

**ЦЕХМІСТРЕНКО С. І., БІТЮЦЬКИЙ В. С.,
ТОКАРЧУК Т. С.**

БІОХІМІЯ РИБ



**С.І. Цехмістренко, В.С. Бітюцький,
Т.С. Токарчук**

БІОХІМІЯ РИБ

Підручник

Біла Церква
2025

УДК 639.3:577.1(075.8)

Затверджено вченою радою Білоцерківського національного аграрного університету (протокол № 2 від 13 березня 2025 р.)

Рецензенти:

Гриневич Н.Є., д-р вет. наук, професор, зав. кафедри іхтіології та зоології Білоцерківського національного аграрного університету;

Данченко О.О., д-р с.-г. наук, професор кафедри харчових технологій та готельно-ресторанної справи Таврійського державного агротехнологічного університету;

Михайленко О.В., канд. хім. наук, доцент кафедри супрамолекулярної хімії Інституту високих технологій Київського національного університету імені Тараса Шевченка.

Цехмістренко С.І., Бітюцький В.С., Токарчук Т.С. Біохімія риб: підручник. – Біла Церква, 2025. – 232 с.

Підручник «Біохімія риб» являє сучасний комплексний огляд ключових біохімічних характеристик та процесів, що відбуваються в організмі риб. Особливий акцент зроблено на хімічному складі, метаболізмі, регуляторних механізмах обміну речовин, а також на біохімічних адаптаціях до зовнішніх чинників середовища. Розглянуто сучасні підходи до збереження та обробки рибної продукції, включаючи інноваційні технології, такі як нанотехнології та передові методи аналізу, спрямовані на оптимізацію якості продукції та підвищення її харчової цінності.

Підручник розрахований на широке коло користувачів – студентів, магістрантів, аспірантів, наукових працівників, фахівців рибної галузі та тих, хто прагне поглибити свої знання в біохімії водних організмів.

ISBN 978-966-2122-74-9

© Цехмістренко С.І., Бітюцький В.С.,
Токарчук Т.С. 2025

© Білоцерківський національний
аграрний університет

ВСТУП

Біохімія риби є науковою дисципліною, яка вивчає хімічний склад та біохімічні процеси, що протікають в організмі риби. Ця дисципліна має фундаментальне значення для розуміння фізіологічних процесів, що забезпечують життєдіяльність риби, їхній метаболізм та адаптацію до мінливих умов навколишнього середовища. Вона є критично важливою для забезпечення ефективного рибництва та підтримання високої якості рибної продукції. Біохімія риби інтегрується з іншими дисциплінами, такими як фізіологія, генетика, екологія та токсикологія, що дає змогу поглиблено вивчати фізіологічні механізми, генетичні механізми адаптації, вплив екологічних чинників та детоксикаційні процеси, котрі важливі для підтримки здоров'я та продуктивності риби.

Виділення біохімії риби в окрему наукову галузь є обґрунтованим, оскільки це сприяє більш цілеспрямованому вивченню специфічних біохімічних процесів, що відбуваються у водних організмах. Це дозволяє розробляти ефективні інструменти для оптимізації якості рибної продукції, підвищення її харчової цінності та стійкості до стресових умов середовища. Сучасний розвиток біохімії риби надає можливість досліджувати молекулярні основи фізіологічних функцій, від регуляції обміну речовин до захисних реакцій на токсичні речовини у водному середовищі.

У даному підручнику розглянуто основні біохімічні характеристики риби, включаючи білки, ліпіди, вуглеводи, а також специфічні тканини і органи, такі як кісткова та хрящова тканини, шкіра, статеві залози і кров. Особливу увагу приділено біохімічним адаптаціям риби до змінних умов навколишнього середовища, зокрема змінам температури, солоності та впливу токсичних речовин. Такі знання є вкрай важливими не лише для практичного рибництва, але й для охорони водних ресурсів та забезпечення екологічної безпеки.

Окремо висвітлено сучасні методи збереження та обробки рибної продукції, що сприяють збереженню її харчової цінності та безпеки для кінцевого споживача. Глибоке вивчення біохімічних процесів, що відбуваються після вилову риби, дає змогу зрозуміти механізми псування та розробити стратегії для збереження якості продукції. Окрім того розглянуто новітні підходи до дослідження біохімії риби, такі як

застосування нанотехнологій та передові методи молекулярного аналізу, що відкривають нові можливості для розуміння складних біохімічних процесів на молекулярному рівні.

Підручник “Біохімія риби” призначений для студентів, аспірантів, науковців, викладачів та фахівців рибної галузі, а також для всіх, хто прагне поглибити свої знання з біохімії водних організмів. Матеріал підручника надає ґрунтовну теоретичну базу для розуміння складних біохімічних процесів, що забезпечують життєдіяльність риб, та є цінним інструментом для подальших наукових досліджень і впровадження передових практик у рибництві.

1. ІСТОРІЯ РОЗВИТКУ НАУКИ БІОХІМІЇ В РИБНОМУ ГОСПОДАРСТВІ ТА ЇЇ ПЕРСПЕКТИВИ

Формування науки біохімії риб

Рибне господарство має давнє коріння, але саме біохімічні дослідження в цій галузі значно розширилися лише в XX столітті з розвитком сучасних наукових методів. Спочатку рибництво і риболовля мали суто практичний характер: основна увага приділялася отриманню їжі, а також використанню інших ресурсів з риби, наприклад, жиру та кісток. Проте, вже в XIX столітті починаються перші спроби наукового вивчення хімічного складу риби та чинників, що впливають на її ріст та здоров'я.

Перші біохімічні дослідження риб стосувалися складу м'яса та особливостей метаболізму. У кінці XIX – на початку XX століття хіміки та біологи почали вивчати амінокислотний склад риби, особливості білків та ліпідів, що надавали важливу інформацію про її поживну цінність. Одним із важливих напрямків стало вивчення жирового складу риби та його впливу на здоров'я людини, що сприяло популяризації риб'ячого жиру як корисного для здоров'я продукту.

Після другої світової війни зростає попит на рибну продукцію, що стимулює розвиток індустріального рибництва. У цей період виникає потреба у більш детальному вивченні харчування риб, їх імунології та здоров'я, оскільки масове виробництво риби стикається з проблемами інфекцій та хвороб. Науковці починають вивчати метаболізм риб у різних умовах вирощування, що дало можливість розробити спеціальні корми, збалансовані за всіма поживними речовинами, зокрема, білками, жирами, вітамінами та мікроелементами. Це стало першим кроком до застосування біохімії у контролі та підвищенні ефективності рибного господарства.

У 1960–1980-х роках з'являються нові аналітичні методи, такі як хроматографія, спектрофотометрія та електрофорез, які відкрили можливість більш точного визначення хімічного складу риби та її тканин. Вивчення специфічних метаболітів, ферментативної активності та змін складу рибних продуктів за впливу різних умов стало більш доступним. Ці знання мали велике значення для розробки технологій зберігання та обробки рибної продукції, таких як заморожування, сушіння та консервування.

Дослідження 1980–2000-х років зосереджуються на вивченні жирних кислот, особливо омега-3, та їх ролі у здоров'ї як риб, так і людини. Ці відкриття дозволили зробити рибу однією з ключових складових компонентів здорового харчування, особливо у дієтології. Водночас дослідження антиоксидантів стали важливим напрямком для покращення якості та тривалості зберігання рибної продукції. Вчені почали застосовувати антиокислювачі для попередження окислювальних процесів, що дозволило зберегти смакові та поживні якості риби під час транспортування та зберігання.

З розвитком біотехнологій та молекулярної біології на початку XXI століття почали впроваджувати генетичні дослідження у рибицтво для підвищення продуктивності, стійкості до хвороб та покращення якості продукції. Розвиток молекулярно-генетичних методів дав змогу не лише розуміти генетичну природу важливих біохімічних властивостей риби, але й сприяти створенню популяцій риб з підвищеною продуктивністю та імунітетом. Крім того, почали застосовувати нанотехнології для введення корисних сполук у корми, що допомагає підвищити ефективність використання поживних речовин.

Сьогодні біохімія в рибицтві стоїть перед новими викликами, пов'язаними з екологічною безпекою, зменшенням використання антибіотиків та пошуком природних антибактеріальних агентів для боротьби з хворобами. Збільшення інтересу до «зеленої» хімії та збереження екологічної стабільності стало важливим аспектом у разі досліджень біохімії риб. Перспективними напрямками є вивчення біохімії стресу, адаптаційних механізмів у відповідь на зміну клімату, а також розробка нових методів тестування якості риби та рибних продуктів без шкоди для навколишнього середовища.

Розвиток біохімії в рибному господарстві проходив складний шлях, з кожним етапом додаючи нові знання та методи, які сьогодні допомагають забезпечувати світ якісною та безпечною продукцією.

Роль біохімії в рибицтві та обробці рибних продуктів

Біохімія відіграє важливу роль у розумінні життєвих процесів риб, як у природних умовах, так і в умовах аквакультури. Вона дає змогу глибше зрозуміти процеси, які відбуваються у рибі на клітинному і молекулярному рівнях, що є основою для поліпшення рибних господарств, контролю якості рибної продукції та забезпечення її

безпеки. Нижче розглянемо основні аспекти, де біохімія є ключовою в рибориборстві та обробці риборних продуктів.

Біохімія росту та харчування рибор. Розуміння потреб рибор у поживних речовинах є важливим для збалансованого росту та розвитку. Біохімія дає змогу визначити оптимальний склад білків, ліпідів, вуглеводів, вітамінів і мікроелементів, необхідних для підтримання метаболізму рибори в умовах інтенсивного вирощування. Зокрема, дослідження ролі амінокислот у рості рибор сприяють розробці кормів з оптимальним амінокислотним профілем, що підвищує ефективність використання корму і знижує його витрати.

Біохімія здоров'я рибор та імунної відповіді. Інтенсивне вирощування рибори створює сприятливі умови для розвитку різноманітних захворювань, що потребує глибокого розуміння імунологічних та біохімічних процесів. Вивчення ролі специфічних білків, ферментів та пептидів дає змогу покращити імунітет рибори до інфекційних агентів, знижуючи потребу у використанні антибіотиків. Біохімія допомагає розробити альтернативні методи стимуляції імунної системи, такі як застосування пробіотиків, пребіотиків та імуностимуляторів, що є важливим для екологічно безпечного риборництва.

Роль біохімії у забезпеченні якості риборної продукції. Біохімічні дослідження дають можливість розуміти зміни, які відбуваються в риборі після вилову, особливо під час зберігання та обробки. Окиснення ліпідів та денатурація білків є головними процесами, що впливають на смакові та поживні якості рибори. Дослідження цих процесів сприяє розробці ефективних методів зберігання (наприклад, охолодження, заморожування, вакуумне пакування тощо), які мінімізують небажані біохімічні зміни та подовжують термін придатності продукції.

Біохімія технологічних процесів обробки рибори. Обробка рибори, така як копчення, консервування, сушіння, може змінювати хімічний склад риборної продукції. Біохімія допомагає зрозуміти, як різні методи обробки впливають на стабільність білків, ліпідів та вітамінів, що дає змогу оптимізувати технологічні процеси для збереження поживної цінності та смакових характеристик. Наприклад, процеси копчення і консервування мають свої специфічні біохімічні реакції, які можуть змінювати смакові властивості та текстуру рибори.

Контроль безпеки риборної продукції. Біохімія також відіграє вирішальну роль у виявленні та контролі токсичних речовин у риборній

продукції. У водному середовищі можуть накопичуватись важкі метали, пестициди, діоксини та інші ксенобіотики, які потрапляють у тканини гідробіонтів. Біохімічні методи аналізу дозволяють виявляти ці сполуки на рівні слідів, сприяючи безпечності рибної продукції для споживачів. Це особливо важливо для експорту, де продукція повинна відповідати міжнародним стандартам безпеки.

Застосування нанобіотехнологій у рибництві. Завдяки розвитку нанобіотехнологій з'явилися нові можливості в рибництві, такі як використання наночастинок для ефективного введення поживних речовин у корми або для контролю патогенів. Нанобіохімія дає можливість вивчати взаємодії наночастинок з біологічними системами риб, що дає змогу підвищити ефективність аквакультури, покращити імунітет риб та зменшити ризики для здоров'я.

Підтримка екологічної стабільності через біохімію. Біохімічні дослідження забезпечують розробку екологічних методів вирощування риби, мінімізуючи негативний вплив на навколишнє середовище. Зокрема, біохімія дає змогу оптимізувати кормові раціони для зменшення кількості відходів та забруднюючих речовин у водоймах, що сприяє підтримці екологічного балансу у водоймах.

Отже, біохімія є основою для забезпечення здоров'я риб, підвищення продуктивності, якості та безпеки рибної продукції, а також для впровадження нових технологій у рибництво.

Сучасні тенденції в дослідженні біохімії риб

Науковий прогрес і технологічні інновації останніх десятиліть суттєво розширили горизонти біохімічних досліджень у галузі рибництва та аквакультури. Сучасні тенденції охоплюють різноманітні аспекти, включаючи розуміння молекулярних механізмів метаболізму риб, генетичні дослідження, екологічно орієнтовані підходи до вирощування, а також використання біотехнологій для підвищення якості та безпеки рибної продукції. Напрями сучасних досліджень у біохімії риб є багатовекторними.

Генетичні та молекулярно-біохімічні дослідження. Сучасні дослідження активно використовують молекулярні методи, зокрема, секвенування геномів та аналіз транскриптомів для розуміння генетичних основ біохімічних процесів у риб. Генетичні дослідження дозволяють ідентифікувати гени, відповідальні за важливі біохімічні

процеси, такі як метаболізм жирів, білків, адаптація до умов навколишнього середовища і стійкість до захворювань. Це допомагає селекціонувати штами риб з покращеними властивостями для аквакультури, що сприяє зростанню продуктивності.

Метаболоміка та дослідження обміну речовин. Метаболоміка – це напрямок, який фокусується на вивченні всього набору метаболітів у клітинах та тканинах риб. Це дає змогу отримати цілісне уявлення про стан організму, зокрема про його реакції на стрес, захворювання або зміни умов середовища. Метаболомічні дослідження допомагають виявляти ранні біомаркери захворювань та відхилень у метаболізмі, що є важливим для підтримки здоров'я риби та контролю її якості.

Роль біохімії в розробці екологічно безпечних методів боротьби з хворобами. Зменшення використання антибіотиків та хімічних добавок у рибництві стало одним із головних пріоритетів сучасної аквакультури. Тому багато дослідників зосереджуються на розробці природних біохімічних методів боротьби з патогенами, таких як використання пробіотиків, пребіотиків, ефірних олій та антибактеріальних пептидів. Такі підходи допомагають зміцнити імунітет риби без негативного впливу на довкілля.

Використання нанотехнологій у біохімії риб. Нанотехнології відкрили нові можливості для розширення біохімічних досліджень риб, зокрема через застосування наночастинок для цільової доставки поживних речовин або лікарських препаратів до тканин риб, підвищити ефективність використання кормів, покращити ріст та знижувати ризики виникнення захворювань. Окрім того наночастинки можуть слугувати індикаторами стану здоров'я риб, дозволяючи швидко визначити наявність стресу або дефіциту поживних речовин.

Дослідження екологічного впливу аквакультури та розробка біологічних фільтрів. В умовах інтенсивного рибництва великого значення набуває проблема очищення води від надлишку органічних речовин, важких металів та інших забруднювачів. Біохімія відіграє важливу роль у розробці біологічних фільтрів та систем очищення води, які можуть мінімізувати негативний вплив аквакультури на навколишнє середовище. Вивчення біохімічних процесів, пов'язаних з розкладом органічних речовин, обумовлює створення ефективних систем біофільтрації та зберігати екологічний баланс у водоймах.

Дослідження впливу кліматичних змін на біохімію риб. Глобальні кліматичні зміни впливають на природні водойми, змінюючи їх температуру, рівень кисню та хімічний склад. Це, своєю чергою, впливає на біохімічні процеси у риб, їхній метаболізм, адаптаційні механізми та загальний стан здоров'я. Сучасні дослідження фокусуються на вивченні адаптивних реакцій риб до цих змін, що допомагає розробити стратегії для зменшення негативного впливу кліматичних змін на рибництво.

Біохімічні дослідження для покращення смакових і поживних якостей рибної продукції. Смакові та поживні якості риби є важливими показниками для споживачів, тому біохімія відіграє ключову роль у їх оптимізації. Сучасні дослідження зосереджені на вивченні чинників, що впливають на смакові характеристики, вміст жирних кислот, білків, вітамінів та мікроелементів. Розробляються нові технології обробки, котрі дозволяють зберігати природний хімічний склад та якість рибної продукції.

Сучасні тенденції в біохімії риб забезпечують комплексний підхід до розуміння життєвих процесів риб, створюючи нові можливості для розвитку екологічно безпечного рибництва та забезпечення споживачів якісною продукцією.

Запитання та завдання

1. Які основні етапи розвитку біохімічних досліджень у рибному господарстві виокремлюють у XIX та XX століттях?
2. Як вплинув розвиток аналітичних методів, таких як хроматографія та спектрофотометрія, на дослідження хімічного складу риби?
3. Які основні напрями біохімічних досліджень у рибництві з'явилися після другої світової війни?
4. Як нанотехнології змінюють підходи до годування риб і боротьби з хворобами?
5. Які сучасні виклики стоять перед біохімією в рибництві у зв'язку зі зміною клімату?
6. Чому «зелена» хімія стає ключовим аспектом досліджень у рибному господарстві?
7. Які методи підвищення якості рибної продукції базуються на біохімічних принципах?
8. Проведіть аналіз екологічних проблем, пов'язаних із сучасним рибництвом, та запропонуйте рішення з точки зору біохімії.

2. ВОДА ЯК ОСНОВА ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ РИБ

Властивості води та їх значення для гідробіонтів

Вода – це унікальна речовина, що має надзвичайно важливі властивості для підтримки життя і є основним середовищем існування для гідробіонтів. Її фізико-хімічні властивості визначають особливості будови і функціонування клітин, процеси обміну речовин та адаптивні механізми організмів, що живуть у водному середовищі. Для води характерні певні константи (табл. 1).

Таблиця 1. **Константи води**

Величина	Значення за 25 °C	Коментар
Густина (ρ), г/см ³	0,9970	Максимальна густина за 3,98 °C $\approx$ 1,0000 г/см ³
В'язкість (η), мПа×с	0,890	Зменшується у разі підвищення температури
Питома теплоємність (C_p), Дж/г×град	4,18	Дуже велика порівняно з більшістю рідин
Теплопровідність (κ), Вт/м×град	0,58	Впливає на тепловий обмін
Діелектрична проникність (ϵ_r)	$\sim 78,3$	Знижується у разі підвищення температури
Поверхневий натяг (σ), мН/м	71,97	Знижується зі зростанням температури
pH нейтральної води	$\sim 7,0$	≤ 7 лужне середовище ≥ 7 кисле середовище
Константа іонізації води (K_w)	$1,0 \times 10^{-14}$	$K_w = [H^+][OH^-]$, за 25 °C

Ключовими властивостями води, що мають важливе значення для гідробіонтів, є її полярність, висока теплоємність, висока теплопровідність, густина, прозорість, здатність до розчинення речовин та поверхневий натяг.

Полярність та здатність до розчинення речовин. Вода – це полярна молекула, що має частково позитивний заряд на атомах Гідрогену і частково негативний заряд на атомі Оксигену. Полярність забезпечує здатність води розчиняти широкий спектр речовин, виконувати роль універсального розчинника. Це важливо для

гідробіонтів, оскільки розчинені речовини, такі як кисень, мінеральні солі, органічні сполуки та вуглекислий газ, можуть легко потрапляти в організм і бути доступними для обміну речовин.

Окрім того, полярність води забезпечує формування водневих зв'язків між молекулами, що сприяє стабілізації структур біомолекул (білків, нуклеїнових кислот, ферментів) у клітинах гідробіонтів та зберігає структуру мембран (рис. 1).

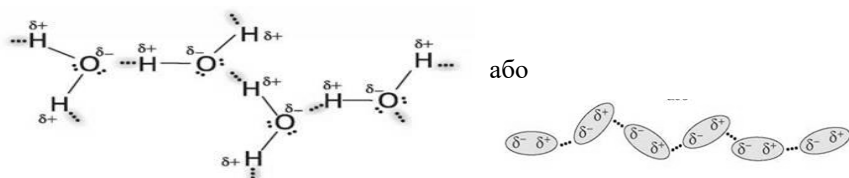


Рис. 1. Утворення водневого зв'язку.

Теплоємність. Вода має дуже високу теплоємність, тобто вона здатна поглинати і зберігати велику кількість тепла, не підвищуючи при цьому свою температуру. Це забезпечує стабільність температури у водних середовищах, і допомагає риbam уникати різких коливань температури, які могли б впливати на метаболічні процеси. Висока теплоємність води важлива для підтримки гомеостазу у водних організмів у разі пристосування до сезонних змін температури.

Теплопровідність. Вода має високу теплопровідність, що дає змогу ефективно передавати тепло у водному середовищі. Це сприяє рівномірному розподілу температури у водоймах і допомагає гідробіонтам уникати локальних перепадів температури, особливо у великих водоймах або на різній глибині. Для риб та інших водних організмів це означає, що вони можуть переміщуватися між різними шарами води, зберігаючи стабільний метаболізм.

Густина та плавучість. Густина води дозволяє підтримувати тіла гідробіонтів на певній глибині без необхідності витрачати значну кількість енергії на активне плавання. Більшість гідробіонтів мають особливі адаптації, що забезпечують їм плавучість, такі як плавальні міхури у риб або желеподібні тканини у медуз. Висока густина води також допомагає підтримувати тіла гідробіонтів у стані нейтральної плавучості, що дає можливість економити енергію для руху та підвищує ефективність добування їжі.

Прозорість. Прозорість води дає змогу сонячному світлу проникати на певну глибину, що є необхідним для процесу фотосинтезу водних рослин і фітопланктону. Фотосинтез продукує кисень і органічні сполуки, які є основою харчового ланцюга у водному середовищі. Водні рослини та фітопланктон поглинають світло на різних глибинах, що впливає на розподіл гідробіонтів залежно від їхніх екологічних потреб. Прозорість важлива для орієнтації і пошуку їжі організмами, що використовують зір.

Поверхневий натяг. Вода має високий поверхневий натяг, що зумовлено утворенням водневих зв'язків між молекулами на її поверхні. Ця властивість важлива для деяких дрібних організмів, що мешкають на поверхні води або в її поверхневих шарах. Так, поверхневий натяг забезпечує певним комахам та личинкам можливість пересуватися по водній поверхні. Високий поверхневий натяг допомагає утримувати дрібні повітряні бульбашки, що є важливим для дихання деяких водних організмів.

Сукупність фізико-хімічних властивостей води забезпечує унікальні умови для життя гідробіонтів, створюють стабільне середовище, котре підтримує метаболізм, адаптаційні процеси та енергетичний баланс водних організмів.

Осмотичне регулювання і водно-сольовий баланс

Осмотичне регулювання та водно-сольовий баланс є життєво важливими процесами для водних організмів, особливо у середовищах з різною концентрацією солей, таких як морські та прісні водойми. Здатність підтримувати стабільний внутрішній осмотичний тиск та оптимальний рівень іонів в організмі є критичною для гідробіонтів, оскільки забезпечує нормальне функціонування клітин та перебіг метаболічних процесів.

Водно-сольовий баланс – це сукупність процесів, які регулюють вміст води та іонів в організмі. Він забезпечує підтримання осмотичного тиску, запобігає надмірній втраті або накопиченню води і солей, а також підтримує гомеостаз внутрішнього середовища.

Осмоз – це процес пасивного перенесення води через напівпроникну мембрану з місця меншою концентрації розчинених речовин до місця з більшою концентрацією. У водних організмів осмос

є важливим для регуляції кількості води в клітинах і тканинах, особливо у прісних і морських водах з різним рівнем солоності.

Осмотичний тиск – це тиск, який створюється при переході води через мембрану, і він залежить від різниці в концентрації розчинених речовин по обидва боки мембрани.

Для гідробіонтів важливо підтримувати стабільний осмотичний тиск у внутрішньоклітинному та міжклітинному середовищах, оскільки це впливає на стабільність клітинних структур та метаболізм.

Прісноводні організми живуть у гіпотонічному середовищі, тобто концентрація солей у їхніх тканинах вища, ніж у навколишній воді. Внаслідок осмосу вода постійно надходить у клітини цих організмів, що створює ризик надмірного водного навантаження і розриву клітин. Щоб підтримувати осмотичний баланс, прісноводні гідробіонти розвинули низку адаптацій.

Активне виведення води. Багато прісноводних риб мають спеціалізовані клітини у нирках, які активно виводять надлишок води з організму, виробляючи дуже розведену сечу.

Активне поглинання іонів. Прісноводні організми здатні активно поглинати іони, такі як натрій і хлор, з навколишнього середовища через клітини зябер або інші органи для підтримки необхідної концентрації солей у клітинах.

Зниження проникності мембран. У деяких видів риб і безхребетних організмів мембрани клітин мають знижену проникність для води, що зменшує ризик надмірного водного навантаження.

Морські організми живуть у гіпертонічному середовищі, де концентрація солей вища, ніж у їх тканинах, що створює ризик втрати води з клітин організму через осмос та може призвести до зневоднення і підвищення концентрації солей у тканинах. Для регуляції водно-сольового балансу риби використовують низку механізмів.

Активне виведення солей. Більшість морських риб виводять надлишок солей через спеціалізовані клітини в зябрах. Ці клітини активно виводять іони натрію та хлору, що зменшує ризик накопичення солей у тканинах.

Збереження води. Морські організми виробляють більш концентровану сечу, що зменшує втрати води і зберігає її для метаболічних процесів.

Зменшення проникності для води. Деякі види морських організмів мають спеціалізовані мембрани, які запобігають надмірній втраті води.

Організми, що живуть у солонуватих водах (наприклад, у лиманах і естуаріях), стикаються зі змінними рівнями солоності, що потребує високої адаптивності у підтриманні водно-сольового балансу. Такі організми мають здатність до регулювання осмотичного тиску залежно від змін у концентрації солей навколишнього середовища. До основних адаптацій таких організмів належать:

Осморегуляційна пластичність. Деякі риби і безхребетні здатні змінювати функціональність клітинних мембран та іонних транспортерів залежно від рівня солоності.

Осмотичне регулювання та водно-сольовий баланс є життєво важливими для гідробіонтів, адже вони дозволяють підтримувати стабільне внутрішнє середовище в умовах змінної солоності та інших екологічних чинників. Ці процеси забезпечують ефективність метаболізму, стійкість клітинних структур і стабільність функціонування організмів. Розуміння цих механізмів є важливим для дослідження адаптацій гідробіонтів до умов навколишнього середовища і збереження біорізноманіття у водних екосистемах.

Роль води у життєдіяльності риб

Вода є основним компонентом організму риб і відіграє ключову роль у всіх аспектах їхньої життєдіяльності. Вона не лише забезпечує середовище для життя, але й впливає на біохімічні, фізіологічні та обмінні процеси в їхньому організмі. Близько 70–80 % маси тіла риби становить вода, яка є основою для транспортування поживних речовин, підтримання гомеостазу та виведення продуктів обміну.

Вода як середовище для обмінних процесів. Вода є універсальним розчинником для більшості біохімічних реакцій в організмі риб. У воді легко розчиняються полярні молекули (наприклад, цукри, амінокислоти) та іони (натрій, калій, кальцій), які можуть транспортуватися разом з нею в різні частини організму. Саме завдяки воді гідробіонти здатні підтримувати необхідні концентрації різних іонів, амінокислот, вітамінів та мінералів, що є важливими для клітинних функцій.

Вплив води на терморегуляцію та обмін речовин. Оскільки риби є холонокровними організмами, температура їхнього тіла залежить від

температури навколишнього водного середовища. Вода з високою теплоємністю дає змогу уникнути різких коливань температури, що забезпечує стабільне середовище для протікання біохімічних реакцій. Температура води впливає на швидкість метаболізму риб: зі збільшенням температури зростає активність ферментів і, відповідно, швидкість обміну речовин. Тому вода виступає регулятором терморегуляції, який впливає на загальний фізіологічний стан риб.

Осморегуляція та іонний баланс. Прісноводні та морські риби мають різні механізми для підтримання цього балансу, оскільки в прісній воді риби стикаються з низькою концентрацією солей, тоді як у морській воді – з високою. Прісноводні риби активно виділяють надлишок води, що потрапляє до їхнього організму осмотично, та утримують іони. Натомість морські риби активно виділяють солі та поглинають воду, щоб уникнути зневоднення. Осморегуляція забезпечується завдяки активному транспорту іонів через клітини зябрового епітелію та спеціалізовані клітини в нирках.

Вода як транспортний засіб для газообміну. Риби дихають киснем, який розчинений у воді, а також виділяють вуглекислий газ. Зябра риб забезпечують інтенсивний газообмін між навколишньою водою та кров'ю, що підтримує необхідний рівень кисню для окислювальних процесів у клітинах. Кількість розчиненого кисню у воді залежить від температури, солоності та тиску, що впливає на можливість риб дихати.

Вода та виведення продуктів обміну. Вода допомагає виводити продукти обміну з організму риб. Основним шляхом екскреції є зябра, через які риби виділяють аміак, який легко розчиняється у воді і швидко виводиться з організму, що запобігає його накопиченню до токсичних рівнів. Крім того, вода, що проходить через нирки, допомагає видаляти інші продукти обміну, забезпечуючи їхнє ефективне виведення і підтримку внутрішнього середовища організму.

Роль води у розмноженні та розвитку риб. Багато видів риб відкладають ікру у воді, де вона проходить різні стадії розвитку. Вода забезпечує стабільне середовище для ембріонального розвитку, що залежить від рівня кисню, температури та складу води. Розчинені у воді мінерали та гази впливають на розвиток ікри, а також на виживання личинок і мальків. Якість водного середовища є ключовим чинником для успішного розмноження риб.

Вплив якості води на здоров'я риб. Чистота та хімічний склад води є критично важливими для здоров'я риб. Забруднення водного середовища важкими металами, пестицидами або іншими токсичними речовинами може призвести до порушення біохімічних процесів, зниження імунітету та розвитку захворювань у риб. Дослідження біохімії води та її впливу на організм риб дає змогу розробляти методи моніторингу та очищення води, забезпечуючи стабільне середовище для здорового розвитку риб.

Отже, вода є життєво важливим компонентом для риб, забезпечуючи стабільність біохімічних процесів та підтримуючи гомеостаз. Якість водного середовища та його фізико-хімічні характеристики мають прямий вплив на здоров'я, ріст, розмноження та загальний стан риб, що робить воду одним із найважливіших аспектів у рибництві та екології аквакультур.

Запитання та завдання

1. Які властивості води забезпечують підтримку метаболічних процесів у риб?
2. Чому полярність води є важливою для риб та інших гідробіонтів?
3. Як висока теплоємність впливає на стабільність середовища для гідробіонтів?
4. Які адаптаційні механізми риб підтримують водно-сольовий баланс?
5. Порівняйте механізми осморегуляції у прісноводних і морських риб.

3. БІЛКИ РИБ ТА ЇХ РОЛЬ В ОРГАНІЗМІ

Функції та структура білків

Білки виконують широкий спектр функцій в організмі риб, які є ключовими для їхньої життєдіяльності. Вони беруть участь у структурній підтримці, обміні речовин, транспорті речовин, регуляції процесів і захисті від несприятливих умов (рис. 2). Різноманітність білкових молекул дає змогу риbam пристосовуватися до різних умов водного середовища та ефективно виконувати свої фізіологічні функції.

Структурна функція. Білки є основним будівельним матеріалом для клітин і тканин риб, забезпечуючи їм механічну міцність і еластичність.

Ферментативна функція. Ферменти, які за хімічною будовою є білками, каталізують більшість біохімічних реакцій, необхідних для метаболізму в організмі риб. Ферментативна функція білків включає: обмін поживних речовин, оскільки ферменти розщеплюють вуглеводи,

білки та жири, забезпечуючи організм енергією та будівельним матеріалом; *синтез* біомолекул, оскільки ферменти беруть участь у утворенні різних молекул, таких як амінокислоти, нуклеотиди та жирні кислоти, котрі є необхідними для росту та відновлення клітин; *детоксикація* здійснюється ферментами шляхом знешкодження токсичних сполук, які можуть потрапити в організм риби з навколишнього середовища, особливо в умовах забруднення вод.

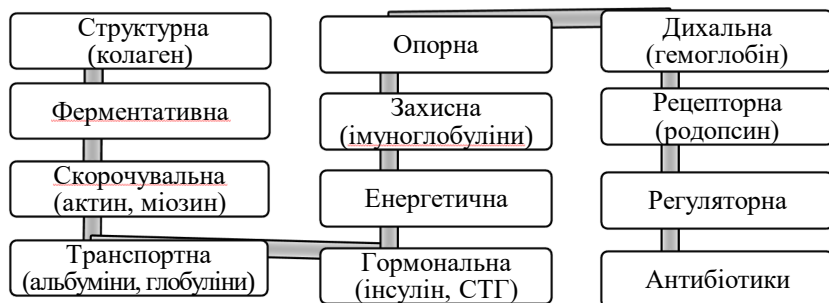


Рис. 2. Функції білків в організмі.

Транспортна функція. Білки забезпечують транспортування різних молекул та іонів у рідкому середовищі організму риби. Цю функцію здійснює гемоглобін – білок, що транспортує кисень від зябер до тканин, забезпечуючи клітини необхідним для дихання киснем. Він також бере участь у виведенні вуглекислого газу з тканин до зябер. *Міоглобін* – білок, що зберігає кисень у м'язах, забезпечуючи їх киснем під час активної фізичної роботи, такої як плавання. *Транспортні білки мембран* – специфічні білки в клітинних мембранах, які транспортують іони, зокрема натрій, калій, кальцій, забезпечуючи водно-сольовий баланс і регуляцію внутрішньоклітинного середовища.

Регуляторна функція. Білки, зокрема гормони та рецептори, регулюють численні процеси в організмі риб. *Гормони* – деякі білки виконують функції гормонів, які контролюють обмін речовин, ріст, розвиток і розмноження. Наприклад, інсулін регулює рівень глюкози в крові, забезпечуючи підтримку енергетичного балансу. *Рецептори* – білки, розташовані на поверхні клітин, які сприймають і передають сигнали з навколишнього середовища. Вони дозволяють організму реагувати на зміни в середовищі та адаптуватися до них. *Антифрізні*

білки – у деяких холодноводних риб виробляються білки, які запобігають замерзанню внутрішніх рідин і дозволяють виживати при низьких температурах.

Захисна функція. Деякі білки забезпечують захист організму риб від шкідливих чинників. *Імуноглобуліни* виконують роль антитіл у захисній системі організму. Вони розпізнають і нейтралізують патогенні мікроорганізми, забезпечуючи захист від інфекцій. *Антиоксидантні білки* захищають клітини від пошкодження, спричиненого вільними радикалами, які утворюються в процесі метаболізму та під впливом зовнішніх чинників. *Стресові білки* виробляються у відповідь на стресові чинники, такі як зміна температури, низький рівень кисню або токсичні речовини. Вони допомагають клітинам зберігати функціональність в умовах стресу.

Енергетична функція. У екстремальних умовах або при нестачі поживних речовин білки можуть використовуватися як джерело енергії. Хоча основним енергетичним джерелом є жири та вуглеводи, білки можуть розщеплюватися до амінокислот, які потім використовуються для синтезу енергії у вигляді АТФ.

Отже, білки в організмі риб виконують багато різноманітних функцій, що дозволяє їм ефективно функціонувати в специфічних умовах водного середовища. Розуміння функцій білків є ключовим для вивчення фізіології риб, адаптацій до середовища, стійкості до стресів і збереження їх здоров'я.

Білки – це складні молекули, які з'єднані та стабілізовані різними типами зв'язків і взаємодій. Ці зв'язки можна класифікувати на ковалентні зв'язки та нековалентні взаємодії (рис. 3).

Ковалентні зв'язки. Ці міцні зв'язки утворюються, коли атоми ділять електрони, і є критичними для первинної структури білків. *Пептидні зв'язки* з'єднують амінокислоти в лінійний поліпептидний ланцюг. Утворюючись під час синтезу білка, вони виникають у результаті реакції конденсації між карбоксильною групою ($-\text{COOH}$) однієї амінокислоти та аміногрупою ($-\text{NH}_2$) іншої, в результаті чого утворюється зв'язок ($-\text{CO}-\text{NH}-$) і виділяється молекула води. *Дисульфідні зв'язки* утворюються між атомами Сульфуру двох залишків цистеїну. Вони відіграють вирішальну роль у стабілізації третинної та четвертинної структур білків, утворюючи перехресні зв'язки в поліпептидних ланцюгах або між ними.

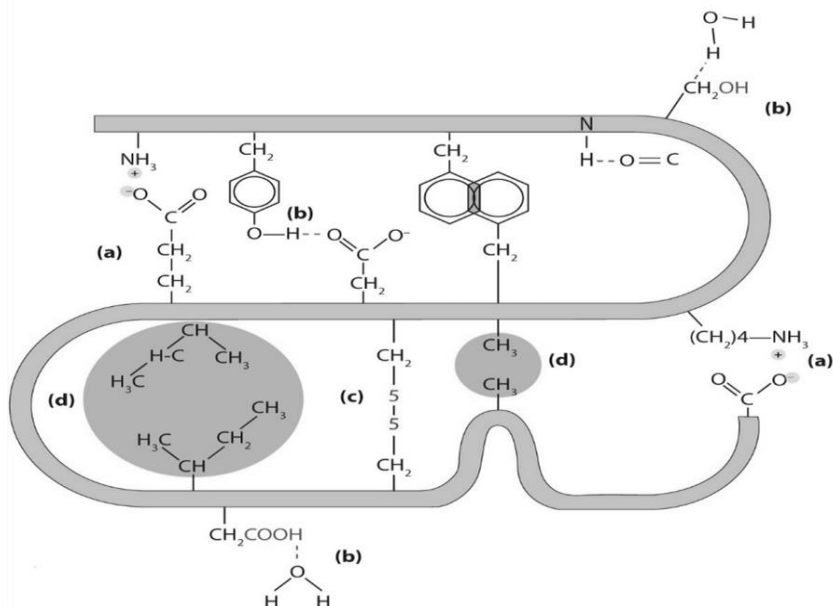


Рис. 3. **Взаємодії у третинній структурі білка.** Взаємодії, котрі стабілізують третинну структуру білка: (а) іонний зв'язок, (б) водневий зв'язок, (с) дисульфідний зв'язок та (d) сили дисперсії (гідрофобні).

Нековалентні зв'язки, як правило, слабші, ніж ковалентні зв'язки, але важливі для структур вищого порядку (вторинних, третинних і четвертинних) білків. Вони також забезпечують гнучкість і динамічну конформацію білків. *Водневі зв'язки* утворюються між атомом водню (приєднаним до електронегативного атома, такого як азот або кисень) та іншим електронегативним атомом. У білках водневі зв'язки стабілізують вторинні структури, такі як α -спіралі та β -складчасті листки, утворюючи взаємодії між атомами основного ланцюга.

Іонні зв'язки (електростатичні взаємодії) виникають між протилежно зарядженими бічними ланцюгами амінокислот, такими як позитивно заряджені лізин або аргінін, і негативно заряджені глутамат або аспартат. Іонні зв'язки сприяють стабільності третинної та четвертинної структур і часто зустрічаються на поверхні білків.

Гідрофобні взаємодії виникають, коли бічні ланцюги гідрофобних амінокислот (наприклад, валін, лейцин) мають тенденцію групуватися подалі від води у водному середовищі, стимулюючи згортання білка.

Ця взаємодія є ключовою силою у формуванні третинної структури, часто створюючи гідрофобне ядро.

Сили Ван-дер-Ваальса – це слабкі, неспецифічні взаємодії між близько розташованими атомами через тимчасову поляризацію електронних хмар. Сили Ван-дер-Ваальса сприяють щільності упаковки всередині білка і важливі для точної відповідності молекул під час взаємодій.

Металеві координаційні зв'язки виникають у деяких білках (наприклад, металопротеїнах), коли іони металів, такі як Zn^{2+} , Fe^{2+} або Mg^{2+} , координуються специфічними амінокислотними залишками (наприклад, гістидин, цистеїн, аспартат). Ці зв'язки відіграють важливу роль у стабільності білка, ферментативній активності та структурній конфігурації.

Білкова молекула має чотири рівні організації структури, які визначають її функціональні властивості та стабільність (рис. 4).

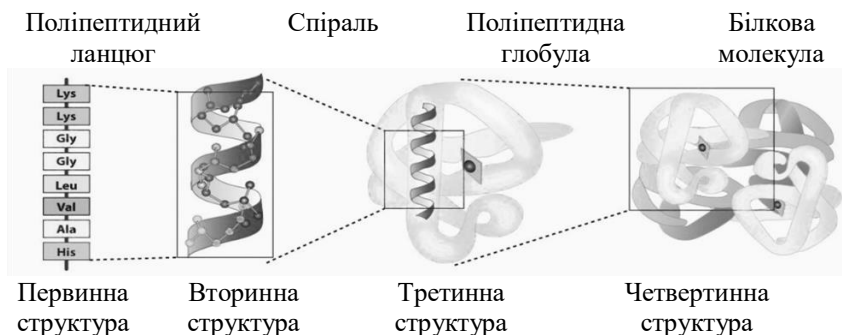


Рис. 4. Рівні організації структури білкової молекули.

Первинна структура – це послідовність амінокислот у поліпептидному ланцюзі, яка визначається пептидними зв'язками. Послідовність амінокислот визначає всі інші рівні структури білка.

Вторинна структура утворюється внаслідок водневих зв'язків між атомами основного ланцюга. Основні типи вторинних структур – це α -спіралі та β -складчасті листки. Ці структури забезпечують локальну стабільність і регулярність у вигляді спіралей або складок.

Третинна структура – це тривимірна конфігурація всього поліпептидного ланцюга, яка формується завдяки взаємодіям між бічними ланцюгами амінокислот (гідрофобним взаємодіям,

дисульфідним зв'язкам, іонним зв'язкам, водневим зв'язкам і силам Ван-дер-Ваальса). Ця структура визначає функціональні властивості білка, такі як ферментативна активність або зв'язування лігандів.

Четвертинна структура утворюється завдяки комбінації кількох поліпептидних ланцюгів (субодиниць), які взаємодіють між собою через ті ж нековалентні зв'язки, що і в третинній структурі. Вона характерна для білків, які складаються з декількох поліпептидних ланцюгів, наприклад, гемоглобін, що має чотири субодиниці.

Поєднуючи ці різноманітні взаємодії, білки досягають своїх складних тривимірних структур і функціональних можливостей, необхідних для виконання біологічних процесів.

За будовою білки є прості (протеїни) та складні (протеїди). *Протеїни* складаються лише з амінокислот, до них відносяться альбуміни, глобуліни, гістони, протаміни, склеропротеїни. *Протеїди* містять небілковий компонент і об'єднують хромопротеїди (міоглобін, гемоглобін, цитохроми), фосфопротеїди (альбумін), ліпопротеїди.

За формою молекул білки є *глобулярні* та *фібрилярні*; за полярними ознаками – *гідрофільні* (полярні) та *гідрофобні* (неполярні); за електрохімічними ознаками – *кислі, основні, нейтральні*.

Фізіологічна роль амінокислот в організмі риб

Амінокислоти є базовими будівельними блоками білків, що відіграють ключову роль у життєвих процесах організму риб. Вони беруть участь у синтезі структурних білків, ферментів, гормонів та інших біомолекул, забезпечуючи нормальне функціонування метаболічних процесів. Амінокислоти також виконують важливі функції, пов'язані з енергетичним обміном, осморегуляцією та підтримкою імунної відповіді риб. Існують декілька класифікацій амінокислот, зокрема, за структурою радикалу, за кількістю карбоксильних та аміногруп (рис. 5).

Білки – амфотерні електроліти, до складу яких входить велика кількість кислотних і основних груп. Кислотними групами є карбоксильні групи залишків моноамінодикарбонових амінокислот (аспарагінової й глутамінової кислот), фенольні гідроксикислоти (залишки тирозину) та сульфгідрильні групи (цистеїну і метіоніну). Основні властивості білків зумовлені, перш за все, наявністю в їх молекулах залишків діаміномонокарбонових (аргініну, лізину,

оксилізину, орнітину) і діамінодикарбонових (цистину) амінокислот, а також імінних угруповань (проліну та оксипроліну).

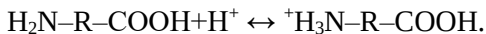


Рис. 5. Класифікація амінокислот.

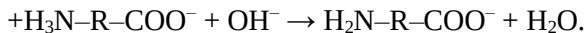
За дисоціації карбоксильних груп білок має властивості слабкої кислоти:



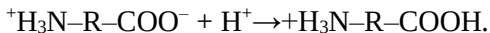
Іони Гідрогену можуть приєднуватися до аміногруп білкової молекули та надавати білку властивості слабкої основи:



У лужних розчинах молекула білка проявляє властивості аніону. Наприклад, у разі втрати протону групи $-\text{NH}_3^+$ за дії гідроксиду натрію виникає натрієва сіль білка (протеїнат натрію):



У кислих розчинах білкова молекула реагує як катіон:



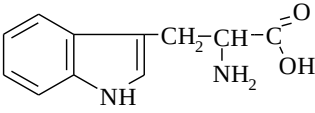
Біполярний іон білка Катіон білка

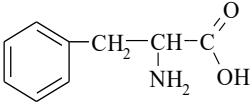
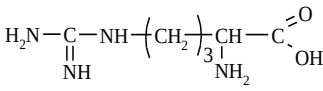
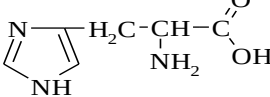
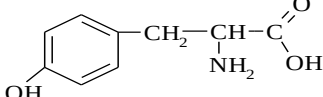
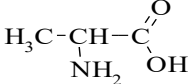
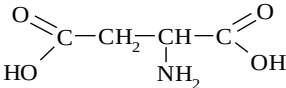
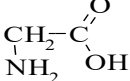
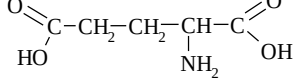
Проте найбільш важлива класифікація амінокислот за біологічною значимістю. Їх класифікують на незамінні та замінні:

Незамінні амінокислоти – це ті амінокислоти, які риби не можуть синтезувати самостійно і повинні отримувати з їжею. До таких

амінокислот належать, наприклад, лейцин, ізолейцин, валін, триптофан та метіонін. Вони є основними для формування білків, гормонів, нейромедiatorів та інших біомолекул (табл. 2).

Таблиця 2. Амінокислоти, які входять до складу білків риб

Амінокислота (скорочене позначення), формула	Фізіологічна роль
Незамінні амінокислоти	
$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C}-\text{CH}-\text{CH}-\text{C}=\text{O} \\ \quad \quad \diagup \\ \text{CH}_3 \text{NH}_2 \text{OH} \end{array}$ Валін (Вал)	Підтримує ріст м'язової тканини. Сприяє підвищенню фізичної витривалості та загального рівня енергії.
$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{CH}-\text{C}=\text{O} \\ \quad \quad \diagup \\ \text{CH}_3 \text{NH}_2 \text{OH} \end{array}$ Ізолейцин (Іле)	Забезпечує відновлення та ріст м'язової тканини. Бере участь у регуляції рівня цукру в крові та синтезі гемоглобіну.
$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C}-\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{C}=\text{O} \\ \quad \quad \diagup \\ \text{CH}_3 \text{NH}_2 \text{OH} \end{array}$ Лейцин (Лей)	Підтримує енергетичний баланс, беручи участь у розщепленні вуглеводів. Сприяє набору м'язової маси та підвищує фізичну витривалість.
$\begin{array}{c} \text{H}_2\text{C}-(\text{CH}_2)_3-\text{CH}-\text{C}=\text{O} \\ \quad \quad \diagup \\ \text{NH}_2 \text{NH}_2 \text{OH} \end{array}$ Лізин (Ліз)	Сприяє засвоєнню кальцію з їжі та підтримує здоров'я кісток. Також амінокислота лізин бере участь у синтезі харчових ферментів.
$\begin{array}{c} \text{H}_2\text{C}-\text{CH}-\text{C}=\text{O} \\ \quad \quad \diagup \\ \text{H}_3\text{C}-\text{S} \text{NH}_2 \text{OH} \end{array}$ Метіонін (Мет)	Одна з незамінних амінокислот, що забезпечують метаболізм жирів і запобігають їх накопиченню в печінці. Має антиоксидантні властивості та допомагає захищати клітини від окисного стресу.
$\begin{array}{c} \text{H}_3\text{C}-\text{CH}-\text{CH}-\text{C}=\text{O} \\ \quad \quad \diagup \\ \text{OH} \text{NH}_2 \text{OH} \end{array}$ Треонін (Тре)	Бере участь в утворенні колагену й еластину, які підтримують здоров'я шкіри та зв'язок. Забезпечує детоксикацію печінки.
 Триптофан (Три)	Сприяє нормалізації сну та емоційного стану. Також амінокислота триптофан необхідна для утворення мелатоніну – гормону, що регулює ритми сну та неспання.

 Фенілаланін (Фен)	Допомагає регулювати настрій, знижуючи симптоми депресії. Бере участь у синтезі дофаміну, адреналіну та норадреналіну.
Частково замінні	
 Аргінін (Арг)	Амінокислота L-аргінін допомагає розширювати судини, покращуючи кровообіг і знижуючи артеріальний тиск.
 Гістидин (Гіс)	Сприяє утворенню гемоглобіну та підтримує роботу червоних кров'яних клітин (еритроцитів). Бере участь у синтезі гормону гістаміну.
 Тирозин (Тир)	Амінокислота тирозин бере участь у синтезі гормонів щитоподібної залози – тироксину та трийодтироніну.
Замінні амінокислоти	
 Аланін (Ала)	Бере участь у метаболізмі вуглеводів і жирів, сприяє утворенню енергії. Нормалізує рівень глюкози в крові.
 Аспарагінова кислота (Асп)	Забезпечує клітини енергією. Працює як нейротрансмітер, передаючи сигнали між нейронами.
 Гліцин (Глі)	Бере участь у регулюванні циклу сну та неспання. Також амінокислота гліцин працює як нейромедіатор, передаючи сигнали між нервовими клітинами.
 Глутамінова кислота (Глу)	Підтримує баланс мікрофлори кишківника та зміцнює імунну систему.

