
ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

УДК 577.125 (639.215.2+639.214):546.723

О. О. Рабченюк, В. О. Хоменчук, Ю. І. Сеник, В. З. Курант

ЛІПІДНИЙ ОБМІН В ОРГАНІЗМІ КОРОПА І ЩУКИ ЗА ДІЇ ЙОНІВ ФЕРУМУ (III)

Досліджено фракційний склад ліпідів зябер, печінки, нирок і м'язів коропа (*Cyprinus carpio*) і щуки (*Esox lucius*) за дії 0,2 та 0,5 мг/дм³ йонів Fe³⁺ у воді, що відповідає 2 і 5 ГДКрибогосп. Встановлено, що зміни співвідношення ліпідів у тканинах риб зумовлені концентрацією йонів Fe³⁺ і є видо- і тканино-специфічними. Відмічено активацію ліполітичних процесів і активне використання ліпідних резервів тканин риб для енергетичного забезпечення гомеостазу феруму в організмі.

Ключові слова: короп, щука, печінка, зябра, нирки, м'язи, ліпіди, йони Fe³⁺.

Гідрохімічний режим водоїм тісно пов'язаний з концентрацією йонів металів [2, 7, 9], які надходять у довкілля з антропогенних джерел і суттєво впливають на стан водних екосистем. Це проявляється у збільшенні їх вмісту у воді, донних відкладах та біоті, що веде до зниження продуктивності водних екосистем і потенційної небезпеки для людини.

Значний інтерес становлять важкі метали, які широко застосовуються у різних галузях виробничої діяльності і є важливими для життєдіяльності гідробіонтів. Саме до таких металів відноситься ферум, що виконує важливі функції у хребетних усіх класів, у тому числі і риб [12]. Дефіцит цього металу може лімітувати розвиток організму. Входячи до складу молекул порфіринів та білків — основних носіїв кисню, ферум бере активну участь у біохімічних реакціях окиснення — відновлення [12].

В організмі риб розрізняють на дві групи: геміновий та негеміновий ферум. Перша група включає ферум хромопротеїдів (дихальні білки — гемоглобін, хлорокруарин, гелікорубін, а також білок м'язів — міоглобін) і дихальних ферментів (цитохроми, цитохромоксидази, пероксидази, кетолази). До другої групи входить ферум низки речовин, які не містять гемоферум-порфіринового комплексу (гемеритрин). Певна кількість резервного феруму депонується у печінці і селезінці у вигляді складних ферумбілкових комплексів (феритину і гемосидерину) і використовується для утворення

© О. О. Рабченюк, В. О. Хоменчук, Ю. І. Сеник, В. З. Курант, 2018

пігменту крові. Цей ферум не стимулює еритропоез, а лише служить вихідним матеріалом для синтезу гемоглобіну. Найважливішою вважається його участь у функціонуванні ферментів, які беруть участь у ланцюзі транспорту електронів, що є основою аеробного дихання організмів [33].

Біонакопичення феруму здійснюється за низьких концентрацій, нестача може викликати низку захворювань і призвести до загибелі, однак воно може становити потенційну небезпеку навіть при незначному зростанні концентрації металу у воді. Це пов'язане з тим, що біологічна функція металів у організмі риб здійснюється за низьких концентрацій, а їх надмірне акумулювання може викликати хронічне чи гостре отруєння [33].

Глибокі дослідження ліпідного та жирнокислотного складу окремих тканин риб і молекулярних механізмів регуляції їх метаболізму розширили уявлення про роль ліпідів у процесах адаптації цього класу екзотермних організмів до дії чинників оточуючого водного середовища [5, 15, 17].

Таким чином, метою нашої роботи було встановити вплив підвищених концентрацій йонів феруму у воді на ліпідний обмін в організмі двох видів прісноводних риб — коропа та щуки.

