко за міддю, але і його роллю в енергетичних процесах. Якщо мідь, як уже говорилось раніше, входить до складу цитохромоксидази, яка є ключовим ферментом дихального ланцюгу мітохондрій, то марганець відіграє важливу роль у функціонуванні циклу трикарбонових кислот. Він активує ізоцитратдегідрогеназу, дегідрування ізолімонної до щавлево-бурштинової кислоти, що декарбоксилюється за допомогою йонів марганцю до α -кетоглутарату. Цей метал бере також участь в карбоксилюванні і декарбоксилюванні α -кетоглутарату.

Якщо мідь, як показали результати проведених нами досліджень, в більшій мірі депонується в печінці коропа, то марганець — в залозистому

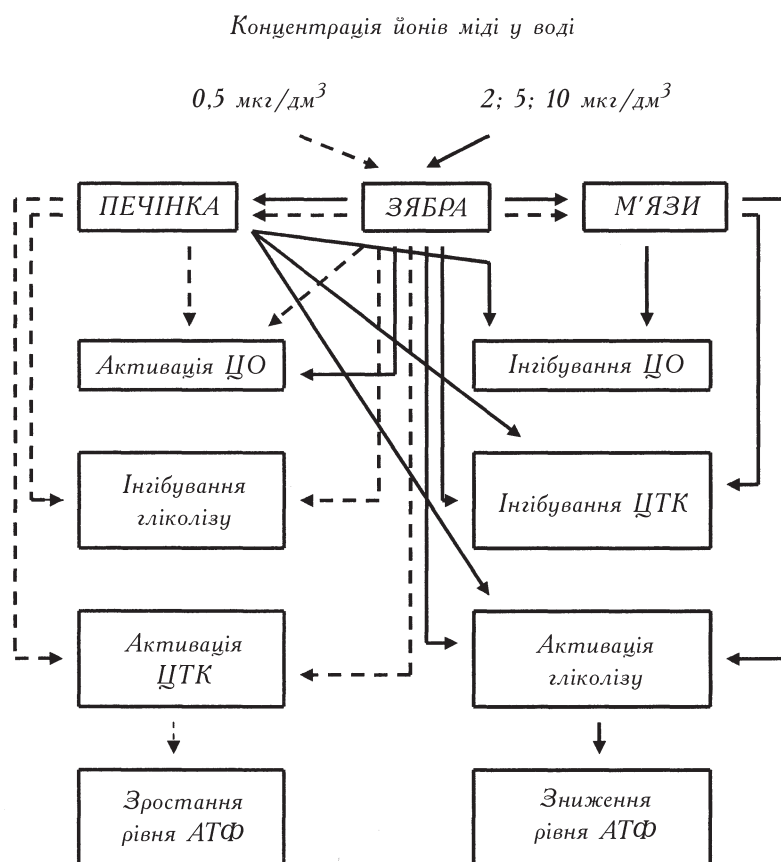
апараті зябер. Білі м'язи риб відрізняються від печінки і зябер найменшим вмістом марганцю [2].

Між вмістом і інтенсивністю накопичення марганцю в печінці і зябрах та його концентрацією у воді виявлено прямий корелятивний зв'язок. При збільшенні тканинного вмісту марганцю спостерігаються зміни в енергозабезпеченні адаптації коропа до зростаючих концентрацій йонів цього металу у водному середовищі. Зокрема, при зростанні концентрації йонів марганцю у воді від 0,24 (контроль) до 5 мкг/дм³ одночасно зі збільшенням вмісту даного елемента в залозистому апараті зябер від $1,20 \pm 0,1$ до $1,5 \pm 0,1$ мкг/г підвищується (на 112,8%) активність цитохромоксидази. Підвищену (на 35,9%) активність цього ферменту відмічено також в зябрах риб і при їхньому витримуванні впродовж 14 діб у воді з концентрацією йонів марганцю 20 мкг/дм³. Аналогічну картину змін активності цитохромоксидази за даних умов виявлено також у печінці риб. Це може бути доказом посилення енергетичного обміну у тканинах зябер і печінки за рахунок активації процесів термінального окиснення в дихальному ланцюзі, енергія якого, як вже відмічалось раніше, використовується на виконання роботи залозистого апарату зябер по забезпеченню транспорту кисню і марганцю в організм риб, а в печінці — на протікання біосинтетичних процесів. Такі зміни величин активності цитохромоксидази є компенсаторною реакцією, яка направлена на підтримання життєдіяльності коропа в умовах дії йонів марганцю водного середовища.

Слід відмітити, що в печінці, зябрах і м'язах риб за дії 50 і 100 мкг/дм³ йонів марганцю у воді вірогідних змін активності досліджуваного ферменту не виявлено, хоча ці тканини депонували значну кількість вказаного елемента (відповідно на 141,3; 158,7 і 134,0% більше, ніж в контролі).