$\begin{array}{c} \text{H}_2\text{C}-\text{CH}-\text{C} \\ \quad \quad // \\ \text{HS} \quad \text{NH}_2 \quad \text{O} \\ \text{OH} \end{array}$ Цистеїн (Цис) $\begin{array}{c} \text{H}_2\text{C}-\text{CH}-\text{C} \\ \quad \quad // \\ \text{HO} \quad \text{NH}_2 \quad \text{O} \\ \text{OH} \end{array}$ Серин (Сер)	Бере участь у формування третинної структури білків завдяки здатності утворювати дисульфідні містки й фіксувати наближеними у просторі ділянки протеїну віддалені по послідовності. Бере участь у виробництві серотоніну. Сприяє підвищенню імунітету та відновленню пошкоджених тканин після травм.
Аміди кислот	
$\begin{array}{c} \text{O}=\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{C}=\text{O} \\ \quad \quad \quad \quad // \\ \text{H}_2\text{N} \quad \quad \text{NH}_2 \quad \quad \text{O} \\ \text{OH} \end{array}$ Аспарагін (Асн) $\begin{array}{c} \text{O}=\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{C}=\text{O} \\ \quad \quad \quad \quad \quad // \\ \text{H}_2\text{N} \quad \quad \quad \text{NH}_2 \quad \quad \text{O} \\ \text{OH} \end{array}$ Глутамін (Глн)	Забезпечує ріст клітин і відновлення тканин. Підтримує імунітет, підвищуючи активність імуноглобулінів (білків, що нейтралізують хвороботворні мікроорганізми). Бере участь у метаболізмі інших амінокислот і виведенні з організму аміаку – кінцевого продукту обміну білків. Забезпечує відновлення м'язової тканини після фізичних навантажень.
Імінокислоти	
$\begin{array}{c} \text{C}_5\text{H}_9\text{NH}-\text{C}=\text{O} \\ \quad \quad // \\ \text{OH} \end{array}$ Пролін (Про)	Бере участь в утворенні важливого для здоров'я шкіри колагену. Забезпечує міцність суглобів і зв'язок.

Наявність незамінних амінокислот визначає біологічну цінність їжі та кормів. Білки, до складу яких входять усі незамінні амінокислоти, є *повноцінними*. Білки, в яких відсутня навіть одна незамінна амінокислота, є *неповноцінними*. Відсутність або недостатність таких АМК зумовлює негативний азотний баланс, призводить до затримки росту та розвитку, зменшення маси тіла, порушення обміну речовин.

Замінні амінокислоти – амінокислоти, які риби можуть синтезувати з інших молекул. Це такі амінокислоти, як глутамін, серин, гліцин, аспарагін та інші. Вони можуть бути отримані з метаболічних проміжних продуктів, таких як глюкоза або жирні кислоти.

Однією з основних функцій амінокислот є забезпечення синтезу білків. Білки є необхідними для росту, розвитку і відновлення тканин, а також для підтримки нормального стану шкірного покриву, м'язової

системи, кісток та плавників риб. Крім того, амінокислоти необхідні для синтезу ферментів, що каталізують біохімічні реакції, сприяючи обміну речовин та утворенню енергії (рис. 6).

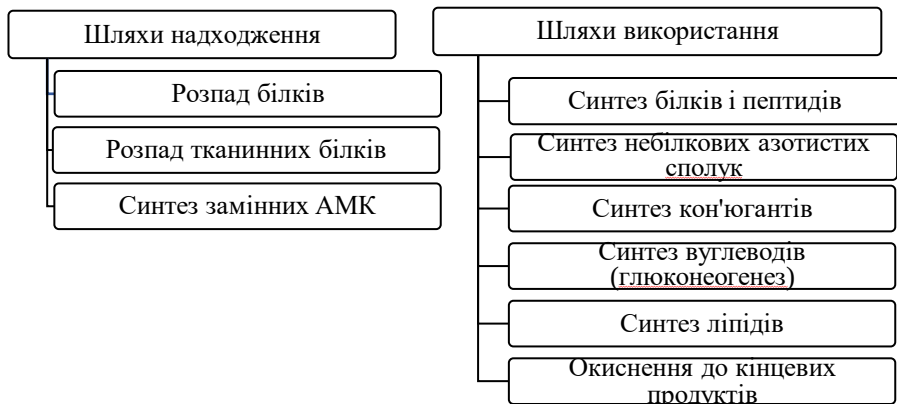


Рис. 6. Фонд амінокислот у клітині.

Амінокислоти є попередниками для синтезу багатьох біологічно активних речовин, таких як гормони, нейромедіатори та інші сигнальні молекули. Наприклад, тирозин використовується для синтезу катехоламінів, таких як адреналін і норадреналін, які відіграють важливу роль у регуляції стресових реакцій і поведінки риб. Триптофан є попередником серотоніну, який регулює апетит і цикли організму.

Крім синтезу білків і сигнальних молекул, амінокислоти виконують важливу роль в енергетичному метаболізмі. Деякі амінокислоти можуть використовуватись як джерела енергії під час голодування або в умовах дефіциту вуглеводів, що особливо важливо для виживання риб у стресових умовах або при недостатньому харчуванні.

Амінокислоти також мають важливе значення для підтримки осмотичного балансу. У морських риб осморегуляція є важливим процесом, котрий підтримує сталість внутрішнього середовища в умовах високої концентрації солей у воді. Деякі амінокислоти, такі як таурин, беруть участь в осморегуляції, сприяючи підтримці нормального рівня іонів і води в клітинах.

Важливим аспектом фізіологічної ролі амінокислот є їхній внесок у функціонування імунної системи. Амінокислоти, такі як аргінін і глутамін, необхідні для підтримки імунної відповіді, синтезу антитіл і

активності лейкоцитів. Це сприяє стійкості риб до різних інфекцій і захворювань, що особливо важливо в умовах аквакультури, де щільність посадки риб є високою.

Амінокислотний склад білків риб залежить від виду, харчування і середовища проживання. Наприклад, морські риби часто мають високий вміст проліну і гліцину, що сприяє адаптації до високого тиску.

Обмін білків в організмі риб

Обмін білків – це багатокomпонентний і динамічний процес, що включає деградацію білків до амінокислот, їх подальший транспорт і ресинтез нових білкових структур. Цей обмін є центральним для підтримання фізіологічного гомеостазу, забезпечення енергетичних потреб і регенерації тканин. Важливість білкового обміну полягає в забезпеченні організму незамінними амінокислотами, які необхідні для синтезу нових білків, регуляції метаболічних шляхів та адаптації до мінливих умов середовища.

Катаболізм білків включає розщеплення білкових молекул до амінокислот під впливом протеолітичних ферментів, таких як пепсин, трипсин і хімотрипсин. Гідроліз білків відбувається за схемою:

Білки → Поліпептиди → Олігопептиди → Дипептиди → Амінокислоти.

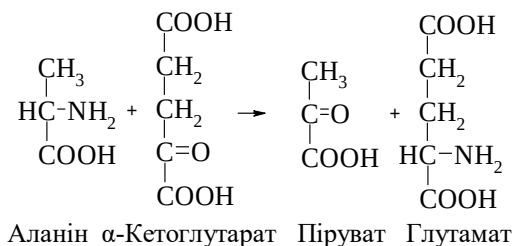
Ферменти, що секретуються в травному тракті, забезпечують розпад білків корму до амінокислот, які потім всмоктуються через епітелій кишечника.

Поглинені амінокислоти можуть бути використані для ресинтезу білків або як джерело азоту для інших біохімічних процесів, таких як синтез нуклеотидів. Крім того, у випадках енергетичної недостатності, амінокислоти можуть бути окиснені для отримання енергії, що особливо важливо для риб під час голодування або в екстремальних умовах навколишнього середовища. Катаболізм білків також сприяє видаленню пошкоджених або нефункціональних білкових молекул, що забезпечує підтримання гомеостазу клітин.

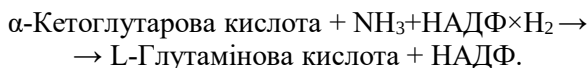
Синтез амінокислот. Замінні амінокислоти синтезуються в організмі риби з інших джерел. Наприклад, гліцин може бути утворений з серину, а глутамін – з глутамату. Ці процеси часто відбуваються в печінці або інших тканинах, де є необхідні ферменти.

Трансамінування полягає у перенесенні аміногрупи з однієї амінокислоти на кетокислоту, що призводить до утворення нової амінокислоти та альфа-кетокислоти. Цей процес забезпечує рециркулювання аміногруп і підтримання балансу амінокислот в організмі, що є необхідним для оптимального білкового синтезу. Участь трансаміназ у реакціях дає змогу організму адаптуватися до зміни складу амінокислот у кормах та забезпечувати адекватний синтез білків.

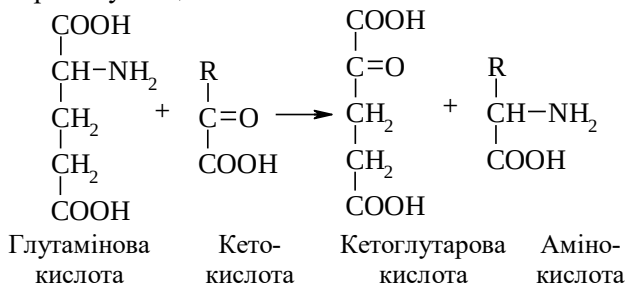
Так, за участі аланінамінотрансферази у разі трансамінування аланіну утворюється глутамінова кислота:



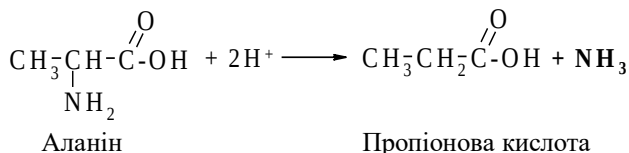
Ряд амінокислот (глутамінова кислота, серин, аланін тощо) утворюються в клітинах через переамінування:



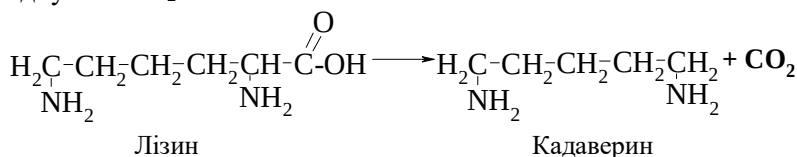
Глутамінова кислота є донором аміногруп. Так утворюється гліцин з серину або треоніну; аланін – із глутамінової або аспарагінової кислот, триптофану або цистеїну; тирозин – із фенілаланіну; цистеїн і цистин – із серину або метіоніну; глутамінова кислота утворюється з проліну або аргініну тощо.



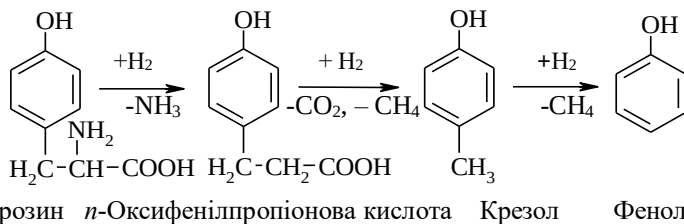
Дезамінування амінокислот, навпаки, передбачає видалення аміногрупи, що призводить до утворення аміаку, який є дуже токсичним для організму.



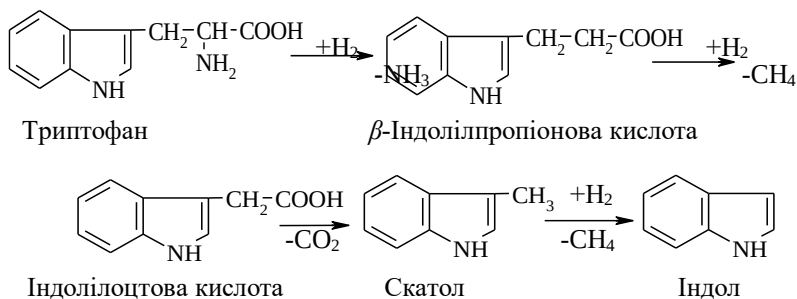
Інші амінокислоти можуть вступати у реакцію *декарбоксилювання*, від'єднуючи CO_2 :



Ароматичні амінокислоти розкладаються з утворенням крезолу та фенолу:



Незамінна амінокислота триптофан через ряд стадій перетворюється у скатол та індол:



У разі перетворень сульфурвмісних амінокислот утворюються меркаптани на сірководень:



Метаболізм амінокислот у риб залежить від умов водного середовища, в якому вони живуть. Зміни температури, осмотичний тиск, рівень кисню та інші чинники можуть значно впливати на синтез і обмін амінокислот.

Анаболізм білків – це процес синтезу нових білкових молекул із амінокислот, що надходять з корму або утворюються в результаті внутрішньоклітинного катаболізму. Анаболічні процеси особливо інтенсивні в періоди швидкого росту, регенерації тканин та адаптації до змін середовища. Синтез білків є енергозатратним процесом, який включає транскрипцію ДНК, трансляцію мРНК та посттрансляційні модифікації. Основні гормони, що регулюють анаболізм білків, включають гормон росту, тироксин і інсуліноподібний фактор росту. Гормон росту стимулює ріст тканин і синтез білків, тоді як тироксин прискорює метаболічні процеси, підвищуючи ефективність використання амінокислот.

Інсуліноподібний фактор росту має ключове значення для стимуляції синтезу білків у м'язах, що сприяє утворенню нових м'язових волокон і збільшенню загальної маси тіла. Інсулін також відіграє важливу роль у регуляції білкового синтезу, стимулюючи поглинання амінокислот клітинами та сприяючи їхньому включенню до складу нових білкових молекул. У молодих риб анаболізм білків протікає з високою інтенсивністю, що забезпечує швидке зростання та розвиток, тоді як у дорослих риб він підтримує регенерацію тканин і підтримання функціональної цілісності організму.

Регуляція білкового обміну у риб є багатофакторною і залежить від ряду зовнішніх та внутрішніх чинників, включаючи харчування, температуру води, вміст кисню і гормональний статус. Харчування, зокрема, є ключовим чинником, що впливає на анаболізм і катаболізм білків. Оптимальна кількість білка в кормі сприяє максимальному

росту і продуктивності риб, тоді як недостатність білка призводить до уповільнення росту, порушення метаболізму та імунодефіциту.

Температурний режим води впливає на швидкість метаболічних процесів: за зниження температури активність ферментів зменшується, уповільнюється білковий синтез та розпад, тоді як підвищення температури прискорює обмінні процеси. За підвищеної температури активність ферментів, які беруть участь у метаболізмі амінокислот, може збільшуватись, що прискорює процеси синтезу та деградації амінокислот. Однак, надмірно висока температура може призвести до дестабілізації білків і збільшення потреби в амінокислотах для відновлення тканин.

Вміст кисню у воді також є важливим чинником, оскільки оксигенація тканин необхідна для забезпечення енергетичних потреб, пов'язаних із білковим синтезом і деградацією. У умовах низького рівня кисню (гіпоксія) риби можуть активувати синтез специфічних білків, які допомагають підтримувати нормальний метаболізм, а також збільшувати синтез амінокислот, що беруть участь у метаболізмі глюкози та енергетичному обміні.

Гормони, такі як тироксин, інсулін та гормон росту, діють у комплексі, забезпечуючи координацію білкового обміну відповідно до фізіологічних потреб організму.

Видові особливості обміну білків у риб обумовлені екологічними та трофічними характеристиками кожного виду. Хижі риби, такі як щука або окунь, потребують високого вмісту білка у своєму раціоні, оскільки їхній метаболізм пристосований до високих енергетичних витрат, пов'язаних із полюванням. Трав'яні риби, такі як товстолобик, мають більш розвинений травний апарат, що дає змогу ефективно розщеплювати рослинні білки та використовувати їх як джерело азоту та енергії. У всеїдних видів риб (короп) система обміну білків є гнучкою, що дає змогу адаптуватися до різноманітних типів корму.

Водночас морські та прісноводні риби мають відмінності в механізмах білкового обміну залежно від соляового складу води. Морські риби, що живуть у гіпертонічному середовищі, мають адаптації, які дозволяють їм ефективніше використовувати білки для підтримання осмотичного балансу та синтезу структурних компонентів клітин. Прісноводні риби, навпаки, потребують адаптацій для

збереження азоту і запобігання втратам аміаку у середовищі з низьким вмістом солей.

У разі виникнення стресових ситуацій, таких як зміни температури, забруднення води або гіпоксія, риби можуть змінювати метаболізм амінокислот для забезпечення ресурсів для відновлення та адаптації. В таких умовах може підвищуватись синтез амінокислот, які беруть участь у детоксикації, зокрема глютаміну, а також тих, що допомагають підтримувати клітинну стабільність.

Біосинтез білків

Біосинтез білків у тканинах риб відбувається за загальною послідовністю, що характерна для всіх білків (рис. 7):

ДНК → мРНК → рибосома → біосинтез білків у секреторному епітелії → посттрансляційна перебудова молекули білка.

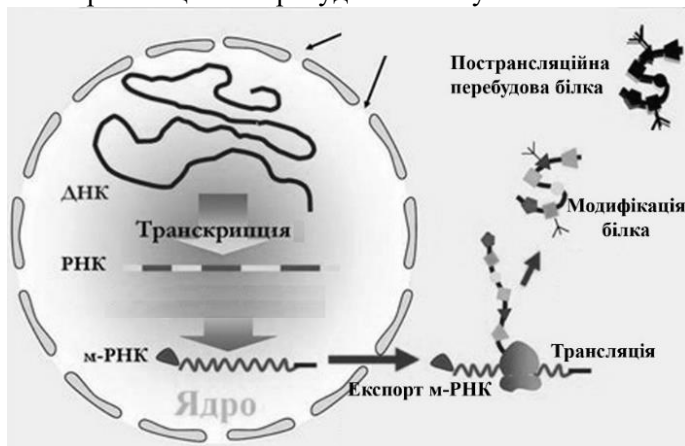


Рис. 7. Схема біосинтезу білка у клітині.

Біосинтез білків – це багатокомпонентний, регульований процес, що забезпечує утворення поліпептидів на основі спадкової інформації, закодованої в ДНК. Цей процес є центральним для функціонування клітини, оскільки білки виконують структурні, каталітичні, сигнальні та транспортні функції. Біосинтез білків включає три основні етапи передачі генетичної інформації: реплікацію, транскрипцію та трансляцію, а також чотири фази власне синтезу білка: активацію амінокислот, ініціацію, елонгацію та термінацію.

Реплікація – це процес подвоєння молекули ДНК, який забезпечує точну передачу генетичної інформації під час клітинного поділу. Реплікація є високоорганізованим і точним процесом, який починається з розплітання подвійної спіралі ДНК за участю ферменту гелікази. На кожній нитці ДНК синтезується нова комплементарна нитка за участю ДНК-полімерази, яка каталізує включення нуклеотидів відповідно до принципу комплементарності. Цей процес гарантує, що кожна дочірня клітина отримає ідентичний геномний набір, необхідний для життєдіяльності та виконання клітинних функцій. Механізми перевірки та репарації забезпечують високий рівень точності реплікації, запобігаючи мутаціям.

Транскрипція – це процес, за допомогою якого інформація з ДНК переписується на матричну РНК (мРНК). Цей процес включає етапи ініціації, елонгації та термінації і відбувається в ядрі еукаріотичних клітин. Під час ініціації РНК-полімераза зв'язується з промоторною ділянкою ДНК, яка регулює початок транскрипції. Елонгація полягає у синтезі мРНК шляхом комплементарного зв'язування нуклеотидів з ДНК-матрицею. Транскрипція завершується, коли РНК-полімераза досягає термінаційної ділянки, після чого мРНК відокремлюється і транспортується до цитоплазми для подальшого синтезу білків. У процесі посттранскрипційної модифікації мРНК зазнає сплайсингу, додавання кепу та поліаденілювання, що забезпечує її стабільність та ефективний транспорт.

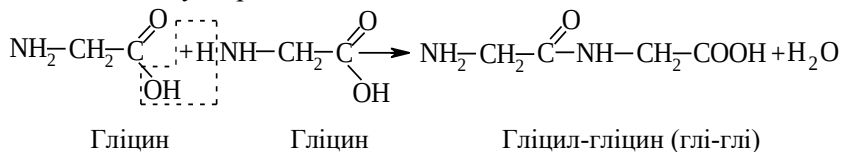
Трансляція – це процес, за допомогою якого інформація з мРНК транслюється у послідовність амінокислот, утворюючи білкову молекулу. Трансляція відбувається в цитоплазмі, де мРНК зв'язується з рибосомами – органелами, що забезпечують збирання поліпептидного ланцюга. Рибосома, прочитуючи кодони мРНК, забезпечує правильне включення амінокислот, що транспортуються транспортними РНК (тРНК). У процесі трансляції беруть участь три етапи: ініціація, елонгація та термінація. Під час ініціації мРНК зв'язується з малою субодиницею рибосоми, і до старт-кодону (зазвичай АУГ) приєднується тРНК з метіоніном. Під час елонгації амінокислоти поступово додаються до зростаючого ланцюга, а термінація відбувається при досягненні стоп-кодону, що призводить до вивільнення готового поліпептиду.

Біосинтез білків здійснюють спеціалізовані органоїди – *рибосоми*, які у клітинах знаходяться у вигляді скупчень гранулярної ендоплазматичної сітки. Кількість рибосом, що формують такі скупчення, різна – від 3 до 100 одиниць. Рибосоми об'єднуються у полісоми. Їх об'єднує своєрідна нитка, яку видно під електронним мікроскопом, – інформаційна РНК (мРНК). Кожна рибосома складається з двох субодиниць – великої і малої. Біосинтез білка включає декілька етапів.

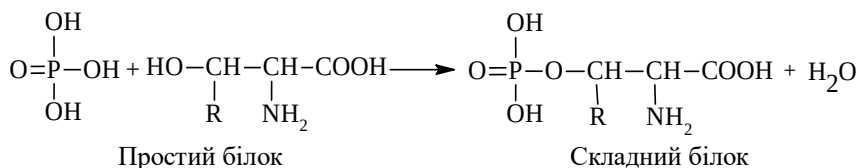
Активация амінокислот – це процес, під час якого амінокислоти приєднуються до відповідних тРНК, утворюючи комплекси аміноацил-тРНК. Цей процес каталізується специфічними ферментами – аміноацил-тРНК синтетазами, які забезпечують високу точність відповідності між амінокислотою та антикодоном тРНК. Енергія для цієї реакції забезпечується розщепленням АТФ, що гарантує ефективність і точність транспорту амінокислот до рибосоми.

Ініціація біосинтезу білка починається з утворення ініціального комплексу, що складається з малої рибосомної субодиниці, мРНК, ініціальної тРНК, яка містить метіонін, і великої рибосомної субодиниці. Ініціаційні фактори допомагають правильному збиранню комплексу, а ГТФ забезпечує необхідну енергію для цього процесу. Правильне зчитування старт-кодону АУГ є критичним для початку трансляції, оскільки він визначає рамку зчитування, що впливає на правильність синтезу всього поліпептидного ланцюга.

Елонгація – це послідовне приєднання амінокислот до зростаючого поліпептидного ланцюга. Елонгація є високоенергозатратним процесом, що потребує гідролізу ГТФ, і забезпечується участю елонгаційних факторів, які сприяють точності та швидкості синтезу. Амінокислоти за дії ферментних систем та енергії АТФ активуються й перетворюються в аденілати, які надалі взаємодіють із відповідними тРНК (за впливу аміноацил-тРНК-синтетаз), що сприяє утворенню комплексу активованих амінокислот із тРНК. Надалі останні транспортуються до рибосом (полісом) секреторних клітин, де за дії ферментів пептидсинтетаз утворюються пептиди:



У гіалоплазмі клітин із поліпептидних ланцюгів формуються прості та складні білки. За утворення складних білків до молекули простого білка приєднується простетична група. У разі синтезу фосфопротеїдів до протеїну приєднується фосфат:



Термінація починається, коли рибосома досягає одного зі стоп-кодонів (УАА, УАГ або УГА), що не кодують жодної амінокислоти. Замість тРНК до рибосоми приєднуються термінаційні фактори, які сприяють гідролізу пептидил-тРНК і вивільненню поліпептидного ланцюга. Після цього рибосомні субодиниці дисоціюють і можуть використовуватися для синтезу інших білків. Вивільнений білок потім зазнає згортання, приймаючи свою функціональну тривимірну структуру, що може додатково модифікуватися, наприклад, шляхом фосфорилювання, глікозилювання або протеолітичного розщеплення для набуття активної форми.

Біосинтез білків є критично важливим для реалізації генетичної інформації та підтримання гомеостазу в організмі. Він забезпечує утворення структурних, ферментативних та сигнальних білків, необхідних для всіх аспектів клітинної функції.

Особливості біосинтезу білків у риб

Процеси транскрипції та трансляції білків в організмі риб зазвичай схожі на загальні процеси у всіх еукаріотів, однак вони мають свої специфічні риси.

Транскрипція та регуляція генів. У риб транскрипція генів, що кодують білки, піддається впливу зовнішніх чинників, таких як температура води, солоність, рівень кисню та інші екологічні чинники. Зміни в цих умовах можуть активувати або деактивувати певні гени, що відповідають за адаптацію до стресових умов. Наприклад, у разі зниження температури або підвищення солоності води може збільшуватись експресія генів, що кодують білки для стресових реакцій (наприклад, антифризні білки чи білки шоківих температур).

Трансляція та корекція помилок. На рівні трансляції риби мають адаптовані механізми корекції помилок у синтезі білків, що забезпечує високу точність у перекладі генетичної інформації на молекули білків. Водне середовище часто змінюється (наприклад, під час циклічних змін температури або при різних режимах освітлення), що потребує від риб збереження високої ефективності синтезу білків для підтримки життєдіяльності. Риби здатні синтезувати спеціалізовані білки, які допомагають їм виживати в екстремальних умовах.

Антифризні білки. У риб, що мешкають у холодних водах, синтезуються спеціалізовані білки, які запобігають кристалізації води в тканинах. Ці білки, які мають здатність зв'язувати молекули води і утримувати їх у рідкому стані, забезпечують риbam виживання за температур, нижчих за точку замерзання.

Білки, що регулюють осмотичний тиск. У риб, що мешкають у водах з різною солоністю (наприклад, у морських та прісноводних), існують специфічні білки, які допомагають підтримувати стабільний осмотичний тиск у клітинах. Це важливо для збереження водно-сольового балансу та нормального функціонування клітин та органів.

Молекули шоківих білків. У риб, що зустрічаються з різкими змінами температури води, активується синтез важливих білків, які стабілізують і допомагають відновлювати пошкоджені білки, котрі виникли під впливом стресових умов.

Синтез білків у риб можна описати через *механізми молекулярної адаптації*, коли зміни в зовнішньому середовищі зумовлюють молекулярні реакції, які коригують активність генів, синтез білків та їхню структурну організацію. Це включає:

Сигнальні шляхи. Риби використовують складні сигнальні шляхи для регуляції синтезу білків у відповідь на зміни середовища. Наприклад, зміни температури або солоності води можуть активувати або інгібувати певні сигнальні молекули, що в свою чергу змінюють активність генів, які відповідають за адаптацію.

Модифікації посттрансляційні. Після синтезу білків часто відбуваються посттрансляційні модифікації, такі як фосфорилування, ацетилювання або метилювання, що дає змогу риbam адаптувати свою фізіологію до змін навколишнього середовища. Наприклад, посттрансляційні модифікації можуть активувати або деактивувати

певні ферменти або рецептори, що забезпечують адаптацію до температурних змін.

Отже, синтез білків у організмів, які мешкають у водному середовищі, є складним і багатогранним процесом, котрий включає адаптацію до змін температури, осмотичного тиску та інших чинників. Специфіка синтезу білків забезпечує риbam адаптацію та розвиток у різних водних екосистемах, від прісноводних озер до глибоководних і холодних океанічних регіонів. Адаптація процесів синтезу білків є важливою складовою механізмів, які підтримують життєдіяльність риб у водному середовищі.

Білки м'язової тканини риб

Білки є одними з найважливіших біомолекул в організмі риб, оскільки вони виконують низку ключових функцій. Білкові молекули у риб мають унікальні особливості, які дозволяють їм адаптуватися до водного середовища, змін температури та тиску.

За морфологічною ознакою клітин м'язових тканин прийнято розділяти білки на міофібрилярні, саркоплазматичні та білки сарколеми, а також ядерні (рис. 8). Міофібрилярні, саркоплазматичні білки та білки сарколеми забезпечують харчову та енергетичну цінність риби. Ядерні білки самостійно технологічного значення не мають.

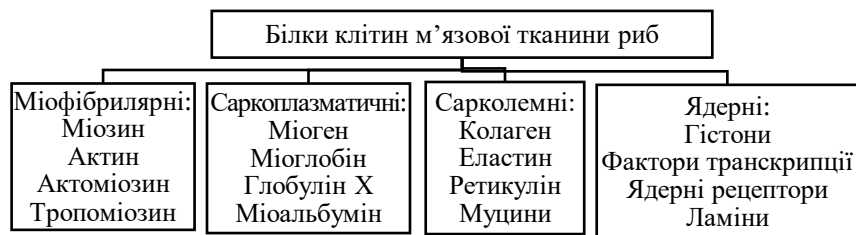


Рис. 8. Білки клітин м'язової тканини риб.

Міофібрилярні білки становлять 55–65 % від загальної кількості білків м'язової тканини риб і відповідають за скорочення та цілісність м'язів. Вони складаються переважно з чотирьох ключових білків – міозину, актину, тропоміозину і тропоніну. Ці білки функціонують скоординовано, опосередковуючи скорочення та розслаблення м'язів. Їх координована функція має вирішальне значення не тільки для руху м'язів, але й для визначення текстури та функціональних якості риби.

Міозин – основний білок, що забезпечує скорочувальну функцію м'язів. Він проявляє ферментативну активність, каталізує розпад аденозинтрифосфату (АТФ) до аденозиндифосфату (АДФ) та фосфатної кислоти з виділенням енергії. Міозин входить до групи простих білків підгрупи глобулінів, має молекулярну масу близько 480000. Міозин нерозчинний у воді, але розчиняється в розчинах з високою іонною силою та при нейтральному значенні рН. У разі нагрівання міозин денатурує, що призводить до зміни текстури м'яса риби під час кулінарної обробки. Міозин є білком з високим вмістом амінокислот, таких як лізин, аргінін та глутамінова кислота (табл 3).

Таблиця 3. Амінокислотний склад основних білків м'язової тканини риб

Амінокислота	Вміст амінокислот у білках м'язової тканини риб, %				
	Міозин	Актин	Міоген	Тропоміозин	Міоглобін
Аланін	7,5	6,0	6,8	5,9	7,0
Аргінін	6,5	5,5	6,2	5,8	6,1
Аспарагінова к-та	10,0	11,0	10,5	11,2	8,5
Глутамінова к-та	13,0	12,5	12,8	12,0	14,0
Гліцин	6,0	7,0	6,5	6,8	5,5
Гістидин	2,5	2,0	2,2	2,1	2,3
Ізолейцин	4,5	4,0	4,3	4,2	4,8
Лейцин	8,0	7,5	7,8	7,6	8,2
Лізин	9,0	8,5	8,8	8,7	9,1
Метіонін	2,0	2,5	2,3	2,4	2,2
Фенілаланін	4,0	4,5	4,2	4,3	4,1
Пролін	5,0	5,5	5,3	5,4	5,2
Серин	6,5	6,0	6,3	6,1	6,4
Треонін	5,5	5,0	5,2	5,3	5,6
Триптофан	1,0	1,2	1,1	1,0	1,3
Тирозин	3,5	3,0	3,2	3,1	3,4
Валін	5,5	5,0	5,3	5,2	5,7

Міозин є найпоширенішим білком у м'язах риби, на його частку припадає близько 50–60 % від загальної кількості міофібрилярних білків. Структурно міозин є моторним білком, що складається з шести субодиниць – двох важких і чотирьох легких ланцюгів. Важки ланцюги формують кулясту голову і довгий хвіст, тоді як легкі ланцюги пов'язані з головною частиною (рис. 9).

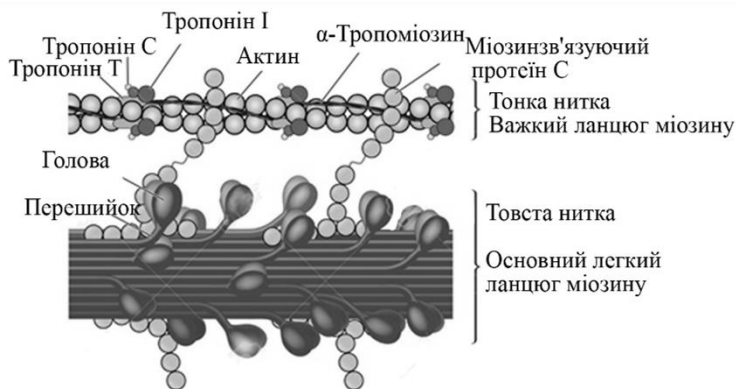


Рис. 9. Схематична будова товстої та тонкої ниток міозину.

Міозин взаємодіє з актином, утворюючи актоміозиновий комплекс, який є основою механізму м'язового скорочення. Цей механізм передачі енергії забезпечує взаємодію між міозином та актином, що призводить до скорочення та руху м'язів. Глобулярні голівки міозину мають АТФ-азну активність, яка має вирішальне значення для передачі енергії під час м'язового скорочення (рис. 10).

Міозин риби має нижчу термостабільність порівняно з міозином ссавців, тому риб'ячий м'яз має тенденцію до денатурації за нижчих температур, що впливає на його текстуру та здатність до гелеутворення. Така низька термостабільність особливо важлива для харчової промисловості, оскільки впливає на якість рибних продуктів під час приготування та переробки. Гелеутворюючі властивості міозину є ключовими чинниками, що створюють текстуру перероблених рибних продуктів, таких як сурімі. Виявлені видові відмінності амінокислотного складу та розподілу ізоформ міозину, які впливають на функцію м'язів і пристосованість до умов навколишнього середовища. Наприклад, холодноводні риби мають ізоформи міозину, які залишаються функціональними за низьких температур. Ця адаптація є життєво важливою для виживання, дозволяючи риbam підтримувати м'язову активність навіть у холодній воді. Крім того, варіації ізоформи міозину можуть впливати на плавальні характеристики риб, впливаючи на їхню поведінку, зокрема, міграцію та уникнення хижаків.

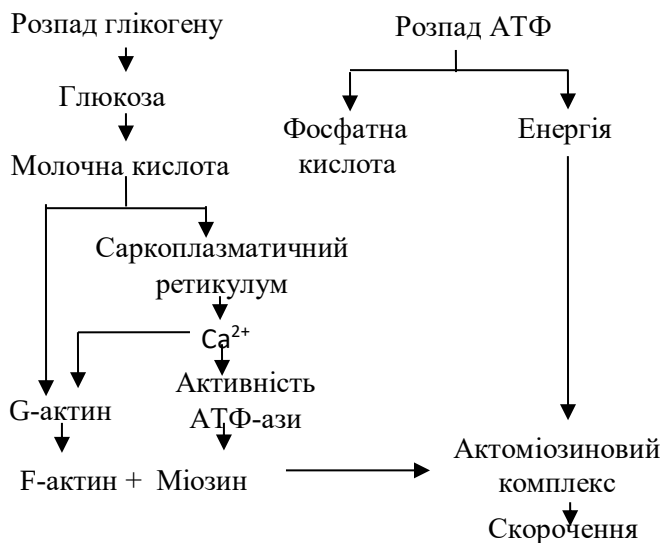


Рис. 10. Схема утворення актоміозинового комплексу та скорочення м'язів.

Актин – другий за поширеністю міофібрилярний білок, що становить близько 15–25 % від загального вмісту білка в м'язах риб. Він існує у двох формах – глобулярній (G-актин) та ниткоподібній (F-актин). У м'язових волокнах актин переважно присутній у складі F-актину, утворюючи тонкі нитки, які взаємодіють з міозином під час м'язового скорочення. Полімеризація G-актину в F-актин є динамічним процесом, який чітко регулюється. Актин є високо консервативним білком у різних видів риб, але незначні варіації його ізоформ можуть впливати на скоротливі властивості м'язів риб. Взаємодія актину з міозином регулюється тропоміозином і тропоніном, які модулюють місце зв'язування на актиновій нитці. Динамічна полімеризація та деполімеризація актину має вирішальну роль у пластичності та адаптивності м'язів, особливо у видів риб, які зазнають швидких змін активності або умов навколишнього середовища. Ця адаптивність особливо важлива для риб, які мігрують між різними середовищами, наприклад, анадромних видів, які переміщуються з солоної води у прісну для нересту. Здатність актину до реорганізації дає змогу цим риbam підтримувати м'язову функцію, незважаючи на різкі зміни умов навколишнього середовища. Окрім того актин впливає на еластичність

та міцність м'язів. Актинові нитки внутрішнього каркаса, які забезпечують структурну підтримку, впливають на цілісність м'язів та загальну якість м'яса риби.

Тропоміозин – це спірально згорнутий білок, який зв'язується по всій довжині актинової нитки, покриваючи міозин-зв'язуючі сайти. Він змінює регуляторну роль у скорочених м'язах, контролює доступ до цих сайтів зв'язку. Тропоміозин функціонує спільно з тропоніновим комплексом, модулює взаємодію між актином і міозином у відповідь на зміну концентрації іонів кальцію. Зміщуючи свою позицію на актиновій нитці, тропоміозин активує або блокує зв'язування міозину, отже регулює процес скорочення. У риб тропоміозин має видоспецифічні варіації, які зумовлюють відмінності в структурі та функціональності м'язів.

Холодноводні риби, як правило, мають більше тропоміозину, що дає змогу ефективно регулювати скорочення м'язів за низьких температур. Така адаптація має вирішальне значення для підтримки функції м'язів у різних температурних умовах. Тропоміозин бере участь у стабілізації актинових ниток, сприяє загальним механічним властивостям м'язів, підтримує структуру клітин тонких філаментів, запобігає невинуватим взаємодіям з міозином. Це гарантує, що скорочення м'язів відбувається лише тоді, коли необхідно, дозволяє риbam зберігати енергію, що особливо важливо для видів, яким доводиться переносити тривалі міграції або виживати в бідних на поживні речовини середовищах.

Тропонін – це комплекс, який складається із трьох субодиниць: тропоніну С, тропоніну І та тропоніну Т. Тропонін С зв'язує іони кальцію, тропонін І інгібує взаємодію актин-міозину, а тропонін Т зв'язується з тропоміозином, прикріплюючи тропоніновий комплекс до тонкої нитки. Разом ці субодиниці регулюють м'язове скорочення у відповідь на зміну рівня внутрішньоклітинного кальцію. Зв'язування кальцію з тропоніном С і збереженням конформаційних змін у комплексі тропонін-тропоміозин, зміцнює міозин-зв'язуючі сайти на актині та зумовлює перехресну циклічність. Спорідненість тропоніну С до кальцію є ключовим чинником м'язового скорочення, і вона значно варіює між видами риб, особливо між тими, що пристосовані до різних температурних умов. Наприклад, тропонін у холодостійких риб має вищу чутливість до кальцію, що полегшує скорочення м'язів у разі

низьких температур. Така властивість є життєво важливою для підтримки м'язової активності та ефективності плавання в холодному водному середовищі. Підвищена чутливість до кальцію забезпечує швидку активацію м'язів, що має вирішальне значення для втечі від хижаків або захоплення здобичі в холодних водах.

Роль тропоніну не обмежується регулюванням скорочення, він також впливає на розслаблення м'язів, сприяє припиненню взаємодії між актином і міозином. Ефективне розслаблення так само важливо для роботи м'язів, як і скорочення, особливо для риб, які мають швидкі, повторювані рухи, щоб орієнтуватися в навколишньому середовищі. Варіації ізоформи тропоніну впливають на швидкість розслаблення м'язів, забезпечують перехід від активного стану до стану спокою, що важливо для збереження енергії.

Риби, які живуть у холодних північних морях і водоймах (тріска, минтай, пікша, камбала, оселедець), мають білі міофібрили з більшою гнучкістю і меншою термостабільністю, що забезпечує ефективну роботу м'язів за низьких температур. На відміну від них, у тропічних видів риб білки міофібрил більш термостабільні, що підтримує цільність м'язів у теплих водах. Ці адаптації мають вирішальне значення для виживання, оскільки риbam не вдалося підтримати рухову активність і працездатність м'язів у широкому діапазоні температур.

Такі адаптації проявляються не тільки в термостабільності, але й у здатності білків м'язів риби до гелеутворення, що є чинником у разі переробки продуктів на основі риби. Унікальні властивості білків міофібрил різних видів риби використовують у харчовій промисловості для створення продукції з бажаною текстурою і функціональністю. Наприклад, сурімі, популярний рибний продукт, заснований на гелеутворюючих властивостях міозину та актину. Окрім того, м'язові білки мігруючих риб, таких як лосось, мають унікальні властивості, які дозволяють їм зберегти тривалі періоди навантаження під час міграції. Ці риби мають вищий вміст специфічних ізоформ міозину та актину, які пристосовані до витривалості, забезпечуючи постійну енергію, необхідну для плавання на великій відстані. Більшість видів риб мають м'язові білки, які сприяють швидкій сплескам активності, придатні для швидкої втечі від хижаків.

Різноманітність у складі міофібрилярних білків також впливає на поживну якість м'яса риб. Холодноводні види, які мають більш гнучкі

білки, як правило, мають вищий вміст ліпідів, що сприяє м'якому та насиченому смаку страви з їх м'яса. На противагу цьому, тропічні види риб мають більш м'язисті м'язи з термостабільними білками, що обумовлюють їх тверду текстуру. Ці відмінності важливі для характеристики кулінарної якості риби та її переробки.

Отже, структура, властивості та склад міофібрилярних білків – міозину, актину, тропоміозину і тропоніну – мають фундаментальне значення для розуміння функцій м'язів риб. Унікальна адаптація цих білків до різних температурних і екологічних умов підкреслює надзвичайну універсальність риби як джерела харчування, так і комерційної цінності.

Саркоплазматичні білки відіграють важливу роль у різних клітинних процесах, включаючи транспорт кисню, метаболізм і регуляцію м'язового скорочення. На відміну від міофібрилярних білків, саркоплазматичні білки розчиняються у воді. До основних саркоплазматичних білків належать міогенін, міоглобін, глобулін Х, міоальбумін, а також різні ферменти та структурні білки (табл. 4).

Таблиця 4. Амінокислотний склад білків саркоплазми риб, г/100 г білка

Амінокислота	Білки саркоплазми			
	Міоген	Міоглобін	Глобулін Х	Міоальбумін
Аланін	6,8	7,1	6,0	6,9
Аргінін	7,5	6,9	7,8	6,8
Аспарагінова кислота	10,6	11,2	9,5	10,3
Гістидин	2,5	2,9	3,2	2,7
Гліцин	6,0	5,7	6,8	6,0
Глутамінова кислота	15,2	14,1	14,5	1,0
Ізолейцин	4,5	4,9	4,0	4,6
Лейцин	8,2	8,1	8,4	8,1
Лізин	9,8	10,2	9,9	9,1
Метіонін	2,0	2,0	2,0	2,0
Фенілаланін	4	4,4	4,2	4,3
Пролін	4,0	3,8	4,0	4,2
Серин	5,3	5,6	5,0	5,1
Треонін	4,8	5,1	4,7	4,9
Триптофан	1,1	1,3	1,1	1,4
Тирозин	3,7	3,9	3,8	3,6
Валін	5,6	5,8	5,1	5,7

Міоглобін – це кисеньзв’язуючий білок, який сприяє накопиченню та транспортуванню кисню в м’язовій тканині. Його особливо багато в риб, які характеризуються тривалою плавальною активністю, оскільки такі види мають більшу потребу в кисні для підтримки аеробного метаболізму. Спорідненість міоглобіну до кисню пристосована до конкретних умов навколишнього середовища. Наприклад, у холодноводних риб міоглобін має вищу спорідненість до кисню, що забезпечує ефективну його доставку у разі низьких температур. Наявність міоглобіну впливає на забарвлення м’язів риби, червоні м’язи багатші на міоглобін порівняно з білими м’язами.

Міогенін – це регуляторний білок, який відіграє вирішальну роль у диференціації та рості м’язів. Він належить до сімейства міогенних регуляторних факторів (MRF) і бере участь у активації м’язово-специфічних генів під час міогенезу. У риб міогенін забезпечує розвиток та регенерацію м’язів, особливо у відповідь на стресові чинники навколишнього середовища та травми. Експресія міогеніну може значно відрізнитися у різних видів і залежить від низки чинників, зокрема температури, доступності поживних речовин, швидкості росту м’язів та загального стану здоров’я риби.

Глобулін X – це саркоплазматичний білок, який бере участь в імунних реакціях і клітинному захисті. Концентрація та активність глобуліну X може відрізнитися у різних видів риб залежно від їхнього середовища проживання та імунних потреб. Наприклад, риби, які мешкають у середовищі з високим рівнем патогенного навантаження, можуть демонструвати підвищений рівень глобуліну X як адаптивну реакцію для посилення імунного захисту.

Міоальбумін – важливий саркоплазматичний білок, який слугує переносником невеликих молекул, таких як жирні кислоти та гормони, бере участь у регулюванні внутрішньоклітинного транспорту поживних речовин і метаболітів, тим самим сприяючи метаболізму та енергетичному гомеостазу м’язів. Функціональність міоальбуміну особливо важлива для видів, які мають коливання доступності поживних речовин, оскільки він допомагає забезпечити постійне постачання необхідних молекул для функціонування м’язів.

Саркоплазма м’язів риб також містить різноманітні ферменти, які беруть участь у метаболічних процесах, включаючи гліколіз, цикл лимонної кислоти та окисне фосфорилування. Такі ключові ферменти,

як лактатдегідрогеназа, креатинкіназа і цитохром С-оксидаза, відіграють ключову роль у підтримці виробництва енергії та м'язової активності. Рівень активності цих ферментів може значно відрізнятись залежно від виду, типу м'язів (червоні або білі м'язи) та умов навколишнього середовища.

Окрім ферментів, до складу саркоплазматичних білків входять структурні білки, які сприяють підтримці клітинної цілісності та функціонуванню м'язів. Ці білки, хоч і присутні в менших концентраціях порівняно з ферментами та міофібрилярними білками, є життєво важливими для забезпечення належного функціонування м'язових волокон за різних фізіологічних умов.

Склад і концентрація саркоплазматичних білків можуть значно відрізнятись у різних видів риб, що відображає адаптацію до відповідних умов існування. Наприклад, холодноводні види часто мають вищу концентрацію міоглобіну та ферментів, які підтримують ефективний аеробний метаболізм за низьких температур. На противагу цьому, тропічні види можуть демонструвати підвищений рівень білків, що беруть участь в анаеробному метаболізмі, що відображає різні енергетичні потреби та екологічні виклики, з якими вони стикаються.

Саркоплазматичні білки також відіграють важливу роль у визначенні якості та смаку м'язів риби. Концентрація міоглобіну, наприклад, впливає на колір і смак м'яса риби, причому види з високим вмістом міоглобіну мають темніші та ароматніші м'язи. Крім того, наявність різних ферментів впливає на посмертні біохімічні зміни, які відбуваються в м'язах риби, що впливає на текстуру і термін зберігання рибних продуктів.

Білки м'язової строми є важливими компонентами сполучної тканини, яка оточує і підтримує м'язові волокна. Вони забезпечують структурну цілісність, стійкість до механічних навантажень і беруть участь у енергетичних процесах під час скорочення м'язів. Основні білки м'язової строми включають колаген, еластин і протеоглікани, які виконують різноманітні функції, впливаючи на якість м'язів, їх текстуру та функціональні властивості (табл. 5).

Колаген є основним білком м'язової строми, який становить значну частину сполучної тканини. Він забезпечує міцність та еластичність м'язів, утворює міцні волокна, які витримують механічні навантаження. Колагенові волокна формують каркас, що підтримує

м'язові волокна та сприяє передачі сили під час скорочення м'язів. У риб, які живуть у холодній воді, колаген має нижчу термостабільність, що робить їх м'язи більш ніжними у разі термічної обробки. Тропічні види риб мають колаген з вищою термостабільністю, що сприяє збереженню щільної текстури м'язів.

Таблиця 5. Амінокислотний склад колагену та еластину, г/100 г білка

Амінокислота	Колаген	Еластин	Амінокислота	Колаген	Еластин
Гліцин	33,0	2,0	Лейцин	2,5	4,0
Пролін	12,0	10,0	Метіонін	0,9	1,0
Гідроксипролін	10,0	0,5	Фенілаланін	1,5	2,5
Аланін	11,0	19,0	Серин	3,5	3,0
Аргінін	8,0	8,0	Треонін	2,0	2,0
Аспарагінова к-та	5,0	6,0	Глутамінова к-та	7,0	7,5
Тирозин	0,5	3,5	Валін	2,0	4,5
Лізин	4,0	3,1	Гістидин	0,8	1,0
Ізолейцин	1,0	1,5	Триптофан	0,0	0,3

Еластин – білок, що забезпечує еластичність та гнучкість сполучної тканини. Він надає м'язам здатність повертатися до початкової форми після розтягування або скорочення. Еластин особливо важливий для риб, які потребують високої гнучкості тіла під час плавання, наприклад, для швидкого уникнення хижаків або маневрування у складних умовах середовища.

Протеоглікани є складовими сполучної тканини, що включають білковий компонент і глікозаміноглікани. Вони відіграють важливу роль у підтримці гідратації та структурної цілісності строми, а також забезпечують амортизацію та стійкість до механічних навантажень. Протеоглікани впливають на гнучкість і міцність м'язової тканини, що є особливо важливим для риб, які піддаються значним механічним навантаженням під час плавання. Вони також сприяють регуляції міжклітинних взаємодій та підтримці метаболічних процесів у м'язах.

Ядерні білки. У ядерній структурі м'язових клітин можна виділити кілька основних груп білків, кожна з яких виконує певні функції для регуляції генетичної активності, структурної організації та метаболізму. До ядерних білків м'язових клітин входять низка сполук.

Гістони – основні білки, що містять нуклеосоми, які відповідають за упаковку ДНК у хроматин. Вони відіграють ключову роль у структурі та регуляції доступності генетичного матеріалу.

Фактори транскрипції, специфічні для м'язової тканини, є білками, які належать до родини м'язових регуляторних факторів. Вони активують експресію генів, які сприяють розвитку м'язових клітин і регенерації м'язів, забезпечують підтримку та диференціацію м'язових клітин.

Ядерні рецептори беруть участь у регуляції метаболізму жирних кислот та диференціації м'язових клітин. Рецептори гормонів щитоподібної залози впливають на експресію та розвиток м'язової тканини, регулюють функціонування генів, котрі відповідають за метаболізм. Рецептори глюкокортикоїдів впливають на експресію генів у відповідь на стрес і є класи для регуляції енергетичного метаболізму та запальних процесів у м'язах.