Матеріал і методика дослідження. Об'єктом дослідження слугували особини коропа (*Cyprinus carpio* L.) і щуки (*Esox lucius* L.) дворічного віку масою 300—350 г. Для дослідження риб відбирали із ставка і транспортували у лабораторію, де утримувалися протягом двох — трьох діб для адаптації до нових умов. Експерименти проводили у 200-літрових акваріумах. Вивчали вплив йонів Fe^{3+} у двох концентраціях, що відповідали 2 та 5 ГДК_{рибгосп} [1]. Ферум вносили в воду у вигляді солі $FeCl_3 \cdot 6H_2O$, концентрація металу у переважанку на йони становила відповідно 0,2 і 0,5 мг/дм³. Аклімацію риб до дії чинника здійснювали протягом 14 діб, що є достатнім для формування адаптивних реакцій в організмі екзотермних тварин [16]. Воду в акваріумах змінювали раз на дві доби, вносячи при цьому зазначені концентрації металу. Під час експерименту риб не годували.

Для дослідження відбирали тканини зябер, печінки, білих м'язів і нирок і подрібнювали на холоді у скляному гомогенізаторі з наступним екстрагуванням загальних ліпідів хлороформ-метаноловою сумішшю за методом Фолча [10] впродовж 12 год. Неліпідні домішки з екстракту видаляли шляхом відмивання 1%-ним розчином KCl [11]. Кількість загальних ліпідів у тканині визначали ваговим методом після відгонки екстрагуючої суміші [3] і виражали у мг/г вологої тканини. Ліпіди розділяли на фракції методом висхідної одномірної тонкошарової хроматографії на пластинках «Sorbfil» [4]. Отриманий хлороформний екстракт спочатку випарювали досуха, а потім розчиняли в 1 мл хлороформу, після чого наносили на пластинку мікродозатором у кількості 40 мкл і поміщали в хроматографічну камеру. Рухомою фазою служила суміш гексану, діетилового ефіру і льодяної оцтової кислоти у співвідношенні 70 : 30 : 1 [11]. Хроматограми проявляли в камері, насыченій парами йоду. Для ідентифікації окремих фракцій ліпідів використовували специфічні реагенти і очищені стандарти [3]. Кількість неполярних ліпідів визначали біхроматним методом [11]. Всі отримані дані піддавали статистичній обробці

з використанням *t*-критерію Стьюдента для визначення достовірної різниці [6].

Результати дослідження та їх обговорення

Стійкість клітинних мембрани, пристосованих до несприятливих чинників оточуючого водного середовища, пов'язують з якісними і кількісними змінами у складі триацилгліцеролів (ТАГ), диацилгліцеролів (ДАГ), неетерифікованих жирних кислот (НЕЖК), холестеролу (ХЛ), моноацилгліцеролів (МАГ) і фосфоліпідів (ФЛ). Збереження функціональної активності біологічних мембрани клітин гідробіонтів за дії несприятливих (хімічних) чинників середовища забезпечується модуляцією роботи векторних ферментів і якісними і кількісними змінами у складі полярних та неполярних ліпідів.

Зябра риб є багатофункціональним органом (дихання, йонорегуляція, підтримання кислотно-основного балансу, екскреція), площа їх поверхні становить більше 50% загальної площини тварини. З огляду на це вони є не лише основним місцем поглинання більшості полютантів, але й першочерговою мішенню їх токсичної дії [28]. У зябрах коропа за дії 2 ГДК феруму достовірно зросла частка МАГ і НЕЖК, а за дії 5 ГДК — і частка ДАГ (табл. 1), що свідчить про активацію ліполітичних процесів у організмі і формування катаболічного стрес-синдрому в умовах іントоксикації [15].