Як показано в роботі [13], за інтоксикації йонами марганцю в органах і тканинах зростає вміст металотіонеїнів, які зв'язують йони марганцю в малотоксичні тіолові комплекси. Це призводить до зменшення доступу йонів даного металу до функціонально активних центрів білків тканин риб [12]. Тобто, металотіонеїни виконують захисну функцію детоксикації надлишкової кількості марганцю в організмі риб [3, 14]. Базуючись на цьому, можна припустити, що за дії на коропа 50 і 100 мкг/дм³ йонів марганцю водного середовища значна його кількість, яка депонувалась в зябрах, печінці і м'язах, зв'язується металотіонеїнами, що зменшує їхній доступ до активних центрів цитохромоксидази. Внаслідок цього активність даного ферменту у досліджуваних тканинах не відрізняється від контрольного рівня.

Як показали результати наших досліджень, при адаптації коропа протягом 14 діб до середовища, яке містило 5, 20 і 50 мкг/дм³ йонів марганцю, в печінці, залозистому апараті зябер та білих м'язах спостерігалось посилення функціонування циклу трикарбонових кислот — найбільш ефективного шляху генерування енергії та пригнічення гліколізу. Про це дає підставу судити зменшення вмісту лактату та зростання кількості пірувату, ЩОК, мала-ту, α -кетоглутарату, а також відношення вільних НАД-пар в досліджуваних тканинах порівняно з контролем. Такий ефект спричинений накопиченням марганцю в печінці (на 34,8—85,9%) і зябрах (на 19,8—100,8%) порівняно з

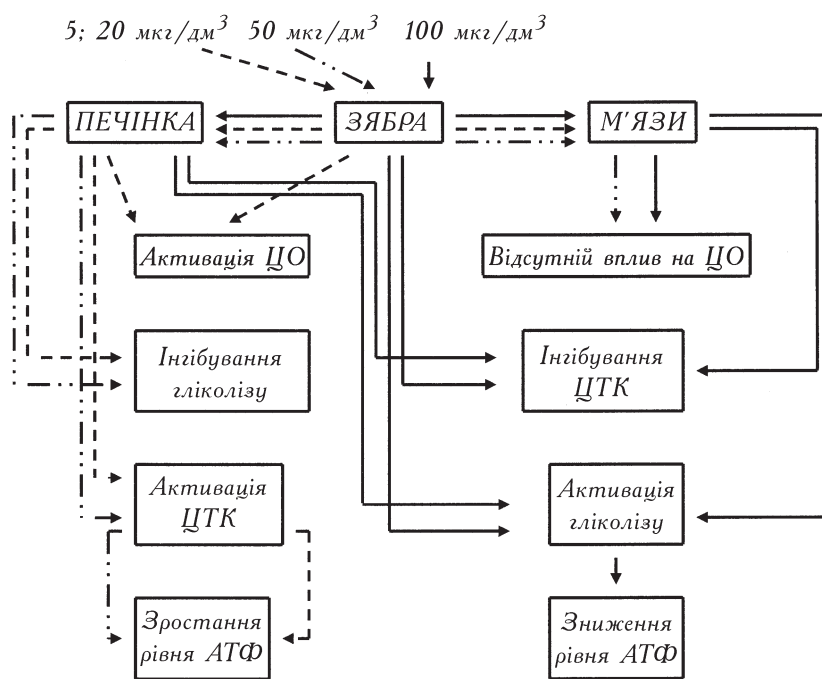


1. Схема змін функціонування основних шляхів генерування енергії в організмі коропа при адаптації до різних концентрацій йонів міді водного середовища.

контролем. Звідси випливає, що вказані концентрації йонів марганцю водного середовища знаходяться у фізіологічних межах, тому вирощування риб за таких умов може сприяти покращенню їхньої життєдіяльності та збільшенню рибопродуктивності [2].

Слід зауважити, що шляхи енергозабезпечення адаптації коропа до дії більш високих концентрацій йонів марганцю (100 мкг/дм^3) протікають на фоні зростання інтенсивності гліколітичних процесів у більшій мірі, ніж циклу трикарбонових кислот. Про це свідчить збільшення вмісту лактату та зниження рівня пірувату, ЩОК, малату та відношення вільних НАД-пар порівняно з контролем. Поряд з цим, у печінці і залозистому апараті зябер суттєво зростає вміст α -кетоглутарату, що можна пояснити високим рівнем катаболізму білків [5, 6] та посиленням переамінуваннямглутамату зі ЩОК, внаслідок чого зменшується вміст ЩОК у тканинах коропа. Виходячи з цих даних можна говорити про те, що йони марганцю в концентрації 100 мкг/дм^3 є токсичними для коропа.