Коактиватори та корепресори. Коактиватори виникають до транскрипційних комплексів для активації експресії генів, пов'язаних з розвитком м'язів. Корепресори беруть участь у деацетилюванні гістонів, знижують доступність ДНК для транскрипції, таким чином регулюють експресію генів м'язової тканини.

Ламіни та матричні білки. Ламіни – це фібрилярні білки, які забезпечують структурну стійкість ядерної оболонки клітин. Вони також беруть участь у процесах реплікації ДНК та регуляції транскрипції.

Білки регуляції хроматину. Ці субодиниці беруть участь у ремоделюванні хроматину для доступу до специфічних ділянок ДНК і регуляції транскрипції генів.

Білки, що беруть участь у репарації ДНК, зокрема залучені до процесу репарації дволанцюгових розривів ДНК шляхом гомологічної рекомбінації, що особливо важливо в клітинах, що активно діляться. Окремі субодиниці – кінази, активуються у відповідь на пошкодження ДНК і координують процеси репарації та підтримують стабільність генома. Фактор транскрипції залучений до регуляції генів, що є найкращим для адаптації м'язів до фізичного навантаження, активує кальцієві сигнали, які надходять у відповідь на скорочення м'язів.

Білки загальної комплексної системи регуляції функціонування ядра м'язових клітин уможливають адаптацію риб до різних фізіологічних умов, таких як розвиток, ріст, відновлення після

пошкодження та відповідь на фізичне навантаження. Кожен з цих білків виконує специфічні функції, і їхня взаємодія змінюється.

Запитання та завдання

1. Які основні функції забезпечують білки в організмі риби?
2. Які механізми беруть участь у стабілізації третинної структури білків?
3. Які основні типи зв'язків стабілізують третинну структуру білка?
4. Яку роль забезпечує транспортні білки у водному середовищі?
5. Які особливості має структурна організація антиоксидантних білків?
6. Чому важлива наявність незамінних амінокислот у раціоні риби?
7. Порівняйте функції міофібрилярних білків і саркоплазматичних білків.

4. ЛІПІДИ ТА ЇХНІЙ МЕТАБОЛІЗМ У РИБ

Основні типи ліпідів у риб

Ліпіди є важливою групою біологічних молекул, які виконують численні функції в організмі риб і гідробіонтів. Вони є складовими частинами клітинних мембран, джерелами енергії, учасниками метаболічних процесів, а також важливими молекулами для транспортування жиророзчинних вітамінів та гормонів. Ліпіди у водних організмах мають певні особливості внаслідок специфічних умов їхнього середовища та біологічних потреб.

Вміст різних класів ліпідів визначається середовищем мешкання риб (морські, річкові) а також їх видом (табл. 6).

Таблиця 6. **Вміст ліпідів у різних видів риб**, г/100 г продукту

Вид риби	Загальні ліпіди (г)	Тригліцероли (г)	Фосфоліпіди (г)	Холестерол, (мг)
Морські риби				
Лосось	13,0	10,5	1,5	55
Оселедець	9,5	7,0	1,2	60
Тунець	5,0	3,5	0,8	50
Річкові риби				
Короп	5,6	4,0	0,9	70
Щука	1,1	0,8	0,2	45
Окунь	1,5	1,0	0,3	50

Ліпіди можуть бути класифіковані за різними критеріями, проте найбільш загальною є класифікація за їх хімічною структурою (рис. 11).



Рис. 11. Класифікація ліпідів.

Основні класи ліпідів, що зустрічаються в організмах риб та інших гідробіонтів, включають декілька класів.

Жири та олії (ацилгліцероли). Це основні енергетичні резерви організму риб. Тригліцероли складаються з молекули гліцеролу та трьох молекул жирних кислот. Жири в організмах риб виконують функції запасів енергії, а також служать для ізоляції та захисту внутрішніх органів. В залежності від складу жирних кислот жири можуть бути твердими (жири) або рідкими (олії).

Фосфоліпіди. Це важливий компонент клітинних мембран. Фосфоліпіди мають полярну (гідрофільну) головку і неполярні (гідрофобні) хвости. Вони утворюють двошарову структуру мембран, забезпечуючи їхню стабільність і функціональність. Фосфоліпіди також беруть участь у передачі сигналів і взаємодії клітин.

Гліколіпіди. Це ліпіди, які містять вуглеводи. Вони є важливими компонентами клітинних мембран і особливо значущі для нейронів, де виконують роль в сигналізації, а також беруть участь у процесах імунної відповіді.

Стероїди. Це клас ліпідів, що мають структуру, базовану на стероїдному кільці. Стероїди, зокрема холестерол, є важливими компонентами мембран, а також попередниками гормонів (наприклад, статевих гормонів) та жовчних кислот. Холестерол в організмах риб також може виконувати роль антифризу при низьких температурах.

Терпенові ліпіди. Це великі молекули, що складаються з ізопренових одиниць. Вони часто зустрічаються в природних барвниках, вітамінах та смолах, а також в мембранах клітин риб. Одним із прикладів є вітамін А (ретиноїди), який є важливим для зору і імунної функції.

Біологічна роль ліпідів в організмі риб

Ліпіди є надзвичайно важливими біологічними молекулами в організмі риби, що виконують різноманітні функції (рис. 12). Вони беруть участь у забезпеченні нормального функціонування клітин, підтримці гомеостазу, транспортуванні молекул і регуляції фізіологічних процесів. Ліпіди також мають адаптаційне значення для риб, що мешкають в різних екологічних умовах, від холодних глибин до теплих прибережних вод.



Рис. 12. Функції ліпідів в організмі риб.

Енергетична функція. Ліпіди є головним джерелом енергії для організму риб. Триацилгліцероли (жири та олії) є основними резервами енергії, що зберігаються в організмі в жирових тканинах, печінці та інших органах. Коли риби потребують енергії, ці резерви мобілізуються, і ліпіди розщеплюються до жирних кислот і гліцеролу, які потім використовуються для синтезу АТФ.

Завдяки високій енергетичній щільності ліпідів (одна молекула ліпиду містить більше енергії порівняно з вуглеводами чи білками),

вони є важливими для риб під час тривалих періодів активності або голодування. Крім того, ліпіди виконують роль енергетичних запасів під час міграцій, зокрема у морських риб.

Структурна функція. Ліпіди є основними компонентами клітинних мембран, що визначає їхню важливу роль у підтримці цілісності і функціональності клітин організму риби. Основні структурні ліпіди – це фосфоліпіди та гліколіпіди, які утворюють подвійний шар мембран клітин. Ці молекули мають амфіпатичні властивості, тобто вони містять як гідрофільні (водорозчинні), так і гідрофобні (не розчинні у воді) частини, котрі взаємодіють з водним середовищем і підтримують структуру мембран.

Фосфоліпіди складаються з гліцеролу, двох жирних кислот і фосфатної групи. Вони утворюють основу мембран клітин і органел (мітохондрій, ендоплазматичного ретикулума, лізосом), забезпечуючи їхньою стабільність і функціональність. Фосфоліпіди також відіграють роль у регулюванні проникності мембран для різних молекул і іонів, що критично важливо для підтримання гомеостазу в клітинах риб.

Гліколіпіди містять вуглеводневий компонент та є важливими для клітинних взаємодій, зокрема в нервовій системі, де вони беруть участь у передачі нервових імпульсів і розвитку нейронних зв'язків.

Регуляція температури та ізоляція. У риб, які живуть у холодних водах, ліпіди допомагають підтримувати стабільну температуру тіла, через утворення підшкірних жирових відкладень. Такі відкладення мають теплоізоляційні властивості, знижують втрати тепла навіть у дуже холодних умовах, забезпечують нормальну терморегуляцію.

Поліненасичені жирні кислоти забезпечують стабільність мембран клітин за низьких температур, оскільки вони зберігати свою текучість, запобігають їхньому затвердінню і пошкодженню.

Сигнальна функція та участь у гормональній регуляції. Ліпіди відіграють ключову роль у гормональній регуляції, оскільки багато біологічно активних молекул, таких як статеві гормони (естрогени, тестостерон) та кортикостероїди, є похідними ліпідів. Холестерол, зокрема, є попередником синтезу цих гормонів.

Стероїди, до яких відносяться статеві гормони та кортикостероїди, регулюють репродуктивну функцію, метаболізм, стресову реакцію і багато інших фізіологічних процесів у риб.

Ліпіди також беруть участь у передачі клітинних сигналів через різні механізми, такі як утворення ендоканабіноїдів, які регулюють біль, апетит, настрій і стресові реакції.

Роль у плавучості та механізмах адаптації. Особливо важливою є роль ліпідів у забезпеченні плавучості риб. Жирові тканини, зокрема підшкірний жир, допомагають риbam підтримувати необхідну ступінь плавучості в воді, ефективно регулювати свою позицію в товщі води, знижувати енергетичні витрати на підтримку рівноваги. У деяких видів глибоководних риб жирові тканини виконують роль антикристалізаторів, підтримують текучість мембран у разі дуже низьких температур.

Захист організму. Жирові відкладення, що оточують внутрішні органи, захищають їх від механічних пошкоджень і забезпечують амортизацію в разі ударів або інших фізичних впливів. Це особливо важливо для морських риб, де середовище є досить агресивним через хвилі, коливання температури та тиск.

Отже, ліпіди є надзвичайно важливими для нормального функціонування організму риби. Вони виконують численні функції, від енергетичної підтримки до регуляції температури, забезпечення структурної цілісності клітин і гормональної регуляції. Здатність риб адаптуватися до змін навколишнього середовища значною мірою залежить від ефективного використання ліпідів.

Характеристика жирних кислот

Жирні кислоти є важливими компонентами ліпідів у риб і виконують різноманітні функції, включаючи зберігання енергії, побудову клітинних мембран та регуляцію метаболічних процесів. Класифікація жирних кислот ґрунтується на їхній хімічній структурі, зокрема на довжині вуглецевого ланцюга, кількості та розташуванні подвійних зв'язків. Виявлені відмінності між вмістом карбонових кислот у м'язовій та жировій тканинах, а також між різними видами риб (табл. 7).

Таблиця 7. Середній вміст жирних кислот у м'язовій та жировій тканинах риб, % від загальної кількості жирних кислот

Кислоти	Тканина	
	М'язова	Жирова
Насичені (%)	20–30	25–35
Мононасичені (%)	30–40	40
Поліненасичені (%)	30–50	20

Насичені жирні кислоти (НЖК) не містять подвійних зв'язків між атомами карбону у своєму ланцюгу. Вони мають просту структуру і відносно стійкі до окиснення, що забезпечує стабільність клітинних мембран у риб (табл. 8).

Таблиця 8. Склад жирних кислот у тканинах риб

Найменування кислоти	жирної	Формула	Умове позначення (код)
Насичені кислоти			
Міристинова		$C_{13}H_{27}COOH$	C14:0
Пентадеканова		$C_{14}H_{29}COOH$	C15:0
Пальмітинова		$C_{15}H_{31}COOH$	C16:0
Маргарінова		$C_{16}H_{33}COOH$	C17:0
Стеаринова		$C_{17}H_{35}COOH$	C18:0
Арахідова		$C_{19}H_{39}COOH$	C20:0
Мононенасичені кислоти			
Міристолеїнова		$C_{13}H_{25}COOH$	C14:1
Пальмітолеїнова		$C_{15}H_{29}COOH$	C16:1
Гептадецена		$C_{16}H_{31}COOH$	C17:1
Олеїнова		$C_{17}H_{33}COOH$	C18:1ω9
Гондойнова		$C_{19}H_{37}COOH$	C20:1ω9
Поліненасичені кислоти, ω3 та ω6			
Лінолева		$C_{17}H_{31}COOH$	C18:2ω6
Гама-ліноленова		$C_{17}H_{29}COOH$	C18:3ω6
Альфа-ліноленова		$C_{17}H_{29}COOH$	C18:3ω3
Ейкозадієнова		$C_{19}H_{35}COOH$	C20:2ω6
Ейкозатрієнова		$C_{19}H_{33}COOH$	C20:3n6
Арахідонова		$C_{19}H_{31}COOH$	C20:4ω6
Ейкозапентаєнова		$C_{19}H_{29}COOH$	C20:5ω3
Докозапентаєнова		$C_{21}H_{33}COOH$	C22:5ω3
Докозагексаєнова		$C_{21}H_{31}COOH$	C22:6ω3

Ненасичені жирні кислоти мають один або кілька подвійних зв'язків між атомами карбону, що надає їм більшу гнучкість і реакційну здатність. Вони поділяються на моно- та поліненасичені жирні кислоти.

Мононенасичені жирні кислоти містять один подвійний зв'язок у вуглецевому ланцюгу. Ці кислоти знижують рівень холестеролу в крові та мають сприятливий вплив на серцево-судинну систему. У риб вони сприяють гнучкості клітинних мембран та енергетичному обміну.

Поліненасичені жирні кислоти (ПНЖК) містять два або більше подвійних зв'язків у своїй структурі, що робить їх незамінними для риб. Ключові групи ПНЖК— омега-3 та омега-6 жирні кислоти.

Омега-3 жирні кислоти – це поліненасичені жирні кислоти, у яких перший подвійний зв'язок розташований біля третього атома карбону від кінця ланцюга (омега-кінця). Ці кислоти є важливими для риб, оскільки вони мають протизапальну дію, підтримують імунітет та сприяють здоров'ю серцево-судинної системи. Прикладами омега-3 жирних кислот є ейкозапентаєнова, докозагексаєнова кислоти. Альфа-ліноленова кислота менш активна форма омега-3, яку риби можуть перетворювати у дві попередні. Омега-3 кислоти підтримують нормальне функціонування нервової системи, зменшують запальні процеси, сприяють розвитку клітинних мембран, особливо у нервових та зорових тканинах.

Омега-6 жирні кислоти також є поліненасиченими і мають перший подвійний зв'язок біля шостого атома карбону від омега-кінця. Приклади омега-6 жирних кислот є ліолева та арахідонова кислоти. Вони також важливі для здоров'я риб, оскільки сприяють підтримці клітинних функцій, сприяють росту та розвитку, є попередниками для синтезу простагландинів, що беруть участь у регуляції запальних процесів, але в надмірних кількостях можуть мати прозапальну дію. Баланс між омега-3 та омега-6 є важливим для підтримання оптимальної імунної функції.

Омега-9 жирні кислоти містять подвійний зв'язок біля дев'ятого атома вуглецю. Вони не є незамінними, оскільки організм риби здатний синтезувати їх з інших жирних кислот. Прикладом омега-9 жирних кислот є олеїнова та гондоїнова кислоти. Омега-9 жирні кислоти є джерелом енергії та сприяють зменшенню рівня холестеролу. Вони сприяють підтримці еластичності клітинних мембран.

Кон'юговані жирні кислоти – це особливий тип поліненасичених жирних кислот, у яких подвійні зв'язки чергуються через один зв'язок, що надає їм специфічних властивостей. Вони можуть мати антиоксидантні та протизапальні властивості. Прикладом є ліолева кислота. Кон'юговані жирні кислоти сприяють зміцненню імунної системи та покращенню ліпідного обміну.

Транс-жирні кислоти мають одну або більше подвійних зв'язків у транс-конфігурації, що робить їх більш стійкими до окиснення. Транс-

ізомери природного походження можуть зустрічатися в організмах риб, але в невеликих кількостях. У великих кількостях транс-жирні кислоти можуть негативно впливати на здоров'я риб, спричиняючи порушення в метаболізмі та зниження імунної функції.

Ліпідний склад риб змінюється залежно від їх екологічної ніші, харчування, температурних умов та фізіологічного стану.

Риби, що мешкають у холодних водах, мають вищу частку поліненасичених жирних кислот у складі ліпідів, що допомагає підтримувати стабільність мембран та запобігає їх кристалізації у разі низьких температур. Такі ліпіди мають високу текучість при низьких температурах, що критично важливо для нормальної функції клітин.

Риби, ареалом яких є тепле середовище, у складі ліпідів часто містять більше насичених жирних кислот, оскільки висока температура води не потребує такої ж стабільності мембран. Такі ліпіди здатні забезпечувати більш високу стабільність за теплових змін.

У морських та прісноводних риб спостерігається більша кількість фосфоліпідів, що важливо для підтримки стабільності мембран в умовах високої солоності. У прісноводних риб ліпіди мають більшу кількість жирних кислот з коротшими ланцюгами, що підтримує адаптацію до змінної осмотичної концентрації. Ліпідний склад організмів риб може змінюватися залежно від екологічних чинників.

Температура води. У холодних водах риби синтезують ліпіди з більшою кількістю ненасичених жирних кислот, які зберігають текучість мембран за низьких температур. В умовах високих температур частіше синтезуються насичені жирні кислоти, які зберігають стабільність мембран.

Рівень кисню. Зниження рівня кисню (гіпоксія) може змінити ліпідний склад клітинних мембран, роблячи їх більш насиченими та зберігати функціональність в умовах зменшеної кисневої доступності.

Поживні речовини в кормах. Ліпідний склад у риб може також змінюватися в залежності від того, чи містить їх раціон багато омега-3 або омега-6 жирних кислот. Ці жирні кислоти є важливими для розвитку, росту та підтримки нормальної функції нервової системи. Жирні кислоти, особливо поліненасичені жирні кислоти, відіграють ключову роль у визначенні якості рибної продукції. Їхній склад та співвідношення впливають на харчову цінність, смакові характеристики риби та користь для здоров'я споживачів.

Утворення та накопичення риб'ячого жиру

Риб'ячий жир є важливим компонентом риб, що відіграє ключову роль у їхньому метаболізмі та підтриманні гомеостазу. Цей продукт є багатим джерелом біологічно активних речовин, зокрема поліненасичених жирних кислот (ПНЖК), таких як омега-3 та омега-6, які мають важливе значення як для фізіології самих риб, так і для людини, котра споживає їх.

Риб'ячий жир утворюється у тканинах риб і концентрується переважно в підшкірних жирових відкладеннях, печінці та інших органах. У морських риб жир накопичується в організмі як резерв енергії, особливо в умовах низьких температур, що обумовлює їх адаптацію. Видове розмаїття риб суттєво впливає на вміст жиру: лосось, скумбрія, оселедець, сардина та тунець мають найбільший вміст риб'ячого жиру. Ці види риб характеризуються високим рівнем поліненасичених жирних кислот, що сприяє їхньому виживанню у холодних морських водах, де необхідно зберігати енергію та підтримувати ефективну теплоізоляцію. Жирні кислоти риб'ячого жиру підтримують гнучкість клітинних мембран, забезпечуючи їхню стабільність і ефективність обміну речовин, що є критично важливим для гомеостазу клітин.

Хімічний склад риб'ячого жиру є складним комплексом, що включає тригліцероли, фосфоліпіди, жиророзчинні вітаміни та інші біологічно активні компоненти (табл. 9). Вміст тригліцеролів, зокрема ПНЖК у їх складі, таких як омега-3, омега-6 та омега-9, може значно варіювати залежно від виду риби, її раціону, температури навколишнього середовища та фізіологічного стану. Морські риби накопичують жир для підтримки стабільної енергетичної системи, що сприяє можливості витримувати екстремальні умови, зокрема низькі температури та високу солоність води.

Таблиця 9. Хімічний склад риб'ячого жиру різних видів риб

Вид риби	Вміст омега-3, %	Вміст омега-6, %	Вітамін А, мкг/100 г	Вітамін D, мкг/100 г
Лосось	1,8	0,4	50	10
Скумбрія	2,5	0,3	60	12
Оселедець	1,2	0,2	45	8
Сардина	1,4	0,3	55	9
Тунець	1,0	0,1	40	6

Риб'ячий жир виконує багато важливих функцій у метаболізмі риб, зокрема є основним джерелом енергії для процесів росту, розмноження та виживання. Він також відіграє ключову роль у підтриманні функціонування нервової системи, синтезі гормонів та забезпеченні антиоксидантного захисту клітин. Для людей риб'ячий жир є цінним компонентом раціону, оскільки він постачає необхідні поживні речовини, які не можуть бути синтезовані ендегенно.

Риб'ячий жир містить значну кількість жиророзчинних вітамінів, серед яких особливу увагу варто звернути на вітаміни А, D, Е та К. Вітамін А необхідний для підтримання нормального зору, регуляції росту клітин та забезпечення репродуктивної функції. Завдяки цим вітамінам риб'ячий жир має високу біологічну цінність як для риб, так і для людей, що вживають його як харчову добавку.

Крім вітамінів, риб'ячий жир містить інші біологічно активні компоненти, такі як сквален, фосфоліпіди та стерини. Сквален є природним антиоксидантом, що допомагає боротися з вільними радикалами, захищає мембрани клітин від ушкоджень, підтримує здоров'я шкіри та імунної системи. Фосфоліпіди є основними структурними компонентами клітинних мембран, що забезпечують їхню гнучкість та стабільність, а також беруть участь у передачі сигналів між клітинами. Стерини виконують важливу роль у підтриманні стабільності мембран та є попередниками стероїдних гормонів, що регулюють численні фізіологічні процеси.

Жирові константи риб'ячого жиру є важливими характеристиками, які дозволяють оцінити його фізико-хімічні властивості, стабільність і якість (табл. 10).

Таблиця 10. Жирові константи риб'ячого жиру

Константа	Значення
Йодне число	120–180
Кислотне число	1–7
Етерове число	180–200
Пероксидне число	До 10
Число омилення	185–195
Температура плавлення (°C)	–44 до –50
Вміст води (%)	До 0,3

Визначення цих констант є необхідним у процесі аналізу риб'ячого жиру для визначення його відповідності стандартам та оцінки можливих змін у його складі під час зберігання чи обробки.

Йодне число – показник кількості ненасичених зв'язків у жирних кислотах риб'ячого жиру, який свідчить про вміст поліненасичених жирних кислот. Високе йодне число (120–180) вказує на високий вміст омега-3 жирних кислот, які мають важливі біологічні властивості.

Кислотне число – визначає кількість вільних жирних кислот у жирі. Високе значення кислотного числа (1–7) може свідчити про гідроліз тригліцеролів або про зниження якості жиру під час його зберігання.

Етерове число – характеризує кількість естерифікованих жирних кислот. Це число вказує на вміст зв'язаних жирних кислот, які є компонентами тригліцеролів.

Пероксидне число – показує ступінь окиснення жиру, що відбиває утворення пероксидів і гідропероксидів. Значення пероксидного числа до 10 вказує на свіжість жиру та відсутність значних окисних процесів.

Число омилення – характеризує кількість гідроксидів, необхідних для омилення жирів, і відображає середню молекулярну масу тригліцеролів. Для риб'ячого жиру число омилення зазвичай становить 185–195.

Температура плавлення – показує діапазон температур, при яких жир переходить із твердого стану в рідкий. Для риб'ячого жиру температура плавлення становить від –44 до –50 °С, що свідчить про його високу гнучкість за низьких температур.

Вміст води – визначає кількість води в риб'ячому жирі, яка має бути мінімальною (до 0,3 %), щоб забезпечити стабільність і якість продукту під час зберігання.

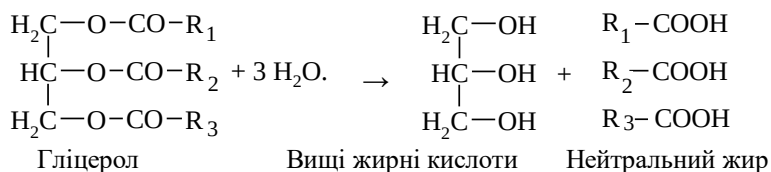
Отже, риб'ячий жир є важливим компонентом, що впливає на функціонування риб та людей. Він виконує роль енергетичного резерву, забезпечує стабільність клітинних мембран, підтримує адаптацію риб до змін навколишнього середовища, а також відіграє важливу роль у забезпеченні здоров'я людини. Риб'ячий жир сприяє зміцненню імунної системи, покращенню когнітивних функцій, регуляції запальних процесів та підтриманню нормального ліпідного профілю в організмі. Його регулярне вживання пов'язане зі зниженням ризику розвитку серцево-судинних захворювань, покращенням стану нервової системи та загальним підвищенням якості життя.

Метаболізм ліпідів: засвоєння, транспортування та зберігання

Метаболізм ліпідів є важливим етапом в забезпеченні енергетичних потреб організму риб, а також підтримці структурної цілісності клітин та фізіологічних функцій. Ліпіди, зокрема жири та фосфоліпіди, проходять складні процеси засвоєння, транспортування та зберігання в організмі. Ці процеси дозволяють риbam ефективно використовувати ліпіди як джерело енергії, зберігати їх у вигляді запасів на періоди голодування або під час важких умов існування.

Засвоєння ліпідів починається в травному тракті риби, де ліпіди з їжі розщеплюються на більш прості компоненти, такі як жирні кислоти та моноацилгліцероли, для подальшого всмоктування.

Розщеплення ліпідів в організмі риб відбувається за допомогою ліпаз (зокрема панкреатичної ліпази), які гідролізують тригліцероли до жирних кислот та гліцеролу.



Ліпази також розщеплюють фосфоліпіди до фосфатидної кислоти і відповідних жирних кислот.

Всмоктування ліпідів відбувається в тонкому кишечнику, де розщеплені продукти ліпідів абсорбуються епітеліальними клітинами за допомогою спеціальних транспортних механізмів. Оскільки ліпіди є гідрофобними, для їх транспортування через мембрани клітин потрібні спеціальні носії, такі як міцели (маленькі частки, що містять жирні кислоти, моноацилгліцероли, жовчні солі та інші молекули).

Після всмоктування в кишківник, жирні кислоти та гліцерол відновлюються в тригліцероли або фосфоліпіди в клітинах ентероцитів.

Транспортування ліпідів відбувається через кровоносну та лімфатичну системи й інші транспортні механізми. Ліпіди, що всмокталися, в основному транспортуються у формі хіломікронів і ліпопротеїдів. *Хіломікрон* – це великий комплекс, до складу якого входять тригліцероли, фосфоліпіди, холестерол і білки (рис. 13).

Хіломікрони через лімфатичну систему потрапляють у кровотік і доставляють ліпіди до різних тканин організму, таких як печінка, жирові тканини та м'язи.

Ліпопротеїни – це комплекси, які складаються з ліпідів і білків. Ліпопротеїни високої щільності (ЛВЩ) і низької щільності (ЛНЩ) транспортують ліпіди через кров до тканин. ЛВЩ сприяють транспортуванню холестеролу від тканин до печінки, де він може бути перероблений або виведений з організму, а ЛНЩ транспортує холестерол і тригліцероли до клітин для їх використання. Циклічний спирт циклопентанпергідрофенантрен є основою холестеролу. Утворення стеридів проходить за схемою:

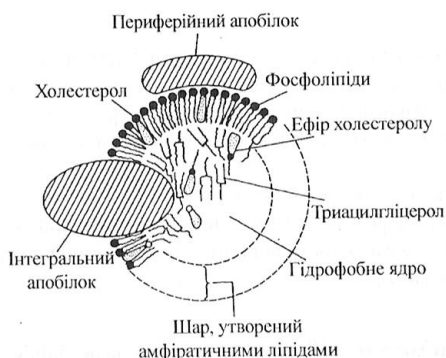
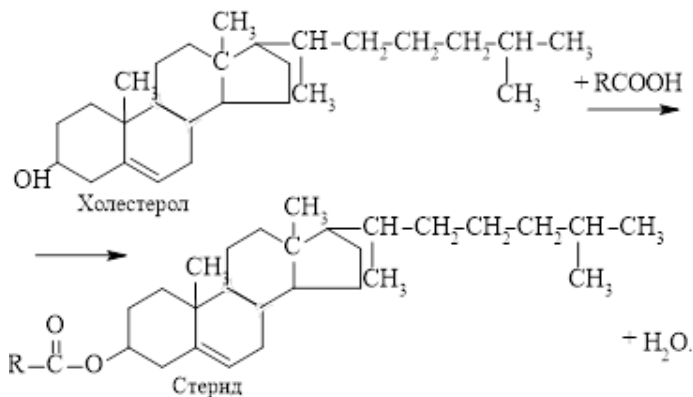


Рис. 13. Схема будови хіломікрону.



Холестерол утримує певну кількість води, з білками утворює комплексні сполуки.

Ліпіди в організмі риби зберігаються в основному у вигляді жирових депо в спеціалізованих клітинах – адипоцитах. Жирові відкладення можуть зберігатися в різних частинах організму: під шкірою, в черевній порожнині або навколо внутрішніх органів.

Жирові депо – це місця накопичення тригліцеролів, які використовуються як енергетичний резерв. Кількість накопиченого

жиру в рибах може змінюватися залежно від умов навколишнього середовища, сезону, доступу до їжі та фізіологічного стану організму.

У риб, які живуть в холодних водах або в умовах обмеженого доступу до їжі, жирові відкладення можуть бути більш значними, що дозволяє їм підтримувати енергетичний баланс і плавучість під час довгих періодів, коли харчування обмежене.

Печінка також є важливим органом для зберігання ліпідів у риб. У печінці зберігаються значні запаси тригліцеролів, які можуть мобілізуватися у разі потреби. Ліпіди, що потрапляють до тканин або зберігаються в організмі, можуть бути використані для різних метаболічних процесів.

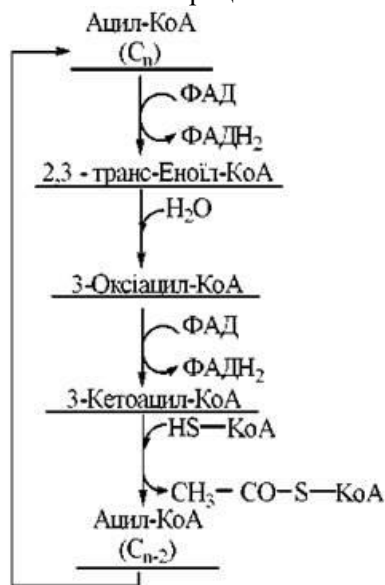


Рис. 14. Метаболічна схема β-окиснення жирних кислот.

Бета-окиснення жирних кислот – основний процес, за участі котрого жирні кислоти використовуються для синтезу енергії. Під час бета-окиснення жирні кислоти розщеплюються на ацетил-КоА, який потім входить до циклу Кребса для вироблення АТФ (рис. 14).

Синтез ліпідів – надлишкові вуглеводи і білки можуть бути перетворені на жирні кислоти в печінці та інших тканинах через процеси ліпогенезу. Ліпіди можуть бути об'єднані з білками для створення ліпопротеїдів, які транспортують ліпіди в крові до органів та клітин.

Отже, метаболізм ліпідів у організмі риб є складним і багатоступеневим процесом, що включає засвоєння ліпідів з їжею, їх транспортування через кровоносну та лімфатичну системи, зберігання в жирових депо та використання для енергетичних потреб. Ліпіди мають важливу роль не тільки в енергетичному обміні, але й у підтримці структурної цілісності клітин, терморегуляції та гормональній регуляції.

Запитання та завдання

1. Які основні функції забезпечують ліпіди в організмі риб?
2. Чим відрізняється ліпідний склад морських та річкових риб?
3. Які класи ліпідів характерні для організмів риб і які їхні біологічні функції?
4. Які особливості засвоєння і транспортування ліпідів у організмі риб?
5. Як екологічні чинники, такі як температура води та рівень кисню, впливають на ліпідний склад риб?
6. Порівняйте вміст тригліцеролів, фосфоліпідів та холестеролу в морських і річкових видах риб.

5. ВУГЛЕВОДИ ТА ЕНЕРГЕТИЧНИЙ ОБМІН

Вуглеводи у складі риб: основні типи та їх значення

Вуглеводи є важливими біологічними молекулами, які відіграють ключову роль у метаболізмі риб. Вони виконують безліч функцій, включаючи джерело енергії, структурну роль у клітинах та взаємодію з іншими молекулами (рис. 15). Хоча вуглеводи складають меншу частину раціону риб порівняно з білками та ліпідами, їхня роль в організмі не менш важлива.



Рис. 15. Функції вуглеводів у риб.

Вуглеводи, які містяться в організмі риб, можна класифікувати на кілька основних типів, залежно від хімічної структури (рис. 16).

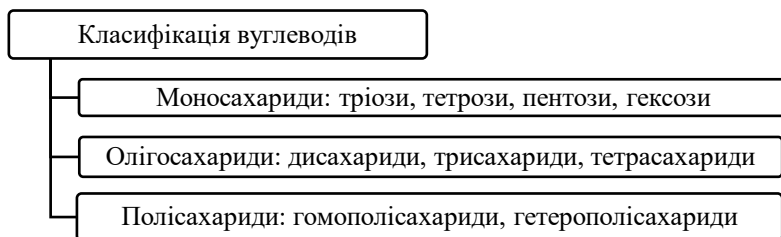
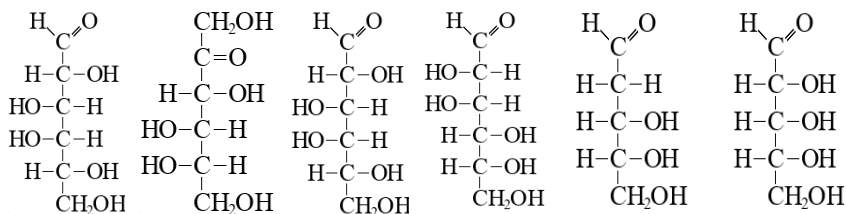


Рис. 16. Класифікація вуглеводів.

Моносахариди – це найпростіші форми вуглеводів, які складаються з однієї молекули цукру. У риб поширеними моносахаридами є:



Глюкоза Фруктоза Галактоза Маноза Рибоза Дезоксирибоза

Глюкоза – основний моносахарид, який використовується як джерело енергії для клітин. Глюкоза є важливою складовою частиною метаболізму, забезпечуючи енергією клітини для здійснення основних біологічних процесів. Кров риби містить глюкозу в незначних концентраціях, порівняно із теплокровними тваринами. Рівень глюкози залежить від харчування та фізіологічного стану риби.

Фруктоза – моносахарид, що знаходиться в організмі риби у невеликих кількостях і може бути використаний в обміні для забезпечення енергетичних потреб, або брати участь у синтезі жирів. Переважно надходить із кормом.

Галактоза – компонент структурних глікопротеїнів і коліпідів, які входять до складу клітинних мембран. У риби може синтезуватися з глюкози або надходити із зовнішнього середовища.

Маноза використовується для побудови глікопротеїнів, забезпечує правильну структуру білків, які беруть участь у міжклітинній взаємодії.

Рибоза – основний компонент нуклеотидів і нуклеїнових кислот (РНК), бере участь у синтезі аденозинтрифосфату (АТФ), необхідного для енергетичного забезпечення клітин.

Дезоксирибоза – компонент молекули ДНК, забезпечує спадкову інформацію, потрібну для росту та розвитку риби.

Глюкозамін ($\text{C}_6\text{H}_{13}\text{NO}_5$) – бере участь у синтезі хітину, компоненту скелетних структур та захисних оболонок у риби (наприклад, у покривів). Важливий для підтримки функції сполучної тканини.

Концентрація та метаболізм моносахаридів залежать від харчування, виду риби та умов довкілля.

Олігосахариди – це вуглеводи, що складаються з декількох молекул моносахаридів, зазвичай 2–10. Вони можуть виконувати специфічні функції в організмі риб, такі як участь в утворенні глікопротеїнів.

Так, мальтоза (солодовий цукор) – може утворюватися як продукт розщеплення глікогену чи крохмалю, якщо риба споживала рослинну їжу, під дією ферментів.

Полісахариди – це великі молекули, що складаються з численних моносахаридних одиниць, пов'язаних глікозидними зв'язками. Полісахариди виконують структурні та енергетичні функції.

Глікоген – основний полісахарид, що виконує роль запасу енергії. Глікоген накопичується переважно в печінці та м'язах і може бути розщеплений до глюкози за потреби, забезпечуючи швидке джерело енергії. Глікоген, що міститься в м'язах, мобілізується для забезпечення енергією м'язових клітин під час активних рухів, таких як плавання, пошук їжі або інші види активності.

Коли риbam необхідна енергія для виконання фізичних або метаболічних процесів, глікоген розщеплюється на молекули глюкози під впливом ферментів глікогенфосфорилази та глікогенсинтази. Це дає змогу клітинам використовувати глюкозу для отримання енергії через процеси гліколізу або гліоконеогенезу.

Нестача або порушення обміну глікогену можуть призвести до серйозних порушень у фізіологічних функціях риб та зумовлювати захворювання.

Глікогеноз – це захворювання, пов'язане з порушенням синтезу або розщеплення глікогену, що може призвести до накопичення або дефіциту глікогену в тканинах риб. Це може зумовлювати порушення енергетичного метаболізму та зниження фізичної активності.

Гіпоглікемія – знижений рівень глюкози в крові може бути спричинений дефіцитом глікогену, що впливає на життєдіяльність риби, зокрема на її рухову активність та здатність до метаболізму.

Глікозаміноглікани – це складні полісахариди, що містять амінні цукри. Вони є складовою частиною багатьох клітинних структур, таких як хрящі, зв'язки і шкіра риб. Разом з волокнами колагену та еластину утворюють з'єднувальний матрикс. Основна функція полягає в утриманні великої кількості води та в заповненні міжклітинного простору. Одним з основних представників є гепарин, який виконує важливу роль у регуляції згортання крові.

Метаболізм вуглеводів: гліколіз, глюконеогенез та інші шляхи

Метаболізм вуглеводів у рибах – це комплекс біохімічних процесів, спрямованих на розщеплення, синтез і перетворення вуглеводів для забезпечення енергією організму. Вуглеводи є важливим джерелом енергії, а їхнє метаболічні перетворення включає кілька ключових процесів, зокрема гліколіз, глюконеогенез та інші шляхи, які забезпечують організм глюкозою і підтримують енергетичний баланс.

Гліколіз – це метаболічний шлях, за якого глюкоза або інші моносахариди перетворюються на піровиноградну кислоту, вивільняючи енергію у вигляді АТФ (рис. 17).

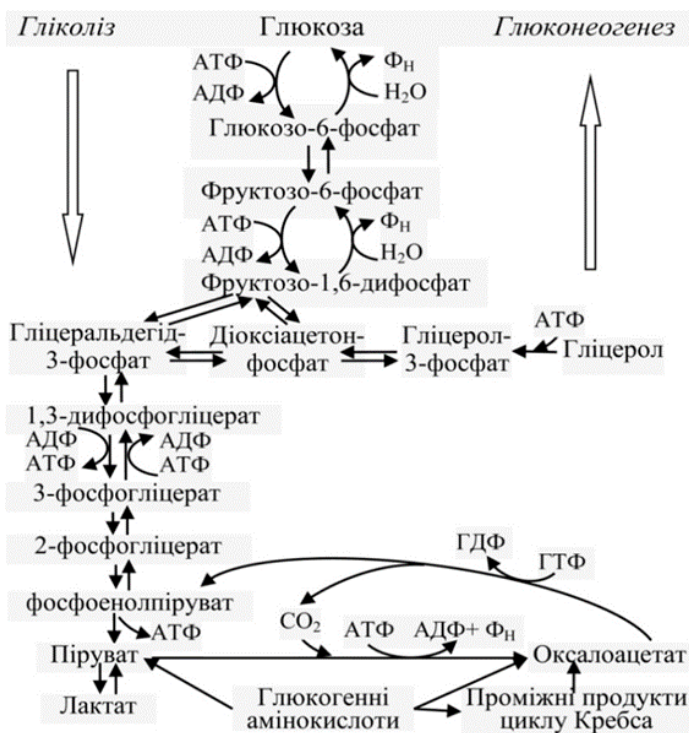


Рис. 17. Гліколіз і глюконеогенез.

Цей процес є одним з основних шляхів отримання енергії, особливо в умовах, коли організм потребує швидкої мобілізації енергетичних ресурсів. Гліколіз відбувається в цитоплазмі клітин, і хоча він є

загальним для всіх еукаріотів, у риб він особливо важливий під час інтенсивних фізичних навантажень, таких як плавання.

На початкових етапах гліколізу глюкоза активується шляхом фосфорилування, що потребує витрат енергії (2 молекули АТФ). Це забезпечує подальше перетворення глюкози у більш активні форми. В подальшому глюкоза, за допомогою ферментів, перетворюється на глюкозо-6-фосфат, потім на фруктозо-1,6-дифосфат, які далі розщеплюються на дві молекули тріоз – гліцеральдегід-3-фосфат та діоксіацетон-фосфат.

На останніх етапах гліколізу відбувається низка реакцій, під час яких відбувається синтез АТФ та НАДН. У результаті утворюється піровиноградна кислота, яка може бути використана у подальших етапах метаболізму, зокрема в циклі Кребса.

Гліколіз в організмі забезпечує швидке отримання енергії без потреби залучення кисню (анаеробний процес), що є важливим для активних риб, котрі здійснюють стрімкі напади на здобич.

Глюконеогенез – це процес синтезу глюкози з неуглеводних компонентів, таких як лактат, піруват, амінокислоти та гліцерол. Цей шлях є важливим, коли організм не отримує достатньо вуглеводів з їжею, або коли рівень глюкози в крові необхідно підтримувати на постійному рівні, навіть при обмеженому споживанні вуглеводів.

У риб глюконеогенез може починатися з перетворення молочної кислоти (лактату), що виникає під час анаеробного гліколізу, або з піровиноградної кислоти. Ці молекули можуть бути використані для синтезу глюкози. Глюконеогенез відбувається в печінці та нирках. Процес передбачає декілька ферментативних етапів, які протилежні реакціям гліколізу, але з додатковими енергетичними витратами. В результаті цього процесу утворюється глюкоза, яка може бути виведена в кров для підтримки нормального рівня цукру в організмі. Глюконеогенез дозволяє риbam підтримувати стабільний рівень глюкози в крові навіть у умовах обмеженого харчування, забезпечуючи енергетичні потреби організму.

Існують й інші важливі шляхи, що включають метаболізм вуглеводів у риб.

Глікогеноліз – це процес розщеплення глікогену на глюкозу або глюкозо-6-фосфат, який може відбуватись у печінці та м'язах.

Глікогеноліз є важливим для швидкої мобілізації енергії під час фізичних навантажень або стресу.

Цикл трикарбонових кислот Кребса – кінцева стадія окиснювального катаболізму, в якому відбувається повне “згоряння” до CO_2 та H_2O активної форми ацетатної кислоти (ацетил-КоА), яка утворюється у вигляді проміжного продукту вуглеводного, ліпідного та білкового обмінів (рис. 18).

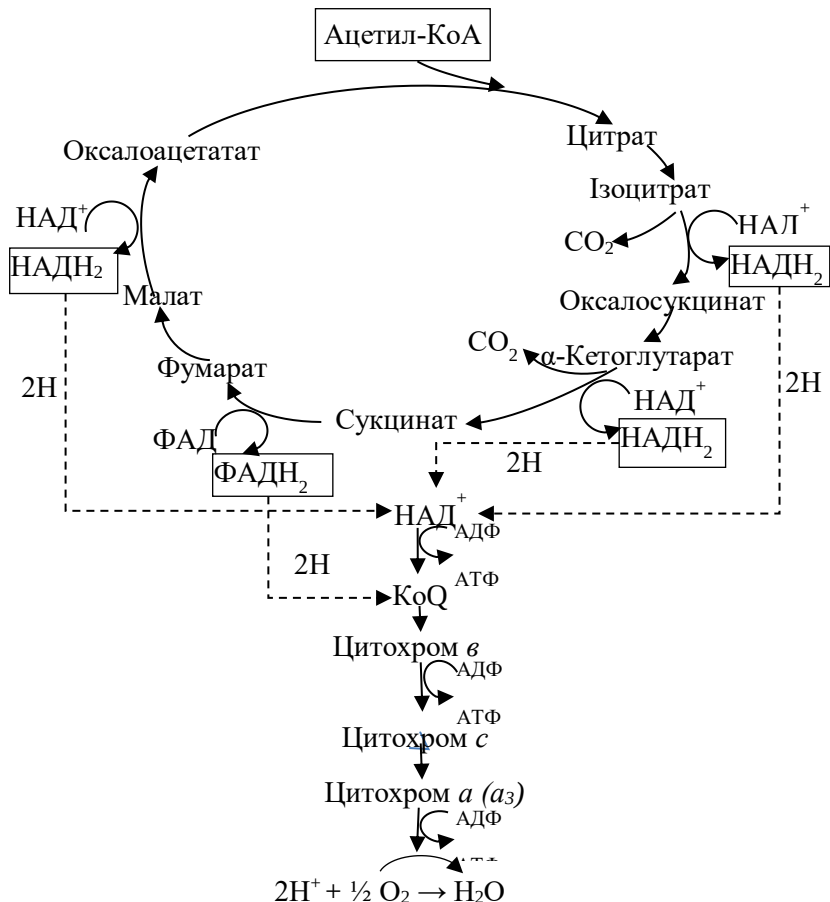


Рис. 18. Цикл трикарбонових кислот Кребса та тканинного дихання.

Пентозофосфатний шлях – це альтернативний метаболічний шлях, який забезпечує риbam синтез важливих молекул, таких як нуклеотиди та жирні кислоти, а також допомагає у детоксикації організму. Пентозофосфатний шлях є важливим для утворення НАДФН, який бере участь у синтезі жирів і стероїдів.

Вуглеводи та адаптація до гіпоксичних умов

Гіпоксія, або зниження рівня кисню в навколишньому середовищі, є поширеним стресовим чинником, особливо в умовах зниженої розчинності кисню у воді, зокрема за високих температур, забрудненні або в умовах густих скупчень риби. Вуглеводи відіграють важливу роль у метаболічних адаптаціях риби до гіпоксії, оскільки організм потребує змін у енергетичному метаболізмі, щоб вижити при обмеженому доступі до кисню.

За нормальних умов у риби, як і у більшості еукаріотів, основним шляхом вироблення енергії є окиснення глюкози у циклі Кребса за участі кисню. Однак, в умовах гіпоксії, коли постачання кисню до клітин стає обмеженим, риби змінюють спосіб отримання енергії, щоб мінімізувати потребу в кисні. Це включає перехід до анаеробних процесів, таких як гліколіз та утворення молочної кислоти (лактату), та отримувати енергію без використання кисню. Хоча цей процес менш ефективний за аеробний, він є життєво важливим у короткостроковій перспективі, коли доступ до кисню обмежений. Продукція лактату може накопичуватись у тканинах, що може призводити до метаболічного стресу, однак багато риби можуть ефективно виводити лактат або переробляти його назад у глюкозу через глюконеогенез.

У гіпоксичних умовах риби можуть збільшувати використання глюкози замість жирних кислот або амінокислот для отримання енергії. Це частково пояснюється тим, що для окиснення жирів і білків потрібен кисень, що обмежує їх використання за низького його рівня.

При гіпоксії риби можуть адаптуватися до змін у метаболізмі вуглеводів шляхом збільшення запасів глікогену в органах, особливо в печінці та м'язах. Це дає можливість мати резерви енергії, які можуть за потреби бути швидко мобілізовані.

У відповідь на зниження рівня кисню риби здатні накопичувати більшу кількість глікогену для забезпечення енергетичних потреб

організму за умов гіпоксії та витримувати періоди, коли окиснення жирів неможливе через нестачу кисню.

Коли риба потрапляє в зону з низьким рівнем кисню, вона може швидко мобілізувати свої запаси глікогену через процес глікогенолізу, забезпечуючи енергію для критичних функцій організму.

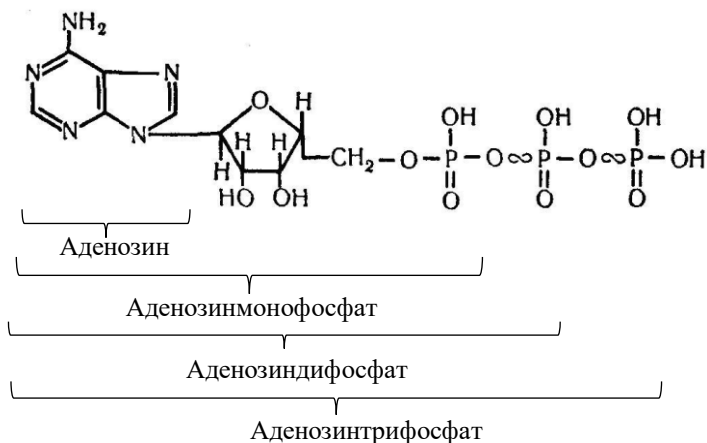
За гіпоксії у риб спостерігається активація факторів, індукованих гіпоксією (HIF) – це фактори транскрипції, які реагують на зниження доступного кисню у клітинному середовищі або на гіпоксію. Активуючи цей транскрипційний фактор, риби можуть регулювати експресію генів, що відповідають за анаеробний метаболізм, синтез еритропоєтину (для стимулювання вироблення червоних кров'яних клітин) і метаболізм вуглеводів.

Отже, вуглеводи відіграють ключову роль у метаболічних адаптаціях риб до гіпоксичних умов. Гліколіз і гліюконеогенез стають основними механізмами для отримання енергії в умовах обмеженого доступу до кисню. Адаптація до таких умов потребує значних змін у метаболізмі вуглеводів, включаючи збільшення запасів глікогену, активацію анаеробних шляхів вироблення енергії та зниження залежності від окиснення жирів. Ці процеси дозволяють риbam ефективно функціонувати і виживати в умовах обмеженого кисню.

Основи енергетичного обміну у риб

Енергетичний обмін у риб – це багатокомпонентний процес, що забезпечує життєдіяльність організму шляхом трансформації хімічної енергії корму в метаболічну енергію, необхідну для підтримки фізіологічних функцій. Основними джерелами енергії є білки, жири та вуглеводи, які зазнають катаболічного розпаду з утворенням аденозинтрифосфату (АТФ).

Аденозинтрифосфат – універсальний носій енергії, який бере участь у більшості енергозалежних процесів. АТФ утворюється в результаті окисного фосфорилування, гліколізу та циклу Кребса. Утворена енергія акумулюється у макроергічних фосфатних зв'язках. Унаслідок метаболічних процесів АТФ перетворюється або на аденозиндифосфат (АДФ), або на аденозинмонофосфат (АМФ). АТФ є нуклеотидом, що містить аденін, рибозу і три фосфатні групи. У клітинних реакціях АТФ бере участь у вигляді Mg^{2+} -комплексу.



Ресинтез АТФ у м'язовій тканині відбувається через окисне або субстратне фосфорилування залежно від умов (рис. 19).