Разом з тим за дії 2 і 5 ГДК вміст ХЛ достовірно зменшився відповідно в 1,4 і 1,3 разу. Такі зміни мають дещо суперечливий характер, оскільки природною роллю ХЛ є зміцнення і упорядкування мембрани шляхом посилення взаємодії між окремими ФЛ, що її утворюють [24]. Очевидно, зменшення його відносної кількості призводить до незначного зростання плинності біліпідного шару та збільшення ролі ФЛ у регуляції активності мембрano-зв'язаних ферментів [33]. Ефект зменшення в'язкості частково компенсується внаслідок змін у співвідношенні ХЛ/ФЛ [24]. Характерним є те, що частка ФЛ і ТАГ у зябрах коропа за дії йонів Fe^{3+} практично не змінювалася (див. табл. 1).

У щуки характер змін у кількісному складі ліпідів клітин зябер за впливу підвищених концентрацій Fe^{3+} дещо інший. Так, за дії 2 і 5 ГДК частка ФЛ зросла відповідно в 1,5 і 1,1 разу. Такі зміни можна розглядати як своєрідну адаптивну відповідь організму на підвищені концентрації йонів Fe^{3+} шляхом структурно-функціональних перебудов біологічних мембрани. Відомо, що транспорт йонів металів через мембрани здійснюється за участю ФЛ, залежить від їх складу і може моделюватися під впливом йонів металів [31].

Слід відмітити, що за вищої концентрації йонів феруму у воді у зябрах щуки відмічена інтенсифікація ліполізу, ймовірно, внаслідок активації йонаами металу специфічних ліпаз [26]. Так, за дії 2 ГДК частка ДАГ зросла у 2,3 разу, а ТАГ — зменшилась у 2,6 разу. За дії 5 ГДК частка НЕЖК і ДАГ зросла відповідно в 1,6 і 1,4 разу, а ТАГ — зменшилась у 3,5 разу відносно контролю ($p < 0,05$). Частка ХЛ у зябрах щуки, як і у коропа, знижувалася за дії обох досліджуваних концентрацій, очевидно, через порушення його синтезу [19].

1. Частка класів ліпідів у клітинах зябер риб за дії йонів феруму (% загального вмісту)

Класи ліпідів	Контроль	2 ГДК	5 ГДК
Короп			
ФЛ	23,93 ± 0,18	23,20 ± 0,36	25,20 ± 0,52
МАГ	5,01 ± 0,29	6,44 ± 0,12*	5,19 ± 0,21
ДАГ	8,44 ± 0,83	6,43 ± 0,26	12,43 ± 0,12*
ХЛ	17,71 ± 1,12	12,68 ± 0,15*	13,09 ± 0,52*
НЕЖК	25,00 ± 0,83	30,01 ± 0,87*	24,43 ± 0,78
ТАГ	19,92 ± 0,31	21,24 ± 0,53	19,66 ± 0,16
Щука			
ФЛ	28,32 ± 0,59	43,77 ± 0,80*	32,31 ± 0,51*
МАГ	7,46 ± 0,46	4,75 ± 0,45*	7,59 ± 0,69
ДАГ	4,93 ± 0,22	11,68 ± 0,28*	6,80 ± 0,54*
ХЛ	26,32 ± 1,21	20,57 ± 0,39*	21,82 ± 1,58*
НЕЖК	16,97 ± 0,68	13,12 ± 0,29*	27,02 ± 0,59*
ТАГ	16,00 ± 0,50	6,11 ± 0,13*	4,46 ± 0,10*

Тут і в табл. 2—4. * Відмінності порівняно з контролем достовірні ($p < 0,05$); $M \pm m$, $n = 5$.

Функціональним показником активності біомембрани є відношення ХЛ/ФЛ [25], яке вказує на щільність упаковки ліпідних молекул у мембрани, її текучість та проникність. За дії йонів феруму у клітинах зябер обох видів риб значення цього показника знижувалось (табл. 5), що у цілому вказує на зменшення кристалічності мембрани і зростання регулятивної ролі ФЛ у її складі [30, 31]. Збільшення частки ХЛ робить мембрани більш стійкою до зовнішнього стресу, підвищуючи її стійкість і знижуючи її проникність до води та йонів [27, 28]. Співвідношення ХЛ/ФЛ істотно модулює фізико-хімічні і функціональні властивості клітинних мембран та забезпечує їх фазові переходи з гелеподібного у рідкокристалічний стан [23].