Концентрація йонів марганцю у воді



2. Схема змін функціонування основних шляхів генерування енергії в організмі коропа при адаптації до різних концентрацій йонів марганцю водного середовища.

Таким чином, аналіз отриманих нами даних свідчить про те, що йони міді водного середовища більш токсичні для коропа, ніж марганцю (рис. 1). Наведене витікає з того, що із всіх досліджених нами концентрацій (5, 20, 50 і 100 мкг/дм³) йонів марганцю у воді лише 100 мкг/дм³ інгібує аеробні і активує гліколітичні процеси в тканинах риб (рис. 2). В той же час йони міді викликають такий ефект вже починаючи з концентрації 2 мкг/дм³.

Отже, на підставі результатів наших досліджень можна дійти висновку, що енергозабезпечення адаптації коропа до низьких концентрацій йонів міді (0,5 мкг/дм³, або 0,5 рибогосподарських ГДК) та марганцю (5, 20, 50 мкг/дм³, або 0,5, 2 і 5 ГДК) водного середовища здійснюється, в основному, за рахунок аеробних процесів в його тканинах. Про це свідчить зростання в них вмісту АТФ і енергізації аденілатної системи в цілому. Це може позитивно відобразитись на життєдіяльності і біопродуктивності риб. Однак енергозабезпечення адаптації риб до високих концентрацій йонів міді (2, 5 і 10 мкг/дм³, або 2, 5 і 10 ГДК) та марганцю (100 мкг/дм³, або 10 ГДК) у воді відбувається, головним чином, гліколітичним шляхом, що призводить до погіршення енергетичного статусу тканин внаслідок зменшення запасання енергії у вигляді АТФ і енергізації аденілатної системи.

Звідси випливає, що йони міді і марганцю у вказаних концентраціях виступають як токсиканти по відношенню до коропа. Гліколіз, як відомо, є менш ефективним шляхом генерування енергії, ніж аеробне дихання, але дає можливість більш економно витратити енергію для забезпечення процесів життєдіяльності коропа в середовищі, де проявляється токсичний ефект міді і марганцю. Це можна розглядати як один з адаптивних механізмів риб до токсичної дії йонів міді та марганцю водного середовища. Тому при тривалому вирощуванні риб в таких умовах їхня продуктивність буде знижуватись. Виходячи з цього, потрібно проводити моніторинг вмісту йонів міді і марганцю у воді водойм, в яких вирощується риба.

Базуючись на метаболічних реакціях, які пов'язані з енергозабезпеченням життєдіяльності коропа 2-річного віку під впливом йонів міді і марганцю, можна вважати екологічними ГДК для міді $< 0,5 \text{ мкг/дм}^3$, а для марганцю — $< 50 \text{ мкг/дм}^3$.

Висновки

В залежності від концентрації йонів міді і марганцю водного середовища генерування енергії в тканинах коропа здійснюється різними шляхами. За дії на риб йонів міді в кількості $0,5 \text{ мкг/дм}^3$ та марганцю в кількості $5, 20$ і 50 мкг/дм^3 пригнічується гліколіз і активуються реакції трикарбонного циклу в печінці, зябрах і м'язах, а при концентраціях йонів міді $2, 5$ і 10 мкг/дм^3 і марганцю 100 мкг/дм^3 посилюються гліколітичні та пригнічуються аеробні процеси.

Йони міді в концентрації $0,5 \text{ мкг/дм}^3$, та йони марганцю в концентраціях $5, 20$ і 50 мкг/дм^3 виступають як мікроелементи, а йони міді в концентраціях $2, 5$ і 10 мкг/дм^3 та йони марганцю в концентрації 100 мкг/дм^3 — як токсиканти для риб.

**

На основании собственных и литературных данных дана характеристика функционирования основных механизмов энергообеспечения процессов адаптации карпа к различным концентрациям ионов тяжелых металлов, в частности меди и марганца в водной среде. Показано, что при низких концентрациях ионов меди ($0,5 \text{ мкг/дм}^3$, или $0,5$ рыбохозяйственных ПДК) и марганца ($5, 20$ и 50 мкг/дм^3 , или $0,5, 2$ и 5 рыбохозяйственных ПДК) активируются аэробные и угнетаются гликолитические процессы в тканях (печень, жабры, мышцы) рыб. В то же время при адаптации рыб к высоким концентрациям ионов меди ($2, 5$ и 10 мкг/дм^3 или $2, 5$ и 10 ПДК) и марганца (100 мкг/дм^3 или 10 ПДК) усиливается гликолитический и угнетается аэробный путь генерирования энергии в указанных тканях рыб. Это подтверждается изменением величин показателей, характеризующих гликолитические и аэробные процессы в организме рыб.