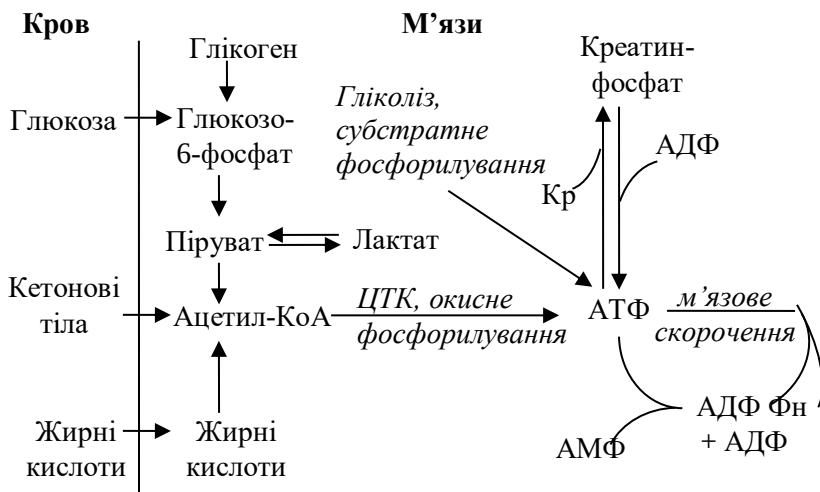
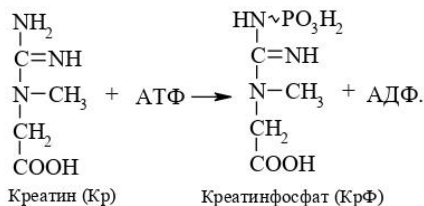


Рис. 19. Джерела АТФ у м'язі.

Ключову роль у енергетичному забезпеченні клітин риб відіграють низка макроергічних сполук.

Креатинфосфат забезпечує швидке відновлення АТФ у м'язах під час інтенсивного навантаження, підтримує короткочасну м'язову активність:



У разі роботи м'язів фосфат і макроергічний зв'язок КрФ за дії фосфофери переносяться на АДФ, що призводить до утворення АТФ, необхідної для скорочення м'язів (рис. 20).

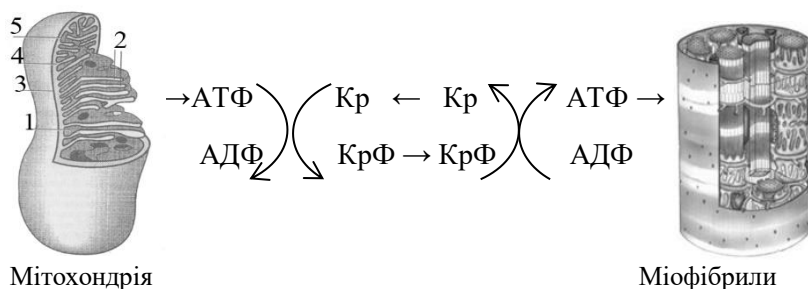
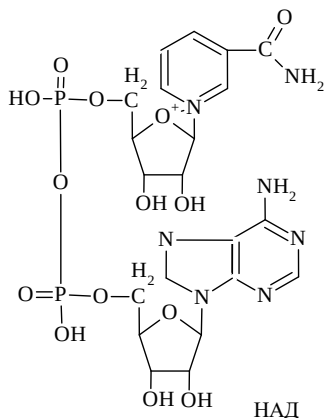
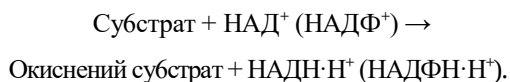


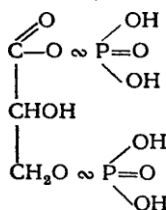
Рис. 20. Схема креатинкіназного механізму перенесення енергії всередині клітини та будова мітохондрії: 1 – матрикс; 2 – кристи; 3 – зовнішня мембрана; 4 – міжмембранний простір; 5 – внутрішня мембрана.



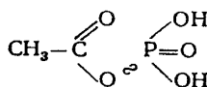
Нікотинамідаденіндинуклеотид (НАДН) і нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат (НАДФН) виконують функцію переносників електронів у реакціях окиснення-відновлення, сприяючи утворенню АТФ в ланцюзі переносу електронів. Реакції, котрі каталізуються піридинзалежними дегідрогеназами відбуваються за схемою:



1,3-дифосфогліцерат та ацетилфосфат – проміжні сполуки гліколізу, які здатні безпосередньо передавати фосфатні групи на АДФ для утворення АТФ.

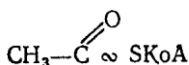


1,3-дифосфогліцерат

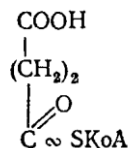


Ацетилфосфат

Ацетил-КоА – центральна молекула в енергетичному обміні, яка є вихідним субстратом для циклу Кребса та синтезу жирних кислот. У енергетичному обміні бере участь і сукциніл-КоА:



Ацетил-КоА



Сукциніл-КоА

Головним шляхом утилізації вуглеводів у риб є гліколіз, що завершується циклом трикарбонових кислот (цикл Кребса). Проте у риб рівень використання вуглеводів як джерела енергії значно нижчий порівняно з теплокровними тваринами. Для підтримки енергетичного балансу основну роль відіграють білки та ліпіди, які є більш доступними та ефективними енергетичними субстратами.

Катаболізм білків забезпечує енергетичні потреби за дефіциту інших джерел енергії, таких як вуглеводи чи жири. Розпад білків до амінокислот дозволяє використовувати їх для синтезу нових протеїнів або для генерації енергії шляхом окиснення. М'язова активність залежить від запасів АТФ і креатинфосфату, останній утворюється внаслідок реакції між креатином і АТФ, забезпечуючи резерв енергії для скорочення м'язів.

Ліпіди є домінуючим джерелом енергії, особливо у морських риб. Процес бета-окиснення жирних кислот у мітохондріях дає змогу отримувати значну кількість АТФ. Така висока ефективність робить

ліпіди незамінним субстратом для енергозабезпечення під час тривалого голодування або інтенсивної фізіологічної активності.

Метаболічні шляхи у риб є високоадаптивними, що забезпечує збереження енергетичного балансу залежно від умов середовища. Наприклад, дефіцит вуглеводів активує посилений розпад амінокислот для енергозабезпечення, що, у свою чергу, може зменшувати швидкість росту через використання амінокислот, які могли б слугувати будівельним матеріалом. Аналогічно, у періоди надлишку ліпідів інтенсивність гліколізу зменшується, а глюкоза зберігається для важливих фізіологічних процесів, таких як функціонування нервової системи та репродуктивна активність.

На енергетичний обмін що впливає низка чинників.

Температурний режим. Як пойкилотермні організми, риби чутливі до змін температури навколишнього середовища. Підвищення температури стимулює метаболічну активність і підвищує споживання кисню, що збільшує потребу в енергії. Проте надмірне нагрівання може призводити до виснаження енергетичних резервів і порушення метаболічної рівноваги через зниження активності ферментів. Зниження температури зменшує енергетичні потреби, хоча надмірний холод може пригнічувати імунні реакції та метаболізм.

Рівень кисню. Концентрація розчиненого кисню у воді є визначальним чинником для аеробного метаболізму. Гіпоксія змушує риб переходити на анаеробний гліколіз, що менш енергетично ефективний і потребує більше субстрату для отримання необхідної кількості АТФ.

Солоність води. Солоність впливає на осморегуляцію, яка потребує значних енергетичних витрат. У прісноводних риб основна енергія витрачається на видалення надлишкової води, тоді як морські риби спрямовують зусилля на виведення надлишкових солей і поглинання води для запобігання дегідратації.

Стресові чинники. Стреси, включаючи різкі зміни температури, забруднення води та дефіцит корму, підвищують енергетичні витрати організму, що може зменшити репродуктивний потенціал та уповільнити ріст.

Розуміння енергетичного обміну є ключовим для оптимізації кормових раціонів і умов утримання риб у промисловому рибництві. Збалансоване харчування, моніторинг температури й забезпечення

достатнього рівня кисню сприяють ефективному використанню енергетичних ресурсів.

Запитання та завдання

1. Які основні типи вуглеводів містяться в організмі риб і яка їх функція?
2. Яка роль гліколізу та гліоконеогенезу в адаптації риб до гіпоксичних умов?
3. Як впливає температура води на енергетичний обмін риб?
4. Які чинники впливають на енергетичний баланс риб?
5. Порівняйте особливості метаболізму глікогену та глюкози у риб в умовах гіпоксії та нормального рівня кисню.

6. ЕКСТРАКТИВНІ РЕЧОВИНИ М'ЯСА РИБ

Екстрактивні речовини – це низькомолекулярні сполуки, що утворюються в процесі метаболізму риб і сприяють підвищенню смакових і ароматичних характеристик її м'яса. Вони належать до водорозчинних компонентів, що надають м'ясу специфічний смак, а їх наявність є важливим показником якості рибної продукції (табл. 11).

Екстрактивні речовини включають *азотовмісні сполуки* (креатин, креатинін, карнозин, ансерин, сечовина, вільні амінокислоти, глутамін, глутамінова кислота) та *неазотовмісні сполуки* (глюкоза, глікоген, органічні кислоти (молочна, янтарна, лимонна). Азотовмісні екстрактивні речовини мають різне походження, частина з них надходить із кров'ю, інша частина є продуктами обміну.

Таблиця 11. **Вміст екстрактивних речовин у м'ясі риб**, мг/100 г

Показники	Вид риби			
	Осетер	Судак	Короп	Карась
Азотовмісні екстрактивні речовини				
Креатин	45–50	35–40	30–35	25–30
Сечовина	15–20	10–15	08–12	05–10
Вільні амінокислоти	120–130	110–115	100–105	90–95
Неазотовмісні екстрактивні речовини				
Глюкоза	20–25	15–20	10–15	8–12
Глікоген	50–60	40–50	30–40	20–30
Органічні кислоти	30–35	25–30	20–25	15–20

На вміст екстрактивних речовин у м'ясі впливають низка чинників.

Вид риби. Хижі види риб містять більше екстрактивних речовин у порівнянні з травоїдними.

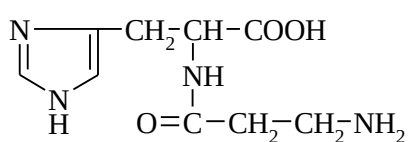
Вік. Молоді риби характеризуються вищим вмістом цих речовин.

Стан зберігання риби. У разі тривалого зберігання частина екстрактивних речовин втрачається.

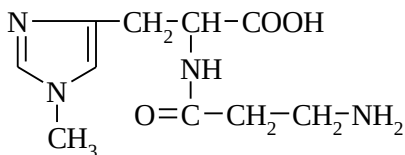
Екстрактивні речовини м'яса риб виконують низку важливих функцій, що мають значний вплив на організм людини. Вони активізують фізіологічні процеси, сприяють покращенню метаболічних реакцій і процесів травлення, а також забезпечують органолептичні властивості продуктів із риби.

Екстрактивні речовини, зокрема азотисті сполуки (креатин, карнозин, ансерин), стимулюють виділення шлункового соку. Вони підвищують секрецію пепсину та соляної кислоти, що сприяє ефективному перетравленню білків. *Креатин* і *креатинін*, беруть участь в енергетичному обміні клітин, забезпечують ефективне використання енергії в м'язах і тканинах. Глюкоза та *органічні кислоти* підтримують гомеостаз крові, стабілізують рівень глюкози. *Глутамін* та *глутамінова кислота* відіграють ключову роль у метаболізмі азоту, забезпечують транспортування аміногруп та підтримку енергетичного обміну в клітинах. Глутамін також є важливим джерелом енергії для клітин імунної системи, таких як лімфоцити та макрофаги.

Карнозин і *ансерин*, що містяться в м'ясі риб, є потужними природними антиоксидантами. Вони нейтралізують вільні радикали, зменшуючи оксидативний стрес. Антиоксиданти сприяють уповільненню процесів старіння клітин і захищають їх від пошкоджень.



Карнозин



Ансерин

Органічні кислоти, що входять до складу неазотистих екстрактивних речовин, покращують мікроциркуляцію крові та стабілізують роботу серця. Карнозин знижує ризик утворення атеросклеротичних бляшок у судинах. Вільні амінокислоти та креатин сприяють нормалізації функціонування нервової системи, забезпечуючи ефективну роботу мозкових тканин. Глутамінова кислота є важливим нейротрансмітером, що бере участь у процесах збудження нейронів та покращенні когнітивних функцій, зокрема

пам'яті та уваги. Глутамін є попередником для синтезу глутамату, який є ключовим нейротрансмітером у центральній нервовій системі.

Екстрактивні речовини, такі як органічні кислоти та глюкоза, регулюють обмінні процеси, що підтримують нормальну імунну функцію організму (табл. 12). Амінокислоти є попередниками синтезу імуноглобулінів і білків, що беруть участь у захисних реакціях організму. Глутамін є критично важливим для підтримки функціонування клітин імунної системи, особливо лімфоцитів і макрофагів, сприяючи підтримці імунної відповіді та запобіганню інфекцій.

Окрім того екстрактивні речовини є основними носіями смаку та аромату риби, вони роблять рибу більш апетитною, що стимулює споживання.

Таблиця 12. **Фізіологічна роль основних екстрактивних речовин**

Компонент	Фізіологічна дія
Креатин	Сприяє енергетичному обміну в м'язах і тканинах
Карнозин	Антиоксидант, запобігає пошкодженню клітин вільними радикалами
Ансерин	Регулює кислотно-лужний баланс, підтримує функції серцевого м'яза
Сечовина	Забезпечує видалення надлишків азоту, регулює обмін білків
Глюкоза	Джерело швидкої енергії для клітин, підтримка гомеостазу
Органічні кислоти	Покращують травлення, беруть участь у регуляції метаболізму
Вільні амінокислоти	Будівельний матеріал для синтезу білків та ферментів
Глутамін	Забезпечує підтримку імунної системи та метаболізм азоту
Глутамінова кислота	Виконує роль нейротрансмітера, покращує когнітивні функції

Запитання та завдання

1. Які основні види екстрактивних речовин утворюються у м'ясі риби і яку роль вони виконують у метаболізмі?
2. Як екстрактивні речовини впливають на смакові властивості риби?
3. Які чинники впливають на вміст екстрактивних речовин у м'ясі риб?
4. Яку роль забезпечують азотовмісні екстрактивні речовини у підтримці енергетичного обміну риб?
5. Які функції забезпечує органічні кислоти як частина неазотовмісних екстрактивних речовин?

7. МІНЕРАЛИ ТА ЇХНЯ РОЛЬ

Значення окремих елементів для життєдіяльності риб

Мінерали є невід'ємною складовою частиною живих організмів, зокрема риб, і виконують численні критичні функції у фізіологічних процесах. Вони беруть участь у метаболічних реакціях, забезпечують структурну цілісність клітин і тканин, а також підтримують функціонування різних систем організму, таких як нервова, м'язова, імунна та інші. Мінерали поділяються на макроелементи (їх вміст в організмі більше 0,01 %) та мікроелементи (їх вміст в організмі становить 10^{-2} – 10^{-7} %). Вміст макро- та мікроелементів у м'ясі залежить від низки факторів, зокрема їх середовища мешкання (табл. 13).

Таблиця 13. Вміст мінералів у організмі риб

Елемент	Вміст, мг/100 г	
	Прісноводні риби	Морські риби
Кальцій (Ca)	20–40	80–120
Магній (Mg)	15–25	30–60
Фосфор (P)	150–220	200–300
Калій (K)	200–300	300–450
Натрій (Na)	30–50	80–150
Залізо (Fe)	0,5–1,0	0,8–1,5
Цинк (Zn)	0,3–0,6	0,7–1,2
Мідь (Cu)	0,01–0,03	0,05–0,08
Селен (Se)	0,01–0,02	0,02–0,04
Йод (I)	0,002–0,005	0,1–0,2
Фтор (F)	0,02–0,05	0,2–0,5
Марганець (Mn)	0,02–0,04	0,03–0,06
Кобальт (Co)	0,001–0,002	0,002–0,005
Хлор (Cl)	50–80	100–150
Сірка (S)	150–250	200–300
Літій (Li)	0,001–0,003	0,002–0,004
Молібден (Mo)	0,001–0,002	0,002–0,004
Хром (Cr)	0,001–0,003	0,002–0,005
Бор (B)	0,005–0,01	0,01–0,02
Нікель (Ni)	0,001–0,002	0,002–0,004
Цезій (Cs)	0,0005–0,001	0,001–0,002

Макроелементи

Кальцій (Ca). Кальцій є ключовим структурним компонентом, що входить до складу кісток і зубів. Він також бере участь у регуляції нервової та м'язової функції, а також у процесах згортання крові. Кальцій є необхідним для нормального функціонування клітинних мембран та активації численних ферментів. Основними джерелами кальцію для риб є кормові добавки, водорості, ракушки та інші морські організми, що містять кальцій у формі карбонату або фосфату кальцію. Його дефіцит може призвести до ослаблення кісткової тканини, порушень нервової та м'язової функції, що проявляється судомами, порушенням координації рухів і зниженою здатністю до адаптації.

Фосфор (P). Фосфор є складовою частиною нуклеїнових кислот (ДНК і РНК), що необхідні для синтезу білків і клітинного поділу. Він також є компонентом АТФ – основного джерела енергії у клітинах. Крім того, фосфор відіграє важливу роль у формуванні кісток і зубів. Основними джерелами фосфору для риб є корми, що містять фосфати, а також водорості та морські організми. Дефіцит цього елемента може призвести до порушення енергетичного метаболізму, ослаблення росту і розвитку, а також зниження активності.

Натрій і калій. Натрій і калій відіграють важливу роль у підтримці водно-сольового балансу в організмі та регуляції осмотичного тиску у клітинах. Вони є ключовими для функціонування нервових та м'язових клітин, оскільки іони цих елементів беруть участь у передачі нервових імпульсів та скороченні м'язів. Натрій і калій надходять до організму через корм і воду. Калій міститься у багатьох рослинах і водоростях, тоді як натрій присутній у морській воді та харчових добавках. Їх дефіцит призводить до порушення водно-сольового балансу, порушень у передачі нервових імпульсів і скорочення м'язів.

Магній. Магній є важливим елементом для підтримки структури ДНК, РНК і білків. Він також бере участь у метаболізмі енергії, зокрема в синтезі АТФ, і є кофактором для багатьох ферментів. Магній необхідний для нормального функціонування нервової та м'язової систем. Джерелами магнію є корми, багаті на рослинні білки, а також морські водорості та інші морські організми.

Мікроелементи

Залізо (Fe). Залізо є незамінним елементом для транспорту кисню в організмі, оскільки входить до складу гемоглобіну та міоглобіну. Воно

також бере участь у багатьох ферментативних процесах, зокрема в клітинному метаболізмі. Джерелами заліза є морські організми, такі як молюски та ракоподібні, а також кормові добавки.

Цинк (Zn). Цинк є компонентом багатьох ферментів, які беруть участь у процесах метаболізму, зокрема у синтезі білків і нуклеїнових кислот. Він також відіграє важливу роль у підтримці імунної функції та загоєнні ран. Цинк можна отримати з корму, багатого на білки тваринного походження, а також з морських організмів.

Мідь (Cu). Мідь необхідна для нормальної діяльності ферментів, які беруть участь у формуванні колагену та еластину, а також у метаболізмі заліза. Мідь є компонентом ензимів дихальних ланцюгів клітин, зокрема входить до складу церулоплазміну та має антиоксидантні властивості. Мідь надходить до організму через корми, зокрема з морських водоростей та морських організмів.

Йод (I). Йод необхідний для функціонування щитоподібної залози, яка регулює метаболізм за допомогою гормонів тироксину та трийодтироніну. Він важливий для росту, розвитку та метаболічної активності риб. Основними джерелами йоду є морська вода та морські організми, такі як водорості.

Селен (Se). Селен є життєво необхідним мікроелементом для риб, оскільки він входить до складу багатьох антиоксидантних ферментів і бере участь у регуляції окисно-відновних процесів. Дефіцит селену викликає порушення антиоксидантного захисту та репродуктивної функції, тоді як надлишок може спричинити токсичні ефекти. Він також відіграє важливу роль у регуляції метаболізму та підтримці здоров'я імунної системи. Селен міститься в морських організмах, таких як риба, молюски, ракоподібні.

Сульфур (S). Сульфур є важливим елементом, що входить до складу амінокислот метіоніну та цистеїну, які є основними компонентами білків. Сульфур бере участь у синтезі білків і має значення для здоров'я шкіри, луски та зябрового апарату риб. Основними джерелами є корми, багаті на білки тваринного та рослинного походження.

Хлор (Cl). Хлор відіграє важливу роль у підтримці осмотичного тиску та водно-сольового балансу в організмі. Він також необхідний для утворення шлункового соку, що сприяє травленню. Хлор надходить до організму риб через морську воду та кормові добавки.

Кобальт (Co). Кобальт є важливим мікроелементом, який входить до складу вітаміну В₁₂. Він бере участь у синтезі нуклеїнових кислот та інших біомолекул, а також сприяє утворенню еритроцитів та підтримці нормальної функції нервової системи. Основними джерелами кобальту для риб є кормові добавки та морські організми.

Фтор (F). Фтор є важливим елементом для підтримки здоров'я кісток і зубів. Фтор надходить до організму риб через воду та кормові добавки.

Мінерали є надзвичайно важливими для нормального функціонування риб. Вони впливають на широкий спектр фізіологічних процесів, включаючи метаболізм, транспорт речовин, підтримку осмотичного та водно-сольового балансу, функціонування нервової та м'язової систем, а також здоров'я кісток і зубів. Баланс мінералів є критичним для підтримки оптимального фізіологічного стану риб, а їхній дефіцит або надлишок може призвести до серйозних порушень у розвитку та здоров'ї організмів.

Мікроелементози риб

Мікроелементози являють собою комплекс патологічних станів, що виникають у результаті дисбалансу мікроелементів в організмі риб. Ці стани обумовлені як дефіцитом, так і надлишком певних елементів, що порушують фізіологічні процеси, знижують продуктивність та впливають на загальний стан гідробіонтів. Основними чинниками, що сприяють мікроелементозам, є зміни у хімічному складі води, кормів і фактори екологічного стресу.

Причини мікроелементозів. Дисбаланс мікроелементів в організмі риб може бути спричинений низкою чинників. У першу чергу це недостатній вміст мікроелементів у воді та кормах та незбалансованість годівлі. Наприклад, дефіцит заліза, йоду або цинку в кормових компонентах знижує доступність цих елементів для метаболічних процесів. Накопичення токсичних металів у водоймах через антропогенне забруднення, що викликає інтоксикацію. Екологічні стресові чинники, такі як коливання температури, дефіцит кисню чи забруднення органічними речовинами також провокують виникнення мікроелементозів.

Вплив дефіциту мікроелементів на риб. Основні наслідки включають гальмування метаболічних реакцій, зокрема зниження

активності ключових ферментів, що порушує енергетичний обмін, синтез білків і ліпідів, а також гальмує ріст і розвиток риб. Через порушення функцій гемопоезу виникає анемія, що проявляється зниженням рівня гемоглобіну та кількості еритроцитів у крові, викликаючи гіпоксію тканин і загальне погіршення фізіологічного стану організму. За дефіциту мікроелементів знижується імунна відповідь, що проявляється послабленням клітинного і гуморального імунітету, зниженням активності фагоцитів, а також зменшенням продукції антитіл, що суттєво підвищує ризик інфекційних захворювань та ускладнень. У риб спостерігається затримка статевого дозрівання і репродуктивних функцій, що проявляється зменшенням кількості статевих продуктів, зниженням їхньої якості та уповільненням процесів запліднення, що негативно впливає на популяційну динаміку та стійкість екосистем.

Характеристика мікроелементозів. Кожний мікроелемент за його нестачі в організмі риб має свою клінічну картину.

Залізо (Fe). Дефіцит: гіпохромна анемія, гальмування росту. Надлишок: гемосидероз, який характеризується надмірним накопиченням заліза в клітинах печінки, що спричиняє структурно-функціональні порушення; окислювальний стрес у гепатоцитах, який веде до пошкодження мембранних ліпідів, білків та ДНК, посилюючи клітинну дисфункцію.

Цинк (Zn). Дефіцит: порушення репарації тканин, атрофія епітелію. Надлишок: ферментативна дисфункція, розлади обміну речовин.

Йод (I). Дефіцит: зниження активності щитоподібної залози, що призводить до зменшення секреції тиреоїдних гормонів, порушення регуляції метаболізму, уповільнення росту та розвитку риб, а також підвищеної вразливості до стресових факторів. Надлишок: порушення функції ендокринної системи, що проявляється дисбалансом гормонального статусу, зокрема змінами в роботі щитоподібної та гіпофізарної залоз, які відповідають за регуляцію метаболічних процесів, адаптацію до стресу та репродуктивну здатність.

Мідь (Cu). Дефіцит: порушення синтезу гемоглобіну. Надлишок: нефротоксичність, ураження нервової системи.

Отже, дефіцит мінералів у риб має значний негативний вплив на їх здоров'я, розвиток і здатність адаптуватися до змінних умов середовища.

Вплив важких металів на організм риб

Важкі метали, такі як ртуть (Hg), кадмій (Cd), свинець (Pb), мідь (Cu), цинк (Zn), нікель (Ni) і хром (Cr) є одними з найнебезпечніших антропогенних забруднювачів водного середовища. Їх токсичність зумовлена здатністю взаємодіяти з біомолекулами, що спричиняє порушення метаболічних процесів і фізіологічних функцій у риб.

Джерела контамінації важкими металами є різні. Промислові викиди, зокрема металургійні заводи, хімічні виробництва та енергетичні підприємства є основними джерелами надходження важких металів у довкілля. Використання мінеральних добрив і пестицидів сприяє надходженню металів у водні екосистеми через ґрунтові й дощові води. Ще одним джерелом є побутові стоки із каналізаційних викидів. Екологічні катастрофи, такі як розливи хімікатів і аварії промислових об'єктів можуть спричинити локальне забруднення важкими металами.

Шляхи інтоксикації організму риб. Метали проникають у кров через зябровий епітелій під час дихання. Це відбувається через високу площу поверхні зябрових пластин, що забезпечує ефективний обмін газів, але водночас сприяє інтенсивному поглинанню розчинених у воді токсичних речовин. Важкі метали можуть накопичуватися в зябрових тканинах, викликаючи структурні пошкодження, зниження функціональної здатності та розвиток запальних процесів.

Інтоксикація може відбуватися контактним шляхом через шкіру та слиз, які виконують адсорбційну функцію. Шкіра риб виконує бар'єрну функцію, проте має здатність до абсорбції іонів і молекул з навколишнього середовища. Слиз, що вкриває тіло риб, також є важливим компонентом захисту, але при контакті з водою, яка містить важкі метали, останні можуть взаємодіяти з білками слизу. Це може викликати структурні зміни у складі слизу, зменшення його захисних властивостей і проникнення токсичних речовин у підлеглі тканини.

Метали потрапляють через шлунково-кишковий тракт у разі споживання забрудненого корму або організмів, які накопичують ці метали. У шлунково-кишковому тракті важкі метали здатні утворювати комплекси з білками та іншими біомолекулами, що порушує функції травлення і абсорбції. Вони можуть впливати на мікробіоту кишечника, знижуючи її різноманітність та функціональність, що призводить до

ослаблення імунної відповіді. Тривале накопичення металів у стінках кишечника спричиняє локальні запальні процеси та інтоксикацію.

Молекулярно-біохімічні механізми токсичної дії. Важкі метали ініціюють оксидативний стрес, активізують генерацію активних форм кисню (АФК), що викликає пошкодження ДНК, білків і мембранних ліпідів. Цей процес розпочинається внаслідок порушення балансу між антиоксидантними системами та продукцією АФК. У результаті оксидативного стресу відбувається пероксидне окиснення ліпідів, що призводить до втрати цілісності клітинних мембран, порушення функцій органел і активації апоптозу. Особливо вразливими є мітохондрії, які зазнають пошкоджень, що супроводжуються зниженням енергетичного метаболізму клітини.

Токсичні метали зв'язуються з активними центрами ферментів, порушують їх функції. Цей процес включає блокування каталітичної активності ферментів через утворення стабільних комплексів із важкими металами. Наслідком є інгібування ключових метаболічних реакцій, зокрема процесів дихального ланцюга та синтезу нуклеотидів. Наприклад, кадмій та ртуть здатні взаємодіяти з сульфгідрильними групами білків, що руйнує їхню третинну структуру, порушує функціональність ферментативної системи. Це призводить до енергетичного виснаження клітин і зниження адаптаційної здатності організму риб.

Заміна необхідних іонів (Ca^{2+} , Zn^{2+} , Mg^{2+}) на токсичні аналоги призводить до дисфункції клітин через порушення іонного гомеостазу. Цей процес включає витіснення важливих іонів з активних центрів білків та ферментів, що є критичним для регуляції клітинної активності. Зокрема, втрата кальцію впливає на функції саркоплазматичного ретикулуму та скорочення м'язових волокон, тоді як заміщення цинку порушує роботу металоферментів, що відповідають за антиоксидантний захист. Дисбаланс магнію ускладнює синтез АТФ та інші енергетичні процеси, що в результаті призводить до клітинного виснаження й загибелі.

Наслідки інтоксикації на різних рівнях. На клітинному рівні відбувається утворення АФК і пошкодження клітинних структур. Активні форми кисню (АФК) взаємодіють із компонентами клітини, включаючи ДНК, білки та ліпіди мембран, що призводить до їхньої деструкції. Зокрема, оксидативний стрес активує каскадні сигнальні

шляхи, які сприяють апоптозу, некрозу або аномальній регенерації клітин. Це посилює структурні пошкодження органел, таких як мітохондрії, що знижує енергетичний потенціал клітини та підвищує її вразливість до додаткових токсичних впливів. Відбувається виснаження резервів антиоксидантних систем, які включають ензими (каталазу, супероксиддисмутази, глутатіонпероксидазу) та низькомолекулярні антиоксиданти (глутатіон, вітамін Е).

На тканинному рівні, зокрема у печінці накопичуються важкі метали, що викликають структурні зміни гепатоцитів, такі як вакуолізація цитоплазми, руйнування мітохондрій і пошкодження мембран ендоплазматичного ретикулуму. Це знижує функціональну здатність печінки до детоксикації та синтезу білків. У нирках важкі метали концентруються в проксимальних канальцях, що призводить до їхньої дегенерації, розвитку фіброзу й зниження ефективності фільтраційних процесів. Важкі метали, такі як кадмій та свинець, проникають у зяброві тканини, викликаючи їх ушкодження на клітинному рівні. Це включає порушення структури епітелію, потовщення зябрових пелюсток та підвищення проникності мембран, що впливає на ефективність газообміну. Крім того, накопичення металів активує запальні процеси, які можуть призводити до некротичних змін і функціональної недостатності зябер, ускладнюючи дихальні процеси та порушуючи гомеостаз організму риби.

Важкі метали мають прямий вплив на скоротливі білки м'язових волокон, таких як актин і міозин. Вони спричиняють окиснення білків, руйнування мембран міоцитів, порушення енергозабезпечення клітин через інгібування мітохондріальних функцій, атрофію м'язів, що знижує рухову активність. Крім того, хронічна інтоксикація знижує регенераторний потенціал м'язової тканини, що призводить до прогресуючого зменшення її маси і функціональності.

На рівні організму відбувається затримка росту через метаболічний дисбаланс. Важкі метали порушують енергетичний метаболізм риб, інгібуючи ключові ферменти гліколізу, циклу Кребса та окисного фосфорилування. Це призводить до зниження продукції АТФ, що критично впливає на процеси росту. Окрім цього, накопичення токсичних металів у тканинах може блокувати синтез білків, необхідних для формування нових клітин, а також спричинити гормональні порушення, які регулюють ріст і розвиток організму.

Важкі метали негативно впливають на функції імунної системи риб, зокрема через зниження кількості лейкоцитів, порушення продукції антитіл та активності імунокомпетентних клітин. Метали також інгібують роботу ферментів, відповідальних за антиоксидантний захист, що посилює чутливість організму до бактеріальних, вірусних та грибкових інфекцій. Хронічна інтоксикація знижує здатність риб до адаптації в умовах екологічного стресу.

Важкі метали впливають на ендокринну систему риб, викликаючи зниження секреції статевих гормонів, таких як естрогени і андрогени. Це може призводити до порушення дозрівання гамет, зниження фертильності та зменшення відкладення ікри. Крім того, метали здатні діяти як ендокринні дизраптори, блокуючи рецептори гормонів або змінюючи їх активність, що ускладнює регуляцію репродуктивних циклів і впливає на загальну популяційну динаміку риб.

Біоаккумуляція важких металів. Основним депо для накопичення важких металів є м'язова тканина, що має значення для безпеки харчових продуктів. У м'язах метали можуть зв'язуватися з білками та формувати стійкі комплекси, які важко піддаються природній детоксикації. Це може впливати на якість м'яса риб, знижувати його харчову цінність і створювати ризики для здоров'я людей, які споживають забруднену рибу. Крім того, накопичення токсичних металів у м'язових тканинах може негативно впливати на скоротливі властивості м'язів, обмежуючи рухливість риб.

Печінка є ключовим органом детоксикації, де важкі метали, такі як кадмій, ртуть і свинець, активно накопичуються і взаємодіють із клітинними структурами. У гепатоцитах ці метали порушують функції ендоплазматичного ретикулуму, викликають оксидативний стрес та ініціюють апоптоз. Хронічна експозиція металів може призводити до розвитку запалень, фіброзу та зниження синтетичної функції печінки, що суттєво впливає на загальний метаболізм риби.

Важкі метали взаємодіють із зябровим епітелієм, порушують проникність мембран і функціональну структури капілярів. Це знижує здатність до ефективного обміну кисню та вуглекислого газу. Хронічний вплив металів активує запальні процеси в зябрових тканинах, та призводить до некрозу, гіпертрофії зябрових пелюсток і навіть загибелі риби.

Біомагніфікація сприяє підвищенню концентрації металів у хижих видах, що становить ризик для екосистем і здоров'я людини. *Біомагніфікація* – це процес, при якому концентрація токсичних речовин, зокрема важких металів, зростає на кожному наступному рівні харчового ланцюга. У водному середовищі ці метали спочатку абсорбуються фітопланктоном і дрібними організмами, після чого накопичуються у більших організмів, таких як риби-хижаки. Через низький рівень виведення металів з організму ці концентрації можуть досягати небезпечних значень, що створює загрозу для вищих трофічних рівнів, включаючи людину.

Важкі метали є значним викликом для водних екосистем через їхню високу токсичність і здатність до накопичення. Вивчення механізмів токсичної дії та розробка ефективних заходів контролю є ключовими для забезпечення екологічної стабільності та збереження біорізноманіття.

Запитання та завдання

1. Що таке макро- та мікроелементи?
2. Яким чином натрій і калій підтримують водно-сольовий баланс?
3. Яка функція йоду в організмі риби, і які наслідки його дефіциту?
4. Яке значення магнію для синтезу АТФ та підтримки нервової і м'язової систем?
5. Скласти таблицю, де будуть наведені макро- та мікроелементи, їхні основні функції, джерела надходження та можливі наслідки дефіциту.

8. ВІТАМІНИ У ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ РИБ

Вітаміни: класифікація, функції та значення для риб

Вітаміни – це органічні сполуки, необхідні для нормального перебігу метаболічних процесів в організмах, включаючи риб. Риби, як і всі інші живі організми, не можуть синтезувати більшість вітамінів самостійно, тому вони повинні отримувати їх з їжею або середовища. Для вітамінів характерна низка особливостей, а саме: вітаміни не є пластичним матеріалом або джерелом енергії для організму; вітаміни активні в мінімальних кількостях; основна маса вітамінів синтезується мікроорганізмами і рослинами; вітаміни, як правило, не запасуються, а повинні надходити в організм з кожною порцією їжі.

Вітаміни виконують безліч функцій в організмі риб, які включають участь у метаболічних процесах, захист клітин від ушкоджень, регуляцію репродуктивних процесів і багато іншого.

Нині відомо понад 40 вітамінів та вітаміноподібних сполук. За розчинністю їх поділяють на жиророзчинні та водорозчинні. Жиророзчинні вітаміни – це вітаміни А, D, Е, К, а водорозчинні – вітаміни групи В (В₁, В₂, В₃, В₅, В₆, В₁₂, В_с), Н, С, Р. *Вітаміноподібні речовини* – це сполуки, які мають властивості вітамінів, але синтезуються в організмі людини та тварин, і в риб зокрема. До них відносяться холін, вітаміни В₁₃ і В₁₅, інозит, убіхінон, карнітин, лінолева і ліноленова кислоти (вітамін F), вітамін U (S-метилметіонін), параамінобензойна кислота.

Водорозчинні вітаміни. Вітамін В₁ (тіамін) – необхідний для нормального функціонування нервової системи та метаболізму вуглеводів. Вітамін В₂ (рибофлавін) – важливий для окисно-відновних реакцій у клітинах. Вітамін В₃ (ніадин) – відіграє ключову роль в енергетичному обміні та синтезі жирних кислот. Вітамін В₆ (піридоксин) – впливає на синтез амінокислот та білків, важливий для нервової системи. Вітамін В₁₂ (ціанокобаламін) – необхідний для нормального функціонування червоних кров'яних клітин, а також для синтезу ДНК. В_с (фолієва кислота) – важлива для синтезу амінокислот і утворення червоних кров'яних клітин. Пантотенова кислота – входить до складу коензиму А, необхідного для обміну жирних кислот та інших метаболічних процесів. Вітамін С (аскорбінова кислота) – є важливим антиоксидантом, необхідний для синтезу колагену, захисту клітин від ушкоджень, а також для імунної системи.

Жиророзчинні вітаміни. Вітамін А (ретинол) – необхідний для нормального зору, здоров'я шкіри та росту. Вітамін D – сприяє засвоєнню кальцію та фосфору, важливий для здоров'я кісток. Вітамін Е (токоферол) – антиоксидант, який захищає клітини від окислювальних ушкоджень і підтримує функції імунної системи. Вітамін К – важливий для процесів згортання крові та метаболізму кальцію.

Нині не існує єдиної класифікації вітамінів. За функціональною класифікацією є вітаміни-коферменти, вітаміни-антиоксиданти та вітаміни-прогормони. Майже 50 % усіх відомих ферментів містять коферменти. Коферменти мають високу хімічну активність у разі каталітичного перетворення субстрату. Тому наявність у реакційному середовищі коферменту в необхідній структурній формі також впливає

на швидкість ферментативного процесу. Окремі вітаміни беруть участь у метаболічних процесах у якості коферментів (табл. 14).

Таблиця 14. Функціональна класифікація вітамінів

Функції вітамінів	Представники вітамінів
Вітаміни-коферменти (ензимовітаміни)	B ₁ , B ₂ , B ₃ , B ₅ , B ₆ , B ₁₂ , B ₉ , H, K, A (ретиаль, ретинілфосфат)
Вітаміни-антиоксиданти	A, C, E, каротиноїди (β-каротин, лікопін, лютеїн), біофлавоноїди
Вітаміни-прогормони	A (ретиноєва кислота), D

Коферменти загальних метаболічних шляхів: вітамін B₁ – кофермент тіаміндіфосфат (ТДФ), бере участь у перенесенні альдегідних залишків при декарбоксилюванні α-кетокислот. B₃ – кофермент коензиму А (HS-КоА), активує та транспортує залишки карбонових кислот.

Коферменти тканинного дихання: B₂ – компонент флавінаденіндинуклеотиду (ФАД), флавінмононуклеотиду (ФМН), бере участь у перенесенні протонів і електронів. B₃ (PP) входить до складу НАД, НАДФ, які як коферменти приєднують протони і електрони і передають їх іншим переносникам дихального ланцюга.

Коферменти мітросомального окиснення: вітаміни А та Е.

Коферменти специфічних метаболічних шляхів: вітамін B₆ бере участь у процесах трансамінування, декарбоксилювання амінокислот. Вітамін B₆ забезпечує використання одновуглецевих радикалів у разі синтезу нуклеїнових кислот і білків. B₁₂ – вітамін, котрий необхідний для перенесення метильної групи (–CH₃) при трансметилуванні. Вітамін Н (біотин) входить до складу ферментів, котрі беруть участь у перенесенні CO₂. К – захищає організм від втрати крові, бере участь у карбоксилюванні залишків глутамату за біосинтезу факторів зсідання крові.

Вітаміни-антиоксиданти захищають клітини від пошкоджень, спричинених вільними радикалами та окислювальним стресом. Вітаміни-антиоксиданти нейтралізують вільні радикали, запобігаючи окисненню ліпідів, білків та ДНК, що може призвести до розвитку хронічних та нейродегенеративних захворювань.

Вітамін С (аскорбінова кислота) є потужним водорозчинним антиоксидантом, який захищає клітини від окислативного

пошкодження, підтримує імунну систему та синтез колагену, необхідного для здоров'я шкіри та судин.

Вітамін Е (токоферол) є жиророзчинним антиоксидантом, який захищає клітинні мембрани від окиснення, підтримує здоров'я шкіри та очей, а також має протизапальні властивості.

Вітамін А (ретинол) має антиоксидантні властивості, сприяє здоров'ю зору, шкіри та імунної системи.

Вітаміни-прогормони, активні форми яких проявляють гормональну активність. До них відносяться вітаміни А, гормональна форма якого є ретиноєва кислота, яка діє як міжклітинна сигнальна молекула та вітамін D, котрий функціонує як гормон в формі 1,25-дигідроксिवітаміну D.

За клініко-фізіологічною дією не залежно від розчинності вітамінів поділяють на групи, залежно від спричиненої ними дії (табл. 15).

Таблиця 15. **Класифікація вітамінів за клініко-фізіологічною дією**

Назва групи	Яку дію спричиняють	Вітамін
Підвищують загальну резистентність організму	Нормалізують обмін речовин, функціональний стан нервової системи, живлення тканин	B ₁ , B ₂ , B ₅ , B ₆ , C, A
Антигеморагічні	Забезпечують нормальну проникність стінки судин, згортання крові	K, P, C
Антианемічні	Нормалізують і стимулюють процеси кровотворення	B ₉ , B ₁₂ , C
Антиінфекційні	Підвищують резистентність організму до інфекційних захворювань	A, C
Регулятори зору	Підвищують гостроту зору, розширюють поле бачення	B ₂ , A, C

Вони виконують широкий спектр функцій, зокрема в регуляції біохімічних реакцій, підтримці здоров'я клітин, репродуктивної функції та загальної життєдіяльності організму.

Гіпо- та авітамінози риб

Вітаміни є незамінними органічними сполуками, які беруть участь у метаболічних процесах риб, забезпечуючи нормальну роботу їх організму. У риб, котрі мешкають у солоних водах високий вміст жиророзчинних вітамінів А, D, Е, який пов'язаний із більшою концентрацією жиру в м'ясі та печінці. Натомість прісноводні риби

мають менший вміст жиророзчинних вітамінів, котрий компенсується великою кількістю водорозчинних вітамінів групи В, які забезпечують важливу роль у метаболічних процесах (табл. 16).

Таблиця 16. Вміст вітамінів у м'ясі прісноводних та морських риб

Вітамін	Вміст вітамінів, мг/100 г	
	Прісноводні риби	Морські риби
В ₁ (тіамін)	0,05–0,3	0,1–0,2
В ₂ (рибофлавін)	0,1–0,2	0,2–0,4
В ₃ (ніацин)	1,5–3,5	2,5–8,0
В ₄ (холін)	50–70	60–120
В ₅ (пантотенова кислота)	0,4–0,6	0,5–1,0
В ₆ (піридоксин)	0,1–0,3	0,3–0,8
В ₁₂ (кобаламін)	1,0–2,0	2,0–5,0
С (аскорбінова кислота)	0,5–1,5	1,0–2,5
А (ретинол)	0,01–0,03	0,04–0,12
Д (кальциферол)	0,02–0,08	0,3–1,2
Е (токоферол)	0,5–1,0	1,0–2,5
К (філохінон)	0,01–0,03	0,02–0,05
Н (біотин)	0,01–0,02	0,01–0,03

Недостатнє надходження або відсутність певних вітамінів призводить до розвитку гіповітамінозів та авітамінозів, що негативно впливають на здоров'я та продуктивність риби.

Гіповітамінози характеризуються частковим дефіцитом одного або кількох вітамінів. Вони можуть виникати через недостатнє надходження вітамінів з кормом, порушення їх синтезу або зниження всмоктування в організмі риби.

Причини гіповітамінозів є різні, проте їх можна об'єднати. Низька якість корму: використання кормів з низьким вмістом вітамінів або їхнє неправильне зберігання, що призводить до руйнування вітамінів. Порушення технології приготування кормів: тривала термічна обробка або неправильне зберігання кормів можуть спричинити втрату вітамінів. Порушення температурних умов: невідповідні умови середовища, такі як різкі зміни температури води, можуть впливати на потребу риби у певних вітамінах.

Основні симптоми гіповітамінозів. Зниження росту та розвитку: риби з дефіцитом вітамінів часто відстають у рості та розвитку. Порушення імунітету: зниження опірності до захворювання та

підвищена сприйнятливість до інфекції. Порушення поведінки: зниження активності, зміна звичних рухів.

Авітамінози характеризуються повною відсутністю певного вітаміну в організмі риби. Вони дійсно є у разі тривалого недоотримання вітамінів з кормом або за порушення їх синтезу.

Симптомами авітамінозів є серйозні порушення здоров'я, зокрема захворювання органів та систем та навіть смертність. Спостерігаються зміни зовнішнього вигляду, порушення пігментації, деформації плавців, шкіри та інших органів.

Профілактика та лікування гіпо- та авітамінозів включає збалансовану годівлю, використання кормів, збагачених необхідними вітамінами, або додавання вітамінних добавок. Важливим є контроль якості кормів, регулярний їх аналіз на вміст вітамінів та їх біодоступність. Створення сприятливого середовища для риб сприяє нормальному обміну речовин та засвоєнню вітамінів.

Розуміння механізмів розвитку гіпо- та авітамінозів у риб є основою для розробки ефективних стратегій годівлі та управління здоров'ям риб, що сприяє підвищенню продуктивності та якості риборівництва.

Запитання та завдання

1. Яка основна відмінність між жирो- та водорозчинними вітамінами?
2. Які функції забезпечують вітаміни-антиоксиданти?
3. Як вітаміни-коферменти впливають на метаболічні процеси у риби?
4. Які основні симптоми гіповітамінозу та авітамінозу спостерігаються у риб?
5. Складіть таблицю, яка містить класифікацію вітамінів за розчинністю, зазначивши їх основні функції та джерела надходження для риб.

9. ЕНЗИМИ ТА ЇХНЯ РОЛЬ У МЕТАБОЛІЗМІ РИБ

Класифікація ензимів у риб та їхні властивості

Ензими (ферменти) є біологічними каталізаторами, які значно прискорюють швидкість біохімічних реакцій в організмах, забезпечуючи функціонування метаболічних шляхів, які інакше були б занадто повільними або взагалі не відбувалися б за звичайних температурних умов. У рибках ензими відіграють фундаментальну роль у підтримці метаболічної активності, перетравленні поживних речовин, енергетичному обміні, детоксикації та інших важливих фізіологічних процесах.

Ензими можуть бути класифіковані залежно від типу реакції, яку вони каталізують, або від специфічності до субстратів. Їх поділяють на шість класів. При цьому прийнята чотирьохзначна класифікація (КФ).

1. *Оксидоредуктази* каталізують окисно-відновні реакції, які включають передачу електронів або атомів водню між молекулами. Ці ферменти є критичними для енергетичного метаболізму та регуляції окисдаєтвннх процесів у клітинах. Прикладом є дегідрогенази, оксидази, пероксидази. Оксидоредуктази забезпечують ефективність дихальних процесів та відіграють важливу роль у детоксикації. Наприклад, дегідрогенази беруть участь у катаболізмі органічних сполук з метою отримання енергії.

2. *Трансферази* каталізують перенесення функціональних груп, таких як метильні, ацильні або амінні, з однієї молекули на іншу. До них відносять трансамінази (переносять аміногрупи). Трансферази є важливими для синтезу амінокислот, нуклеотидів та інших біомолекул та регуляції енергетичних процесів.

3. *Гідролази* каталізують реакції гідролізу – розщеплення зв'язків шляхом додавання води. Вони необхідні для деградації макромолекул, таких як білки, жири та вуглеводи, до простіших компонентів. Так протеази розщеплюють білки, амілази – вуглеводи, ліпази – жири. Гідролази є важливими для травлення, оскільки забезпечують розщеплення кормових компонентів до легко засвоюваних субстанцій.

4. *Ліази* каталізують реакції розриву хімічних зв'язків без приєднання води або інших молекул. Вони можуть утворювати нові зв'язки або створювати циклічні структури. Прикладом є декарбоксилази. Ліази беруть участь у біосинтетичних процесах, таких як утворення АТФ, і в регуляції енергетичного обміну.

5. *Ізомерази* каталізують перетворення молекул шляхом зміни їх просторової або структурної форми без зміни хімічного складу. Приклади – глюкозо-6-фосфатізомераза, транскетолази. Ізомерази відіграють роль у підтримці рівноваги між різними формами молекул, що є важливим для метаболічних шляхів вуглеводного обміну.

6. *Синтетази* забезпечують реакції синтезу сполук. До цього класу належить глікогенсинтетаза, яка бере участь у синтезу глікогену.

У рибі виявлені ферменти всіх шести класів. Ферменти, як унікальні і специфічні каталізатори біохімічних процесів, за хімічною природою є білками, і їм притаманні всі основні властивості білків, зокрема

наявність первинного, вторинного і третинного рівнів організації їх молекул. Їх молекулярна маса становить 12 тис.–10 млн. Ферменти містять білкову (апофермент) та небілкову (кофермент) частини (рис. 21).

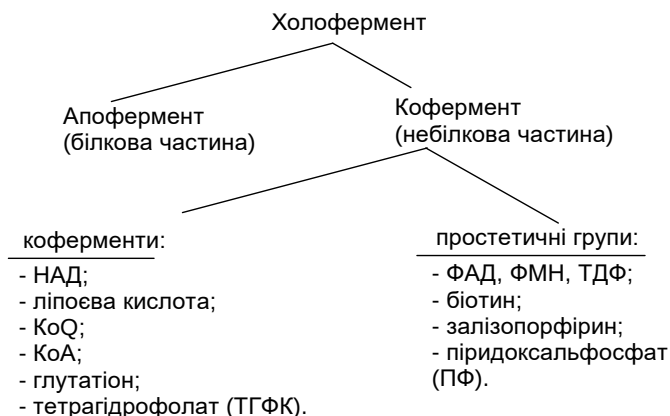


Рис. 21. Схема організації складних ферментів.

Нативні властивості та функції ферментів визначаються наявністю специфічної просторової структури (конформації) поліпептидного ланцюга. Зміна цієї структури в результаті теплової денатурації призводить до втрати каталітичних властивостей ферментів. Наявність у ферментів високої молекулярної маси зумовлює їх нездатність до діалізу, а присутність заряджених функціональних груп – здатність до рухливості в електричному полі (електрофорезу). Як і інші білки, ферменти утворюють колоїдні розчини, які можуть бути осаджені ацетоном, спиртом чи сульфатом амонію – речовинами, що сприяють руйнуванню гідратної оболонки та нейтралізації електричного заряду.