Печінка — першочергова мішень більшості токсичних агентів, забезпечує депонування і виведення з організму багатьох металів. Окрім того в ній синтезуються сироватковий ХЛ і ліпіди [28]. Характер змін відносного вмісту ліпідів у печінці риб за дії підвищених концентрацій йонів Fe^{3+} дещо відмінний від такого у зябрах (табл. 2). За дії 2 і 5 ГДК частка ФЛ змінилась відповідно в 1,2 і 1,3 разу. Це може бути наслідком як посилення ліполізу [15], так і порушення синтезу ФЛ за токсичного стресу [29].

Слід відзначити достовірне зростання частки МАГ у обох видів риб, що, очевидно, зумовлено посиленням ліполізу ТАГ внаслідок зростання енерге-

2. Частка класів ліпідів у клітинах печінки за дії йонів феруму (% загального вмісту)

Класи ліпідів	Контроль	2 ГДК	5 ГДК
Короп			
ФЛ	26,80 ± 1,54	22,09 ± 0,54*	21,26 ± 0,38*
МАГ	2,67 ± 0,09	6,34 ± 0,63*	7,03 ± 0,45*
ДАГ	4,89 ± 0,70	5,58 ± 0,55	7,67 ± 0,30*
ХЛ	19,16 ± 1,14	22,44 ± 1,19	10,96 ± 0,82*
НЕЖК	30,56 ± 0,30	30,46 ± 1,23	38,57 ± 0,13*
ТАГ	15,92 ± 1,21	13,05 ± 0,98	14,51 ± 1,71
Щука			
ФЛ	25,73 ± 0,33	26,40 ± 0,03	26,29 ± 0,58
МАГ	2,93 ± 0,29	5,58 ± 0,07*	7,59 ± 0,69*
ДАГ	2,24 ± 0,09	5,26 ± 0,21*	2,34 ± 0,20
ХЛ	43,52 ± 0,54	43,72 ± 0,81	29,60 ± 0,75*
НЕЖК	17,09 ± 0,20	14,26 ± 1,18	29,80 ± 1,02*
ТАГ	8,50 ± 0,47	4,79 ± 0,29*	4,38 ± 0,10*

тичних витрат для протидії надлишковим кількостям металу в організмі [15]. Це підтверджується зростанням частки НЕЖК і зменшенням частки ТАГ у гепатоцитах за дії 5 ГДК. На посилення катаболічних процесів вказує і зростання частки ДАГ у гепатоцитах коропа за дії 5 ГДК в 1,6 разу і у 2,3 разу у гепатоцитах щуки за впливу 2 ГДК ($p < 0,05$).

За дії 5 ГДК у печінці коропа і щуки частка ХЛ зменшилась відповідно в 1,7 і 1,5 разу ($p < 0,05$). За впливу 2 ГДК у печінці коропа значення відношення ХЛ/ФЛ зросло в 1,4 разу. За дії 5 ГДК цей показник у обох дослідженіх видів зменшився, що опосередковано вказує на зростання плинності мембрани та регулятивної активності ФЛ у їх складі [31].

Нирки є одним з органів, що забезпечують осморегуляцію та екскрецію металів, у тому числі і феруму, з організму риб [18]. Проте його кількість, що виводиться через нирки, незначна [33], як і кількість металу, що акумулюється у цих органах за 14 діб [14]. Зміни у фракційному складі ліпідів нирок за дії підвищеного вмісту іонів Fe^{3+} виражено видоспецифічні. Так, у нирках коропа за дії 2 і 5 ГДК частка ФЛ зростала, а щуки — знижувалась (табл. 3). Отримані дані узгоджуються з літерними даними про активацію синтезу ФЛ як своєрідного захисту клітин організму від проникнення токсикантів через їх мембрани [32].