**

Based on our and published in professional literature research results, comparative description of the functioning of the basic mechanisms of generating energy (glycolysis and aerobic respiration) in the body of carp in adapting to different concentrations of copper ions ($0,5, 2, 5$ and 10 mg/dm^3) and manganese ions ($5, 20, 50$ and 100 mg/dm^3) is given. It is shown that providing of power of carp adaptation to low concentrations of copper ions

(0,5 mg/dm³ or 0,5 maximum allowable concentration (MAC) fisheries) and manganese (5, 20 and 50 mg/dm³ or 0,5, 2 and 5 MAC fisheries) is mainly due to aerobic processes, and to high concentration of copper ions (2, 5 and 10 mg/dm³ or 2, 5 and 10 MAC) and manganese (100 mg/dm³ or 10 MAC) — glycolytic way.

**

1. Арсан В.О. Вплив іонів міді водного середовища на активність цитохромоксидази в тканинах коропа // Проблеми іхтіології: Матеріали Першої Всеукр. конф. 23—27 жовт. 2001 р. — К. — 2001. — С. 14—15.
2. Арсан В.О. Енергозабезпечення організму коропа при адаптації до змін концентрації іонів важких металів у водяному середовищі: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2004. — 20 с.
3. Бурдин К.С., Полякова Е.Е. Металлотіонеїни, их структура и функция // Успехи совр. биол. — 1987. — Т. 103, № 3. — С. 390—400.
4. Воробьев В.И. Микроэлементы и их применение в рыбководстве. — М.: Пищ. пром-сть, 1979. — 184 с.
5. Курант В.З. Роль білкового обміну в адаптації риб до дії іонів важких металів: Автореф дис. ... докт. біол. наук. — К., 2003. — 38 с.
6. Курант В.З. Роль вільних амінокислот в адапційно-компенсаторних процесах в організмі риб за дії іонів металів // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер.: біологія. — 2001. — № 3. — С. 205—206.
7. Курант В.З., Синюк Ю.В., Арсан В.О., Грубінко В.В. Особливості білкового складу сироватки крові коропа при дії іонів важких металів // Доп. НАН України. — 2002. — № 11. — С. 159—163.
8. Лукьянова О.Н. Адениннуклеотидная система морских беспозвоночных // Биология моря. — 1992. — № 1—2. — С. 3—16.
9. Малякина Э.И. Эколого-физиологические особенности адаптации карповых рыб к низкому уровню микроэлементов в водных экосистемах: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. — М., 1984. — 24 с.
10. Романенко В.Д. Печень и регуляция межлужочного обмена (млекопитающие, рыбы) — Киев: Наук. думка, 1978. — 183 с.
11. Романенко В.Д., Арсан В.О., Арсан О.М. Тканинне накопичення міді та її вплив на біоенергетичні процеси у риб // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер.: біологія. — 2005. — № 3. — С. 384—386.
12. Смольський О.С. Структурно-функціональні адаптації крові коропа до екстремальних факторів водного середовища: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 1998. — 17 с.
13. Столяр О.Б. Роль металотіонеїнів в детоксикації іонів міді, цинку, марганцю та свинцю в організмі прісноводних риб і молюсків: Автореф. дис. ... докт. біол. наук. — Львів, 2004. — 30 с.
14. Столяр О.Б., Мудра А.Є., Зінковський Н.Г. та ін. Селективність металотіонеїнів печінки коропа у зв'язуванні іонів металів та антиоксидантний захист організму за дії суміші міді, цинку, марганцю і свинцю // Доп. НАН України. — 2004. — № 5. — С. 184—189.
15. Столяр О.Б., Хоменчук В.О., Арсан В.О., Грубінко В.В. Роль низькомолекулярних сірковмісних сполук гепатопанкреасу коропа у зв'язування іонів міді // Доп. НАН України. — 2001. — № 3. — С. 198—203.

16. Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. — М.: Мир, 1988. — 568 с.
17. Шульман Г.Е., Аболмосова Г.И., Столбов А.Я. Использование белка в энергетическом обмене гидробионтов // Успехи совр. биол. — 1993. — Т. 113, № 5. — С. 576—586.
18. Abbasi A.K., Shackley S.E., King P.E. Effects of copper on the ultrastructure of brain cells of Atlantic herring, *Clupea haengus* L. // Pakistan J. Zool. — 1995. — Vol. 27, N 3. — P. 203—206.
19. Atkinson D.E. The energy charge of the adenilate pools as a regulatory parameter: Interaction with feedback modifiers // Biochemistry. — 1968. — Vol. 7, N 11. — P. 4030—4034.
20. Carey F.G., Teal J.M., Kanwisher J.M., Lawson K.D. Warm-bodied fish // Am. Zool. — 1971. — Vol. 11. — P. 137—145.
21. Livingstone D.R. General biochemical indices of sublethal stress // Mar. Poll. Bull. — 1982. — Vol. 13, N 8. — P. 261—263.

Інститут гідробіології НАН України, Київ

Надійшла 10.05.17