До властивостей ферментів, які підтверджують їх білкову природу, належать: чутливість до змін рН та температури, а також до факторів денатурації; здатність утворювати антитіла при парентеральному введенні; гідроліз ферментів утворює вільні амінокислоти, що входять до складу білків; можливість штучного синтезу ферментів.

Ферменти характеризуються кількома унікальними властивостями, які роблять їх важливими для біохімічних процесів.

Висока каталітична активність. Ферменти здатні збільшувати швидкість хімічного перетворення субстрату в порівнянні з

неферментативною реакцією у 10^9 – 10^{12} разів. Це зумовлено особливостями будови активного центру, що є комплементарним перехідному стану субстрату, завдяки чому стабілізується перехідний стан і знижується активаційний бар'єр реакції.

Сувора вибірковість і спрямованість дії. Ферменти діють лише на певні субстрати і забезпечують строго визначений шлях їх перетворення.

Субстратна специфічність. Ферменти мають здатність каталізувати перетворення лише одного або кількох подібних за структурою речовин. Специфічність визначається топографією активного центру, що зв'язує субстрат. Дія таких ферментів поширюється на велику кількість субстратів, що дозволяє організму обійтися невеликою кількістю травних ферментів, які здатні перетравлювати різні речовини. Це забезпечує високу ефективність травної системи риб, що особливо важливо в умовах різноманітного середовища існування.

Функції ензимів у риб

Ферменти відіграють ключову роль у регуляції метаболічних процесів у риб, забезпечуючи адаптацію до змін навколишнього середовища. Наприклад, ферменти травлення забезпечують ефективне використання поживних речовин з їжі, а ферменти, пов'язані з енергетичним метаболізмом, допомагають риbam адаптуватися до різних температурних умов та рівня кисню у воді.

Травлення. Основна роль ензимів у організмі риб полягає в розщепленні кормових компонентів до простих молекул, таких як амінокислоти, глюкоза та жирні кислоти, які можуть абсорбуватися клітинами. Протеази, амілази, ліпази та інші гідролази здійснюють цю важливу функцію.

Енергетичний обмін. Ензими, такі як оксидоредуктази, ліпази та трансферази, беруть участь у метаболічних процесах, що забезпечують перетворення органічних сполук на енергію, яка використовується для росту, руху, терморегуляції та інших життєво важливих процесів.

Детоксикація. Риби використовують ензими для детоксикації шкідливих речовин, які надходять з їжею або водою. Оксидоредуктази та гідролази нейтралізують токсичні сполуки, перетворюючи їх на менш небезпечні форми, що можуть виводитися з організму.

Синтез та відновлення компонентів клітин. Багато ензимів беруть участь у синтезі нових молекул, таких як білки, нуклеїнові кислоти, вуглеводи та ліпіди. Трансферази та ізомерази забезпечують ефективне функціонування цих біохімічних шляхів, що підтримує нормальний стан клітин і тканин.

Регуляція метаболічних процесів. Ензими здійснюють регуляцію метаболізму риб, змінюючи свою активність залежно від зовнішніх умов або метаболічних потреб організму, що забезпечує адаптацію до змін навколишнього середовища.

Чинники, що впливають на активність ензимів в організмі риб

Активність ензимів у рибах залежить від багатьох внутрішніх і зовнішніх чинників, що можуть впливати на швидкість та ефективність біохімічних реакцій, які вони каталізують.

Температура. Температура є одним з ключових чинників, що впливають на швидкість біохімічних реакцій, включаючи активність ензимів. Вона може як прискорювати, так і уповільнювати реакції, залежно від діапазону температури. Підвищення температури сприяє зростанню активності ферментів до певного рівня, після якого можливе денатурування білкової структури ферменту і втрата активності. Зниження температури призводить до зниження швидкості обміну речовин. Холодноводні види риб мають ферменти, адаптовані до ефективної роботи при низьких температурах.

pH середовища. Активність ензимів сильно залежить від рівня pH. Кожен фермент має оптимальний pH, при якому його активність максимальна. Відхилення від цього рівня призводять до зниження активності або денатурації. Зміни в pH можуть порушувати електричні заряди ферментів та субстратів, що погіршує їх взаємодію.

Концентрація субстратів і продуктів реакції. Активність ензимів визначається концентрацією субстратів. При досягненні певної концентрації субстрату фермент стає насиченим, і швидкість реакції більше не зростає. Накопичення продуктів реакції може зумовити зворотне інгібування, що слугує важливим механізмом регуляції.

Кисень. Оскільки багато ензимів, особливо оксидоредуктази, потребують кисню для функціонування, його недостатність (гіпоксія) призводить до зниження їх активності, що може негативно вплинути на енергетичний обмін.

Активатори та інгібітори. Деякі молекули можуть активувати або інгібувати ензими. Наприклад, кальцій активує певні гідролази та протеази, полегшуючи травлення, тоді як токсичні речовини, такі як важкі метали, можуть бути потужними інгібіторами ферментів.

Генетичні чинники. Генетична варіабельність серед риб може зумовлювати різну ефективність ензимів через відмінності в структурі білків. Мутації в генах, що кодують ферменти, можуть змінювати їхню каталітичну активність.

Вплив стресу та захворювань. Стресові чинники навколишнього середовища або інфекції можуть суттєво змінювати активність ферментів у рибах. Це може порушувати метаболічні процеси, впливаючи на фізіологічний стан організму.

Адаптація ензимів до умов середовища

Адаптація риб до змін у навколишньому середовищі є критично важливою для їх виживання, оскільки вони піддаються впливу змін температури, рівня кисню, солоності води, рН та токсичних речовин. Ензими відіграють ключову роль у цих адаптивних процесах.

Адаптація до температурних коливань. Температура води безпосередньо впливає на активність ензимів, визначаючи їх ефективність у підтримці метаболізму. Риби в теплих водах мають термостабільні ферменти, стійкі до високих температур. Холодноводні риби мають ферменти, які здатні підтримувати активність при низьких температурах, що є важливим для збереження енергетичного обміну в умовах холоду. У риб, що зазнають сезонних коливань температури, спостерігається зміна активності певних ензимів залежно від температури навколишнього середовища. Наприклад, у холодніші місяці може збільшуватися активність ферментів, які допомагають у синтезі енергії з резервних джерел, таких як жири.

Адаптація до гіпоксії. Умови низької концентрації кисню стимулюють перехід на анаеробний метаболізм, що включає підвищену активність лактатдегідрогенази, яка підтримує енергетичний метаболізм за відсутності достатнього кисню. У риб, що живуть в умовах гіпоксії, спостерігається зміна структури та активності ферментів, пов'язаних з диханням, що збільшує їх здатність до захоплення кисню навіть у разі його низьких концентрацій.

Адаптація до зміни солоності. Солоність впливає на осмотичний баланс, тому риби, що мігрують між прісною та солоною водою, мають ензими, здатні регулювати осмотичний тиск. Наприклад, натрієвий калієвий насос (Na^+/K^+ -АТРаза) відіграє важливу роль у підтримці іонного балансу. У риб, які перебувають у солоних водах, активність ензимів, що залучені до транспортування солей (наприклад, хлоридкарбонатна аніонна обмінна система), може бути вищою для підтримки оптимальної концентрації солей в організмі.

Адаптація до зміни рН. Зміни рН води можуть впливати на метаболічні процеси риб, оскільки ензими мають оптимальний рівень рН, при якому їх активність є найвищою. Риби, що живуть в умовах змінюваного рН, здатні адаптуватися до цих змін за допомогою спеціалізованих ферментних систем. Буферні системи допомагають підтримувати сталість внутрішньоклітинного рН, що є критичним для ферментативної активності. Аніонні транспортні ферменти регулюють кислотно-лужний баланс в умовах коливань рН.

Адаптація до токсичних або забруднених середовищ. Риби, що живуть у водах з високим рівнем токсичних речовин (наприклад, важких металів, пестицидів або органічних забруднювачів), мають ферменти, які здатні нейтралізувати або перетворювати ці токсини в менш шкідливі форми. Так, оксидоредуктази, такі як цитохром P450, активно функціонують у рибах, сприяють метаболізації токсичних речовини, окислюють їх до нетоксичних сполук, які потім можуть бути виведені з організму. У риб, котрі часто піддаються впливу токсичних сполук, спостерігається підвищена активність антиоксидантних ферментів, наприклад, супероксиддисмутази, каталази, які захищають клітини від оксидативного стресу, зумовленого токсинами.

Показники ензимної активності як маркери здоров'я риб

Активність ензимів може бути використана як біохімічний маркер для оцінки фізіологічного стану риб. Зміни в активності ферментів є індикаторами стресу, захворювань або змін в умовах середовища. Це робить ензимну активність важливим інструментом для моніторингу здоров'я риб.

Ензимні маркери стресу та патологій. Підвищена активність певних ферментів, таких як трансамінази (АСТ, АЛТ), може свідчити про ушкодження тканин, зокрема печінки або м'язів. Висока активність

антиоксидантних ферментів (каталази, супероксиддисмутази) може бути результатом оксидативного стресу через вплив токсинів чи зміну умов середовища.

Моніторинг екологічного стану води. Вимірювання ензимної активності виявляє сублетальні впливи токсичних речовин, таких як важкі метали або пестициди, навіть до появи видимих клінічних симптомів. Це дозволяє вчасно приймати заходи для поліпшення якості водного середовища.

Отже, ензими є критичними компонентами метаболізму риб, їх адаптації до навколишнього середовища, а також служать як індикатори здоров'я та стресового стану. Розуміння механізмів регуляції ферментативної активності покращує способи утримання риб, а також зберегти водні екосистеми шляхом раннього виявлення екологічних проблем.

Запитання та завдання

1. Яка роль ензимів у метаболізмі риб?
2. Які основні класи ферментів виділені у риби, і які функції вони виконують?
3. Як зміна температури впливає на активність ферментів у рибах?
4. Що таке субстратна специфічність ферментів, і чому вона важлива?
5. Проаналізуйте адаптаційні механізми ферментів до умов гіпоксії, зміни температури та pH середовища у різних видів риб.

10. БІОХІМІЧНІ АСПЕКТИ ЕНДОКРИННОЇ РЕГУЛЯЦІЇ

Характеристика ендокринних залоз та гормонів

Ендокринна система риб складається з низки залоз, що виробляють гормони, які відіграють важливу роль у підтримці гомеостазу, адаптації до змін навколишнього середовища та регуляції різноманітних метаболічних процесів. Основні ендокринні залози риб включають епіфіз, гіпофіз, щитоподібну залозу, інтерренальні клітини (аналог кори надниркових залоз у ссавців) та гонади.

Гормони – це біологічно активні сполуки різної хімічної будови (рис. 22). Ендокринна система риб відрізняється від системи ссавців завдяки своїм структурним та функціональним особливостям. Важливими чинниками впливу на гормональну активність риб, є температура води, солоність, світловий режим та інші екологічні зміни.



Рис. 22. Хімічна природа гормонів риб.

Епіфіз. Епіфіз розташований у головному мозку риб, зазвичай над проміжним мозком. Він має добре розвинену здатність до сприйняття світла, що відрізняє його від епіфіза ссавців. У риб епіфіз виконує фотосенсорну функцію завдяки наявності світлочутливих клітин. Основний гормон епіфіза риб – мелатонін.

Мелатонін – похідна амінокислоти триптофану. Гормон синтезується переважно у темний час доби та регулює добові та сезонні ритми. Мелатонін впливає на активність риб, знижуючи рухову активність у нічний час, а також бере участь у підготовці організму до сезонних змін, таких як нерест та зимівля. Мелатонін, очевидно, є головним посередником, через який епіфіз впливає на ріст організму. Він гальмує розвиток статевих залоз, а також викликає контракцію меланофорів і побіління шкіри. Відома імунорегулювальна дія гормону мелатоніну на організм

Гіпофіз, або мозковий придаток, є центральною ендокринною залозою, яка контролює діяльність інших залоз, виділяючи тропні гормони. Він розташований під гіпоталамусом і складається з двох частин: аденогіпофіза (передня частка) та нейрогіпофіза (задня частка). Гормони аденогіпофіза, такі як тиреотропний гормон (ТТГ), соматотропний гормон (СТГ) та гонадотропні гормони, регулюють функціонування щитоподібної залози, ріст і розвиток риб, а також розмноження. Нейрогіпофіз виділяє вазопресин (антидіуретичний гормон), що контролює водно-сольовий баланс організму.

Соматотропний гормон (СТГ) – білковий гормон, що складається з 191 амінокислоти. Сприяє росту кісток, м'язів і тканин. Підвищує синтез білків та активізує ліполіз (розщеплення жирів), забезпечуючи енергію для росту.

Тиреотропний гормон (ТТГ) – білковий гормон, що складається з альфа- і бета-субодиниць. Секретується у відповідь на тиреотропін-рилізінг-гормон. Активізує щитовидну залозу, стимулюючи

вироблення тироксину та трийодтироніну. В комплексі із СТГ контролюють ріст організму, обмін речовин і підтримують енергетичний баланс.

Гонадотропні гормони. Фолікулостимулюючий гормон (ФСГ) та лютеїнізуючий гормон (ЛГ) контролюють розвиток статевих залоз (гонад). Сприяють дозріванню гамет (статевих клітин). Стимулюють синтез статевих гормонів: андрогенів і естрогенів.

Вазопресин – короткий пептидний гормон, що складається з 9 амінокислот. Регулює водно-сольовий баланс, активуючи аквапорини в нирках для реабсорбції води. Викликає звуження судин, підвищуючи артеріальний тиск і підтримуючи стабільний гомеостаз організму.

Гіпофіз риб має специфічні особливості порівняно з гіпофізом ссавців. Функція гіпофіза регулюється зовнішніми чинниками, такими як температура води, тривалість світлового дня (фотоперіод) і якість середовища. Гіпофіз відіграє ключову роль в адаптації риб до змін довкілля, регулюючи процеси росту, осморегуляції, розмноження й обміну речовин.

Щитоподібна залоза у риб не має чіткої анатомічної структури, як у ссавців, а розсіяна в ділянці голови і зябрових дуг. Фолікули щитоподібної залози розсіяні у тканинах голови, зябрових дуг і магістральних артерій. Така структура забезпечує гнучкість у секретії тиреоїдних гормонів у відповідь на зміни зовнішнього середовища. Вона виробляє тиреоїдні гормони – тироксин (Т4) і трийодтиронін (Т3).

Тироксин (Т4) – йодовмісний гормон, що складається з чотирьох атомів йоду, є пролонгованою формою тиреоїдного гормону.

Трийодтиронін (Т3) більш активний гормон, що містить три атоми йоду і є ключовим у регуляції обмінних процесів.

Т4 та Т3 проникають у клітину через специфічні транспортери, після чого Т4 перетворюється на активніший Т3. Т3 зв'язується з ядерними рецепторами, які діють як транскрипційні чинники, регулюють експресію генів, що відповідають за метаболічні процеси. Ці гормони здійснюють стимуляцію окисного фосфорилування у мітохондріях і синтез АТФ, забезпечують проліферацію клітин та синтез білків. Окрім того беруть участь у стабілізації метаболічної активності у мінливих температурних умовах та активації іонного транспорту для підтримки гомеостазу водно-сольового балансу.

Гонади (статеві залози) – це яєчники у самок і сім'яники у самців, які виробляють статеві гормони. Основними статевими гормонами є естрогени, андрогени та прогестагени. Ці гормони регулюють процеси розвитку гонад, вироблення статевих клітин, а також поведінку, пов'язану з розмноженням. Статеві гормони взаємодіють з іншими ендокринними залозами, впливаючи на загальний метаболізм та ріст риб.

Андрогени – стероїдні гормони, такі як тестостерон, котрі відповідають за розвиток і підтримку чоловічих статевих ознак. Прогестагени – стероїдні гормони, що беруть участь у регуляції репродуктивного циклу.

Естрогени – стероїдні гормони, що синтезуються з холестеролу, мають ароматичне кільце та впливають на розвиток вторинних статевих ознак.

Рівень статевих гормонів залежить від сезону та фізіологічного стану риб. У осетрових риб після зимівлі спостерігаються підвищення вмісту гормонів (табл. 17).

Таблиця 17. Вміст гормонів у осетрових риб у різні періоди

Гормон (нг/мл)	Зимівля		Після зимівлі	
	Самки	Самці	Самки	Самці
Естрадіол	7,3	0,92	4,0	0,4
Прогестерон	6,5	9,0	6,5	12,0
Тестостерон	50,3	55,5	54,3	72,8

Естрогени, андрогени та прогестагени проникають у клітини через плазматичну мембрану, зв'язуються з цитоплазматичними або ядерними рецепторами, утворюючи гормон-рецепторні комплекси, які регулюють експресію генів, відповідальних за розвиток статевих ознак, гаметогенез та інші процеси, пов'язані з репродукцією.

Підшлункова залоза не всіх видів риб має відокремлену структуру. У багатьох видів риб підшлункова залоза не утворює окремих орган, як у сівців, а представлена дифузними тканинами, розсіяними в інших органах, зокрема в печінці або стінках кишківника. Така структура залози у риб забезпечує ефективне функціонування та продукування гормонів. Панкреатичні гормони, такі як інсулін і глюкагон, регулюють рівень глюкози в крові. Підшлункова залоза риб також має екзокринну функцію, виділяючи травні ферменти, що сприяють перетравленню їжі.

Інсулін – пептидний гормон, що складається з двох поліпептидних ланцюгів, з'єднаних дисульфідними містками. Виробляється β -клітинами острівців Лангерганса. Інсулін зв'язується з рецепторами на поверхні клітин, активує тирозинкіназну активність, що призводить до активації сигнальних шляхів, які стимулюють транспортування глюкози в клітину та синтез глікогену. Це сприяє зниженню рівня глюкози в крові та підтримці енергетичного балансу.

Глюкагон – пептидний гормон з 29 амінокислот, який виробляється α -клітинами острівців Лангерганса. Глюкагон зв'язується з рецепторами на поверхні клітин печінки, активує аденілатциклазу та підвищує рівень цАМФ, що стимулює розщеплення глікогену і виділення глюкози в кров. Це забезпечує підтримку рівня глюкози під час голодування.

Інтерренальні клітини розташовані вздовж нирок і є аналогом кори надниркових залоз у вищих хребетних. Проте ця тканина не формує окремого органу, а розсіяна у тканинах головної нирки, що дозволяє риbam швидко реагувати на стрес-фактори. Кортикостероїди, зокрема кортизол, котрі тут продукуються, є головними гормонами стресу риб.

Кортизол – стероїдний гормон, синтезується з холестеролу. Кортизол проникає у клітину шляхом дифузії через плазматичну мембрану, зв'язується з цитоплазматичними рецепторами, утворюючи гормон-рецепторний комплекс, який проникає в ядро і регулює експресію генів, пов'язаних зі стресовими реакціями та метаболізмом. Кортизол бере участь у регуляції обміну вуглеводів, білків і ліпідів, а також у водно-сольовому балансі. Під час стресу кортизол допомагає риbam адаптуватися до несприятливих умов, таких як зміна температури, забруднення або нестача кисню.

Хромафінові клітини у риb розташовані в головній нирці. Вони знаходяться поряд із задньою кардинальною веною та часто поєднуються з іншими клітинами, що беруть участь у регуляції стресових реакцій. Хромафінові клітини виробляють два основні гормони – адреналін і норадреналін.

Адреналін посилює роботу серця, збільшує силу і частоту серцевих скорочень. Розширює судини у м'язах, мозку та печінці, що сприяє посиленому кровопостачанню цих органів. Підвищує рівень глюкози у крові, мобілізуючи енергетичні резерви. Збільшує споживання кисню клітинами, що критично важливо під час стресу.

Норадреналін – звужує судини, що підвищує артеріальний тиск. Менше впливає на рівень глюкози у крові порівняно з адреналіном.

Відповідь на стрес у риб відрізняється залежно від виду. Так райдужна форель менш чутлива до стресових факторів і виділяє менше адреналіну, а стальноголовий лосось, адаптований до більш інтенсивних умов життя, виробляє адреналіну більше.

Під час декомпресійного стресу (кесонної хвороби) у риб спостерігається підвищення рівня адреналіну.

Окрім хромафінових клітин, адреналін і норадреналін синтезуються нервовими клітинами, де виконують функцію нейромедiatorів, передаючи сигнали між нервовими клітинами.

Отже, ендокринна система риб відіграє ключову роль у регуляції різних аспектів їхнього метаболізму, адаптації до зовнішніх умов та забезпеченні життєво важливих функцій.

Використання гормональних препаратів у рибистві

Гормональна регуляція репродуктивних процесів є основою ефективного управління штучним розмноженням риб у промисловому рибистві. Використання гормональних препаратів дозволяє усунути природні обмеження, пов'язані зі статевою зрілістю, сезонністю нересту та субоптимальними умовами середовища. Завдяки індукції дозрівання гамет і стимуляції нересту досягається підвищення кількості заплідненої ікри та підвищення виживаності потомства. Актуальність застосування гормональних методів полягає у їх ефективності для комерційно важливих видів, таких як коропові, осетрові, лососеві та сомові риби.

Гіпофізарні препарати є екстрактами, отриманими з гіпофізів статевозрілих риб, що містять гонадотропні гормони. Ці гормони активують синтез стероїдних гормонів у яєчниках і сім'яниках, що призводить до дозрівання ооцитів та сперматозоїдів. Застосовуються для видів зі складним нерестовим циклом (осетрові) та для видів, які потребують штучного контролю нересту (коропові).

Синтетичні аналоги гонадотропін-рилізінг гормону (ГнРГ) є пептидними препаратами, що імітують дію природного гонадоліберину. Їх використання ефективно усуває пригнічувальний вплив дофаміну на секрецію гонадотропінів. Ці препарати стимулюють гіпофіз до секреції ЛГ і ФСГ, які прискорюють дозрівання гамет і

ініціюють овуляцію. Дозволяють контролювати час нересту, підвищують синхронність нерестового процесу і знижують потребу у великих кількостях гіпофізарних препаратів.

Хоріонічний гонадотропін людини (ХГЛ) є глікопротеїновим гормоном, який структурно подібний до ЛГ і ФСГ, тому забезпечує індукцію овуляції у самок і стимулює сперматогенез у самців. Перевагою їх застосування є швидке досягнення нерестової готовності, особливо у видів зі зниженою природною статевою активністю. Проте обмеженістю є висока вартість препарату та ймовірність імунологічної реакції у риб при тривалому використанні.

Після введення гормональних препаратів активується каскад біохімічних реакцій основними з яких є: активація гіпоталамо-гіпофізарно-гонадної осі – стимуляція вивільнення гонадотропінів; секреція стероїдних гормонів (естрогенів, андрогенів, прогестерону) у гонадах; дозрівання статевих клітин – завершення мейозу, овуляція у самок і активація сперматозоїдів у самців; вивільнення ікри у відповідь на підвищення концентрації простагландинів.

Перевагами використання гормонів є контрольоване та прогнозоване отримання ікри та молок; синхронізація нересту в промислових масштабах; підвищення виживаності ембріонів і личинок завдяки оптимальному часу нересту.

Обмежуючими чинниками є ризик ендокринного дисбалансу при передозуванні; накопичення гормональних залишків у водному середовищі; потреба у точних дозах і професійній підготовці персоналу; можливі імунологічні реакції у риб.

Застосування гормональних препаратів дозволяє оптимізувати нерестові цикли, підвищити ефективність розмноження та забезпечити стабільну продуктивність рибних господарств. Подальші дослідження повинні бути спрямовані на мінімізацію екологічного впливу та розробку альтернативних, екологічно безпечних методів стимуляції нересту.

Запитання та завдання

1. Які залози входять до складу ендокринної системи риб?
2. Як гіпофіз впливає на регуляцію інших ендокринних залоз у риб?
3. Яка хімічна характеристика тиреоїдних гормонів?
4. Які функції виконує кортизол у риб та які механізми його дії?
5. Поясніть механізми дії основних гормонів на клітинному рівні.

11. ІМУНОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ БІОХІМІЇ РИБИ

Хімічні компоненти імунної системи риби

Імунна система риби є складною та багатокомпонентною, яка ефективно захищає їх від патогенів у водному середовищі. Основними хімічними компонентами, що забезпечують імунний захист, є білки, пептиди, ферменти, ліпіди та інші біомолекули, які діють як у вродженій (неспецифічній), так і в адаптивній (специфічній) імунній системі. У захисті організму риби від інфекцій беруть участь низка хімічних компонентів імунної системи.

Антимікробні пептиди. Антимікробні пептиди (АМП) є однією з перших ліній захисту риби проти бактеріальних, вірусних та грибкових інфекцій. Вони присутні на поверхні шкіри, слизових оболонках, у зябрах та інших тканинах і можуть ефективно руйнувати клітинні мембрани патогенів. *Дефензини* – невеликі катіонні білки, багаті на цистеїн, які знаходяться в клітинах хребетних і безхребетних тварин. Дефензини утворюють пори в мембранах патогенів, що призводить до їх лізису та загибелі. Вони є захисними пептидами хазяїна, які демонструють або пряму антимікробну активність, або імунну сигнальну активність, або обидві. Дефензини по-різному активні проти бактерій, грибів і багатьох вірусів з оболонкою та без оболонки. Зазвичай вони мають довжину 18–45 амінокислот і містять три або чотири дисульфідні зв'язки. Дефензини виробляються клітинами вродженої імунної системи та епітеліальними клітинами.

Система комплементу – це набір білків, які циркулюють у крові та активуються у відповідь на присутність патогенів. Білки комплементу беруть участь у процесах опсонізації (маркування патогенів для знищення), хемотаксису (залучення імунних клітин до місця інфекції) та прямого лізису бактеріальних клітин. Класичний шлях активується антитілами, що зв'язуються з патогенами, і сприяє опсонізації. Альтернативний шлях спрацьовує незалежно від антитіл, забезпечує швидку реакцію на інфекції. Лектиновий шлях активується при зв'язуванні з маннозовмісними цукрами на поверхні патогенів.

Лизоцим – це ферментативний білок, який розщеплює пептидогліканові компоненти клітинних стінок бактерій, особливо грампозитивних. Він присутній у різних рідинах організму риби, таких як слиз, кров і зябровий секрет, і є важливим компонентом первинної

захисної лінії проти бактеріальних інфекцій. Лізоцим руйнує клітинну стінку бактерій, що призводить до їх лізису та загибелі.

Імуноглобуліни (антитіла) – білки, які беруть участь у специфічній (адаптивній) імунній відповіді риб, зв'язуються з антигенами патогенів, нейтралізують їх та стимулюють інші компоненти імунної системи до знищення інфекції. У риб є різні типи антитіл. Антитіла побудовані з чотирьох поліпептидних ланцюгів, пов'язаних між собою дисульфідними містками (рис. 23).

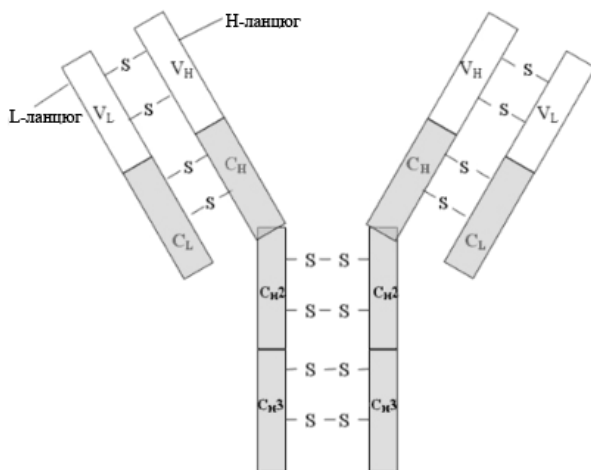


Рис. 23. **Схема будови молекули імуноглобуліну:** H-ланцюг (важкий ланцюг), L-ланцюг (легкий ланцюг), V_H і V_L – варіабельні ділянки важкого і легкого ланцюгів.

Основним імуноглобуліном у риб, який бере участь у первинній імунній відповіді є IgM. Функції IgD у риб ще мало досліджені, проте вважається, що він відіграє роль у розвитку імунної системи.

Цитокіни – це сигнальні молекули, які регулюють активність імунної системи риб, запальні реакції та активацію імунних клітин у відповідь на інфекції. Основні цитокіни, що беруть участь у імунній відповіді риб, включають: *інтерлейкіни*, котрі активують імунні клітини та сприяють запальним реакціям; *інтерферони*, які важливі у разі боротьби з вірусними інфекціями, активують клітини-кілерів та сприяють презентації антигенів; фактор некрозу пухлин стимулює запальні реакції та має протипухлинні властивості.

Глюкокортикоїди – гормони, що відіграють роль у регуляції імунної відповіді, особливо під час стресових ситуацій. У риб вони можуть впливати на інтенсивність імунної реакції, знижуючи запалення і запобігаючи надмірній активності імунної системи.

Хемокіни – це молекули, що сприяють хемотаксису, тобто залученню імунних клітин до місця інфекції або запалення. Вони координують пересування лейкоцитів до пошкоджених чи інфікованих тканин, забезпечують ефективну реакцію на інфекційні агенти.

Мелатонін та інші антиоксиданти (наприклад, вітаміни С та Е) відіграють важливу роль у підтриманні імунної системи риб. Вони знижують рівень оксидативного стресу, що супроводжує запальні процеси, тим самим захищає клітини імунної системи від пошкоджень.

Протеїни гострої фази, такі як церулоплазмін, фібриноген і С-реактивний білок, виробляються під час гострих запальних реакцій і допомагають організму риби швидко реагувати на інфекцію. Вони підвищують проникність судин для імунних клітин, стимулюють фагоцитоз і активують систему комплементу.

Ліпіди та простагландини є медіаторами запалення, що регулюють реакцію на інфекції та пошкодження тканин. Простагландини беруть участь у стимуляції або пригніченні запальних реакцій, тим самим підтримуючи баланс між захистом імунної системи та запобіганням надмірного запалення.

Отже, імунна система риб – це складна мережа хімічних компонентів, що забезпечує багаторівневий захист від патогенів. Вона ефективно адаптується до середовища з постійною наявністю інфекційних агентів, забезпечує баланс між ефективною імунною відповіддю та збереженням здоров'я.

Чинники, що впливають на імунітет риб

Імунітет риб залежить від багатьох внутрішніх та зовнішніх чинників, які можуть значно вплинути на ефективність імунної відповіді та загальне здоров'я організму. До основних чинників, що впливають на імунітет риб, належать фізико-хімічні параметри водного середовища, стрес, харчування, генетичні особливості, а також присутність патогенів. Ці чинники можуть як посилювати, так і пригнічувати імунну систему риб, що особливо важливо враховувати в

умовах аквакультури, де здоров'я та ріст риб безпосередньо залежать від контролюваного середовища.

Температура води. Температура є одним з головних чинників, що впливають на імунну систему риб, оскільки вони є пойкилотермними організмами (холоднокровними), і їхній метаболізм безпосередньо залежить від температури навколишнього середовища. Підвищена температура сприяє прискоренню метаболізму та активації імунних клітин, але якщо вона стає надмірною, це може спричинити стрес та послаблення імунної відповіді. Знижена температура пригнічує активність імунної системи, роблячи риб більш вразливими до інфекцій. Деякі види риб в холодній воді демонструють зниження фагоцитарної активності та продукції антитіл.

Склад води та рівень кисню. Фізико-хімічні характеристики води, такі як рН, рівень кисню, солоність і наявність токсичних речовин, також можуть впливати на імунну систему.

Високий рівень розчиненого кисню важливий для енергетичних процесів імунних клітин. Гіпоксія (нестача кисню) послаблює імунну відповідь, оскільки клітинам не вистачає енергії для ефективної боротьби з патогенами. Зміни у рівні рН можуть порушувати фізіологічні процеси, включаючи імунні реакції, та знижувати активність ферментів, таких як лізоцим.

Риби прісноводні та морські мають різні адаптації до солоності, яка також впливає на осморегуляцію та імунітет. Раптові зміни солоності можуть зумовити осмотичний стрес, який пригнічує імунну систему.

Наявність забруднювачів. Токсичні речовини, такі як важкі метали, пестициди та інші хімічні забруднювачі, можуть негативно впливати на імунітет риб. Важкі метали (кадмій, ртуть та свинець) можуть спричиняти порушення в роботі імунних клітин, знижувати фагоцитарну активність та інгібувати виробництво антитіл.

Харчування та забезпечення вітамінами. Збалансоване харчування є важливим для підтримання імунітету риб. Білки, жири, вуглеводи, вітаміни та мінерали забезпечують основні енергетичні та будівельні потреби імунної системи. Вітаміни, особливо А, С та Е, мають антиоксидантні властивості, що допомагають знижувати окислювальний стрес. Вітамін С важливий для синтезу колагену та функціонування фагоцитів, а вітамін Е захищає клітини від пошкоджень. Мікроелементи, такі як цинк, мідь та селен, необхідні для

активності ферментів імунної системи. Їх дефіцит може призводити до зниження імунітету та збільшення ризику захворювань.

Генетичні чинники. Генетичний склад риб визначає їхню здатність до формування імунної відповіді. Деякі види риб мають вроджену стійкість до певних інфекцій, тоді як інші можуть бути більш вразливими до тих самих патогенів. В аквакультурі використовують селекцію риб із підвищеною імунною стійкістю, щоб зменшити використання антибіотиків та знизити захворюваність.

Стресові чинники. Стрес, пов'язаний із транспортуванням, змінами температури або надмірною щільністю посадки, може значно пригнічувати імунітет. У стресових ситуаціях у риб підвищується рівень кортизолу, який пригнічує імунну відповідь.

Світловий режим. Світловий режим також впливає на імунітет риб. Наприклад, надмірна експозиція світла або, навпаки, недостатнє освітлення можуть зумовити стрес і вплинути на вироблення гормонів, що регулюють імунну відповідь. Порушення природних циклів дня та ночі (циркадні ритми) може змінити метаболізм і знизити здатність імунної системи риб ефективно реагувати на інфекції.

Наявність патогенів і мікробне середовище. Присутність патогенів і специфічна мікробіота в навколишньому середовищі також впливають на імунітет риб. Контакт з невеликою кількістю патогенів може стимулювати імунну систему і підвищити резистентність, тоді як постійна висока концентрація патогенів може виснажувати імунітет. Постійна присутність патогенів може спричинити хронічне запалення і зниження ефективності імунної системи. Отже, імунітет риб є результатом комплексної взаємодії багатьох чинників.

Запитання та завдання

1. Назвіть основні хімічні компоненти імунної системи риб та пояснити їх роль у вродженій та адаптивній імунній відповіді.
2. Які функції забезпечують антимікробні пептиди, лізоцим та система комплементу в захисті організму риб від інфекції?
3. Поясніть, як цитокіни, хемокіни та глюкокортикоїди впливають на регуляцію імунної системи риб.
4. Як фізико-хімічні параметри води (температура, кисень, рН) впливають на функцію імунної системи риб?
5. Які рекомендації щодо харчування та підтримки оптимального середовища можна надати для зміцнення імунітету риб в умовах аквакультури?

12. ВЗАЄМОЗВ'ЯЗКИ ОБМІНІВ РІЗНИХ РЕЧОВИН

Біохімічні перетворення різноманітних речовин в організмі взаємопов'язані, і порушення одного виду обміну зазвичай впливає на метаболізм у цілому. Метаболічні процеси, що протікають у будь-якому організмі, зокрема у риб, характеризуються високим ступенем інтеграції та координації. Ці процеси формують узгоджений порядок трансформацій речовин і енергії на рівні організму, органів, тканин і клітин, закріплений еволюційним розвитком і переданий генетично.

Взаємозалежність і взаємозв'язок метаболічних шляхів координуються центральною нервовою системою та ендокринними залозами, що забезпечують нейрогуморальну регуляцію. Біохімічні реакції відбуваються у строго впорядкованій послідовності (рис. 24).

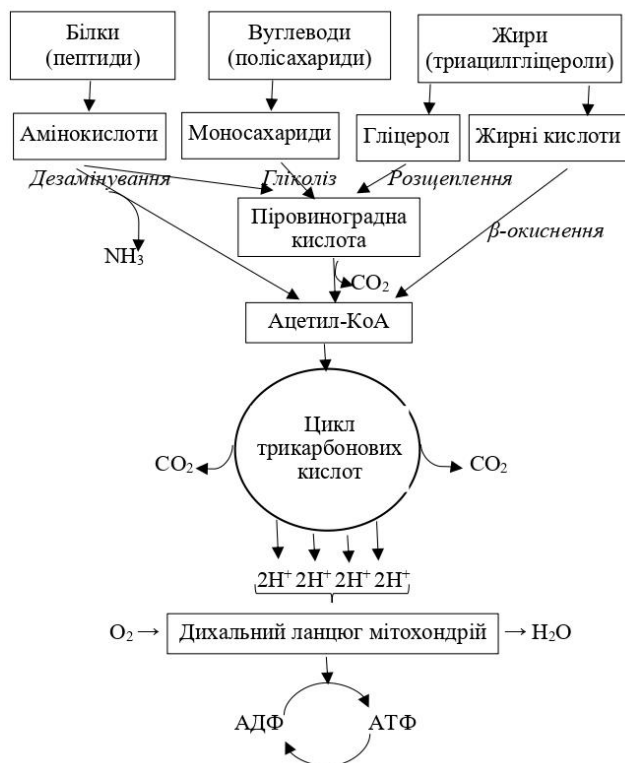


Рис. 24. Взаємозв'язок між обміном білків, жирів та вуглеводів.

Білковий обмін. Білки є основними структурними компонентами тканин риби, а також основою для синтезу ферментів, гормонів і інших біологічно активних молекул. Взаємозв'язок з вуглеводним метаболізмом: у разі нестачі вуглеводів амінокислоти можуть використовуватися для синтезу глюкози шляхом глюконеогенезу. Взаємозв'язок з ліпідним метаболізмом: надлишок амінокислот може трансформуватися в жирні кислоти і гліцерол, які згодом використовуються для синтезу тригліцеролів. Взаємозв'язок з енергетичним метаболізмом: окиснення амінокислот забезпечує енергію, особливо в умовах дефіциту жирів і вуглеводів.

Вуглеводний обмін. Вуглеводи, зокрема глюкоза, є головним швидким джерелом енергії для риб. Взаємозв'язок з білковим метаболізмом: глюкоза може використовуватися для синтезу деяких амінокислот через трансамінування. Взаємозв'язок з ліпідним метаболізмом: надлишкова глюкоза перетворюється на жирні кислоти і зберігається у вигляді жиру. Взаємозв'язок з енергетичним метаболізмом: окиснення глюкози у процесах гліколізу та циклу трикарбонових кислот (цикл Кребса) забезпечує енергію у формі АТФ.

Ліпідний обмін. Ліпіди слугують довготривалим енергетичним резервом і є структурними компонентами клітинних мембран. Взаємозв'язок з білковим метаболізмом: деякі амінокислоти можуть трансформуватися в ацетил-КоА і бути використаними для синтезу жирних кислот. Взаємозв'язок з вуглеводним метаболізмом: глюкоза може бути джерелом гліцеролу для синтезу тригліцеролів. Взаємозв'язок з енергетичним метаболізмом: окиснення жирних кислот через β -окиснення забезпечує велику кількість АТФ.

Енергетичний обмін. Енергія, необхідна для життєдіяльності, отримується шляхом окиснення білків, жирів і вуглеводів. Взаємозв'язок з усіма видами метаболізму: енергетичний метаболізм інтегрує трансформації всіх основних біомолекул, забезпечуючи клітинам необхідну енергію.

Водно-сольовий обмін. Підтримання водно-електролітного балансу є критичним для гомеостазу риби. Взаємозв'язок з білковим метаболізмом: продукти розпаду білків, такі як аміак, виводяться разом з водою через зябра або нирки. Взаємозв'язок з енергетичним метаболізмом: робота трансмембранних іонних насосів, що регулюють концентрацію електролітів, потребує енергії у формі АТФ.

Гормональна регуляція обміну. Гормони координують різноманітні метаболічні процеси, забезпечуючи адаптацію до змінених умов середовища. Тиреоїдні гормони підвищують швидкість основного обміну, стимулюють синтез білків і окиснення жирів. Інсулін і глюкагон регулюють рівень глюкози в крові, впливають на синтез глікогену і мобілізацію жирів. Кортикостероїди відповідають за реакцію на стрес, впливають на метаболізм вуглеводів і білків.

Азотистий обмін. Риби виділяють надлишок азоту переважно у формі аміаку. Взаємозв'язок з білковим метаболізмом: дезамінування амінокислот призводить до утворення аміаку. Взаємозв'язок з водно-сольовим метаболізмом: виділення аміаку потребує достатньої кількості води для його розчинення і виведення. Взаємозв'язок з енергетичним метаболізмом: вуглецеві скелети амінокислот, що залишаються після дезамінування, можуть окислюватися для отримання енергії.

Вітамінний та мінеральний обмін. Вітаміни і мінерали необхідні для нормального перебігу метаболічних процесів. Вітаміни групи В є кофакторами у реакціях синтезу і розпаду амінокислот. Мінерали, такі як магній і залізо, беруть участь у процесах окисного фосфорилування.

Вплив зовнішніх чинників на метаболізм. Температура впливає на активність ферментів; при низьких температурах метаболізм сповільнюється. Кисневий режим: при недостатній кількості кисню активізується анаеробний метаболізм, що може призводити до накопичення молочної кислоти. Солоність: риби адаптують свій водно-сольовий обмін залежно від концентрації солей у воді.

Взаємозв'язок метаболізму з ростом і розмноженням. Білковий метаболізм активується під час росту і розвитку тканин. Ліпідний метаболізм: накопичення ліпідів є важливим для енерговитратних процесів, таких як нерест. Вуглеводний метаболізм забезпечує швидку енергію для фізичної активності і реакцій на стрес.

Роль мікробіоти в метаболізмі. Кишкова мікрофлора сприяє перетравленню їжі і синтезу деяких вітамінів. Збалансована мікрофлора підтримує імунну систему, впливає на загальний стан організму.

Взаємозв'язки між різними видами метаболізму в організмі риби забезпечують ефективне використання ресурсів і адаптацію до змінних умов середовища. Спільні метаболічні шляхи, такі як цикл трикарбонових кислот, об'єднують обмін білків, жирів і вуглеводів. Ці

процеси сприяють адаптації до середовища і риби здатні змінювати свій метаболізм у відповідь на температуру, солоність та інші чинники. Гормональна система і нервова регуляція координують метаболічні процеси для підтримання внутрішньої рівноваги.

Розуміння цих взаємозв'язків має важливе практичне значення для рибиництва, оскільки сприяє оптимізації умов утримання і годівлі для підвищення продуктивності риб.

Запитання та завдання:

1. Які основні взаємозв'язки між білковим, вуглеводним і ліпідним обміном?
2. Яка роль гормонів у регуляції метаболізму риб?
3. Як енергетичний обмін інтегрує трансформацію білків, жирів та вуглеводів?
4. Проаналізуйте вплив гормональної регуляції на метаболічні процеси в організмі риб, зокрема на взаємозв'язок між білковим, вуглеводним і ліпідним обміном.

13. БІОХІМІЯ СПОЛУЧНОЇ ТКАНИНИ РИБ

Сполучна тканина риб виконує важливі структурні та метаболічні функції, забезпечує опору, захист, морфогенез тканин, а також сприяє підтримці гомеостазу, забезпечує взаємодію між різними тканинами та органами. Крім того, сполучна тканина є резервуаром для поживних речовин, мінералів, і відіграє ключову роль в імунній відповіді, сприяє фагоцитозу та реакціям захисту від патогенів. Важливою функцією сполучної тканини є її участь у регенеративних процесах, з метою швидкої адаптації до пошкоджень.

У риб виділяють кілька основних типів сполучної тканини: волокниста, рихла, щільна, жирові та хрящові тканини. Кожен з цих типів має специфічні морфологічні та функціональні особливості. Волокниста сполучна тканина надає опору і форму, рихла тканина забезпечує просторове заповнення і пластичність, щільна тканина є основою сухожилля і зв'язок. Жирові тканини – депо енергетичних резервів, а хрящова тканина формує елементи скелету, важливі для забезпечення гнучкості і рухливості. Сполучна тканина становить до 30–40 % загальної маси риби, що підкреслює її важливість у підтримці структури і функціональності організму. Розташування та структура сполучної тканини варіюються залежно від її функціонального призначення. Наприклад, рихла тканина локалізується під шкірою, забезпечує еластичність і амортизацію, а щільна тканина є основним компонентом зв'язок і сухожилок, підвищує механічну стійкість.

Будова волокон сполучної тканини

Сполучна тканина риб характеризується наявністю колагенових та еластичних волокон, які визначають її фізико-механічні властивості. Колагенові волокна, що є основними елементами структурної матриці, формуються з білка колагену, який забезпечує високу міцність і стійкість до розтягнення. Колаген є потрійною гелікальною структурою, що надає волокнам високу стійкість до механічних деформацій (рис. 25).

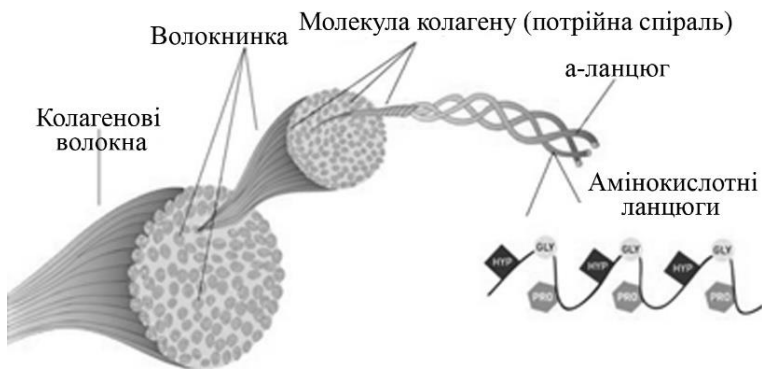


Рис. 25. Будова колагенового волокна.

Еластичні волокна, утворені білком еластином, забезпечують тканині пружність і здатність до відновлення форми після деформації. Це особливо важливо для риб, оскільки вони постійно перебувають у середовищі, що чинить гідродинамічний тиск. Еластичні властивості тканини сприяють маневреності та плавним рухам риби, що є критичним для виживання в природних умовах.

Хімічний склад та обмін речовин у сполучній тканині

Хімічний склад сполучної тканини риб включає органічні та неорганічні компоненти, які мають відносну пропорцію, що може варіювати залежно від фізіологічного стану риби та середовища її мешкання. Основними органічними компонентами є білки, зокрема колаген та еластин, глікопротеїни, протеоглікани та ліпіди. У сполучній тканині містяться катіони кальцію та магнію, котрі забезпечують стабільність тканини (табл. 18).

Таблиця 18. Склад та функції сполучної тканини риб

Компонент	Органічний/ Неорганічний	Функція
Колаген	Органічний	Забезпечення структурної міцності
Еластин	Органічний	Пружність і відновлення після деформації
Глікопротеїни	Органічний	Зв'язування волокон з клітинами
Протеоглікани	Органічний	Утримання води, гідратація тканини
Ліпіди	Органічний	Енергетичний резерв, формування мембран
Іони кальцію	Неорганічний	Міцність тканини, баланс мінералів
Іони фосфору	Неорганічний	Мінеральний обмін, стабільність тканини
Іони магнію	Неорганічний	Стабільність тканини
Вода	Неорганічний	Гнучкість, транспортування речовин

Колаген, як основний білок сполучної тканини, забезпечує її структурну міцність (табл. 19). *Глікопротеїни* і *протеоглікани* виконують важливу функцію зв'язування волокон з клітинами і підтримки водного балансу в тканині. *Протеоглікани*, що містять глікозаміноглікани, утримують велику кількість води, що сприяє гідратації і еластичності тканини. Ліпіди, присутні в сполучній тканині, виконують не лише роль енергетичного резерву, а й беруть участь у формуванні клітинних мембран. Неорганічні компоненти, такі як іони кальцію, фосфору та магнію, забезпечують міцність і стабільність тканини, а також підтримують баланс мінералів в організмі.

Таблиця 19. Хімічний склад сполучної тканини риб

Компонент	Кількісний вміст, %	Компонент	Кількісний вміст, %
Вода	60–80	Ліпіди	5–15
Суша речовина	20–40	Альбуміни	1–3
Колаген	25–35	Глобуліни	1–3
Еластин	5–10	Екстрактивні речовини	1–2
Протеоглікани	2–5	Зола	2–5

Вміст органічних і неорганічних компонентів може змінюватися залежно від умов навколишнього середовища, зокрема температури, солоності води, а також метаболічної активності риби. Вода становить значну частку сполучної тканини і забезпечує її гнучкість, транспортування поживних речовин і метаболітів, а також підтримку оптимальних умов для біохімічних реакцій.

Обмін речовин у сполучній тканині риб є складним процесом, який включає синтез і розпад білків, ліпідів і вуглеводів, що забезпечують її постійну адаптацію до змін зовнішнього середовища. Синтез колагену здійснюється фібробластами і потребує наявності вітаміну С, який є кофактором для гідроксилювання проліну та лізіну – ключових етапів у формуванні стабільної колагенової структури. Дефіцит вітаміну С призводить до зниження міцності колагенових волокон і порушення цілісності тканини. Розпад колагену регулюється колагеназами, специфічними ферментами, що забезпечують оновлення і ремоделювання сполучної тканини, зберігаючи її структурну функціональність. Метаболізм глікопротеїнів і протеогліканів є важливим для підтримки водного балансу та структурної цілісності тканини. Протеоглікани здатні зв'язувати значну кількість води, що підвищує гідратацію і пружність тканини. Крім того, взаємодія між органічними та неорганічними компонентами впливає на механічні властивості сполучної тканини, її здатність до регенерації та адаптації до змінних умов середовища. Депонування мінералів, таких як кальцій і фосфор, у сполучній тканині є важливим для підтримки мінерального обміну і забезпечення організму необхідними ресурсами під час росту та інших фізіологічних процесів. Завдяки цим метаболічним процесам сполучна тканина риб зберігає свою функціональність, забезпечуючи цілісність організму та адаптацію до мінливих умов середовища існування.

Запитання та завдання

1. Які основні типи сполучної тканини виділені у риб, і які їх функції?
2. Яка роль колагену та еластину в структурі сполучної тканини риб?
3. Які органічні та неорганічні сполуки входять до складу сполучної тканини риб?
4. Як впливає вітамін С на синтез колагену в сполучній тканині риб?
5. Порівняйте структуру та функції різних видів сполучної тканини у риб.