3. Вміст класів ліпідів в клітинах нирок риб за дії йонів феруму

Класи ліпідів	Контроль	2 ГДК	5 ГДК
Короп			
ФЛ	20,04 ± 0,18	25,92 ± 0,10*	24,29 ± 0,08*
МАГ	5,22 ± 0,30	10,07 ± 0,60*	3,88 ± 0,49*
ДАГ	7,14 ± 0,09	4,55 ± 0,20*	10,50 ± 0,23*
ХЛ	10,67 ± 0,21	25,5 ± 0,16*	5,91 ± 0,26*
НЕЖК	33,52 ± 2,67	19,12 ± 0,84*	18,37 ± 0,59*
ТАГ	23,41 ± 2,30	14,83 ± 0,83*	36,55 ± 0,60*
Щука			
ФЛ	33,30 ± 0,21	31,88 ± 0,58	31,28 ± 0,10*
МАГ	4,66 ± 0,31	4,52 ± 0,08	12,47 ± 0,29*
ДАГ	5,09 ± 0,45	5,02 ± 0,30	1,95 ± 0,22*
ХЛ	19,47 ± 0,58	28,93 ± 0,84*	11,96 ± 0,29*
НЕЖК	31,28 ± 0,56	23,34 ± 0,26*	40,23 ± 0,09*
ТАГ	6,21 ± 0,04	6,33 ± 0,12	2,11 ± 0,12*

За дії 2 ГДК у нирках коропа відносний вміст ДАГ зменшився в 1,6, НЕЖК — в 1,7, а ТАГ — в 1,6 разу, у тай же час частка МАГ зросла в 1,9 разу. Такі зміни ліпідного профілю вказують на активацію синтезу ФЛ з їх попередників і, ймовірно, їх використання для енергозабезпечення адаптивних перебудов клітин. За дії 5 ГДК частка МАГ, НЕЖК та ХЛ зменшувалась, а ДАГ і ТАГ — зростала (див. табл. 3). Відомо, що ТАГ сприяють стабілізації клітинних мембрани і у стресових умовах можуть виступати попередниками синтезу ДАГ і НЕЖК [22].

За дії 2 ГДК частка ХЛ у нирках коропа зросла у 2,5, а щуки — в 1,5 разу. За дії 5 ГДК в нирках щуки знизилась частка ТАГ і ДАГ, тоді як НЕЖК і МАГ — зросла, що, очевидно, свідчить про інтенсифікацію ліполітичних процесів у клітинах [15]. За дії 2 ГДК у клітинах нирок коропа і щуки значення показника ХЛ/ФЛ зросло відповідно в 1,8 і 1,6 разу, а за дії 5 ГДК — знизилось відповідно у 2,2 і 1,5 разу (див. табл. 5).

Зміни у складі ліпідів у м'язах, як і в нирках риб, за дії йонів Fe^{3+} видоспеціфічні (табл. 4). Так, за дії 2 і 5 ГДК частка ФЛ у м'язах коропа зменшується, що може бути зумовлено порушенням їх синтезу як в печінці, так і м'язах [25]. За дії 2 ГДК у м'язах коропа зростала частка МАГ і НЕЖК, а ДАГ і ТАГ — зменшувалась. Вплив 5 ГДК викликав достовірне зростання лише частки МАГ. У цілому слід зазначити, що відбувалось активне використання ліпідних резервів м'язів, особливо ТАГ, для енергетичного забезпечення го-