14. БІОХІМІЯ ХРЯЦОВОЇ ТКАНИНИ РИБ

Будова хрящової тканини

Хрящова тканина риб є важливою складовою їхнього опорно-рухового апарату, особливо у хрящових риб, таких як акули та скати. Вона виконує структурну функцію, забезпечує гнучкість, стійкість до механічних навантажень і підтримку форми тіла. Ця тканина слугує важливим елементом як для захисту органів, так і для полегшення

плавання. Хрящова тканина також зустрічається у скелетній системі інших видів риб, зокрема молодих кісткових риб, де вона є тимчасовим елементом під час остеогенезу, що важливо для нормального розвитку кісткової структури.

Окрім своєї структурної функції, хрящова тканина бере участь у збереженні енергії під час руху, оскільки її здатність до деформації та подальшого відновлення сприяє здатності накопичувати та віддавати енергію під час скорочення і розтягування м'язів. Ця особливість є надзвичайно важливою для риб, які мають підтримувати постійну плавучість і здійснювати швидкі рухи, особливо у хижих видів.

Хрящова тканина риб складається з клітин – *хондроцитів*, та міжклітинної речовини, що містить колагенові волокна і протеоглікани. Хондроцити розташовуються в спеціальних порожнинах, званих лакунами, рівномірно розподілених у межах матриксу. Ці клітини мають сферичну або овальну форму, а їх функціонування забезпечується комплексом сигнальних механізмів, що регулюють обмін речовин та підтримку гомеостазу у тканині. Міжклітинна речовина має гелеподібну консистенцію, що забезпечує еластичність і гнучкість хряща. Відсутність кровоносних судин у хрящовій тканині обумовлює особливий характер живлення клітин, яке відбувається шляхом дифузії поживних речовин через навколишню рідину.

Хондроцити мають важливу роль у підтримці структури матриксу шляхом синтезу та деградації його основних компонентів. Вони виробляють колагенові волокна, що забезпечують міцність, та протеоглікани, які відповідають за гідратацію тканини та її здатність витримувати стиснення. Процеси синтезу регулюються багатьма факторами росту та цитокінами, що визначає адаптацію хрящової тканини до зовнішніх механічних навантажень.

Хімічний склад хрящової тканини риб включає як органічні, так і неорганічні компоненти. Основними органічними речовинами є білки, зокрема *колаген*, який виступає головним структурним білком, що формує волокна матриксу. Колаген типу II є основним компонентом, що надає хрящу стійкість до розтягування, а також забезпечує його структурну цілісність. *Протеоглікани*, що складаються з глікозаміногліканів (наприклад, хондроїтинсульфату), здатні зв'язувати значну кількість води, що надає хрящу здатність витримувати механічні навантаження, зокрема стиснення. Вода,

зв'язана протеогліканами, становить до 70–80 % маси хрящової тканини, що надає їй високої гідrataції та сприяє ефективній амортизації (табл. 20).

Таблиця 20. Хімічний склад хрящової тканини риб

Компонент	Вміст, %	Функція
Вода	65–80	Гідrataція і пружність
Органічна речовина	20–25	Еластичність і гнучкість
Колаген	60–70	Формування волокнистої структури
Протеоглікани	30–40	Амортизаційні властивості
Неорганічна речовина	1–5	Вплив на механічні властивості

Інші білки, такі як *еластин*, присутні у невеликих кількостях і забезпечують додаткову еластичність хрящової тканини. Еластин надає тканині здатності до розтягування та відновлення після деформації, що є важливим для забезпечення плавних і ефективних рухів риб. До складу хряща також входять неколагенові білки, які виконують різноманітні регуляторні функції, зокрема сприяють ангиогенезу, забезпечують адгезію клітин і регулюють метаболізм матриксу.

Неорганічні компоненти хряща риб зазвичай представлені мінеральними речовинами, зокрема кальцієм і фосфатами, однак їхня концентрація значно нижча, ніж у кістковій тканині. Низька концентрація кальцію і фосфатів зменшує жорсткість хрящової тканини, що робить її більш еластичною та здатною витримувати деформації без пошкоджень (табл. 21).

Таблиця 21. Вміст мінеральних речовин у хрящовій тканині риб

Мінерал	Вміст (%)	Функція
Кальцій (Ca)	0,5–1,0	Формує низькомінералізовані структури
Фосфор (P)	0,3–0,8	Бере участь у стабільності матриксу
Магній (Mg)	0,1–0,3	Регулює метаболічні процеси
Натрій (Na)	0,1–0,2	Забезпечує осмотичний баланс

Завдяки високій еластичності хрящ здатний ефективно амортизувати навантаження, що виникають під впливом змін тиску, і знижувати ризик ушкоджень. Це особливо корисно для риб, які постійно переміщуються у воді з різними рівнями тиску, а також під час маневреного плавання, коли необхідно швидко змінювати напрямок або уникати перешкод. Гнучкість хряща допомагає

забезпечити плавні рухи, зберігаючи при цьому структурну цілісність скелетної системи. Низький вміст неорганічних речовин дозволяє хрящу зберігати гнучкість і легко відновлювати форму після деформації, що є ключовим чинником адаптації до постійних змін тиску в водному середовищі. Наприклад, у скатів і акул, які часто зустрічаються на великих глибинах, здатність хряща до швидкого відновлення форми дозволяє їм ефективно адаптуватися до змін гідростатичного тиску. У риб, які здійснюють швидкі маневри, такі як тунці, еластичність хряща обумовлює плавні зміни напрямку руху, що є важливим для виживання та уникнення хижаків.

Обмін речовин у хрящовій тканині

Метаболізм у хрящовій тканині риб характеризується низьким рівнем кровопостачання, що обумовлює особливості обміну речовин. Основним джерелом поживних речовин для хондроцитів є синовіальна рідина або міжтканинна рідина, з якої необхідні метаболіти дифундують у тканину. Хондроцити активно синтезують колаген і протеоглікани, забезпечуючи відновлення та підтримку структурної цілісності матриксу. Ці клітини також виробляють ферменти, що беруть участь у деградації компонентів матриксу, таким чином підтримуючи баланс між синтезом і деградацією, що необхідно для нормальної функції хряща.

Обмін глюкози в хондроцитах відбувається переважно анаеробним шляхом, що пов'язано з обмеженим доступом кисню через відсутність кровоносних судин. Анаеробний гліколіз призводить до утворення молочної кислоти, яка накопичується в тканині, проте завдяки постійній дифузії видаляється з хряща. Хондроцити мають адаптивні механізми, що дозволяють їм виживати в умовах гіпоксії, включаючи високу активність ферментів анаеробного метаболізму та ефективну систему буферизації кислих продуктів обміну.

Хрящова тканина риб має обмежену здатність до регенерації, оскільки хондроцити повільно діляться, а швидкість синтезу матриксу залишається низькою. Однак процеси регенерації у риб є ефективнішими, ніж у наземних тварин, що зумовлено особливостями їхнього метаболізму та впливом водного середовища, яке знижує механічне навантаження на пошкоджену тканину, сприяючи відновленню. Висока гідратація матриксу, а також наявність певних

факторів росту в навколишній рідині можуть сприяти процесам регенерації, полегшуючи відновлення структурної цілісності хряща після ушкоджень.

У риб існують механізми регуляції активності хондроцитів, які дозволяють підвищувати синтез протеогліканів і колагену у відповідь на підвищене навантаження або пошкодження тканини. Це дає їм змогу краще адаптуватися до змін умов середовища, таких як гідростатичний тиск, що особливо актуально для морських видів, які можуть занурюватися на значні глибини.

Запитання та завдання

1. Яка роль хрящової тканини у забезпеченні рухливості та гнучкості риб?
2. Які основні компоненти хрящової тканини риб, і яка їхня роль?
3. Які особливості метаболізму характерні для хрящової тканини риб?
4. Охарактеризуйте хімічний склад хрящової тканини риб, пояснивши значення кожного з компонентів для функціонування тканини.

15. БІОХІМІЯ КІСТКОВОЇ ТКАНИНИ РИБ

Будова та хімічний склад кісткової тканини

Кісткова тканина риб є ключовою складовою їхнього опорно-рухового апарату, що забезпечує захист внутрішніх органів, підтримку форми тіла та сприяє рухливості. Вона характеризується комбінацією органічної матриці та неорганічних мінералів, що надають їй міцність і жорсткість. На відміну від наземних хребетних, кістки риб мають вищий вміст води та нижчий ступінь мінералізації, що забезпечує підвищену гнучкість і знижує масу тіла, полегшуючи плавання. Це особливо важливо для адаптації до життя у водному середовищі, де забезпечення оптимальної плавучості та зменшення енерговитрат на рух є вирішальними чинниками для виживання. Гнучкість кісткової тканини дає можливість риbam ефективно маневрувати у воді, допомагаючи уникати хижаків та полювати на здобич.

Кісткова тканина риб складається з органічних і неорганічних компонентів, що разом обумовлюють необхідні механічні та хімічні властивості. Органічна матриця переважно складається з колагенових волокон, які забезпечують еластичність і стійкість до розтягування. Колаген становить близько 30–40 % органічної частини і формує каркас кістки, на який відкладаються мінерали. Окрім колагену, до

складу органічної матриці входять протеоглікани та інші білки, що здійснюють зв'язок з мінеральними компонентами та сприяють структурній цілісності тканини. Протеоглікани також впливають на водний баланс кісткової тканини, що є важливим у контексті адаптації до змін тиску водного середовища.

Неорганічна складова представлена переважно *гідроксиапатитом* – кристалічним мінералом, який складається з кальцію та фосфору і становить 60–70 % сухої маси кісткової тканини. Гідроксиапатит відповідає за жорсткість і міцність кісток, забезпечуючи їх стійкість до механічних навантажень. Крім кальцію і фосфору, до неорганічної фракції входять також магній, натрій, калій і фтор, що надають кістковій тканині додаткові фізико-хімічні властивості. Так, магній сприяє стабілізації кристалічної структури гідроксиапатиту, тоді як натрій і калій беруть участь у регуляції осмотичних процесів (табл. 22).

Поєднання твердого мінералу та гнучкого колагену робить кістку твердішою, ніж хрящ, але при цьому вона не стає крихкою.

Таблиця 22. Вміст мінеральних речовин у кістковій тканині риб

Мінерал	Вміст, %	Функція
Кальцій (Ca)	36–38	Участь у формуванні твердості
Фосфор (P)	17–18	Забезпечує міцність
Магній (Mg)	0,5–1,0	Впливає на кристалізацію та обмін речовин
Натрій (Na)	0,4–0,8	Регулює осмотичний баланс
Калій (K)	0,2–0,4	Допоміжний елемент метаболічних процесів
Фтор (F)	0,1–0,2	Зміцнює структуру тканин

Структурними компонентами кісткової тканини також є остецити, остеобласти та остеокласти. *Остеобласти* – це клітини, які відповідають за синтез нової органічної матриці та процеси мінералізації. Вони виробляють колаген та інші компоненти, необхідні для утворення кісткової тканини. *Остеоцити* – це остеобласти, що були інкапсульовані у мінералізованій матриці та перетворилися на зрілі клітини. Вони відіграють важливу роль у підтриманні гомеостазу кісткової тканини, беручи участь в обміні речовин між кістковою тканиною та кров'ю. Остеокласти, навпаки, відповідають за резорбцію кісткової тканини – вони руйнують стару або пошкоджену кісткову тканину, дозволяючи її заміну на нову. Ці клітини працюють у тісній взаємодії, постійно перебудовуються та адаптуються до змінних умов.

Процеси мінералізації кісткової тканини

Мінералізація кісткової тканини – це складний біохімічний процес, який включає відкладення неорганічних речовин в органічну матрицю кістки. У риб цей процес здійснюється з участю спеціалізованих клітин – остеобластів, що відповідають за синтез органічної матриці, та остеоцитів, які беруть участь у підтриманні гомеостазу тканини. Остеобласти спочатку синтезують органічну матрицю, яка згодом насичується іонами кальцію та фосфату, що осаджуються у формі гідроксиапатиту, забезпечуючи ущільнення кісткової тканини. Формування нуклеаційних центрів є критичною стадією мінералізації, оскільки саме навколо них концентруються мінеральні компоненти, що забезпечує розвиток кристалічної структури.

Процес мінералізації кісток риб відіграє важливу роль у підтриманні механічної стійкості тканини, особливо в умовах середовища з варіативним вмістом мінеральних речовин. Ступінь мінералізації кісткової тканини залежить від виду риби, екологічних умов та стадії розвитку. Під час періодів інтенсивного росту мінералізація активізується, у разі чого зміцнюється кісткова система та забезпечується стабільність скелета.

Особливе значення мінералізація має під час нересту, коли риби потребують додаткових ресурсів для формування ікри. У цей період може відбуватися часткова демінералізація кісткової тканини для мобілізації кальцію та фосфору, необхідних для розвитку ембріонів. Отже, мінералізація кісткової тканини є динамічним процесом, що адаптується до метаболічних потреб організму на різних етапах його життєвого циклу.

Обмін речовин у кістковій тканині

Кісткова тканина риб є високодинамічною системою, що постійно перебудовується впродовж життя організму. Цей процес контролюється трьома основними типами клітин: остеобластами, остеоцитами та остеокластами. *Остеобласти* відповідають за синтез нової органічної матриці та процеси мінералізації. Вони виробляють колаген та інші компоненти, необхідні для утворення кісткової тканини, а також ініціюють процес мінералізації шляхом виділення ферментів, що сприяють відкладенню мінералів. *Остеоцити* – це остеобласти, що були інкапсульовані у мінералізованій матриці та

перетворилися на зрілі клітини. Вони відіграють важливу роль у підтриманні гомеостазу кісткової тканини, беруть участь у регуляції обміну речовин між кістковою тканиною та кров'ю, а також здійснюють механічний контроль, реагують на зміну навантаження. *Остеокласти*, навпаки, є клітинами, що відповідають за резорбцію кісткової тканини – вони руйнують стару або пошкоджену кісткову тканину, дозволяють їй заміну на нову. Співвідношення активності цих клітин визначає загальний баланс формування і руйнування кісткової тканини, що забезпечує адаптацію до змінних умов навантаження, наприклад, зміну течії води, зміну глибини, підвищений тиск на кістки через активне плавання, зміни температури води, а також стресові чинники, такі як наявність хижаків або нестача їжі.

Кальцій і фосфор, що є основними мінеральними компонентами кісткової тканини, перебувають у стані динамічного обміну між кісткою та кров'ю. Цей процес регулюється за допомогою гормонів, таких як *кальцитонін* і *паратгормон*, які контролюють рівень кальцію в організмі. Наприклад, під час нересту рівень кальцію у крові може значно підвищуватися, що необхідно для формування ікринок, і в цей час остеокласти активніше руйнують кісткову тканину, забезпечують організм необхідними мінералами. Це свідчить про тісний зв'язок між метаболічними потребами організму та регуляцією кісткового обміну.

Важливу роль в обміні речовин у кістковій тканині відіграє вітамін D, оскільки він сприяє ефективному засвоєнню кальцію з їжі. Дефіцит вітаміну D може призвести до порушення мінералізації та ослаблення кісток, що особливо критично для молодих риб у період активного росту. Крім того, інші гормони, такі як *соматотропін* (гормон росту) та *інсуліноподібний фактор росту*, також впливають на метаболізм кісткової тканини, стимулюють синтез нової кісткової маси.

Кісткова тканина риб є складною та динамічною структурою, яка поєднує органічні та неорганічні компоненти для забезпечення необхідних фізико-хімічних властивостей. Процеси мінералізації та метаболізму в кістковій тканині дозволяють підтримувати її функціональну цілісність та адаптуватися до змін навколишнього середовища, включаючи різні рівні солоності, температури та тиску, що є важливими для їхнього виживання та розвитку. Так, риби, які живуть у солоній воді, мають підвищену концентрацію мінералів у кістковій тканині для протидії високому осмотичному тиску, тоді як

глибоководні риби адаптуються до екстремальних тисків шляхом зміни мінералізації та збереження гнучкості кісток. Крім механічної ролі, кісткова тканина виконує також функцію резервуара мінералів, необхідних для підтримання гомеостазу та метаболічних процесів, що забезпечують життєздатність організму на всіх стадіях його розвитку.

Запитання та завдання

1. Яка роль кісткової тканини у забезпеченні рухливості та захисту риб?
2. Який хімічний склад кісткової тканини риб?
3. Що таке мінералізація кісткової тканини, і які процеси її регулюють у рибі?
4. Яка роль вітаміну D в метаболізмі кісткової тканини риб?
5. Охарактеризуйте процеси мінералізації кісткової тканини риб і поясніть, як вони адаптуються до умов солоності та глибини води.

16. БІОХІМІЯ ПОКРИВНИХ ТКАНИН

Шкіра риб

Покривні тканини риб виконують важливі захисні та регуляторні функції, забезпечують бар'єр між внутрішнім середовищем організму та зовнішнім водним середовищем. Основними компонентами покривних тканин є шкіра та луска, кожна з яких має специфічний хімічний склад і функціональні особливості.

Шкіра риб є складною анатомічною структурою, яка виконує численні фізіологічні функції, такі як фізичний і хімічний захист, участь у метаболічних процесах та функція сенсорного органу. Шкіра риб складається з декількох шарів, зокрема епідермісу, дерми та слизового покриття, кожен із яких має свої специфічні біохімічні властивості, що дозволяють рибі успішно функціонувати в умовах водного середовища.

Шкіра різних видів риб демонструє значну варіабельність у своїй товщині та будові, що є результатом адаптації до конкретного середовища проживання та способу життя. Наприклад, товщина шкіри хрящових риб (таких як акули та скати) може досягати 1–2 мм і характеризується наявністю плакоїдної луски, що забезпечує підвищений захист та зниження тертя під час руху. У кісткових риб товщина шкіри варіює від 0,2 до 1 мм, залежно від виду та середовища існування. У риб, що мешкають на великих глибинах або в умовах сильної течії, шкіра зазвичай є товстішою, що забезпечує кращий

захист від механічних пошкоджень. Водойми з низьким вмістом кисню сприяють розвитку тонкої шкіри для полегшення газообміну. У хімічному складі найбільша частка припадає на колаген (табл. 23).

Таблиця 23. Хімічний склад шкіри риб

Компонент	Вміст, %	Компонент	Вміст, %
Вода	60–70	Глікопротеїни	1–3
Колаген	20–30	Ліпіди	1–2
Еластин	2–5	Мінеральні речовини	1–2

Епідерміс риб є складним багатошаровим епітеліальним шаром, який складається з декількох типів клітин, що виконують різні функції. Окрім кератиноцитів і мукоцитів, епідерміс містить клубкові клітини, які беруть участь у іонному обміні, регулюючи концентрацію іонів натрію та хлору. Також у складі епідермісу присутні гранулоцити, які відіграють важливу роль у загоєнні ран і регенерації тканин завдяки виділенню факторів росту та інших біоактивних речовин.

Глікопротеїни та муцини, що синтезуються мукоцитами, можуть змінювати свій склад залежно від фізіологічного стану риби та зовнішніх умов, а також оптимізувати захисні властивості епідермісу. В епідермісі виявлені антибактеріальні пептиди, такі як дефензини, що забезпечують природний імунітет і захищають організм від патогенів. Основними клітинами епідермісу є кератиноцити, які синтезують кератин – фібрилярний білок, що надає шкірі механічну міцність та еластичність.

Дерма є середнім шаром шкіри, який складається з щільної мережі колагенових волокон, що забезпечують гнучкість та механічну міцність. Колаген, основний білок дерми, становить приблизно 70 % сухої маси цього шару і формує високоорганізовану сітку, яка забезпечує структурну підтримку та захист внутрішніх органів. Крім колагену, дерма містить еластин, що відповідає за еластичність шкіри, що особливо важливо для маневрування риб у воді.

У дермі знаходяться пігментні клітини – *хроматофори*, які відповідають за забарвлення риб. Хроматофори поділяються на кілька типів: меланофори (чорний або коричневий пігмент), ксантофори (жовтий пігмент), еритрофори (червоний пігмент) та іридофори (відбиваючі кристали гуаніну, що створюють сріблястий блиск).

Меланофори містять меланін – чорний або коричневий пігмент, що відповідає за темні відтінки. Меланін синтезується з амінокислоти тирозину під дією ферменту тирозинази. *Ксантофори* містять жовті пігменти, такі як каротиноїди. Каротиноїди надходять з їжею і накопичуються в ліпідних краплях всередині клітин. *Еритрофори* відповідають за червоне забарвлення завдяки наявності каротиноїдів, зокрема астаксантину. Як і ксантофори, еритрофори накопичують пігменти з їжі. *Іридофори (гуанофори)* містять кристали гуаніну, які відбивають світло, створюючи сріблястий або райдужний ефект. Ці кристали розташовані в цитоплазмі іридофорів і можуть змінювати орієнтацію, впливаючи на відбивання світла. *Лейкофори* містять кристали пурину, які розсіюють світло, надаючи білий відтінок. Вони подібні до іридофорів, але відрізняються структурою кристалів. *Ціанофори* рідкісні у риб, містять сині пігменти, такі як фікобіліни.

Хімічний синтез пігментів є багатоступеневим ферментативним процесом. Меланін утворюється з амінокислоти тирозину шляхом дії ферменту тирозинази, що окиснює тирозин до дофахінону, з подальшою полімеризацією в меланін. Каротиноїди синтезуються з ізопренових одиниць через шлях мевалонату, де ферменти регулюють конденсацію ізопренових блоків. Гуанін синтезується через пуриновий шлях, який включає ферменти, що каталізують синтез пуринових нуклеотидів. Хроматофори виконують функції камуфляжу, регуляції температури та забезпечення комунікації між особинами.

Забарвлення риб може змінюватися під впливом різних чинників, таких як освітлення, температура та емоційний стан, що свідчить про складні механізми регуляції пігментації.

Слизове покриття шкіри риб має критичне значення для виживання у водному середовищі. Воно складається з води (приблизно 90 %), глікопротеїнів, ліпідів, ферментів та неорганічних речовин. *Глікопротеїни* – це складні молекули, які складаються з білкової частини, ковалентно зв'язаної з вуглеводними ланцюгами. Основними глікопротеїнами слизу є муцини, які забезпечують його в'язкість і здатність утримувати воду.

Слиз містить ферменти, зокрема *лізоцим*, який розщеплює клітинні стінки бактерій, забезпечуючи антибактеріальний захист. Також у слизу виявлені протеази, які допомагають руйнувати білкові компоненти патогенів, і пероксидази, що окислюють органічні сполуки

для дезінфекції. Глікопротеїни слизу утворюють складні гідратовані структури, що зв'язують воду і забезпечують його в'язкість. Крім того, імуноглобуліни, присутні в складі слизу, забезпечують додатковий захист від патогенів.

Хімічний склад слизу варіює залежно від умов середовища існування риб. У риб, що мешкають у солоній воді, слиз містить більше іонів натрію та хлору, що допомагає підтримувати осмотичний баланс і захищає від дегідратації. У прісноводних риб у слизі більше кальцію та магнію, що сприяє зниженню проникності шкіри. У теплих водах слиз має вищий вміст ліпідів для захисту від підвищеної мікробної активності, тоді як у холодних водах слиз багатший на білки, що забезпечують підвищену в'язкість та захист від механічних ушкоджень.

Луска риб

Луска є похідним дерми і служить додатковим захистом для риб та є невід'ємним компонентом покривних тканин риб і виконує численні захисні функції. Існує кілька типів луски. *Цтеноїдна луска* (круглі риби, такі як окуні) характерна для більшості кісткових риб, має зубчастий край, що забезпечує кращу гнучкість та зменшує турбулентність під час плавання. *Циклоїдна луска* (лососеві, коропові риби) має гладкий край і зустрічається у таких риб, як коропові. *Ганоїдна луска* характерна для давніх видів риб, таких як осетрові, і містить ганоїн – речовину, що надає лусці блиску та додаткової твердості. *Плакоїдна луска* (хрящові риби, такі як акули та скати) має форму зубців, що нагадують маленькі зуби, з гострим кінчиком, орієнтованим назад. Її поверхня має шар емалі, що забезпечує гладкість і зменшує тертя.

Луска розташована таким чином, що забезпечує максимальний захист при мінімальному обмеженні рухливості, що є важливим для ефективного плавання. Вона формується з дермального шару шкіри і складається з органічних (колаген, кератин, фібронектин та інші білки) і неорганічних компонентів (гідроксиапатит), що забезпечують її міцність і захисні властивості.

Колаген в лусці утворює триспиральну структуру, що забезпечує високу механічну стабільність. Метаболічні процеси, пов'язані з колагеном, включають його синтез та ремоделювання відповідно до потреб організму, наприклад, під час росту чи відновлення

пошкоджених ділянок. Кератин забезпечує додаткову міцність, а фібронектин відіграє важливу роль у клітинній адгезії та взаємодії з іншими білками, сприяючи цілісності структури луски. Фібронектин є глікопротеїном, що складається з двох поліпептидних ланцюгів, з'єднаних дисульфідними зв'язками. Його структура включає домени, що зв'язуються з колагеном, гепарином, інтегринами. *Інтегрини* – трансмембранні передатчики позаклітинних сигналів, котрі являють собою родину поверхневих рецепторів, що забезпечують як міжклітинну адгезію, так і взаємодію клітин з матриксом. Така взаємодія забезпечує адгезивні властивості та координацію функцій.

Неорганічна частина луски представлена переважно гідроксиапатитом – мінералом, що містить кальцій та фосфат (табл. 24). Цей мінерал забезпечує лусці твердість і здатність протистояти механічним впливам. Іони кальцію та фосфату можуть мобілізуватися з луски під час дефіциту цих елементів у воді, що робить луску важливим резервуаром мінералів для риби.

Таблиця 24. Хімічний склад луски риби

Компонент	Вміст, %	Компонент	Вміст, %
Вода	10–20	Пігменти	1–3
Колаген	30–40	Інші білки	1–2
Гідроксиапатит	40–50	Ліпіди	0,5–1

Біохімія покривних тканин риби є складною та взаємопов'язаною системою, що включає взаємодію білків, ліпідів, ферментів та інших біомолекул. Ці тканини забезпечують захист, підтримку гомеостазу та адаптацію риби до умов середовища.

Запитання та завдання

1. Які основні функції забезпечують покривні тканини риби?
2. Яка роль глікопротеїнів у складі шкіри риби, і як вони впливають на її функціональні властивості?
3. Яка роль хромофорів у забарвленні риби, і як вони впливають на адаптацію до навколишнього середовища?
4. Охарактеризуйте основні шари шкіри риби, їх хімічний склад та функції, що пояснюють значення кожного шару в захисті та адаптації риби.
5. Проаналізуйте особливості будови та складу луски риби, порівнявши різні типи луски і пояснивши, як вони сприяють захисту та гнучкості риби.

17. БІОХІМІЯ ОРГАНІВ ТРАВНОЇ СИСТЕМИ

Потреби риб у поживних речовинах

Риби є гетеротрофними організмами, що потребують надходження основних поживних речовин з їжею для забезпечення свого оптимального росту, розвитку та фізіологічних функцій. Ці речовини включають білки, жири, вуглеводи, вітаміни та мінерали. Харчові потреби риб варіюються залежно від виду, віку, фізіологічного стану, температури води та інших чинників навколишнього середовища.

Білки є ключовими компонентами раціону риб, необхідними для синтезу тканин, ферментів, гормонів і імунних білків. Вони складаються з амінокислот, серед яких є незамінні, що не синтезуються організмом риби і повинні надходити з їжею. Особливу увагу слід приділяти наявності таких амінокислот, як лізин, метіонін, треонін і валін, які мають критичне значення для росту та загального стану риб. Оптимальний рівень білка в раціоні може варіювати від 25 % до 55 %, залежно від виду риб і їхнього віку.

Жири відіграють важливу роль як джерела енергії та незамінних жирних кислот, таких як омега-3 та омега-6, що є необхідними для нормального розвитку, функціонування клітинних мембран, росту та репродукції риб. Жири також відіграють важливу роль у підтримці імунної системи. Високоякісні джерела жиру, такі як риб'ячий жир, забезпечують риб необхідними жирними кислотами. Зазвичай частка жиру в раціоні становить 5–15 %.

Вуглеводи виконують допоміжну роль як джерело енергії для риб, оскільки їх здатність засвоювати вуглеводи є обмеженою. Надмірне споживання вуглеводів може призвести до накопичення жиру та порушень обміну речовин, тому їх кількість у раціоні повинна бути ретельно контрольованою. Вуглеводи можуть забезпечувати до 20 % енергетичної потреби, проте цей рівень залежить від виду риби та її здатності засвоювати певні типи вуглеводів, такі як крохмаль.

Вітаміни є критичними для підтримки метаболічних процесів, росту та розвитку риб. Вони поділяються на водорозчинні (вітаміни групи В, вітамін С) та жиророзчинні (вітаміни А, D, Е, К). Вітаміни групи В беруть участь у метаболізмі білків, жирів і вуглеводів, тоді як вітамін С є необхідним для формування сполучної тканини та зміцнення імунітету. Вітамін А відповідає за зір та нормальний ріст,

вітамін D – за обмін кальцію та фосфору, а вітамін E діє як антиоксидант, захищаючи клітини від оксидативного стресу.

Мінерали є необхідними для підтримки осморегуляції, формування кісткової тканини, а також для нормального функціонування нервової та м'язової систем. Кальцій і фосфор є найважливішими мінералами для скелетної структури риб, тоді як мікроелементи, такі як залізо, цинк, мідь і йод, необхідні для ферментативної активності та синтезу гормонів. В умовах аквакультури важливо забезпечити адекватний баланс макро- і мікроелементів у раціоні риб.

Збалансоване харчування, що враховує потреби у білках, жирах, вуглеводах, вітамінах і мінералах, є ключовим чинником для забезпечення оптимального росту, здоров'я та високої продуктивності риб, особливо в умовах аквакультури, де природні джерела поживних речовин можуть бути обмеженими.

Органи травної системи та їх біохімія

Травна система риб складається з комплексу органів, що забезпечують ефективне перетравлення і засвоєння поживних речовин, необхідних для підтримання гомеостазу та життєдіяльності організму. Основні органи травної системи включають ротову порожнину, стравохід, шлунок, кишечник, а також допоміжні залози, такі як печінка та підшлункова залоза (рис. 26).

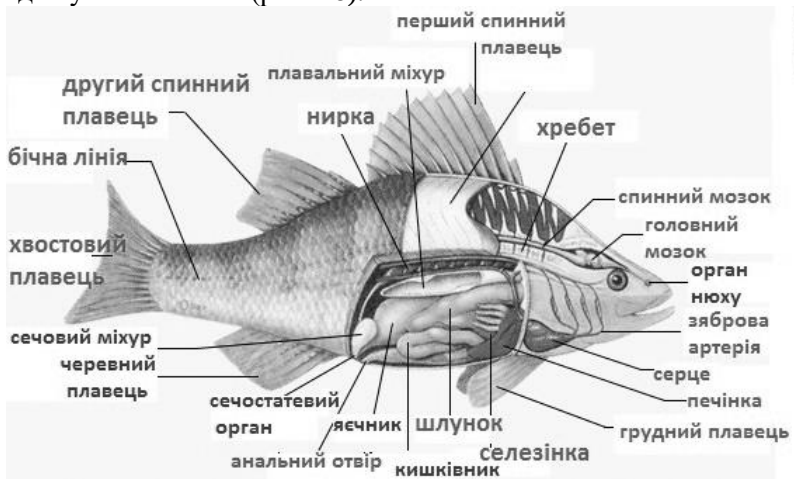


Рис. 26. Схема будови риб.

Кожен з цих органів виконує специфічну функцію у процесі травлення, який супроводжується численними біохімічними реакціями, що є критично важливими для забезпечення енергетичного та метаболічного балансу.

Ротова порожнина. У ротовій порожнині розпочинається початковий етап травлення, який включає механічну фрагментацію їжі та її зволоження слизом. У деяких видів риб слина містить ферменти, такі як амілази, що ініціюють гідроліз полісахаридів. Проте у більшості риб цей етап переважно характеризується механічною обробкою їжі. Ротова порожнина забезпечує первинне захоплення та транспортування їжі до стравоходу, створюючи умови для подальшого її перетравлення.

Стравохід. Стравохід є м'язовим трубчастим органом, що з'єднує ротову порожнину зі шлунком. Він має добре розвинені м'язові стінки, які забезпечують активну перистальтику для проштовхування їжі. Біохімічні зміни на цьому етапі є мінімальними, однак виділення слизу слизовою оболонкою стравоходу сприяє змащуванню їжі, полегшує її транспортування та запобігає механічним пошкодженням його стінок.

Шлунок. Шлунок у більшості риб є основним місцем протеолізу, де відбувається первинне розщеплення білків. Секреція хлоридної кислоти (HCl) забезпечує зниження pH середовища до оптимального рівня для активації пепсину, який каталізує гідроліз білкових молекул до пептидів. Низьке значення pH також виконує бактерицидну функцію, що знижує ризик інфікування патогенними мікроорганізмами, які можуть потрапити з їжею. Шлунок, таким чином, є критично важливим для забезпечення ефективного перетравлення білків та захисту організму від інфекцій.

Кишечник. Кишечник риб складається з тонкого та товстого відділів, які виконують різні функції у процесі травлення та всмоктування. Тонкий кишечник є основним місцем ферментативного розщеплення білків, жирів і вуглеводів під дією ферментів, що виділяються підшлунковою залозою та кишечником. Ліпази здійснюють гідроліз тригліцеролів до жирних кислот і гліцеролу, амілази каталізують розщеплення полісахаридів до моносахаридів, а протеази доводять гідроліз білків до вільних амінокислот. У товстому кишечнику відбувається реабсорбція води та електролітів, а також формування калових мас. Кишечник також містить мікробіоту, яка

відіграє важливу роль у ферментації залишкових речовин та синтезі деяких біологічно активних сполук.

Печінка. Печінка є ключовим органом метаболічної регуляції та детоксикації, а також важливим елементом травної системи риб. Вона синтезує жовч, яка є необхідною для емульгування ліпідів, що забезпечує доступність субстратів для ліпаз. Крім того, печінка виконує численні метаболічні функції, включаючи глікогеноліз, глікогенез, глюконеогенез та синтез білків плазми крові. Вона бере участь у детоксикації ксенобіотиків та зберігає резерви мікроелементів і вітамінів. Біохімічні процеси в печінці мають ключове значення для підтримання метаболічної рівноваги та забезпечення енергетичних потреб організму.

Хімічний склад печінки різних видів риб, зокрема вміст води, білків, жирів та зольних речовин залежить від виду риби (табл. 25).

Таблиця 25. Хімічний склад печінки риб

Вид риби	Вода, %	Білки, %	Жири, %	Зольні речовини, %
Тріска	70–74	6–9	18–22	1,2–1,5
Палтус	65–68	8–10	25–30	1,0–1,3
Осетер	60–65	10–12	20–25	1,5–1,8
Скумбрія	68–72	7–9	20–24	1,1–1,4
Лосось	66–70	8–10	22–26	1,2–1,5
Сардина	69–73	7–9	19–23	1,0–1,3

Печінка риб розташована в черевній порожнині та має часточкову будову. У кісткових риб вона зазвичай складається з однієї до трьох часточок, тоді як у хрящових риб може мати три часточки. Відносна маса печінки у кісткових риб становить 1–8 % від маси тіла, що менше, ніж у хрящових риб.

Підшлункова залоза. Підшлункова залоза є змішаною залозою зовнішньої та внутрішньої секреції. Вона синтезує і виділяє широкий спектр травних ферментів, таких як трипсин, хімотрипсин, амілаза та ліпаза, що беруть участь у гідролізі білків, вуглеводів та жирів у тонкому кишечнику. Крім цього, підшлункова залоза синтезує гормони інсулін і глюкагон, які регулюють рівень глюкози в крові. Інсулін сприяє зниженню концентрації глюкози в крові шляхом стимуляції її захоплення клітинами та використання у процесах глікогенезу, тоді як

глюкагон сприяє підвищенню рівня глюкози внаслідок стимуляції глікогенолізу та глюконеогенезу.

Органи травної системи риб тісно взаємодіють для забезпечення ефективного перетравлення їжі та засвоєння поживних речовин. Кожен орган має специфічні функції, які супроводжуються складними біохімічними процесами, що забезпечують метаболічну інтеграцію та підтримку гомеостазу. Глибоке розуміння біохімічних аспектів функціонування травної системи риб є важливим для оптимізації умов годування у рибництві, а також для оцінки впливу зовнішніх чинників на фізіологічний стан та продуктивність риб.

Травні ферменти риб

Основні травні ферменти риб поділяються на три групи: *протеолітичні, ліполітичні та амілолітичні*.

Протеолітичні ферменти гідролізують білки до пептидів та амінокислот. *Пепсин* виділяється у шлунку, активується в кислому середовищі. *Трипсин* і *хімотрипсин* секретуються підшлунковою залозою, продовжують розщеплення білків до амінокислот. *Карбоксипептидази* завершують гідроліз білків до вільних амінокислот.

Ліполітичні ферменти розщеплюють ліпіди до жирних кислот та спиртів. *Ліпаза* виробляється підшлунковою залозою та гідролізує тригліцероли до гліцеролу та жирних кислот. *Фосфоліпаза* руйнує фосфоліпіди до лізофосфоліпідів та жирних кислот.

Амілолітичні ферменти беруть участь у деструкції вуглеводів. Панкреатична *амілаза*, розщеплює крохмаль і глікоген до мальтози. *Мальтаза* завершує гідроліз мальтози до глюкози. *Целюлаза* у деяких видів риб допомагає розщеплювати клітковину, але її активність низька або залежить від симбіотичних бактерій.

Нуклеази гідролізують нуклеїнові кислот до нуклеотидів.

Запитання та завдання

1. Яка роль шлунку в процесі травлення риб і які біохімічні процеси відбуваються в цьому органі?
2. Які травні ферменти виділяються підшлунковою залозою, і яку роль вони змінюють у травленні?
3. Опишіть процеси перетравлення білків, жирів і вуглеводів у травній системі риб, пояснивши роль кожного органу в цьому процесі.
4. Проаналізуйте вплив вітамінів та мінералів на метаболічні процеси в рибі, вказавши, які саме вітаміни та мінерали є складовими для росту та розвитку риби.

18. БІОХІМІЯ ВИДІЛЬНОЇ СИСТЕМИ РИБ

Склад видільної системи риб

Видільна система риб відіграє ключову роль у підтримці гомеостазу, забезпечує ефективне виведення продуктів метаболізму, регуляцію водно-сольового балансу та підтримання оптимального кислотно-лужного рівня. Біохімічні процеси, що здійснюються видільною системою, критично важливі для адаптації риб до специфічних умов водного середовища, забезпечують фізіологічну рівновагу між організмом та зовнішнім середовищем. Видільна система також відповідає за елімінацію токсичних метаболітів, що особливо важливо для збереження життєздатності риб в умовах динамічного середовища. Видільна система риб складається з наступних основних компонентів.

Нирки – основний орган виділення продуктів метаболізму. У риб нирки мають мезонефричну будову, яка включає численні нефрони, що здійснюють фільтрацію крові, реабсорбцію і секрецію. Нефрон складається з таких основних структур, як *клубочок (гломерула)* – це мережа капілярів, де відбувається фільтрація крові. Клубочок оточений *капсулою Боумена*, яка збирає первинну сечу. *Проксимальний каналець* виконує реабсорбцію води, глюкози, амінокислот та іонів. *Петля Генле* відповідальна за створення осмотичного градієнта, що забезпечує концентрацію сечі. *Дистальний каналець* здійснює регуляцію концентрації іонів і кислотно-лужного балансу через процеси секреції та реабсорбції. *Збірна трубочка* транспортує кінцеву сечу до сечоводів, де вона зберігається або видаляється.

Нирки риб на 80–85 % складаються із води, решта – 15–20 % сухий залишок (табл. 26).

Таблиця 26. Хімічний склад нирок риб

Компонент	Вміст, % від сухої маси	Електроліт	Вміст, мкмоль/г сухої маси
Вода	80–85	Натрій (Na)	120–150
Білки	10–12	Калій (K)	20–30
Ліпіди	2–4	Кальцій (Ca)	10–15
Вуглеводи	0,5–1	Магній (Mg)	5–10

У порівнянні з наземними тваринами, нефрони риб мають менш складну будову, що відображає специфіку водного середовища. Основні етапи роботи нефрону включають гломерулярну фільтрацію, реабсорбцію та секрецію.

Гломерулярна фільтрація – первинна фільтрація крові з утворенням первинної сечі. Обсяг фільтрації залежить від виду риби і середовища проживання. Первинна сеча містить воду, електроліти (натрій, калій, кальцій, магній), глюкозу, амінокислоти, сечовину, креатинін та інші метаболіти. Цей процес забезпечує видалення надлишкових речовин з крові та утворення первинного фільтрату.

Під час *реабсорбції* нирки повертають у кров важливі речовини, такі як глюкоза, амінокислоти та електроліти, внаслідок чого здатні ефективно використовувати поживні речовини й підтримувати гомеостаз.

Секреція – активне виділення продуктів метаболізму, що не були видалені під час фільтрації, забезпечує додатковий механізм регуляції рівня токсичних сполук та підтримки гомеостазу.

Зябра виконують важливу роль у виділенні аміаку шляхом дифузії. Зябра беруть участь не тільки у газообміні, але й у підтриманні водно-сольового балансу через спеціалізовані клітини.

Сечоводи – трубкоподібні структури, які транспортують сечу з нирок до сечового міхура або безпосередньо назовні.

Сечовий міхур (якщо присутній) є резервуаром для тимчасового зберігання сечі перед її виведенням з організму.

Існують біохімічні особливості видільної системи різних видів риб. У більшості кісткових риб основний механізм виділення аміаку здійснюється через зябра, тоді як нирки виконують функцію регуляції водно-сольового балансу. Це дає змогу риbam адаптуватися до змін середовища і підтримувати гомеостаз. У хрящових риб, таких як акули та скати, нирки виконують функцію накопичення сечовини в крові, що забезпечує осмотичний баланс із морською водою. Цей механізм допомагає зменшити різницю в осмотичному тиску між внутрішнім середовищем і морською водою, що сприяє збереженню води.

Основні функції видільної системи риб

Основні функції видільної системи включають виділення метаболітів та регуляцію водно-сольового балансу та підтримку реакції середовища.

Елімінація азотистих продуктів обміну. У більшості риб аміак є головним продуктом азотистого обміну. Через високу токсичність аміак має бути швидко виведений з організму, що здійснюється шляхом дифузії через зябра або за допомогою нирок. Регуляція цього процесу здійснюється завдяки спеціалізованим клітинам зябер, які активно транспортують іони амонію, а також через функціонування нефронів, які забезпечують ефективну фільтрацію і виділення аміаку. Це запобігає накопиченню токсичних речовин і підтримує безпечний рівень метаболітів у крові.

Регуляція водно-сольового балансу. Риби здатні підтримувати стабільність осмотичного тиску. У прісноводних риб осмотичний тиск становить 6,0–6,6 атм, що еквівалентно солоності 6–7‰; у хрящових – 22–25 атм, що еквівалентно солоності до 30 проміле. Цей процес регулюється рядом гормонів, зокрема кортикостероїдами, такими як *кортизол*, який впливає на транспорт іонів через зябра, а також *вазопресиноподібними* гормонами, які впливають на водний баланс і реабсорбцію води в нирках. *Альдостерон* також грає важливу роль у регуляції рівня натрію, допомагаючи зберігати водно-сольовий баланс. Механізми регуляції значно відрізняються залежно від типу водного середовища. Прісноводні риби повинні активно виділяти воду, щоб уникнути гіпергідратації, тоді як морські риби затримують воду для підтримання внутрішньої осмолярності.

Підтримання кислотно-лужного балансу. Нирки також відіграють важливу роль у підтримці оптимального рН внутрішнього середовища, який зазвичай становить 7,4–8,0, регулюють екскрецію іонів водню та гідрокарбонатів. Це критично важливо для забезпечення належної роботи ферментних систем, оскільки відхилення від оптимального рН можуть негативно впливати на функціонування біохімічних процесів.

Хімічний склад сечі риб

Сеча риб є важливим продуктом видільної системи, що характеризується певними фізико-хімічними властивостями та кількістю, яка утворюється в процесі метаболізму. Сеча риб містить різні метаболіти, такі як аміак, сечовина, креатинін, а також електроліти (натрій, калій, кальцій, магній). Основними азотистими продуктами є аміак та сечовина, які виводяться для зниження токсичності в організмі.

Крім того, сеча може містити фосфати, сульфати та органічні кислоти, які також видаляються з організму (табл. 27).

Таблиця 27. Хімічний склад сечі риб

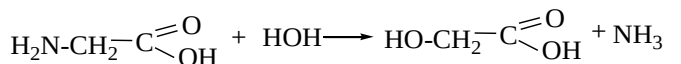
Компонент	Концентрація, мг/л	Компонент	Концентрація, мг/л
Аміак	300–600	Кальцій (Ca^{2+})	5–15
Сечовина	100–300	Магній (Mg^{2+})	5–10
Креатинін	10–20	Фосфати (PO_4^{3-})	20–40
Натрій (Na^+)	50–100	Сульфати (SO_4^{2-})	10–20
Калій (K^+)	10–30		

Сеча риб, залежно від виду та середовища мешкання, може мати різну осмолярність та рН. У прісноводних риб сеча, як правило, є дуже розведеною, з низькою концентрацією електролітів, що сприяє виведенню надлишку води з організму. У морських риб, навпаки, сеча має вищу осмолярність через необхідність збереження води та видалення надлишку солей.

Кількість сечі, що утворюється у риб, залежить від середовища їх проживання. Прісноводні риби утворюють велику кількість розведеної сечі для уникнення гіпергідратації, тоді як морські риби виділяють відносно невелику кількість концентрованої сечі. Кількість сечі також може змінюватися залежно від фізіологічного стану риби та умов навколишнього середовища.

Основними продуктами, що виводяться видільною системою риб, є аміак, сечовина, креатинін, іони та інші метаболіти. Кожен з цих продуктів має власні механізми синтезу та видалення з організму.

Аміак є основним продуктом білкового обміну. Він утворюється внаслідок дезамінування амінокислот у печінці. Дезамінування може відбуватися гідролітичне, з утворенням вільного аміаку:

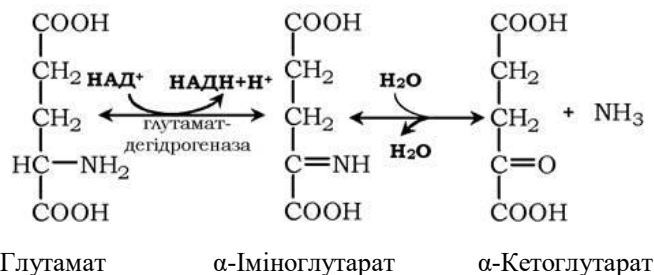


Гліцин

Гліколева кислота

Аміак

Дезамінування відбувається також за участю ферментів амінотрансфераз, які переносять аміногрупу з амінокислот на альфа-кетоглутарат, утворюючи глутамат. Глутамат потім дезамінується ферментом глутаматдегідрогеназою з утворенням вільного аміаку.



Через високу токсичність аміак швидко виводиться шляхом дифузії через зябра, розчиняється у воді та уникає його накопиченню в організмі. Аміак може бути транспортований до нирок для екскреції.

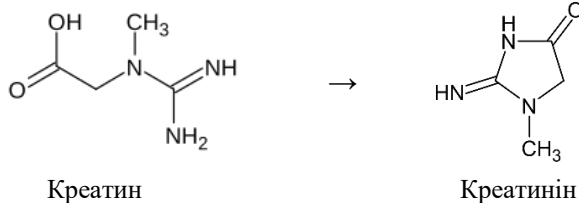
Аміак, що є основним продуктом білкового обміну, у більшості видів риб виділяється його безпосередньо через зябра. Це дає змогу уникнути накопиченню в організмі та є методом регуляції азотистого обміну. Цей процес називається *аміотелічним виділенням*.

Сечовина, менш токсичний продукт азотистого обміну, утворюється в умовах обмеженого доступу до води або за наявності стресових факторів. Синтез сечовини відбувається через *орнітиновий цикл* у печінці. Орнітиновий цикл (сечовинний цикл) складається з кількох послідовних реакцій, в яких беруть участь орнітин, карбамоїлфосфат, цитрулін, аргінін, та інші проміжні сполуки. Спочатку аміак та CO_2 взаємодіють з утворенням карбамоїлфосфату за участю ферменту карбамоїлфосфатсинтетази. Далі карбамоїлфосфат реагує з орнітином з утворенням цитруліну, який у подальшому перетворюється на аргінін. В кінцевій стадії аргінін розщеплюється під дією аргінази з утворенням сечовини та орнітину, що знову вступає в цикл. Сумарна реакція синтезу сечовини у орнітиновому циклі:



Деякі хрящові риби, такі як акули, накопичують сечовину для підтримання осмотичного тиску та ефективно регулюють водний баланс.

Креатинін є продуктом деградації креатину у м'язах. Синтез креатиніну відбувається через неферментативне розщеплення креатину та креатинфосфату, які накопичуються в м'язах.



Він виводиться нирками і використовується як важливий маркер функції нирок у риб. Креатинін не підлягає реабсорбції в нефронах, що робить його надійним показником для оцінки ефективності видільної функції. Підвищений рівень креатиніну може вказувати на порушення роботи нирок.

Іони та електроліти, зокрема катіони (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , NH_4^+) та аніони (PO_4^{3-} , Cl^- , SO_4^{2-}) виділяються з організму через видільну систему, що вкрай важливо для підтримки водно-сольового балансу. Нирки і спеціалізовані клітини зябер регулюють концентрації цих іонів залежно від середовища, що забезпечує стабільність електролітного балансу, необхідного для нормальної роботи м'язів і нервової системи.

Отже, видільна система риб є важливим компонентом, що забезпечує підтримку гомеостазу та адаптацію до різноманітних умов водного середовища. Біохімічні процеси видільної системи є ключовими для адаптації риб до різних екологічних умов. Видільна система забезпечує здатність організму адаптуватися до змін у солоності, температурі та інших екологічних чинників. Зокрема, *евригалінні риби*, такі як кефалі або окуні, мають здатність змінювати свої видільні механізми залежно від того, чи перебувають вони у прісній, чи у солоній воді. Така гнучкість є вирішальною для виживання в умовах швидких змін зовнішнього середовища.

Запитання та завдання

1. Які основні функції виконує видільна система риб у підтримці гомеостазу?
2. Яка роль нирок у видільній системі, і як відбуваються процеси фільтрації, реабсорбції та секреції?
3. Які особливості виділення аміаку та сечовини у різних видів риб?
4. Як змінюється хімічний склад сечі у прісноводних та морських риб?
5. Проаналізуйте механізми адаптації видільної системи у риб, що дає змогу їм змінити осмотичний баланс залежно від мешкання у прісній або солоній воді.

19. БІОХІМІЯ КРОВІ РИБ

Кров риб є ключовою біологічною рідиною, яка забезпечує транспортування газів, поживних речовин, метаболітів і гормонів, а також відіграє важливу роль у підтримці гомеостазу та імунного захисту. Біохімічні властивості крові риб визначаються видовою належністю, екологічними умовами, фізіологічним станом та зовнішніми чинниками, що впливають на організм. Розуміння цих характеристик має велике значення для підтримки здоров'я риб та оптимізації практик аквакультури. Дослідження біохімії крові риб є основою для розробки ефективних методів утримання та розведення, що забезпечує як їхнє здоров'я, так і продуктивність.

Склад та фізико-хімічні властивості крові

Кров риб складається з плазми та формених елементів.

Плазма – рідка частина крові, що містить воду (85–90 %), білки, глюкозу, електроліти, ліпіди, вітаміни, гормони та продукти обміну речовин. Плазма є важливою складовою крові, оскільки забезпечує транспорт багатьох метаболітів і підтримує об'єм циркулюючої крові, а також регулює тиск і онкотичний баланс. Плазма крові риб характеризується нижчим вмістом білків (20–40 г/л) порівняно з плазмою ссавців, із переважанням альбумінів та глобулінів. Ця особливість впливає на фізико-хімічні властивості крові, такі як в'язкість та осмотичний тиск, що є важливими для гемодинаміки.

Формені елементи – еритроцити, лейкоцити та тромбоцити. *Еритроцити* риб, на відміну від еритроцитів ссавців, містять ядро, що впливає на їхню функціональну активність. Вони беруть участь у транспортуванні кисню за допомогою гемоглобіну. Ядра еритроцитів риб містять генетичну інформацію, що впливає на синтез білків і забезпечує адаптивні функції. Морфологічні зміни еритроцитів можуть служити біоіндикатором токсичності водного середовища. *Лейкоцити* поділяються на гранулоцити та агранулоцити, виконують захисні функції, зокрема фагоцитоз та вироблення антитіл. *Тромбоцити* беруть участь у процесах згортання крові, запобігаючи кровотечам.

pH крові. Кров риб має слабко лужну реакцію (pH 7,4–8,0), яка залежить від температури води, концентрації кисню та рівня CO₂. Підвищення температури або концентрації CO₂ може призвести до змін у pH крові. Регуляція pH крові є важливим компонентом гомеостазу,

оскільки зміни реакції середовища можуть призвести до порушення функцій ферментів та інших білкових молекул, що відповідають за життєво важливі процеси в організмі риби.

Буферна система. Рівень CO_2 у крові регулюється за допомогою буферних систем. Основними з яких є: гідрокарбонатна (1), фосфатна (2), білкова (3), гемоглобінова (4), оксигемоглобінова (5), кислотна (6), де В – катіон Na^+ чи K^+ :

H_2CO_3	BH_2PO_4	H-білок	HHb	HHbO_2	<u>Органічна кислота</u>
HNCO_3	B_2HPO_4	B-білок	VHb	VHbO_2	Сіль органічної кислоти
1	2	3	4	5	6

Найбільше значення має гідрокарбонатна буферна системи. Риби здатні адаптуватися до гіпоксичних умов шляхом регуляції рівня гемоглобіну та його спорідненості до кисню, що дає змогу зберігати ефективність транспорту кисню навіть за несприятливих умов.

Осмотичний тиск. Осмотичний тиск крові регулюється іонами Na^+ , K^+ , Cl^- та іншими електролітами. Морські риби мають вищу осмолярність крові, ніж прісноводні, що є результатом адаптації до відповідних середовищ існування. Така адаптація є ключовою для виживання риб у різних середовищах, оскільки різна солоність води створює різний осмотичний тиск, що впливає на обмін води та солей між організмом і зовнішнім середовищем.

В'язкість. В'язкість крові залежить від концентрації формених елементів і білків плазми, що впливає на гемодинамічні властивості та ефективність кровообігу. В'язкість крові визначає здатність рідини рухатися по судинах, що, своєю чергою, впливає на забезпечення тканин киснем і поживними речовинами. Низька в'язкість сприяє полегшенню кровотоку, особливо в умовах гіпоксії, що є важливим чинником виживання риб у несприятливих умовах.

Хімічний склад крові риби

Хімічний склад крові риб відрізняється від складу крові ссавців (табл. 28). Білки плазми кров представлені альбумінами та глобулінами. *Альбуміни* – виконують транспортну функцію, транспортують жирні кислоти, гормони та окремі метаболіти. Альбуміни також беруть участь у підтриманні онкотичного тиску, що регулює переміщення рідини між кров'ю та тканинами, впливаючи на гідратацію організму.

Таблиця 28. Порівняння біохімічних показників крові риб і ссавців

Компонент	Риби	Ссавці
Вода	До 90 % плазми крові	Близько 91–92 % плазми крові
Білки	Нища концентрація: 2–6 г/дл. Головні: альбуміни, глобуліни	Вища концентрація: 6–8 г/дл. Головні: альбуміни, глобуліни, фібриноген
Гемоглобін	Нижча концентрація: 5–10 г/дл, залежно від виду риби	Вища концентрація: 12–17 г/дл у людини
Глюкоза	Залежить від виду риби: 30–100 мг/дл.	Стабільна: 70–110 мг/дл у людини (натще)
Ліпіди	Нижчий рівень ліпопротеїдів	Вищий рівень ліпопротеїдів для транспорту холестеролу, і тригліцеролів
Мінерали: Са, мг/дл. Na, ммоль/л К, ммоль/л Fe, мг/дл.	7–10 110–160 2–5 0,5–1,5	8,5–10,5 135–145 3,5–5,0 50–150
Ензими	Активність специфічна для виду, висока у деяких ферментів, наприклад, лактатдегідрогенази	Низька активність у порівнянні з рибами, але більше різновидів ферментів
Вітаміни	Водорозчинні та жиророзчинні. Залежно від годівлі та середовища	Ширший спектр вітамінів через різноманітну годівлю
Іони	Значні коливання, залежно від середовища (морська чи прісна вода)	Більш стабільні концентрації завдяки гомеостазу
Сечовина та аміак	Переважає аміак у риб, сечовина у морських видів	Головний продукт азотистого обміну – сечовина
Гормони	Залежать від середовища (так, пролактин важливий для осморегуляції)	Універсальні, регулюють складну фізіологію (інсулін, тироксин)
Газоподібні речовини	Розчинений кисень: нижчий рівень через низький вміст O ₂ у воді	Вища концентрація кисню завдяки ефективному легеневому диханню

Глобуліни – беруть участь у формуванні антитіл та імунних реакцій. Глобуліни включають різні підгрупи білків, які відповідають за імунний захист, активацію системи комплементу та фагоцитоз патогенів.

Співвідношення альбумін/глобулін (А/Г) є важливим діагностичним показником для оцінки здоров'я риб та виявлення можливих патологій.

Гемоглобін, що міститься в еритроцитах, забезпечує транспортування кисню. У деяких видів риб гемоглобін має високу спорідненість до кисню, що забезпечує ефективну оксигенацію тканин навіть у воді з низьким вмістом кисню. Ця особливість є важливою для видів, що живуть у середовищах зі зниженою концентрацією кисню, таких як стоячі або забруднені водойми.

Вуглеводи крові, в основному представлені глюкозою, яка є основним джерелом енергії для клітин риб. У прісноводних видів рівень глюкози зазвичай нижчий (2–5 ммоль/л), ніж у морських риб. Під час стресу або голодування рівень глюкози може підвищуватися через мобілізацію глікогену з печінки, що є адаптивною реакцією. Глюкоза відіграє важливу роль у забезпеченні енергетичних потреб, особливо під час активації захисних механізмів та реакцій на стресові чинники.

Ліпіди плазми виконують енергетичні та структурні функції. Основні ліпіди включають тригліцероли, фосфоліпіди та холестерол,. Вміст ліпідів у плазмі змінюється залежно від сезону, характеру харчування та фізіологічного стану риб. Ліпіди є важливим джерелом енергії під час тривалого голодування або міграційних переміщень.

Мінерали (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ , Cl^-) відіграють важливу роль у регуляції осмотичного тиску, кислотно-основного балансу, а також у забезпеченні нервової провідності. Мінерали також беруть участь у регуляції м'язових скорочень та активації ферментів, що робить їх критично важливими для підтримання фізіологічних процесів у риб.

Гормони, що циркулюють у крові риб, регулюють метаболічні процеси, ріст і адаптаційні реакції. Гормони щитоподібної залози (тироксин, трийодтиронін) контролюють енергетичний обмін, тоді як катехоламіни (адреналін, норадреналін) активуються під час стресу. Крім того, стероїдні гормони, такі як кортизол, беруть участь у регуляції імунної відповіді та адаптації до стресових умов.

Адаптація до змін середовища

Біохімічний склад крові риб змінюється під впливом екологічних чинників, таких як солоність води, температура та концентрація кисню. Риби демонструють значну пластичність у своїх адаптаційних механізмах, зокрема шляхом зміни рівня гемоглобіну, його спорідненості до кисню та регуляції осмотичного тиску для забезпечення стабільності внутрішнього середовища. Адаптація до змін середовища включає регуляцію активності ферментів, що відповідають за метаболізм, а також синтез білків стресової відповіді, які допомагають підтримувати функціональну активність клітин під час стресових умов.

Екологічні групи риб (морські, прісноводні, прохідні) мають специфічні особливості у складі крові. Так, прісноводні риби характеризуються нижчою осмолярністю плазми та вищим вмістом калію для забезпечення ефективної осморегуляції. Вони мають розвинуті механізми для запобігання втратам іонів і підтримки водного балансу в умовах низької солоності середовища.

Морські риби відзначаються вищою концентрацією натрію та хлоридів у плазмі, що пов'язано з підтриманням водного балансу в умовах високої солоності. Морські риби активно виводять надлишок солей через спеціалізовані клітини зябрового епітелію, уникаючи при цьому дегідратацію.

Прохідні риби мають унікальну здатність змінювати іонний склад крові під час міграції між солоними та прісними водами, що забезпечує їм адаптацію до різних значень осмотичного тиску. Такі адаптації є результатом зміни функціональної активності іонорегулюючих клітин.

Зміни в біохімічних параметрах крові риб можуть свідчити про забруднення або інші негативні впливи на екосистему, тобто сприяє моніторингу екологічного стану води.

Запитання та завдання

1. Яка роль крові в організмі риби, і які основні компоненти входять до її складу?
2. Які фізико-хімічні властивості крові риб забезпечують підтримку гомеостазу?
3. Яка функція буферних систем у регуляції рН крові риб?
4. Які гормони циркулюють у крові риб, і як вони впливають на метаболічні процеси та адаптацію до стресу?
5. Проаналізуйте вплив зовнішніх чинників, таких як температура та концентрація кисню, на рН крові риб, поясніть роль буферних систем у цій регуляції.

20. СТАТЕВІ ЗАЛОЗИ РИБ

Біохімічні основи гаметогенезу

Статеві залози риб є спеціалізованими органами, які забезпечують генерацію статевих клітин (*гамет*) і синтезують гормони, що регулюють процеси дозрівання та репродукції. У самців ці органи представлені *тестикулами*, які виробляють сперматозоїди, у самок – *яєчниками*, де утворюються ооцити. Статеві залози характеризуються високою метаболічною активністю, яка забезпечує ефективний гаметогенез і гарантує якість гамет, необхідну для успішного запліднення.

Гаметогенез є складним багатоступеневим процесом, що включає утворення, дозрівання та функціональну диференціацію гамет. Він характеризується значною біохімічною активністю, інтенсивним синтезом макромолекул і енергоємністю метаболічних реакцій.

У гаметах інтенсивно відбувається білковий обмін, зокрема синтез структурних білків, таких як *протаміни* та *гістони*, що необхідні для конденсації ДНК у сперматозоїдах, накопичення жовткових білків, які синтезуються в печінці та транспортуються до яєчників. Ліпіди є ключовими компонентами мембран гамет і забезпечують їх енергетичні потреби. Сперматозоїди використовують жирні кислоти як основне джерело енергії для рухливості. Гліколіз та окисне фосфорилювання забезпечують енергію для синтезу АТФ. Вуглеводи накопичуються у жовтку яйцеклітин як енергетичний резерв.

Гормональну регуляцію гаметогенезу здійснюють *гонадотропні* гормони (фолікулостимулюючий гормон (ФСГ), лютеїнізуючий гормон (ЛГ)), котрі стимулюють розвиток і дозрівання гамет, а також *статеві* стероїди (естрогени, прогестерон, андрогени) регулюють вітелогенез і сперматогенез.

Вітелогенез – це процес, під час якого відбувається синтез жовтка, який є основним живильним компонентом яйця. *Вітелогенін*, основний білок жовтка, синтезується в печінці під впливом естрадіолу і транспортуються до ооцитів кров'ю. В ооцитах вітелогенін перетворюється на жовткові гранули, що містять білки, ліпіди, фосфати та інші поживні речовини. Жовток забезпечує ембріон всіма необхідними речовинами для розвитку на ранніх стадіях, до того, як він почне самостійно харчуватися.

Сперматогенез у самців включає формування і дозрівання сперматозоїдів, що відбувається в сім'яниках. Сперматозоїди мають високу рухливість завдяки наявності специфічних білків та енергії, яку вони отримують через метаболізм АТФ, зокрема за допомогою гліколізу та окисного фосфорилування. Основними джерелами енергії для сперматозоїдів є глюкоза та інші прості вуглеводи, які знаходяться в плазмі або оточуючому середовищі.

Якість і кількість гамет є основними чинниками, що визначають репродуктивний потенціал риб.

Мобільність і життєздатність сперматозоїдів визначається енергетичним метаболізмом, антиоксидантним захистом та структурою мембран. *Здатність ооцитів до запліднення* залежить від якості жовтка, вмісту ліпопротеїдів та білків. *Гормональний фон* впливає на дозрівання гамет і здатність до запліднення. Гамети риб характеризуються певними біохімічними особливостями (табл. 29).

Таблиця 29. Біохімічні особливості гамет риб

Параметр	Сперматозоїди	Яйцеклітини
Основний компонент	Білки (протаміни, ферменти)	Жовткові білки, ліпіди
Джерело енергії	Гліколіз, окисне фосфорилування	Ліпіди, вуглеводи
Рівень метаболізму	Високий	Середній
Функція мембран	Рухливість, проникнення	Захист, злиття з гаметами

Ікра риб

Ікра риб являє собою високоцінний харчовий продукт, багатий на білки, ліпіди та вітаміни, що робить її важливим компонентом здорового раціону. Виявлені значні відмінності у хімічному складі ікри різних видів риб, що суттєво впливає на її харчову цінність та смакові характеристики (табл. 30).

Білки. Ікра риб містить високоякісні білки, які мають високу біодоступність і легко засвоюються організмом. Вміст білка в ікрі може досягати 30 % від загальної маси, залежно від виду риби. Ці білки є повноцінними, оскільки містять усі незамінні амінокислоти, необхідні для нормального функціонування людського організму, включаючи процеси синтезу білків та ензимів.

Таблиця 30. Хімічний склад ікри різних видів риби

Вид риби	Вміст, %			Вміст вітамінів, мкг/100 г			Вміст мінералів, мг/100 г		
	Вода	Білки	Жири	A	D	B ₁₂	Ca	P	Fe
Осетер	55,5	26,0	14,0	271	2,9	20,0	275	356	11,88
Кета	54,5	29,0	15,0	300	2,8	19,5	275	356	11,88
Щука	67,0	27,5	2,5	50	0,4	10,0	50	300	0,9
Лящ	65,5	26,0	4,0	60	0,5	12,0	60	310	1,0
Сазан	65,5	27,0	3,0	55	0,5	11,0	55	305	0,95
Судак	70,5	25,5	1,5	45	0,3	9,0	45	295	0,85

Амінокислотний склад ікри різних видів риби свідчить, що білки є повноцінними (табл. 31).

Таблиця 31. Амінокислотний склад ікри риби, г на 100 г

Амінокислота	Вид риби		
	Осетр	Лосось	Щука
Лейцин	1,8	1,9	1,7
Ізолейцин	1,0	1,1	0,9
Лізин	2,0	2,1	1,8
Метіонін	0,7	0,8	0,6
Фенілаланін	1,0	1,1	0,9
Треонін	1,1	1,2	1,0
Триптофан	0,3	0,4	0,3
Валін	1,2	1,3	1,1
Гістидин	0,6	0,7	0,5
Аланін	1,5	1,6	1,4
Аргінін	1,8	1,9	1,7
Аспарагінова кислота	2,2	2,3	2,0
Глутамінова кислота	3,0	3,1	2,8
Гліцин	1,0	1,1	0,9
Пролін	0,8	0,9	0,7
Серин	1,0	1,1	0,9
Тирозин	0,8	0,9	0,7

Ліпіди. Ліпідний профіль ікри характеризується значною часткою поліненасичених жирних кислот, зокрема омега-3 та омега-6, які відіграють ключову роль у підтримці здоров'я серцево-судинної системи та зменшенні рівня холестеролу в крові (табл. 32).

Таблиця 32. **Жирнокислотний склад ікри риб**, г на 100 г

Жирна кислота	Осетрова ікра	Лососева ікра	Щуча ікра
Насичені жирні кислоти	2,5	2,7	2,0
Мононенасичені жирні кислоти	3,0	3,2	2,5
Поліненасичені жирні кислоти	4,5	4,8	3,5
- Омега-3	2,0	2,2	1,8
- Омега-6	2,5	2,6	1,7

Вміст ліпідів у ікри може варіювати від 10 % до 20 %, залежно від виду риби та її фізіологічного стану. Поліненасичені жирні кислоти, зокрема ейкозапентаєнова та докозагексаєнова кислоти, є критично важливими для зниження запальних процесів та забезпечення нормальної функції мозку.

Вітаміни. Ікра риб багата на жиророзчинні вітаміни, зокрема, вітамін А, який необхідний для нормального функціонування зорової системи, забезпечує підтримку цілісності епітеліальних тканин та здоров'я шкіри; вітамін D, котрий відіграє важливу роль у регуляції гомеостазу кальцію та фосфору, що є необхідним для здоров'я кісткової системи; вітамін Е, як потужний антиоксидант, що запобігає оксидативному стресу, захищає клітинні мембрани від ушкоджень.

Окрім жиророзчинних вітамінів, ікра також містить водорозчинні вітаміни групи В, зокрема В₁₂, який є важливим для кровотворення та нормального функціонування нервової системи. Завдяки своєму багатому хімічному складу, ікра риб виступає не лише гастрономічним делікатесом, але й значним джерелом біологічно активних речовин, що сприяють підтриманню здоров'я та життєдіяльності організму людини.

Енергетична цінність ікри. Ікра риб є високопоживним продуктом, багатим на білки, жири, вітаміни та мінерали. Її енергетична цінність та біологічна роль значною мірою залежать від виду риби та методів обробки (табл. 33).

Таблиця 33. **Енергетична цінність ікри різних видів риб**

Вид риби	Калорійність, ккал/100 г	Вид риби	Калорійність, ккал/100 г
Осетер	200–250	Лящ	180–220
Кета	230–270	Сазан	180–220
Горбуша	230–270	Судак	160–210
Щука	150–200		

Хімічний склад ікри риб змінюється під час зберігання та обробки, що впливає на її харчову цінність, смакові властивості та безпеку.

Під час зберігання ікри, особливо за доступу кисню та підвищених температур, ліпіди можуть окислюватися, утворюючи пероксида та інші вторинні продукти, що призводить до прогірклого смаку та зниження харчової цінності. Тривале зберігання може зумовити зміни в структурі білків, знижуючи їхню розчинність та біодоступність. Деякі вітаміни, особливо термолабільні, піддаються деградації під час зберігання, що призводить до зниження їх біологічної активності.

Зміни під час пастеризації, стерилізації та копчення ікри можуть призвести до денатурації білків, окиснення ліпідів та втрати вітамінів. Водночас ці процеси сприяють знищенню патогенних мікроорганізмів та подовжують термін зберігання продукту.

Додавання солі знижує активність води в ікрі, пригнічуючи ріст мікроорганізмів. Однак надмірне соління може негативно впливати на текстуру та смакові властивості продукту.

Заморожування сприяє збереженню хімічного складу ікри, проте під час розморожування можливі зміни текстури через виділення вологи. Повторне заморожування небажане через підвищений ризик мікробіологічного псування.

Молоки риб

Молоки риб представляють собою унікальний біологічний продукт, що містить широкий спектр біологічно активних компонентів, критично важливих для розвитку ембріонів. Ці компоненти включають білки, ліпіди, вітаміни, мінерали та інші біологічно активні речовини, які виконують численні функції для підтримання життєздатності та активності сперматозоїдів. Хімічний склад молоків риб значною мірою визначається видом риби, її фізіологічним станом, умовами середовища існування, а також сезоном нересту (табл. 34). Наприклад, у лосося вміст білків та ліпідів вищий, ніж у коропа, що може бути пов'язано з різними умовами нересту та енергетичними потребами різних видів. Осетер має високий вміст ліпідів, що забезпечує додаткову енергію для підтримки активності сперматозоїдів впродовж тривалого часу. Такі відмінності обумовлюють функціональні особливості метаболізму та забезпечують розвиток ембріонів у різних умовах.

Таблиця 34. Основний хімічний склад молоків риб, % до маси

Компонент	Лосось	Короп	Осетер
Вода	58–62	66–70	56–60
Зола	1,5–2	1–1,5	1,8–2,2
Білки	27–30	22–26	24–28
Ліпіди	7–10	4–6	9–12
Вуглеводи	2–4	1,5–3	2–3

Основними компонентами молоків є білки, ліпіди, вуглеводи, вітаміни, мінерали та інші біологічно активні речовини, які беруть участь у складних метаболічних процесах, забезпечують життєздатність та активність сперматозоїдів. Білки молоків відіграють особливу роль у формуванні структурної основи та регуляції ферментативних реакцій, тоді як ліпіди є важливим джерелом енергії та забезпечують захист клітинних мембран. Вуглеводи виступають додатковим джерелом енергії, а вітаміни та мінерали є критично важливими для активації ферментів та регуляції різноманітних біохімічних процесів.

Молоки риб є багатим джерелом вітамінів, особливо вітамінів групи В (В₁, В₂), а також вітамінів С і Е, які мають важливе значення для забезпечення нормального метаболізму та підтримання активності сперматозоїдів (табл. 35). Вітаміни групи В беруть участь у регуляції ферментативних процесів та синтезі енергетичних субстратів, що критично важливо для енергетичного обміну. Вітамін С є антиоксидантом, який захищає клітини від оксидативного стресу, а вітамін Е сприяє стабілізації клітинних мембран.

Таблиця 35. Вміст вітамінів у молоках різних видів риб

Вид риб	Вміст, мг/100 г			
	Вітамін В ₁	Вітамін В ₂	Вітамін С	Вітамін Е
Лосось	0,4–0,6	0,2–0,4	0,5–0,8	1,5–2,5
Короп	0,3–0,5	0,3–0,5	0,6–1,0	1,0–1,8
Осетер	0,5–0,7	0,4–0,6	0,8–1,2	2,0–3,0

Окрім вітамінів, молоки риб містять значну кількість мінеральних речовин, таких як цинк, магній, калій та фосфор. Ці мінерали беруть участь у підтриманні електролітного балансу, активації ферментів та формуванні кісткових структур. Зокрема, цинк відіграє важливу роль у регуляції активності численних ферментів, що беруть участь у

реплікації ДНК та синтезі білків, а магній є кофактором багатьох метаболічних реакцій.

Молоки риб активно залучені до складних метаболічних процесів, необхідних для підтримання функціональної активності сперматозоїдів. Білки виконують структурні та ферментативні функції, забезпечуючи стабільність ДНК та підтримку енергетичного обміну. Це забезпечує сперматозоїдам можливість швидко адаптуватися до змін у середовищі та підтримувати свою життєздатність.

Ліпіди, зокрема поліненасичені жирні кислоти (омега-3 та омега-6), слугують джерелом енергії та є важливим компонентом клітинних мембран. Омега-3 жирні кислоти сприяють зменшенню запалення та підтримці рідинності мембран, що є важливим для оптимального функціонування сперматозоїдів. Крім того, ліпіди відіграють важливу роль у сигнальних процесах, що забезпечують активацію сперматозоїдів та їх здатність до запліднення.

Мінерали забезпечують регуляцію осмотичного балансу та активацію ферментів, що критично важливо для нормальної функціональності сперматозоїдів. Зокрема, калій і магній регулюють осмотичний тиск і стабілізують внутрішньоклітинний об'єм, а фосфор є ключовим компонентом для синтезу АТФ – основного енергетичного носія у клітинах. Отже, метаболізм молоків забезпечує необхідні умови для підтримання життєздатності сперматозоїдів та їх здатності до запліднення.

Високий вміст біологічно активних речовин робить молоки незамінним компонентом репродуктивної системи риб. Метаболічна активність сперматозоїдів прямо залежить від наявності енергетичних субстратів, таких як аденозинтрифосфат (АТФ), які синтезуються за участю білків та ліпідів молоків. АТФ забезпечує енергію, необхідну для руху сперматозоїдів, що є критично важливим для успішного запліднення. Активність ферментів, які беруть участь у синтезі АТФ, залежить від присутності таких мінералів, як магній і фосфор.

Антиоксиданти, що містяться у молоках, відіграють важливу роль у запобіганні оксидативному стресу, який може негативно впливати на життєздатність сперматозоїдів. Оксидативний стрес виникає внаслідок накопичення реактивних форм кисню, котрі можуть пошкодити клітинні мембрани, білки та ДНК. Антиоксиданти, зокрема вітамін Е і

вітамін С, нейтралізують ці реактивні форми, забезпечуючи захист клітин та збереження їхньої функціональності.

Отже, молоки риб є важливим біологічним матеріалом, що забезпечує успішне запліднення та подальший розвиток зародків, завдяки високому вмісту поживних і захисних компонентів. Їхній багатий хімічний склад та здатність до підтримки енергетичного балансу, регуляції осмотичного тиску та захисту від оксидативного стресу роблять молоки незамінними у процесах репродукції. Подальше вивчення біохімічних особливостей молоків може надати нові знання про механізми регуляції репродуктивної функції та можливості покращення технологій штучного запліднення у рибництві.

Запитання та завдання

1. Які основні процеси гаметогенезу у риб та як вони регулюються?
2. Яка роль вітелогенезу в репродуктивному циклі риб?
3. Які гормони беруть участь у регуляції гаметогенезу риб?
4. Який хімічний склад ікри риб і як він впливає на її харчову цінність?
5. Проаналізуйте вплив фізіологічного стану риб на хімічний склад ікри та її енергетичну цінність.

21. БІОХІМІЧНІ ОСНОВИ ДИХАННЯ У РИБ

Характеристика дихальних пігментів у риб

Дихальні пігменти у риб виконують важливу функцію транспортування кисню від зябер до тканин та забезпечують підтримку нормального рівня кисню в організмі навіть в умовах змінного навколишнього середовища. Основним дихальним пігментом у риб є гемоглобін, який знаходиться в еритроцитах і забезпечує ефективне зв'язування та перенесення кисню. Однак, у деяких риб також є й інші пігменти, такі як міоглобін, що накопичується у м'язових тканинах, і може забезпечувати резерв кисню для м'язів. Розглянемо основні характеристики дихальних пігментів у риб.

Гемоглобін – основний дихальний пігмент, як і в інших хребетних у риб, є складним білковим комплексом, що складається з чотирьох поліпептидних ланцюгів, кожен з яких містить гемову групу (рис. 27). Гемова група має атом заліза, який здатен зв'язувати молекулу кисню.

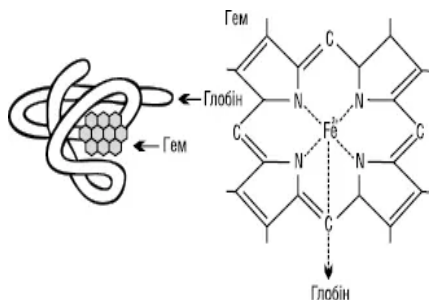


Рис. 27. Схема будови гемоглобіну.

спорідненість до кисню. Так, за низького вмісту O_2 деякі ізоформи здатні ефективніше зв'язувати кисень і передавати його до тканин.

Гемоглобін риб демонструє ефект Бора – залежність зв'язування кисню від рН і концентрації вуглекислого газу. В умовах підвищеної концентрації CO_2 або зниження рН, що характерно для інтенсивно працюючих м'язів, спорідненість гемоглобіну до кисню знижується, що сприяє його вивільненню та забезпеченню м'язів киснем під час активного плавання або в умовах стресу.

Міоглобін є білком, який містить лише один поліпептидний ланцюг і одну гемову групу. Міоглобін здатен зберігати кисень і слугувати резервом для забезпечення тканин киснем, особливо при швидких та інтенсивних рухах, коли потреба у кисні значно зростає. Міоглобін особливо важливий для активних видів риб, таких як тунці, котрі здійснюють тривалі переміщення.

Деякі види риб, зокрема ті, що живуть у незвичних умовах, мають специфічні адаптації, що включають наявність інших пігментів для покращення кисневого обміну.

Ціаногемоглобін – похідний гемоглобіну, який має високу спорідненість до кисню та знаходиться у певних видів морських риб, наприклад, представників родини *Syngnathidae*, таких як морські коники. Він забезпечує ефективніше перенесення кисню в умовах його низької концентрації у воді.

Гемеритрин та гемоціанін у риб зустрічаються рідко, проте ці пігменти можуть бути наявні у деяких безхребетних морських мешканців, що живуть у спільних екологічних нішах з рибами. Дослідження цих пігментів допомагає краще розуміти еволюційні адаптації гідробіонтів до умов низького кисню.

Основною функцією гемоглобіну є зв'язування кисню в зябрах та його подальше транспортування до тканин, де кисень звільняється та використовується для аеробного метаболізму.

У різних видів риб гемоглобін має декілька ізоформ, кожна з яких має специфічну

Адаптивні особливості дихальних пігментів у різних середовищах змінюються. У прісноводних риб гемоглобін має вищу спорідненість до кисню порівняно з морськими видами, що обумовлено меншою концентрацією розчиненого кисню у прісних водоймах. У риб, що живуть у гіпоксичних середовищах, такі види, як карасі та сом, спостерігаються адаптивні зміни у структурі гемоглобіну, які дозволяють їм виживати в умовах низького вмісту кисню. Наприклад, у карасів наявні ізоформи гемоглобіну з надзвичайно високою спорідненістю до кисню, що зумовлює утримання кисню навіть у разі його низької концентрації в середовищі.

Риби з високою фізичною активністю, які є високоефективні плавці (скумбрія і тунець), гемоглобін і міоглобін мають структурні особливості, що сприяють швидкому звільненню кисню під час інтенсивного навантаження. Це забезпечує максимальну ефективність кисневого транспорту в умовах високої фізичної активності.

Завдяки дихальним пігментам риби можуть ефективно здійснювати процеси аеробного метаболізму, підтримувати активність у середовищах з різним рівнем кисню, зберігати енергетичний баланс, а також успішно адаптуватися до мінливих умов середовища.

Газообмін та роль гемоглобіну у риб

Процес газообміну у риб має критичне значення для підтримки життєдіяльності, забезпечує організм киснем та видаляє вуглекислий газ. Завдяки особливій будові зябер та унікальним властивостям дихальних пігментів, зокрема гемоглобіну, риби здатні ефективно адаптуватися до широкого діапазону умов у водному середовищі.

У риб газообмін відбувається в зябрах, які виступають в якості основного органу для поглинання кисню і виведення вуглекислого газу. Коли вода проходить через зябра, кисень дифундує з води у кров, а вуглекислий газ – у зворотному напрямку, з крові у навколишню воду.

Зяброві пластинки та вторинні ламели, вкриті тонким шаром епітелію, забезпечують велику площу для дифузії, що підвищує ефективність поглинання кисню з води.

Рух крові в зябрах і потік води мають протиточний характер. Це означає, що кров тече у напрямку, протилежному до напрямку руху води. Такий механізм здатний максимально використовувати

концентраційний градієнт кисню між водою і кров'ю, забезпечуючи високу ефективність поглинання кисню.

Гемоглобін у риб зв'язує кисень у зябрах, де його концентрація в крові є високою. Молекули кисню приєднуються до гемі, що містить атом заліза, утворюючи *оксигемоглобін*. Це зв'язування є оборотним, при цьому гемоглобін здатний віддавати кисень у тканини з низькою його концентрацією.

У тканинах, де концентрація кисню нижча, а вуглекислий газ і концентрація іонів водню підвищені, гемоглобін звільняє кисень, забезпечуючи його дифузію у клітини. У тканинах з високою метаболічною активністю накопичується CO_2 , що призводить до зниження рН і зменшує спорідненість гемоглобіну до кисню. Це сприяє його вивільненню з гемоглобіну кисню та його доставку до тканин.

Гемоглобін риб чутливіше реагує на зміни умов у тканинах, що забезпечує більш ефективне постачання кисню до органів, які його потребують у першу чергу, зокрема м'язів під час інтенсивного плавання. У гіпоксичних умовах (низький рівень кисню у воді) ефективність транспорту кисню ще більше підвищується, що дозволяє риbam виживати і підтримувати нормальну активність навіть у середовищах зі зниженим рівнем кисню.

У деяких видів риб виявлено наявність кількох типів гемоглобіну (ізоформ), кожен з яких має різні властивості щодо спорідненості до кисню. Це дозволяє риbam адаптуватися до різноманітних умов, зокрема до різного рівня кисню, солоності або температури.

Температура води впливає на зв'язування кисню гемоглобіном. У холодноводних риб гемоглобін здатен зберігати високу спорідненість до кисню навіть за низьких температур, що є особливо важливим для їх виживання в арктичних або антарктичних умовах.

Видалення вуглекислого газу. Вуглекислий газ, який утворюється у тканинах, частково зв'язується з гемоглобіном, але значна його частина транспортується у вигляді бікарбонатів, що утворюються в результаті реакції з водою.

У зябрах відбувається зворотне перетворення бікарбонатів у вільний вуглекислий газ, який потім дифундує у воду. Завдяки ефективній системі зябрового газообміну риби здатні швидко видаляти надлишок CO_2 , що підтримує кислотно-основний баланс в організмі.

Гемоглобін є ключовим компонентом системи газообміну риб, який дозволяє забезпечувати життєво важливі органи киснем, особливо за умов, що ускладнюють його поглинання з води (низький вміст кисню, висока температура тощо).

Вплив різних чинників на ефективність дихання риб

Ефективність дихання у риб залежить від різних екологічних, фізіологічних та хімічних чинників, які впливають на процес газообміну, функціонування зябер, активність гемоглобіну та загальну здатність організму підтримувати належний рівень кисню в тканинах.

Залежність дихання від температури. З підвищенням температури метаболічна активність риб зростає, що призводить до збільшення потреби в кисні. Проте здатність води розчиняти кисень знижується при підвищенні температури, що може обмежувати доступний рівень кисню. У холодноводних риб, наприклад лососевих, спостерігається висока чутливість до змін температури, оскільки вони мають обмежені можливості до швидкої адаптації. Натомість тепловодні риби, такі як тропічні види, здатні переносити високі температури води завдяки адаптаціям у метаболізмі та структурі зябер.

Висока температура може змінювати спорідненість гемоглобіну до кисню, зменшуючи його ефективність у транспортуванні кисню. Тому при підвищених температурах ефективність дихання риб може знижуватися, що потребує адаптаційних механізмів для забезпечення тканин киснем.

Рівень кисню у воді. У середовищах з низьким рівнем кисню, таких як стоячі водойми або замкнуті екосистеми, риби часто стикаються з труднощами у поглинанні достатньої кількості кисню. У відповідь на це деякі види розвивають адаптації, включаючи зміну частоти дихання, збільшення площі зябрових поверхонь та використання високоспоріднених форм гемоглобіну. Окремі види (сом або карась), здатні виживати у водах із дуже низьким рівнем кисню, використовуючи анаеробний метаболізм або посилюючи ефект Бора, що дає змогу краще використовувати навіть низькі концентрації кисню.

Вплив концентрації CO_2 . Підвищення рівня CO_2 у воді може знижувати рН, що змінює спорідненість гемоглобіну до кисню через посилення ефекту Бора. Це може призвести до зниження ефективності транспорту кисню, особливо в умовах кислих вод.

Зміни рН. Риби, що живуть у водах із високим або змінним рН, повинні мати адаптації для підтримки ефективного транспорту кисню. Зменшення рН води (закислення) підвищує звільнення кисню в тканинах, але водночас знижує його зв'язування в зябрах, що може обмежувати загальну ефективність дихання.

Солоність води. У морських риб дихання ускладнюється необхідністю підтримувати водно-сольовий баланс. Висока солоність створює осмотичний стрес, що може впливати на функцію зябер і метаболізм. Прісноводні риби, навпаки, стикаються з проблемами надмірного водонаповнення, що також впливає на обмін кисню.

Евригалінні риби, які можуть жити в різних солоності, такі як оселедці, мають гнучкі механізми дихання, які дозволяють адаптуватися до коливань солоності. Це включає зміни в осморегуляції та модифікації зябрових клітин, що зменшує вплив осмотичного стресу.

Фізична активність та розмір тіла. У активних плавців, таких як тунець або скумбрія, потреба у кисні значно зростає під час плавання, тому ці риби мають адаптації для швидкого транспорту кисню до м'язів, зокрема завдяки високій спорідненості гемоглобіну до кисню і розвиненим міоглобіновим запасам. У більших риб обмін речовин і потреба в кисні відрізняються від дрібніших, що може впливати на їх здатність до адаптації в умовах дефіциту кисню. Великі риби мають складнішу систему циркуляції та розширені площі зябер, що покращує газообмін, але може також підвищувати їх чутливість до гіпоксії та температурних коливань.

Забруднення та токсичні речовини. Забруднювачі, такі як аміак, важкі метали та пестициди, можуть пошкоджувати зяброві тканини або змінювати проникність зябрового епітелію, що ускладнює газообмін. Це призводить до зниження поглинання кисню і підвищеного накопичення вуглекислого газу в організмі.

У відповідь на різні чинники навколишнього середовища риби впродовж еволюції розвинули адаптаційні механізми для підтримки ефективного газообміну. Це включає зміну структури і функцій зябрових тканин, модифікацію складу гемоглобіну та розвиток здатності до використання анаеробного метаболізму за дефіциту кисню. Деякі види мають розвинені механізми гіпоксичної толерантності, такі як карасі, що здатні довгий час існувати в майже безкисневому середовищі.

Адаптації до умов зниженої концентрації кисню

Риби, що живуть в умовах зниженої концентрації кисню, мають різноманітні фізіологічні, морфологічні та поведінкові адаптації, які допомагають їм підтримувати життєдіяльність. Ці адаптації спрямовані на збільшення здатності до поглинання, транспортування і збереження кисню або на оптимізацію використання енергії за допомогою змін у метаболізмі.

Фізіологічні адаптації. У багатьох риб, що мешкають у водах з низьким рівнем кисню, гемоглобін має вищу спорідненість до кисню, що дає змогу краще зв'язувати його навіть за низьких концентрацій у воді. Це збільшує ефективність транспорту кисню до тканин в умовах гіпоксії. Деякі риби мають кілька форм гемоглобіну (ізоформи), кожна з яких ефективно працює за різних рівнів кисню, забезпечуючи організм киснем навіть за його значного дефіциту.

У відповідь на низький рівень кисню риби можуть збільшувати частоту дихальних рухів для забезпечення більшого потоку води через зябра, що обумовить більше захоплення кисню і можливість компенсувати його недостатню концентрацію у воді.

Морфологічні адаптації. У риб, що живуть в умовах гіпоксії, часто спостерігається збільшена площа зябрових пластинок та вторинних ламел, що забезпечує більшу поверхню для дифузії кисню. Це допомагає ефективніше поглинати кисень навіть за його низької концентрації у воді.

Зменшення товщини зябрового епітелію сприяє швидшій дифузії кисню, зменшуючи відстань, яку він має подолати при переході з води до кровоносної системи.

Метаболічні адаптації. В умовах сильного кисневого дефіциту риби можуть тимчасово переходити на анаеробний метаболізм. Проте цей процес менш ефективний і призводить до накопичення молочної кислоти, тому він використовується лише як короткочасна адаптація.

Деякі риби знижують свою активність і уповільнюють обмін речовин, щоб зменшити потребу в кисні. При цьому організм економніше використовує кисень, знижує виробництво енергії лише до необхідного для підтримки мінімуму життєдіяльності.

Риби, які часто перебувають в умовах гіпоксії, накопичують запаси енергії, зокрема у вигляді глікогену, який може швидко мобілізуватися при переході на анаеробний гліколіз.

Поведінкові адаптації. Деякі риби, наприклад коропа та карасі, особливо у літній період або у водах зі слабкою циркуляцією, часто піднімаються до поверхні води, де концентрація кисню зазвичай вища через контактування з повітрям.

Риби здатні активно шукати зони з підвищеним вмістом кисню у водоймі. Це можуть бути ділянки поблизу водоростей, де відбувається фотосинтез. Деякі види риб знижують свою активність у періоди гіпоксії, з метою економії енергії та зменшення потреби в кисні.

Генетичні та еволюційні адаптації. У риб, що живуть у постійно гіпоксичних умовах, зокрема в болотистих районах, розвинулися унікальні форми гемоглобіну, які більш ефективно зв'язують кисень за низьких концентрацій.

У видів, адаптованих до гіпоксії, відмічаються зміни у ферментах, що відповідають за анаеробний метаболізм. Такі ензими активуються швидше за низького рівня кисню, забезпечують ефективний перехід до анаеробного режиму у відповідь на дефіцит кисню.

Видовий склад риб у гіпоксичних середовищах часто еволюціонує у напрямку підвищення витривалості до умов дефіциту кисню. Це включає як генетичні мутації, так і структурні адаптації.

Отже, риби здатні до надзвичайної різноманітності адаптацій до умов зниженої концентрації кисню. Ці адаптації дозволяють їм займати різні екологічні ніші і витримувати періоди гіпоксії, які є загрозою для багатьох інших водних організмів.

Запитання та завдання

1. Яка роль дихальних пігментів у транспортуванні кисню у риб?
2. Які особливості гемоглобіну риб забезпечують адаптацію до гіпоксії?
3. Як зміни температури води впливають на спорідненість гемоглобіну до кисню?
4. Проаналізуйте вплив різних екологічних чинників (температура, солоність, рН) на ефективність дихання риб, пояснивши адаптаційні механізми.

22. БІОЛЮМІНЕСЦЕНЦІЯ У ГІДРОБІОНТІВ

Біохімічні основи біолоумінесценції

Біолоумінесценція – це здатність живих організмів випромінювати світло внаслідок хімічних реакцій, які відбуваються у їхніх клітинах. Це явище широко поширене серед морських гідробіонтів, таких як медузи, риби, молюски та планктон, і відіграє важливу роль у їхньому

житті. Біоломінесценція має біохімічну основу, яка забезпечує виникнення світла внаслідок окисно-відновних реакцій, що включають спеціалізовані молекули. Біоломінесценція зазвичай включає два основні компоненти: люциферин (органічний субстрат) та люциферазу (фермент, який каталізує окиснення люциферину). Однак деякі види також використовують інші молекули, що беруть участь у біоломінесценції, наприклад, різноманітні кофактори або добавки, які допомагають регулювати або посилювати реакцію.

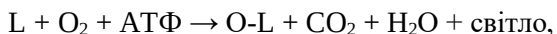
Люциферин – це органічна молекула, що відіграє роль субстрату в біоломінесцентній реакції. Ця молекула окислюється в присутності кисню, випромінює при цьому енергію у формі світла. У різних організмів люциферин має різні структури, що обумовлює варіації кольорів біоломінесценції.

Люциферин може бути як природного походження, так і отриманим із зовнішніх джерел – наприклад, через харчування. Деякі морські організми здатні синтезувати люциферин самостійно, тоді як інші отримують його від симбіотичних бактерій.

Люцифераза – це фермент, який каталізує реакцію окиснення люциферину. У різних видів риб та інших гідробіонтів люцифераза може мати різну структуру, яка впливає на ефективність реакції та колір світіння. Вона діє шляхом утворення активного комплексу з молекулою люциферину, що сприяє його окисненню до кисневмісних сполук. Під час цього процесу енергія, яка зазвичай вивільняється у вигляді тепла, переноситься на електрон, що збуджує молекулу, і результатом є випромінювання світла.

Кисень є необхідним компонентом для біоломінесцентної реакції, адже процес окиснення люциферину передбачає залучення молекулярного кисню. У багатьох морських організмів кисень з водного середовища використовують для цієї реакції, що обмежує інтенсивність світіння наявністю кисню.

Окиснення люциферину в присутності кисню і каталізоване люциферазою є основною реакцією, яка призводить до виділення світла. Загальний механізм реакції виглядає так:



де: L – молекула люциферину, O₂ – молекулярний кисень, АТФ – аденозинтрифосфат, що забезпечує енергію для реакції, O-L – окиснений люциферин, або окси-люциферин, що утворюється у процесі реакції.

Аденозинтрифосфат (АТФ) необхідний як макроерг, який забезпечує додаткову енергію для ініціювання окиснення люциферину. Це зумовлює, що світіння може виникати лише за умов достатнього енергетичного забезпечення клітин.

Біоломінесценція є відносно енергоефективним процесом, оскільки більша частина енергії, що виділяється, переходить у світло, а не в тепло, на відміну від багатьох інших хімічних реакцій. Однак потреба в субстратах, таких як люциферин та АТФ, означає, що ця реакція залежить від метаболічної активності і наявності ресурсів.

Молекули-кофактори. Деякі організми використовують додаткові молекули, такі як флавінмононуклеотиди, для підтримки та регулювання біоломінесцентної реакції. Кофактори можуть допомагати стабілізувати активні форми ферменту або взаємодіяти з люциферином, полегшуючи його окиснення.

Процес біоломінесценції складається з кількох послідовних етапів, що забезпечують генерацію світлової енергії. Люциферин взаємодіє з молекулярним киснем та активується за участю люциферази. Фермент знижує енергію активації реакції, допомагаючи молекулі люциферину окислюватися. У результаті окиснення люциферину утворюється продукт (окси-люциферин) та виділяється енергія у вигляді світлових фотонів. Це світіння може варіювати від синьо-зеленого до червоного залежно від хімічної структури люциферину і люциферази та умов середовища. Окиснені форми люциферину можуть перетворюватися на інші речовини або бути регенерованими до вихідної форми.

Біоломінесценція в житті гідробіонтів

Біоломінесценція у багатьох організмах регулюється через гормони або нейропептиди, що активують або пригнічують синтез люциферази та люциферину. У деяких риб або молюсків біоломінесценція може бути активована в певних умовах, наприклад, під час небезпеки або для залучення партнера. Цей процес також може бути пов'язаний з реакцією на зовнішні стимули, такі як зміни у температурі або наявність певних хімічних сполук у середовищі.

Ферменти та реакції, які забезпечують біоломінесценцію, є складною системою, яка включає ферменти, молекули-кофактори, кисень і АТФ, а також забезпечує енергоефективне випромінювання світла, що є важливим для адаптацій та виживання гідробіонтів.

Деякі риби використовують біоломінесценцію для відлякування або заплутування хижаків. Різке випромінювання світла може налякати хижака або тимчасово порушити його орієнтацію, та врятувати здобич.

Інші види випромінюють світло для маскування своєї присутності, зливаючись із світловим фоном, та залишаються непомітними.

Біоломінесценція також використовується для приваблення партнера під час розмноження. Багато риб випромінюють світлові сигнали, які інші представники того ж виду сприймають як сигнал готовності до спаровування.

Деякі хижаки використовують біоломінесценцію як приманку, випромінюючи світло для залучення здобичі. Коли здобич підходить ближче до джерела світла, хижак нападає.

Біоломінесценція у риб та інших гідробіонтів контролюється генетично, і гени, що кодують люциферазу та інші білки, залучені у процес, передаються у спадок. У деяких видів біоломінесценція регулюється циркадними ритмами або гормональними сигналами, оскільки світло випромінюється у певний час доби або за певних умов.

Отже, біохімічні основи біоломінесценції є важливим аспектом адаптацій риб та інших гідробіонтів до специфічних умов навколишнього середовища, допомагають їм виживати, спілкуватися та полювати в темних морських глибинах.

Запитання та завдання:

1. Що таке біоломінесценція, і які основні компоненти беруть у ній участь?
2. Яка роль люциферину та люциферази в біоломінесцентній реакції?
3. Охарактеризуйте значення біоломінесценції у житті морських організмів.

23. АДАПТАЦІЯ РИБ ДО ТОКСИЧНИХ РЕЧОВИН

Типи токсичних речовин та їх вплив на організм риб

Риби демонструють виняткові механізми адаптації до екологічних викликів, які зумовлені багатофакторними біохімічними процесами. Ці процеси включають багатофазну детоксикацію, відновлення пошкоджених тканин, активацію антиоксидантних систем і підтримання динамічного гомеостазу навіть в умовах впливу високотоксичних речовин. Еволюційно закріплені адаптивні механізми забезпечують здатність риб пристосовуватись до довготривалого впливу забруднювачів, зокрема антропогенного походження.

Важкі метали є одними з найнебезпечніших забруднювачів водних екосистем через їхню високу токсичність і здатність до біоаккумуляції. Ртуть, кадмій і свинець є особливо небезпечними, оскільки вони можуть взаємодіяти з сульфгідрильними групами білків, змінювати їхню структуру і порушувати функціональність. Ртуть здатна акумулюватися в нервовій системі, спричиняючи нейротоксичні ефекти, тоді як кадмій і свинець вражають функції нирок і печінки, що призводить до серйозних фізіологічних розладів (табл. 36).