4. Вміст класів ліпідів в клітинах м'язів риб за дії йонів феруму

Класи ліпідів	Контроль	2 ГДК	5 ГДК
Короп			
ФЛ	27,08 ± 1,39	21,73 ± 1,82*	23,05 ± 1,22*
МАГ	6,59 ± 0,92	10,87 ± 0,76*	11,22 ± 1,99*
ДАГ	8,11 ± 1,83	4,59 ± 0,62*	9,75 ± 0,38
ХЛ	8,39 ± 1,50	6,68 ± 0,62	6,38 ± 1,03
НЕЖК	20,04 ± 2,40	37,90 ± 1,69*	23,05 ± 1,75
ТАГ	29,81 ± 3,63	18,23 ± 0,60*	26,56 ± 1,26
Щука			
ФЛ	30,68 ± 0,10	31,77 ± 0,58	34,35 ± 0,39*
МАГ	5,41 ± 0,20	2,41 ± 0,12*	6,54 ± 0,19*
ДАГ	5,17 ± 0,32	11,55 ± 0,23*	4,24 ± 0,36
ХЛ	26,55 ± 0,61	30,44 ± 0,25*	27,49 ± 0,57
НЕЖК	20,77 ± 0,20	20,85 ± 0,28	22,93 ± 0,57*
ТАГ	11,42 ± 0,48	3,01 ± 0,30*	4,46 ± 0,10*

5. Відношення холестерол/фосфоліпіди у клітинах тканин риб за дії йонів Fe^{3+} ($M \pm m, n = 5$)

Види	Тканини	Контроль	2 ГДК	5 ГДК
Короп	Зябра	0,74 ± 0,03	0,54 ± 0,02*	0,52 ± 0,03*
	Печінка	0,72 ± 0,05	1,01 ± 0,06*	0,52 ± 0,02*
	Нирки	0,53 ± 0,04	0,98 ± 0,05*	0,24 ± 0,03*
	М'язи	0,31 ± 0,04	0,31 ± 0,05	0,28 ± 0,02
Щука	Зябра	0,93 ± 0,04	0,47 ± 0,02*	0,68 ± 0,05*
	Печінка	1,69 ± 0,04	1,66 ± 0,06	1,13 ± 0,03*
	Нирки	0,58 ± 0,03	0,91 ± 0,04*	0,38 ± 0,04*
	М'язи	0,86 ± 0,03	1,02 ± 0,04*	0,80 ± 0,06

меостазу феруму в організмі коропа. Такі закономірності можуть спостерігатися як при гострому [21], так і хронічному [8] отруєнні металами.

За дії 2 ГДК у клітинах м'язів щуки частка МАГ і ТАГ зменшувалась, а ДАГ і ХЛ — зростала. За впливу 5 ГДК зростала частка МАГ і НЕЖК, а ТАГ — зменшувалась, що може бути наслідком активації ліпаз йонами металу, в результаті зростання енерговитрат для обмеження надходження, зв'язування та посилення екскреції металу з організму риб. У клітинах м'язів щуки

частка ФЛ достовірно зростала лише за впливу 5 ГДК. Значення відношення ХЛ/ФЛ у коропа практично не змінювалося, а у щуки зростало лише за дії 2 ГДК (див. табл. 5).

Висновки

Проведені дослідження показали, що за дії йонів Fe^{3+} у зябрах обох видів риб знижується частка ХЛ та значення відношення ХЛ/ФЛ. Зміни відносного вмісту НЕЖК, МАГ, ДАГ і ТАГ у клітинах зябер мають різну напрямленість та залежать від концентрації йонів металу у воді та виду. У печінці коропа та щуки вплив йонів Fe^{3+} призводив до порушення синтезу ХД і ФЛ та посилення ліполітичних процесів. У нирках за дії підвищених концентрацій йонів Fe^{3+} у цілому відбувалась активація катаболічних процесів. Відмічено активне використання ліпідних резервів м'язів риб для енергетичного забезпечення гомеостазу феруму в організмі коропа, на що вказує зменшення частки ТАГ та зростання кількості продуктів їх гідролізу.

Отже, зміни вмісту ліпідів у тканинах риб за дії йонів Fe^{3+} визначаються їх концентрацією і екологічними особливостями досліджених видів. У цілому модулляція ліпідного спектру тканин риб спрямована на забезпечення структурно-функціональної активності біологічних мембрани з метою регулювання надходження і виведення феруму з організму риб та підтримання енергетичного статусу для протидії токсичному чиннику.

**

*Исследован фракционный состав липидов жабр, печени, почек и мышц карпа (*Cyprinus carpio*) и щуки (*Esox lucius*) при воздействии 0,2 и 0,5 мг/дм³ ионов Fe^{3+} в воде, соответствующих двум и пяти рыбохозяйственных ПДК. Установлено, что изменения содержания липидов в тканях рыб определяются концентрацией ионов Fe^{3+} в воде и являются видоспецифическими. Отмечена активация липолитических процессов и активное использование липидных резервов для энергетического обеспечения гомеостаза ферума в организме.*

**

*The fractional composition of carp (*Cyprinus carpio*) and pike (*Esox lucius*) lipids in the gills, liver, kidneys and muscles under the impact of 0,2 and 0,5 mg/dm³ of Fe^{3+} ions in water, which correspond to 2 and 5 maximal permissible concentrations was studied. Changes in lipid content in fish tissues were determined by concentration of Fe^{3+} ions in water and are species-specific.*

**

1. Беспамятнов Г.П., Кротов Ю.А. Предельно допустимые концентрации химических веществ в окружающей среде. Справочник. — Л.: Химия, 1985. — 240 с.
2. Евтушенко Н.Ю., Дудник С.В. Механизмы поступления, распределения и выведения металлов из организма рыб (обзор) // Гидробиол. журн. — 2014. — Т. 50, № 4. — С. 63-77.
3. Кейтс М. Техника липидологии. Выделение анализ и идентификация липидов. — М.: Мир, 1975. — 322 с.

4. Копытов Ю.П. Новый вариант тонкослойной хроматографии липидов // Экология моря. — 1983. — № 12. — С. 76—80.
5. Лав М.Р. Химическая биология рыб. — М.: Пищ. пром-сть, 1976. — 349 с.
6. Лакин Г.Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1990. — 351 с.
7. Мур Дж., Рамамурти С. Тяжелые металлы в природных водах (контроль и оценка влияния). — М.: Мир, 1987. — 286 с.
8. Мусаев Б.С., Мурадова Г.Р., Рабаданова А.И. и гр. Влияние хронической интоксикации ацетатом свинца на фракционный состав белков и некоторые показатели лиридного обмена скелетных мышц сеголеток карпа (*Cyprinus carpio* L.) // Изв. Самар. науч. центра РАН. — 2009. — Т. 11, № 1. — С. 110—113.
9. Никаноров А.М., Жулидов А.В., Покаржевский А.Д. Биомониторинг тяжелых металлов в пресноводных экосистемах. — Л.: Гидрометеоиздат, 1985. — 144 с.
10. Орел Н.М. Биохимия липидов. — Минск: Изд-во БГУ, 2007. — 37 с.
11. Прохорова М. И. Методы биохимического исследования. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. — 222 с.
12. Рабченюк О.О., Хоменчук В.О., Курант В.З. Ферум у водних екосистемах: форми знаходження, біологічне значення та токсичність для риб // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біологія. — 2016. — № 3—4. — С. 77—89.
13. Рабченюк О.О., Хоменчук В.О., Курант В.З., Грубінко В.В. Фосфоліпідний склад окремих тканин коропа та щуки за дії іонів Fe^{3+} // Доп. НАН України. — 2017. — № 1. — С. 97—102.
14. Рабченюк О.О., Хоменчук В.О., Ляврін В.З., Курант В.З. Накопичення ферруму в організмі прісноводних риб за його підвищеного вмісту у водному середовищі // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біологія. — 2017. — № 1. — С. 96—101.
15. Сеник Ю.І. Зміни ліпідного складу тканин прісноводних риб за дії цинку та кадмію: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Львів, 2015. — 20 с.
16. Хлебович В.В. Акклиматизация животных организмов. — Л.: Наука, 1981. — 135 с.
17. Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. — М.: Мир, 1988. — 568 с.
18. Ferguson C.J., Wareing M., Delannoy M. et al. Iron handling and gene expression of the divalent metal transporter, DMT1, in the kidney of the anemic Belgrade (b) rat. // Kidney Int. — 2003. — Vol. 64. — P. 1755—1764.
19. Firat O., Kargin F. Individual and combined effects of heavy metals on serum biochemistry of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* // Arch. Environ. Contam. Toxicol. — 2010. — Vol. 58, N 1. — P. 151—157.
20. Freedman R.B. Membrane-bound enzymes. Membrane structures / Ed. by J.B. Finean, R.H. Michell. — Amsterdam: North Holland Biomed. Press, 1981. — P. 161—214.
21. Karanjkar D.M., Deshpande V.Y. Iron induced changes in biochemical composition of freshwater fish *Gonoproktopterus kolas* (SYKES) // IRA-Int. J. Appl. Sci. — 2016. — Vol. 4, N 3. — P. 407—419.

22. Lewis A.H., McElhaney R.N. Surface charge markedly attenuates the nonlamellar phase-forming properties of lipid bilayer membranes: calorimetric and ^{31}P -nuclear magnetic resonance studies of mixtures of cationic, anionic, and zwitterionic lipids // *Biophys. J.* — 2000. — Vol. 79, N 3. — P. 1455—1464.
23. McMullen T.P.W., Lewis R.N.A.H., McElhaney R.N. Cholesterol-phospholipid interactions, the liquid-ordered phase and lipid rafts in model and biological membranes // *Curr. Opinion in Colloid and Interface Sci.* — 2004. — Vol. 8. — P. 459—468.
24. Ohvo-Rekila H., Ramstedt B., Leppimaki P., Slotte J.P. Cholesterol interactions with phospholipids in membranes // *Prog. Lipid Res.* — 2002. — Vol. 41. — P. 66—97.
25. Pazhanisamy K., Kennadi P., Rengarajan R. Effect of copper in the lipid content of freshwater fish *Tilapia mossambicus* // *Int. J. Curr. Res.* — 2016. — Vol. 8, Iss. 9. — P. 39304—39307.
26. Reynolds L.J., Hughes L.L., Louis A.I. Metal ion and salt effects on the phospholipase A₂, lysophospholipase, and transacylase activities of human cytosolic phospholipase A₂ // *Biochim. Biophys. Acta.* — 2008. — Vol. 1167. — P. 272—280.
27. Rog T., Pasenkiewicz-Gierula M., Vattulainen I., Karttunen M. Ordering effects of cholesterol and its analogues // *Ibid.* — 2009. — Vol. 1788. — P. 97—121.
28. Schlenk D., Benson W.H. Target organ toxicity in marine and freshwater teleosts. — London; New York: Taylor and Francis, 2001. — Vol. 1. — 416 p.
29. Singh P.B., Singh V. Impact of endosulfan on the profiles of phospholipids at sublethal concentration in the male *Heteropneustes fossilis* (Bloch) // *J. Environ. Biol.* — 2006. — Vol. 27, N 3. — P. 509—514.
30. Somerharju P. Lateral organisation of membrane lipids. The superlattice view // *Biochim. Biophys. Acta.* — 1999. — Vol. 1440. — P. 32—48.
31. Van Uitert I., Le Gac S., Van den Berg A. The influence of different membrane components on the electrical stability of bilayer lipid membranes // *Ibid.* — 2010. — Vol. 1798. — P. 21—31.
32. Vance D.E., Vance J.E. Phospholipid biosynthesis in eukaryotes // *Biochem. of Lipids, Lipoproteins and Membranes.* — 2002. — Vol. 36. — P. 205—232.
33. Wood C.M., Farrel A.P., Brauner C.J. Homeostasis and toxicology of essential metals // *Fish Physiol.* — London: Academic Press, 2012. — Vol. 31A. — 497 p.
34. Yeagle P.L. Cholesterol in membrane models. — Boca Raton: CRC Press, 1993. — P. 1—12.