Таблиця 36. Гранично допустимий концентрації ксенобіотиків і токсинів у риби

Категорія речовин	ГДК, мг/кг	Приклад речовин	Коментар
Ксенобіотики			
- Поліхлоровані біфеніли (ПХБ)	< 0,2	Поліхлоровані біфеніли	Високотоксичні, накопичуються у тканинах
- Пестициди	< 0,01	ДДТ, альдрин, дієдрин	Викликають порушення гормонального балансу
Радіонукліди			
- Цезій-137	< 5,0	Радіоактивний ізотоп цезію	Призводить до внутрішнього опромінення
- Стронцій-90	< 2,0	Радіоактивний ізотоп Sr	Вбудовується в кісткові тканини
Метали важкі			
- Ртуть	< 0,5	Метилртуть	Нейротоксична дія
- Кадмій	< 0,1	Іони кадмію	Токсичний для нирок та печінки
- Свинець	< 0,3	Іони свинцю	Викликає анемію, порушення нервової системи
Органічні токсини			
- Мікотоксини	< 0,005	Афлатоксини	Канцерогенна дія
- Біотоксини (із водоростей)	< 0,001	Саксітонин, домоева кислота	Небезпечні для споживання людиною
- Токсин T2	< 0,0005	Трихотецени	Порушує імунну систему та уражає органи
Біогенні аміни			
- Гістамін	< 0,1	Гістамін	Високі концентрації викликають алергічні реакції
- Тирамін	< 0,05	Тирамін	Може спричинити гіпертензивні кризи

Крім прямого впливу на клітини, важкі метали здатні активувати утворення вільних радикалів, що спричиняє оксидативний стрес і пошкодження біологічних мембран. Це може призводити до пероксидного окиснення ліпідів, що викликає руйнування клітинних мембран та порушує цілісність клітинних органел. Наслідком є порушення клітинного метаболізму, інгібування ключових ферментів, а також вплив на генетичний апарат клітини, включаючи ушкодження ДНК та білків, що відповідають за її реплікацію і відновлення. Генотоксичний ефект важких металів проявляється у вигляді мутацій ДНК, хромосомних аберацій, що потенційно призводить до зниження життєздатності та репродуктивної здатності риб. Метали також можуть взаємодіяти з компонентами клітинного цитоскелету, що порушує внутрішньоклітинний транспорт, включаючи транспорт везикул та органел, і може призводити до структурних порушень клітинної архітектури. Це, своєю чергою, порушує процеси поділу клітин та призводить до затримок у розвитку, порушення диференціації та індукції апоптозу. Крім того, такі взаємодії з цитоскелетом можуть впливати на рухливість клітин, що є важливим для таких процесів, як імунна відповідь та загоєння тканин.

Органічні забруднювачі, такі як пестициди і нафтові продукти, потрапляють у водні екосистеми внаслідок сільськогосподарської діяльності, промислових аварій і витоків нафти. Ці речовини є ліпофільними і мають здатність накопичуватися в жирових тканинах риб. Пестициди, зокрема, можуть інгібувати активність ферментів нервової системи, таких як ацетилхолінестераза, що спричиняє порушення нервової провідності. Нафтопродукти, в свою чергу, викликають оксидативний стрес, що призводить до пошкодження клітинних мембран і органел.

Органічні забруднювачі можуть впливати на гормональну регуляцію в організмі риб. Деякі органічні сполуки діють як ендокринні руйнівники, порушуючи нормальний синтез і метаболізм гормонів. Це може призводити до змін у поведінці, порушення циклів нересту та навіть до змін статевої диференціації. Зокрема, деякі пестициди здатні імітувати або блокувати дію естрогенів, що може спричинити фемінізацію самців і зниження репродуктивного потенціалу популяцій. Нафтові продукти також можуть впливати на обмін ліпідів, що знижує

ефективність енергетичного метаболізму та послаблює загальний стан організму, зменшуючи його здатність до відновлення після стресу.

Газоподібні токсиканти, такі як аміак і сірководень, часто з'являються в умовах анаеробного розкладу органічних речовин у водних середовищах. Амоніак спричиняє метаболічний алкалоз, порушуючи кислотно-лужний баланс в організмі риб. Сірководень, у свою чергу, інгібує ферменти дихального ланцюга мітохондрій, що суттєво знижує рівень АТФ і призводить до енергетичної недостатності. Довготривалий вплив цих речовин може спричиняти серйозні дегенеративні зміни в тканинах.

Метаболізм дії багатьох ксенобіотиків супроводжується утворенням продуктів, які істотно поступаються за токсичністю вихідним речовинам. Так, *роданіди*, що утворюються в процесі біоперетворення ціанідів, у кількості разів менш токсичні, ніж вихідні ксенобіотики. Гідролітичні відщеплення від молекул зарину, зоману, діізопропілфторфосфату іона фтору призводять до втрати цими речовинами здатності пригнічувати активність ацетилхолінестерази, що істотно знижує їх токсичність. Проте у процесі метаболізму інших речовин утворюються більш токсичні сполуки (рис. 28).

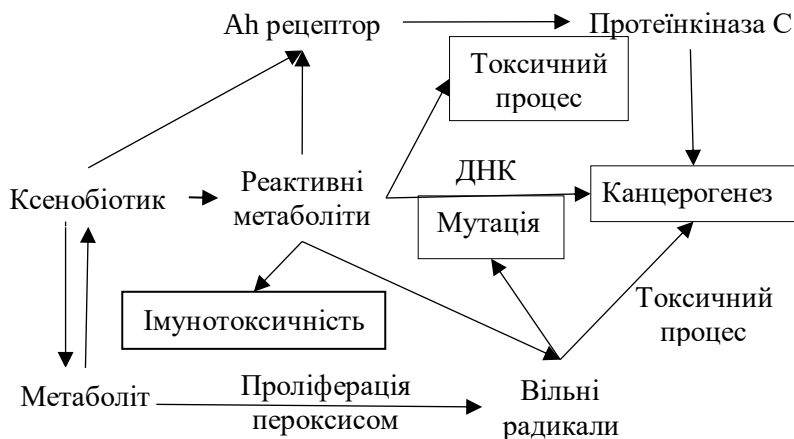
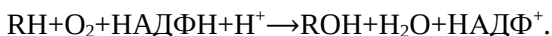


Рис. 28. Роль метаболічних перетворень ксенобіотика в розвитку різних форм токсичного процесу.

Токсичні речовини представляють серйозну загрозу для риб, викликають широке коло порушень на рівні організму і клітини.

Захисні біохімічні механізми

Система детоксикації є одним із ключових механізмів адаптації риб до токсичних речовин і включає низку ферментів, що перетворюють токсини в менш шкідливі або більш екскретовані форми. Найбільш важливою складовою цієї системи є ферменти родини цитохромів P450, які каталізують окиснення органічних молекул, забезпечуючи їх подальшу детоксикацію. Ці ферменти локалізовані в мембранах ендоплазматичного ретикулулу клітин печінки та інших тканин, що дозволяє ефективно знешкоджувати різноманітні ксенобіотики та ендogenousні метаболіти. Найбільш поширеною реакцією, що каталізується цитохромом P450 є реакцією мікосомального окиснення – включення одного атома кисню до складу аліфатичного органічного субстрату (RH), інший атом кисню відновлюється до води:



Цитохроми P450 відіграють центральну роль у метаболізмі пестицидів, нафтопродуктів та інших органічних забруднювачів. Процес біотрансформації токсинів включає три фази: окиснення, кон'югацію та екскрецію (рис. 29).



Рис. 29. Фази метаболізму ксенобіотиків.

Перший етап включає введення в молекулу полярних груп, з утворенням проміжних продуктів, що збільшує її розчинність. Кон'югація включає приєднання гідрофільних молекул, таких як глутатіон, що робить токсин ще більш розчинним. Третій етап полягає в екскреції кінцевих продуктів метаболізму з організму.

Антиоксидантні системи є важливою частиною захисту від окисдативного стресу, спричиненого впливом токсичних речовин.

Реактивні форми кисню (РФК), які утворюються під дією важких металів, органічних забруднювачів та інших токсинів, можуть пошкоджувати ДНК, білки та ліпіди клітин (рис. 30). Для знешкодження РФК риби використовують ферменти, такі як супероксиддисмутаза (СОД), каталаза та глутатіонпероксидаза.

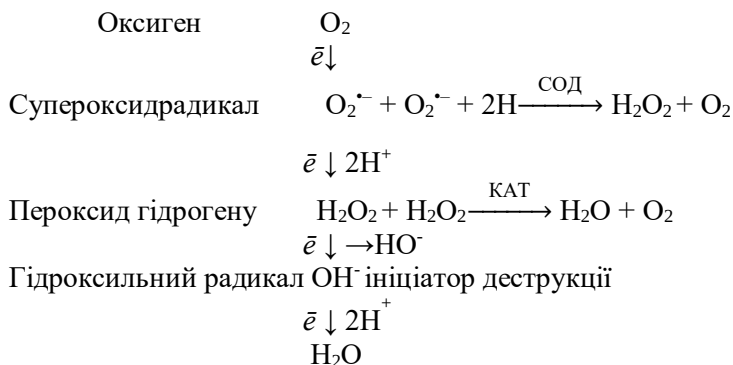
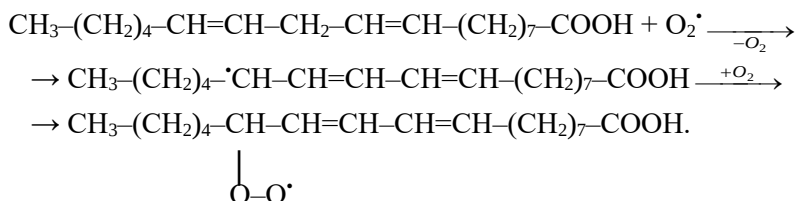


Рис. 30. Реакційноздатні форми Оксигену.

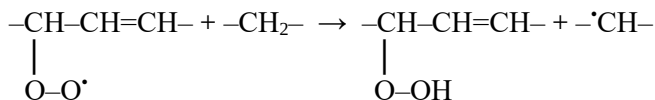
Супероксиддисмутаза каталізує перетворення супероксидного аніону на пероксид водню, який потім розкладається каталазою на воду і молекулярний кисень. Глутатіонпероксидаза забезпечує відновлення пероксидів, використовуючи глутатіон як субстрат. Крім ферментативних антиоксидантів, важливу роль відіграють неферментативні компоненти, такі як вітаміни Е і С, а також глутатіон, які забезпечують додатковий захист клітин.

На першій стадії утворюються гідропероксиди і пероксиди, що змінюють смак жиру. Наприклад, окиснення лінолевої кислоти:

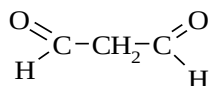


Спочатку за дії $O_2^{\cdot}$ утворюється вільний радикал жирної кислоти, який легко приєднує молекулярний кисень, перетворюючись у

пероксидний радикал $R-O-O^{\bullet}$, останній вступає в взаємодію з іншою молекулою жирної кислоти:



Пероксидний радикал відновлюється до гідропероксиду жирної кислоти, яка окиснюючись, утворює пероксидний радикал і продовжується ланцюговий процес окиснення все нових молекул жирних кислот. Пероксиди жирних кислот дуже нестабільні і розпадаються розриванням $-C-C-$ зв'язку, сусіднього із пероксидною групою. При цьому утворюються коротші сполуки, які далі піддаються пероксидному окисненню. Різні присмаки зумовлені вторинними продуктами окиснення: кислотами, альдегідами, кетонами, спиртами та вуглеводами. Кінцевим продуктом є малоновий діальдегід:



Хоча гідропероксиди і пероксиди не впливають на органолептичні властивості, але окремі з них є токсичними, можуть активізувати реакції полімеризації жирів з утворенням ди- та полімерів високої токсичності. Крім того, вони сприяють руйнуванню жиророзчинних вітамінів і поліненасичених жирних кислот та утворюють комплексні сполуки з амінокислотами (цистином, лізином, метіоніном, глутаміною та аспарагіною кислотами), а також з білками, що погіршує їх засвоєння, тобто первинні продукти ПОЛ знижують харчову і біологічну цінність м'ясних продуктів.

Металотіонеїни є низькомолекулярними білками, що містять велику кількість сульфгідрильних груп, здатних зв'язувати важкі метали, такі як кадмій, ртуть, мідь і цинк. Ці білки забезпечують детоксикацію важких металів шляхом зв'язування і ізоляції їх у нетоксичній формі, що запобігає їхньому впливу на клітинні процеси. Крім того, металотіонеїни беруть участь у підтримці гомеостазу есенціальних металів, таких як мідь і цинк, які є необхідними кофакторами для багатьох ферментів.

Експресія металотіонеїнів індукується під дією важких металів, що є адаптаційною відповіддю організму на забруднення. Ці білки

локалізуються переважно в печінці, нирках і зябрах – органах, що зазнають найбільшого впливу токсинів. Завдяки високій здатності зв'язувати метали, металотіонеїни знижують рівень вільних металів у клітинах і тим самим зменшують оксидативний стрес.

Білки теплового шоку (HSP) є ще одним важливим елементом захисних механізмів риб. Вони виконують функцію молекулярних шаперонів, допомагаючи білкам правильно згортатися та запобігаючи їхній агрегації за умов стресу. Вироблення HSP індукується не лише підвищенням температури, але й впливом токсичних речовин, таких як важкі метали і органічні забруднювачі. HSP забезпечують підтримку стабільності білкових структур, що є критично важливим для збереження клітинної функції в умовах стресу. Білки теплового шоку також беруть участь у процесах деградації пошкоджених білків, допомагаючи зберігати клітинний протеом у функціонально активному стані. Вони взаємодіють із системою убіквітин-протеасоми, сприяють розпізнаванню і деградації дефектних білків.

Імунотимізуючі механізми також використовуються для захисту від впливу токсичних речовин. Вплив токсинів може змінювати активність імунної системи, викликаючи як її пригнічення, так і гіперактивацію. Для зменшення негативних наслідків риби використовують різні стратегії, зокрема підвищення вироблення протизапальних цитокінів, активацію фагоцитозу та посилення бар'єрних функцій зябер і шкіри. Імунні клітини, такі як макрофаги, відіграють важливу роль у знешкодженні патогенів та видаленні пошкоджених клітин, що сприяє підтримці гомеостазу навіть за умов токсичного стресу.

Риби також використовують естроген-залежні ферменти для детоксикації екологічних токсикантів, таких як синтетичні хімічні речовини, що можуть порушувати гормональний баланс в організмі.

Механізми виділення та ізоляції токсичних речовин

Біохімічні адаптації риб до токсичних речовин охоплюють складні та інтегровані механізми, які забезпечують зменшення шкідливого впливу токсикантів через їх біотрансформацію, екскрецію або ізоляцію в спеціалізованих тканинах. Ці адаптаційні механізми є критичними для виживання риб у забруднених водних екосистемах та підтримання гомеостазу в умовах хронічного впливу токсичних агентів.

Детоксикація через печінку. Печінка відіграє центральну роль у метаболічній детоксикації, використовуючи широкий спектр ферментів, таких як цитохроми P450, глутатіон-S-трансфераза, UDP-глюкуронозилтрансферази та інші оксидоредуктази. Ці ферменти забезпечують біотрансформацію токсикантів у два етапи: фаза I включає окиснення, відновлення або гідроліз, тоді як фаза II полягає в кон'югації метаболітів з глутатіоном, глюкуроноювою кислотою або сульфатами для підвищення їх гідрофільності. Ці багатоступеневі процеси суттєво знижують токсичність речовин, роблячи їх легше виведеними з організму.

Екскреція через нирки та зябра. Метаболізовані токсиканти або їх кон'югати видаляються з організму риб через екскреторні шляхи, головними з яких є нирки та зябра. Нирки здійснюють ефективну фільтрацію крові, видаляють водорозчинні метаболіти у вигляді сечі. Зябра, завдяки великій площі поверхні та високій проникності, відіграють важливу роль у видаленні газоподібних речовин і важких металів шляхом дифузії або активного транспорту. Висока проникність мембран зябер забезпечує ефективний іонний обмін, що є важливим для підтримання електролітного балансу в умовах токсичного впливу.

Накопичення в ізоляційних тканинах. Якщо видалення токсикантів неможливе або недостатньо ефективне, риби використовують механізм ізоляції токсичних речовин у тканинах з низьким метаболічним рівнем, таких як жирова тканина або кістки. Накопичення токсикантів у жировій тканині мінімізує їх вплив на життєво важливі органи, оскільки такі речовини залишаються зв'язаними і не можуть вільно циркулювати в організмі. Аналогічно, відкладення токсикантів у кістках ізолює важкі метали, такі як свинець або кадмій, зменшує їх доступність для інших біохімічних процесів. Ця стратегія ізоляції є важливою для тривалого контролю токсичного навантаження.

Слизові бар'єри. Слиз, що покриває поверхню тіла риб, є важливим фізико-хімічним бар'єром, який запобігає проникненню токсичних речовин. Слиз містить глікопротеїни, глікозаміноглікани та інші біологічно активні сполуки, здатні зв'язувати токсиканти і створювати додатковий захист для епітеліальних клітин. Крім зв'язування токсикантів, слиз також зменшує механічне тертя та перешкоджає прикріпленню патогенних мікроорганізмів, що підвищує стійкість риб

до інфекцій. Здатність слизу змінювати свій склад у відповідь на змінні умови середовища робить цей механізм динамічним і адаптивним.

Металотіонеїни. Металотіонеїни є низькомолекулярними білками з високою афінністю до важких металів, таких як кадмій, ртуть, свинець та інші. Їх синтез індукується у відповідь на підвищену концентрацію металів, і вони утворюють стабільні комплекси з іонами металів, зменшуючи їх токсичність. Металотіонеїни накопичуються переважно у клітинах печінки та нирок, де виконують функцію буфера, ізолюючи токсичні метали від інших внутрішньоклітинних структур. Металотіонеїни беруть участь у регуляції метаболізму есенціальних металів, таких як цинк і мідь, забезпечуючи їх доступність для біохімічних процесів.

Адаптація до хронічного впливу токсинів

Хронічний вплив токсичних речовин потребує від риб складних адаптивних змін на молекулярному, клітинному та організмовому рівнях. Одним з ключових аспектів цієї адаптації є зміна експресії генів, що відповідають за синтез детоксикуючих ферментів і білків. Впродовж тривалого впливу токсикантів риби можуть підвищувати експресію генів, що кодують цитохроми P450 та глутатіон-S-трансферази, тим самим збільшуючи їхню здатність до детоксикації. Також спостерігається зміна мембранної проникності клітин, що обмежує надходження токсинів у клітини.

Важливим компонентом адаптації є перебудова метаболічних шляхів, зокрема активація альтернативних шляхів метаболізму, що дозволяють уникнути накопичення токсичних продуктів. Підвищена активність антиоксидантної системи забезпечує ефективне видалення АФК, що утворюються внаслідок оксидативного стресу. Крім того, у відповідь на хронічний вплив токсикантів активується синтез білків теплового шоку, які сприяють підтримці структури та функціональності клітинних білків в умовах токсичного стресу.

Адаптація імунної системи також відіграє ключову роль у захисті від хронічного впливу токсикантів. Модифікація функцій імунних клітин і підвищення рівня протизапальних цитокінів забезпечує зменшення запальної реакції, яка може бути спричинена токсичними агентами. Ці адаптивні механізми дозволяють риbam підтримувати відносно стабільний фізіологічний стан, незважаючи на постійний

вплив токсикантів, і є результатом довготривалої еволюційної адаптації до антропогенного тиску.

Енергетичні витрати адаптації. Вплив токсичних речовин у водному середовищі викликає у риб серйозну потребу в адаптації, яка супроводжується значними енергетичними витратами для підтримки гомеостазу та життєво важливих функцій. Процес детоксикації, який включає окиснення, глутатіонове кон'югування та виведення токсинів, є енергозатратним і потребує координації численних біохімічних шляхів. Цей комплексний процес, який включає численні ферментативні реакції, спрямований на нейтралізацію та видалення токсичних речовин з організму, що значно підвищує потребу в енергетичних ресурсах.

Активація системи метаболічних ферментів, зокрема цитохрому P450, є ключовою ланкою у метаболізмі ксенобіотиків. Цитохром P450 каталізує окиснення токсичних сполук, перетворюючи їх на більш водорозчинні метаболіти, придатні для екскреції. Цей процес потребує значного енергетичного забезпечення, оскільки потребує молекул АТФ для транспортування субстратів, а також електронів і молекулярного кисню для окислювальних реакцій. Залучення цитохрому P450 є енергозатратним і призводить до зменшення енергетичних резервів, що може обмежити інші фізіологічні процеси, такі як ріст і розмноження.

Крім того, адаптація до токсичних речовин включає активацію антиоксидантних захисних механізмів, спрямованих на нейтралізацію вільних радикалів, що утворюються під час окиснення токсинів. Синтез глутатіону та інших антиоксидантних молекул є життєво важливим компонентом захисту від оксидативного стресу. Вільні радикали можуть пошкоджувати мембрани, білки та ДНК, що, в свою чергу, збільшує енергетичні витрати.

Генетична адаптація до впливу токсичних речовин є складним процесом, який включає різноманітні молекулярні та клітинні механізми. Генетичні модифікації є ключовими для довготривалої адаптації риб до токсичних умов, оскільки дозволяють організму виробляти необхідні ферменти та захисні білки. Основні генетичні механізми включають посилену експресію генів, що кодують ферменти детоксикації та інші антиоксидантні системи. Ці генетичні зміни часто є наслідком мутацій або епігенетичних модифікацій, які підвищують адаптивний потенціал риб.

Генетична пластичність риб адаптується до нових екологічних викликів, що виникають в умовах антропогенного забруднення. Відбір мутацій, які забезпечують підвищену резистентність до токсичних речовин, сприяє виживанню та збереженню популяцій.

Одним із прикладів генетичної адаптації є посилення експресії антиоксидантних ферментів, таких як супероксиддисмутаза та каталаза, які нейтралізують активні форми кисню, що утворюються під час процесів детоксикації. Ці ферменти захищають клітини від оксидативного пошкодження, сприяючи стабільності клітинних структур і зменшуючи негативний вплив оксидативного стресу. Крім того, експресія генів, що відповідають за синтез металотіонейнів, є важливою частиною адаптації до наявності важких металів, таких як кадмій і ртуть.

Зміни у функціонуванні мембранних транспортерів також відіграють важливу роль в адаптації до токсичних речовин. Підвищення експресії транспортерів, таких як білки родини ABC (ATP-binding cassette), сприяє ефективнішому виведенню токсичних метаболітів з клітин, що знижує внутрішньоклітинне накопичення токсинів і мінімізує їх шкідливий вплив на клітини та тканини. Крім того, регуляція процесів апоптозу може слугувати механізмом для видалення пошкоджених клітин, що знижує ризик розвитку патологічних змін в умовах хронічного токсичного навантаження.

Загалом, генетичні аспекти адаптації риб до токсичних речовин являють собою складний комплекс взаємодій між генами, регуляторними механізмами та фізіологічними процесами. Ці адаптивні зміни дозволяють риbam підтримувати життєздатність і репродуктивну активність у середовищах, забруднених токсичними сполуками, і забезпечують стійкість популяцій до негативних екологічних чинників антропогенного походження.

Запитання та завдання.

1. Які основні типи токсичних речовин впливають на організм риб?
2. Яку роль відіграє цитохроми P450 у детоксикації органічних забруднювачів?
3. Охарактеризуйте механізми біохімічної детоксикації в організмі риб, включаючи етапи окиснення, кон'югації та екскреції.
4. Наведіть аналіз антиоксидантних систем риб та їх ролі у зниженні впливу токсичних речовин, використовуючи конкретні приклади токсикантів.

24. ПОСМЕРТНІ ЗМІНИ У М'ЯСІ РИБИ

Основні біохімічні процеси після вилову риби

Риба, яка щойно “заснула”, підлягає складним посмертним біохімічним процесам, що визначають її якість як харчового продукту.

У момент вилову риба характеризується найвищими органолептичними властивостями: її м'язи мають високу пружність, а тканини містять повний спектр поживних речовин, включаючи білки, жири, вуглеводи, вітаміни та мінерали. Поверхня риби вкрита слизом, який слугує природним захистом від мікроорганізмів та механічних пошкоджень, знижує тертя, що полегшує рух у воді. Слиз, що складається переважно з води (до 95 %), також містить білки, полісахариди та ліпіди. Білки, присутні в слизі, містять муцини та глікопротеїни, котрі мають антимікробні властивості, стримують розмноження бактерій та патогенних мікроорганізмів. Полісахариди, такі як глікани, утворюють гелеподібну матрицю, яка допомагає утримувати воду і захищає поверхню від висихання та механічних ушкоджень. Ліпіди, що входять до складу слизу, створюють додатковий бар'єр, який знижує проникність для води та забезпечує додатковий захист від патогенів.

Заклякання м'язів (ригідність)

Після смерті риби розпочинається процес ригідності м'язів, що проявляється через кілька годин і триває від кількох годин до кількох днів залежно від низки чинників. Заклякання м'язів залежить від виду риби, її фізіологічного стану та загального здоров'я. Риби, що перебували у стресовому стані перед виловом, часто мають швидший і більш виражений процес ригідності через зниження запасів глікогену та підвищений метаболізм. Види риб із високим вмістом жиру або ті, що мають більш розвинені м'язи, можуть демонструвати різну тривалість ригідності.

Тривалість ригідності значною мірою залежить від температури зберігання. При низьких температурах, близько 0 °C, процес ригідності триває довше, що дозволяє зберегти свіжість м'яса впродовж кількох днів, оскільки метаболічні реакції сповільнюються. В таких умовах знижується активність ферментів, що уповільнює біохімічні процеси, пов'язані з розпадом тканин. При підвищенні температури цей процес

значно пришвидшується через активацію ферментативної активності, що може призвести до швидшого погіршення органолептичних властивостей, таких як текстура, запах і смак продукту.

Початок залякання також залежить від частин тіла риби. Зазвичай, ригідність починається з більш активних м'язів, таких як хвостові м'язи, і поступово поширюється на інші частини тіла, включаючи спинні та черевні м'язи. Цей процес є важливим для розуміння впливу фізіологічної структури на органолептичні властивості м'яса.

Під час залякання органолептичні характеристики риби змінюються. М'язи стають жорсткішими та втрачають еластичність, що може негативно вплинути на кулінарну обробку. Також знижується соковитість м'яса через втрату внутрішньоклітинної води. Зменшення рН надає м'ясу кислуватого присмаку, що може змінювати сприйняття продукту споживачами.

Після загибелі риби АТФ швидко деградує до аденозинмонофосфату (АМФ), інозину та гіпоксантину. Інозин та гіпоксантин є важливими маркерами свіжості риби, оскільки їх накопичення корелює зі зміною смаку. Спочатку утворюється АМФ, який сприяє розвитку характерного смаку уамі, однак подальша деградація до інозину та гіпоксантину призводить до появи гіркуватого присмаку, що свідчить про втрату свіжості та початок псування.

Водночас у м'язових клітинах активуються глікогеноліз і гліколіз, що призводять до накопичення молочної кислоти, зниження рН і втрати еластичності м'язів. Це, у свою чергу, робить м'язи жорсткими і втрачає їх еластичність, що ускладнює кулінарну обробку. Змінюється вміст основних компонентів (табл. 37).

Таблиця 37. Зміни концентрації основних компонентів під час посмертних процесів

Компонент	Вміст у свіжій рибі	Вміст після залякання	Вміст після дозрівання
Глікоген	0,5–1,5 %	0,1–0,3 %	<0,1 %
АТФ	5–7 мкмоль/г	<1 мкмоль/г	Відсутній
Молочна кислота	Трасова кількість	10–20 мкмоль/г	15–25 мкмоль/г
Вільні амінокислоти	0,1–0,2 %	0,3–0,5 %	0,5–0,8 %
Вільні жирні кислоти	Трасова кількість	0,1–0,2 %	0,3–0,5 %

На молекулярному рівні ригідність супроводжується зниженням рівня глікогену, який розщеплюється до глюкозо-6-фосфату, а потім до молочної кислоти в процесі анаеробного гліколізу. Накопичення молочної кислоти призводить до зниження рН м'язової тканини з нейтральних значень (близько 7,0) до кислих (5,5–6,0), що є важливим чинником для забезпечення тривалого збереження якості риби. Зниження рН створює несприятливе середовище для розвитку патогенних мікроорганізмів, оскільки багато видів бактерій не можуть розвиватися в кислому середовищі. У цей період також спостерігається втрата частини внутрішньоклітинної води через осмотичні зміни, що призводить до зменшення соковитості м'яса і впливає на його текстурні властивості. Крім того, зниження рівня АТФ викликає підвищення концентрації іонів кальцію в м'язах, що додатково сприяє формуванню актоміозинових комплексів і жорсткості м'язів.

Дозрівання м'яса риби

Після завершення ригідності настає фаза дозрівання м'язів, яка визначає текстуру, смак та аромат продукту. У процесі дозрівання відбувається частковий гідроліз білків під впливом ендогенних протеаз, що призводить до пом'якшення м'язової тканини і покращення органолептичних характеристик.

Білки → Пептиди → Вільні амінокислоти.

Пептиди та вільні амінокислоти, які утворюються внаслідок цього гідролізу, формують складний і насичений смак, характерний для зрілого м'яса риби. Крім того, під дією ферментів ліпіди частково окислюються, що сприяє утворенню ароматичних сполук, які визначають специфічний запах м'яса риби.

Ліпіди → Ароматичні сполуки (визначають специфічний запах).

Дозрівання також супроводжується змінами у структурі м'язової тканини, що робить її менш щільною і більш ніжною, що особливо важливо для видів риби з високою жирністю, оскільки саме зміни в ліпідній фракції впливають на загальні органолептичні властивості.

Протеази, що активуються в процесі дозрівання, походять із м'язових клітин і відповідальні за розщеплення білків до коротких пептидів і амінокислот, які є джерелом смаку. Отже, процес дозрівання

можна вважати природним механізмом покращення смаку та текстури м'яса, що робить його більш привабливим для споживачів.

Посмертні зміни в м'ясі риби супроводжуються численними перетвореннями. Відбувається частковий гідроліз білків під дією протеаз, що призводить до утворення пептидів і вільних амінокислот, які додають м'ясу м'якості та збагачують його смакові властивості. Крім того, ці зміни впливають на поживну цінність продукту, оскільки білковий склад м'яса модифікується. Глікоген, який накопичувався у м'язах, розщеплюється з утворенням молочної кислоти ($\text{CH}_3\text{CH}(\text{OH})\text{COOH}$), що призводить до зниження рН тканин (табл. 38).

Таблиця 38. Зміни рН м'язової тканини риби

Час після смерті риби	0 годин	4–6 годин	12–24 години	48 годин
рН м'язової тканини	7,0	6,2	5,8	5,6

Таке зниження рН сприяє денатурації білків і створює умови для активації протеолітичних ферментів, проте надмірне закиснення може негативно позначитися на текстурі риби та призвести до небажаної кислотності.

Зменшення рівня глікогену та накопичення молочної кислоти призводять до змін текстури м'яса і надають йому характерної кислинки, що є важливим чинником у формуванні смаку. Окиснення ліпідів під дією ферментів призводить до утворення специфічних ароматичних сполук, які надають м'ясу характерного смаку. Ненасичені жирні кислоти можуть піддаватися перетворенням, що впливає на загальну якість продукту. Ліпіди також можуть піддаватися гідролізу, що сприяє утворенню вільних жирних кислот. Відбуваються зміни в концентраціях іонів кальцію та магнію, які можуть впливати на текстуру м'язів. Іони кальцію, що звільняються з внутрішньоклітинних депо, беруть участь в активації ферментів, відповідальних за розщеплення білків. У процесі дозрівання можуть змінюватися вміст водорозчинних вітамінів, зокрема вітамінів групи В, що також впливає на загальну харчову цінність риби.

Після 48 годин рН м'яса стабілізується на рівні, що сприяє збереженню його якості, оскільки зниження рН гальмує розвиток багатьох патогенних бактерій і ферментативних процесів, які могли б призвести до псування продукту.

Посмертні зміни в риб'ячому м'ясі значною мірою визначають його якість як харчового продукту. Використання відповідних методів зберігання, таких як охолодження, заморожування або вакуумне пакування, може значно продовжити термін придатності риби та забезпечити високу якість кінцевого продукту. При цьому слід враховувати вид риби та її фізіологічні особливості, оскільки різні види можуть мати різні реакції на посмертні процеси, зберігання та дозрівання. Правильне управління посмертними змінами є ключовим для отримання продукту з оптимальними органолептичними властивостями, що є критично важливим як для споживачів, так і для виробників рибної продукції.

Аутоліз та механізми його розвитку у тканинах

Припинення кровообігу та транспорту кисню до тканин ініціює процес *аутолізу* – автокаталітичного розщеплення клітин під дією ендогенних ферментів. Основними ферментами, що беруть участь в аутолізі, є катепсина, кальпаїни та ліпази. Катепсина відповідає за розщеплення білків до пептидів та вільних амінокислот, кальпаїни активуються при підвищенні внутрішньоклітинного кальцію і також беруть участь у деградації білків, а ліпази гідролізують ліпіди, утворюючи вільні жирні кислоти. Ці процеси суттєво впливають на органолептичні властивості, зокрема на смак та текстуру риби. Протеолітичні ферменти, зокрема катепсина, гідролізують білки до пептидів та вільних амінокислот, таких як лізин та глютамінова кислота. Внаслідок цього утворюються біогенні аміни, що істотно впливають на органолептичні властивості риби, включаючи смак та запах. Аутоліз є важливим етапом, що визначає текстурні характеристики та придатність риби для споживання.

Після завершення заляккання м'язи розм'якшуються внаслідок активності протеаз, таких як катепсина та кальпаїни, які розщеплюють білкові структури до вільних амінокислот та пептидів, впливаючи на смакові характеристики та формуючи метаболіти, зокрема креатинін та інші азотовмісні сполуки.

Процеси гниття основних компонентів м'яса риби

Після вилову на поверхні риби починають активно розмножуватися мікроорганізми, які виділяють ферменти, що каталізують розщеплення

білків і ліпідів, утворюючи аміак, сірководень, триметиламін та інші леткі сполуки, які є причиною неприємного запаху (табл. 39).

Таблиця 39. Основні мікроорганізми, що викликають псування риби

Мікроорганізми	Ферменти	Продукти розпаду
<i>Pseudomonas spp.</i>	Протеази, ліпази	Аміни, аміак, сірководень
<i>Shewanella putrefaciens</i>	Протеази, декарбоксилази	Індол, скатол, кадаверин
<i>Clostridium spp.</i>	Протеази, амілази	Леткі жирні кислоти
<i>Aspergillus spp.</i>	Ліпази	Продукти окиснення жирів

Жири є одними з найбільш нестабільних компонентів рибного м'яса, і їхній розпад значною мірою впливає на якість кінцевого продукту. Псування жирів у рибі відбувається через два основні механізми: гідролітичне та окислювальне псування (рис. 31). Ці процеси не лише змінюють органолептичні властивості риби, але й можуть призводити до утворення токсичних сполук, що обмежують термін її зберігання та безпеку для споживача.



Рис. 31. Схема псування жирів.

Низькі температури значно уповільнюють мікробіологічне псування, що підкреслює важливість ефективного холодового ланцюга.

Гідролітичне псування жирів відбувається під дією ліпаз, які можуть бути як ендогенними (присутніми у тканинах риби), так і екзогенними (продукованими мікроорганізмами). Ліпази каталізують гідроліз тригліцеролів до гліцеролу і вільних жирних кислот.

Гідроліз тригліцеролів → Гліцерол + Жирні кислоти.

Поява вільних жирних кислот є критичним чинником, що спричиняє погіршення смакових властивостей, а також розвиток неприємного запаху та присмаку. Гідролітичне псування може відбуватися навіть за низьких температур, що робить цей процес особливо небезпечним при тривалому зберіганні риби.

Гідролітичне псування є найбільш активним при умовах підвищеної вологості та недотриманні температурного режиму зберігання. Підвищена вологість сприяє активації ліпаз та пришвидшує розпад тригліцеролів, призводить до погіршення якості продукту.

Під час гідролізу можуть утворюватися вільні жирні кислоти, які взаємодіють з іншими компонентами тканин риби, що призводить до утворення летких органічних кислот, ще більше погіршуючи органолептичні властивості продукту.

Окиснення жирів, або *автоокиснення*, є процесом, при якому ненасичені жирні кислоти піддаються атаці вільних радикалів, що призводить до утворення гідропероксидів, альдегідів, кетонів та інших сполук.

Автоокиснення жирних кислот → Пероксиди → Альдегіди, Кетони

Окиснення жирних кислот фосфоліпідів і тригліцеролів (арахідонової, лінолевої, ліноленової, олеїнової) проходить через ланцюгові реакції. Ненасичені жирні кислоти окиснюються неферментативним способом за місцем подвійного зв'язку за дії окиснювачів, наприклад пероксиду гідрогену (H_2O_2), супероксидного радикалу ($\text{O}_2^\cdot$), гідроксильного радикалу ($\text{HO}^\cdot$), вільних радикалів органічних сполук.

Ці продукти окиснення відповідають за прогірклий запах і гіркий смак, характерний для зіпсованої риби. Окислювальне псування жирів є основною причиною втрати якості риби під час зберігання.

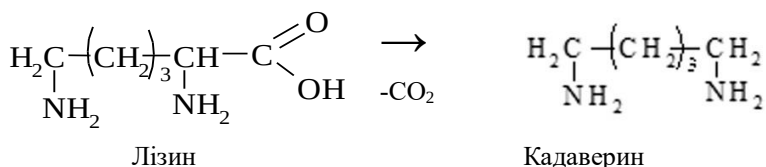
Процес автоокиснення включає три основні етапи (табл. 40).

Таблиця 40. Основні етапи окиснення жирів та їх продукти

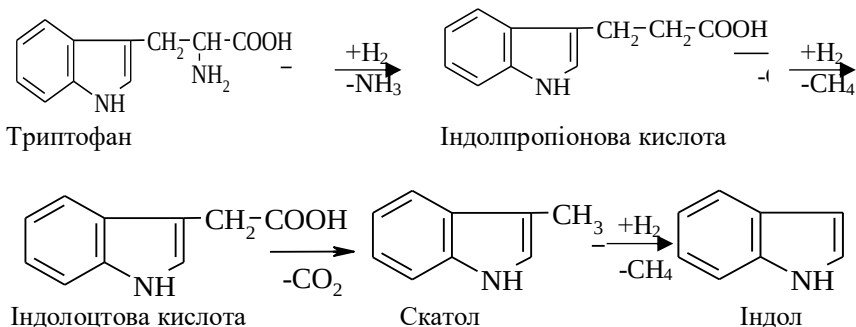
Етап	Процес	Продукти
Ініціація	Утворення вільних радикалів	Вільні радикали
Пропагація	Реакція радикалів з жирними кислотами	Гідроперокси
Термінування	Взаємодія радикалів	Стабільні сполуки (альдегіди, кетони)

Основні продукти окиснення жирів відносяться до різних класів сполук, зокрема це можуть бути *альдегіди* (наприклад, гексаналь, пропаналь), які є відповідальними за характерний неприємний запах зіпсованої риби. Вони утворюються внаслідок розпаду гідропероксидів і є важливими маркерами псування. *Кетони* обумовлюють появу гострих або кислих ноток у запаху. Їхнє утворення також пов'язане з розпадом гідропероксидів та автоокисненням жирів. *Перокси* є проміжними сполуками, що впливають на окислювальну стабільність продукту. Їх накопичення свідчить про активне окиснення жирів, що потребує негайного вживання заходів для сповільнення процесу.

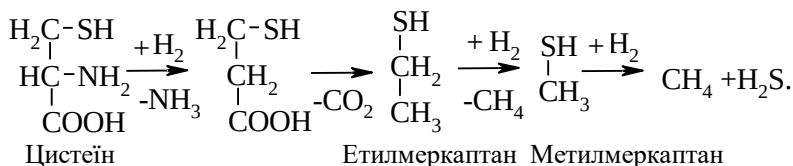
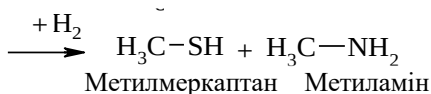
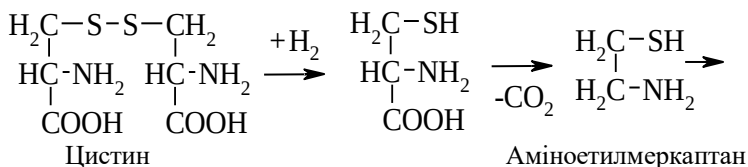
За дії ферментів мікроорганізмів (в основному протеаз) відбувається розщеплення білків до протеїнів і простетичних груп, простих білків – до амінокислот. Дезамінування і декарбоксилювання амінокислот призводить до утворення у м'ясі аміаку, сірководню, вуглекислоти, летких жирних кислот, амінів, особливо трупних отрут (путресцину і кадаверину), індолу, скатолу, меркаптанів та інших шкідливих для організму людини і тварин хімічних сполук.



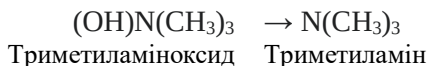
Процеси гниття проходять поетапно та спряжені між собою, що спричинює утворення цілого ряду отруйних речовин. Зокрема, за гнильного розкладання багатьох білків м'язової тканини утворюється амінокислота тирозин, яка може бути джерелом низки отруйних речовин. За гниття триптофану утворюються скатол та індол, що надають м'ясу неприємного запаху:



За гнильного розкладу цистину та цистеїну утворюються отруйні речовини з неприємним запахом – меркаптани, сірководень, а також аміак, метан і вуглекислий газ:



У результаті активності мікроорганізмів, таких як *Shewanella* і *Vibrio*, відбувається перетворення триметиламіноксиду на триметиламін, що є джерелом характерного "рибного" запаху.



Одночасно з окиснення ліпідів та гниттям білків у м'ясі відбуваються бродіння вуглеводів, гідроліз і окисно-відновні реакції й інші хімічні процеси. Все це впливає на швидкість і послідовність утворення різних сполук під час гниття м'яса. Так, за бродіння

вуглеводів виділяються кислоти, які зв'язують аміак та інші лужні продукти розпаду м'яса і затримують розмноження гнильних мікроорганізмів. За розвитку процесу розкладання м'яса рН закономірно збільшується, реакція середовища поступово наближається до нейтральної та навіть стає лужною.

Окислювальні процеси відбуваються швидше в присутності світла, кисню та іонів металів (наприклад, заліза або міді), які є потужними каталізаторами утворення вільних радикалів. Отже, важливим аспектом зберігання рибного м'яса є захист від контакту з повітрям і світлом, що може бути досягнуто шляхом використання вакуумного пакування або антиоксидантів, таких як токоферолі.

Запобігання або сповільнення процесів гниття рибного м'яса є критично важливим для забезпечення його якості та безпеки. Основні методи контролю включають:

Охолодження та заморожування. Зниження температури уповільнює активність мікроорганізмів і ферментів, що каталізують псування. Охолодження до температури близько 0 °C значно знижує швидкість гідролізу та окиснення. Заморожування при -18 °C та нижче ще ефективніше інгібує мікробну активність і автолітичні процеси, дозволяючи зберігати якість продукту впродовж тривалого періоду.

Пакування в атмосфері із зниженим вмістом кисню. Використання вакуумного пакування або модифікованої атмосфери (наприклад, з підвищеним вмістом азоту або вуглекислого газу) дає змогу обмежити контакт з киснем, що уповільнює окислювальні процеси.

Зберігання в темряві. Уникання впливу світла є важливим для запобігання фотоініційованому окисненню жирів. Це можна досягти шляхом використання непрозорих матеріалів для пакування риби.

Використання антиоксидантів. Додавання антиоксидантів, як природних (токоферолі, аскорбінова кислота), так і синтетичних, дає змогу зв'язувати вільні радикали, тим самим запобігаючи автоокисненню жирів і подовжуючи термін зберігання продукту.

Такі заходи дозволяють значно подовжити термін зберігання риби та зберегти її органолептичні та харчові властивості на високому рівні. Комплексний підхід до зберігання, що включає кілька методів консервації, таких як заморожування, пакування у вакуумі та використання антиоксидантів, забезпечує тривалу збереженість і безпеку рибного продукту для споживача.

Запитання та завдання

1. Які основні біохімічні зміни відбуваються в м'ясі риби після її вилову?
2. Які чинники впливають на тривалість залякання м'язів у риби після вилову?
3. Яка роль ферментів у процесі дозрівання м'яса риби, і як вони впливають на органолептичні властивості?
4. Поясніть механізми автолізу у м'язових тканинах риби після вилову і його вплив на органолептичні властивості продукту.

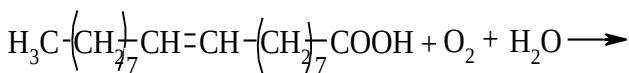
25. БІОХІМІЯ ЗБЕРІГАННЯ ТА ПЕРЕРОБКИ РИБИ

Біохімічні зміни у м'ясі риб за змін температурних режимів

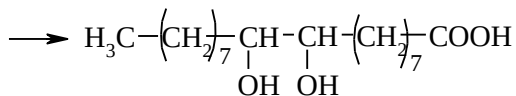
Температурні методи обробки, включають охолодження, заморожування та розморожування, суттєво впливають на структурно-функціональні властивості м'яса риби. Ці процеси визначають не лише якість продукту, а й безпеку споживання, стабільність компонентів та збереження харчової цінності. Дослідження впливу цих змін є важливим для оптимізації технологічних рішень, що зменшують деградацію білків, окиснення жирів та мікробіологічні ризики.

Охолодження. Охолодження рибного м'яса у межах температур від 0 до 4 °C є ефективним методом короткострокового зберігання, який уповільнює біохімічні реакції та гальмує ріст більшості мікроорганізмів. У той же час, навіть при цих температурах відбувається активність ендегенних ферментів, таких як протеази та ліпази, що каталізують аутоліз білків і частковий гідроліз ліпідів. Аутоліз супроводжується накопиченням амінокислот і пептидів, які надають продукту специфічного аромату, однак тривалий період зберігання може призводити до надмірного протеолізу, який погіршує текстуру. Психротрофні бактерії, такі як *Pseudomonas spp.* і *Shewanella spp.*, адаптуються до низьких температур, продукують ензими, що викликають псування продукту, утворення слизу і неприємного запаху.

Жири, особливо ненасичені жирні кислоти, піддаються автоокисненню, що зумовлює утворення оксикислот, гідропероксидів, альдегідів і кетонів, які не лише змінюють смакові властивості, але й можуть спричинити токсичний вплив.



Олеїнова кислота



Діоксистеаринова кислота

Заморожування. Заморожування є стандартним методом довгострокового зберігання, що базується на утворенні кристалів льоду. Повільне заморожування сприяє формуванню великих кристалів льоду, які руйнують клітинні мембрани, спричиняють втрату внутрішньоклітинної рідини та деградацію текстури. Натомість швидке заморожування сприяє формуванню дрібних кристалів, які меншою мірою пошкоджують тканини. Температурне зниження спричиняє часткову денатурацію білків, яка знижує їх водоутримуючі властивості, а також впливає на здатність до гелеутворення та емульгування, що важливо при подальшій переробці продукту. Окиснення ненасичених жирних кислот у замороженому стані продовжується, хоча й значно повільніше, ніж при охолодженні, що призводить до накопичення вторинних продуктів окиснення, які можуть знижувати якість. Хоча заморожування зупиняє ріст більшості мікроорганізмів, життєздатність деяких патогенів може зберігатися, що створює ризики під час розморожування.

Розморожування. Розморожування є критичним етапом, який має вирішальний вплив на якість рибного м'яса. Втрата внутрішньоклітинної рідини, що містить розчинні білки, вітаміни та мінерали, знижує харчову цінність і соковитість продукту. Білки не здатні повністю відновити свою структуру після розморожування, що спричиняє зміну текстури, роблячи її більш жорсткою. У присутності кисню значно зростає інтенсивність окислювальних процесів у жирах, що сприяє утворенню прогірклого смаку й запаху. Крім того, підвищення температури під час розморожування активує мікроорганізми, які вижили у замороженому стані, підвищуючи ризик псування продукту та можливих харчових отруєнь.

Різні температурні режими обробки рибного м'яса мають суттєвий вплив на його біохімічні властивості. Охолодження є ефективним для короткострокового зберігання за умови суворого контролю температури, заморожування забезпечує довготривале зберігання, але супроводжується структурними й хімічними змінами, розморожування є критичним етапом, який потребує точного дотримання умов.

Оптимізація кожного з цих процесів вимагає глибокого розуміння біохімічних змін, що відбуваються в тканинах риби, та використання сучасних технологічних підходів.

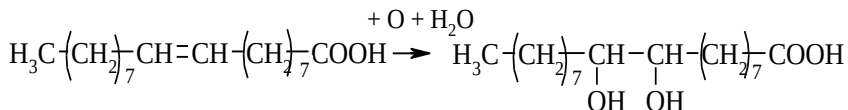
Біохімічні зміни у складі риби за технологічної обробки

Технологічна обробка риби, така як варіння, запікання та копчення, значно впливає на її біохімічний склад, харчову цінність і органолептичні властивості. Кожен метод має унікальні біохімічні наслідки, які слід враховувати для збереження поживних речовин і мінімізації утворення шкідливих сполук. Вибір відповідного способу обробки є критично важливим для забезпечення високої якості рибної продукції.

Варіння. Варіння є відносно щадним методом термічної обробки, що суттєво впливає на білки, жири, вітаміни та мінерали. Під впливом температур до 100 °C відбувається денатурація білків, яка супроводжується розгортанням молекул, коагуляцією і підвищенням біодоступності. Цей процес полегшує ферментативне розщеплення білків у травній системі. Водночас тривале нагрівання може призводити до втрат термолабільних амінокислот, таких як триптофан і цистеїн. Значна частина азотистих сполук та амінокислот переходить у бульйон, збагачуючи його поживними речовинами.

Мінерали, зокрема калій, магній і кальцій, переходять у водну фазу, що може зменшувати їхню концентрацію в тканинах риб. Вітаміни групи В і С, що є водорозчинними, легко екстрагуються у бульйон, знижуючи їхню концентрацію у продукті. Особливо нестабільним є вітамін С, який деградується під впливом температури. Попри це, жиророзчинні компоненти, такі як омега-3 поліненасичені жирні кислоти, залишаються стабільними завдяки помірним температурам.

Жири піддаються частковому гідролізу, утворюють вільні жирні кислоти, які можуть впливати на текстуру та смак. Ненасичені жирні кислоти (олеїнова, лінолева, ліноленова) у таких умовах можуть частково окиснюватися з утворенням оксикислот та інших продуктів окиснення (альдегідокислот, кетокислот, альдегідів, кетонів), що надає харчовим продуктам неприємного запаху і гіркого смаку:



Оптимізація режиму варіння, зокрема скорочення часу обробки, дозволяє мінімізувати втрати поживних речовин і зберегти електrolітний баланс.

Запікання. Запікання характеризується високими температурами (150–220 °С), що призводить до інтенсивних біохімічних змін. Білки піддаються глибокій денатурації, проте через відсутність контакту з водою втрати амінокислот є меншими, ніж у разі варіння. Утворення продуктів реакції Майяра, зокрема меланоїдинів, додає продукту золотистого кольору, характерного аромату й смаку. Леткі ароматичні сполуки, які утворюються в цих реакціях, значно підвищують органолептичну привабливість риби.

Реакція Майяра може супроводжуватися утворенням акриламідів, токсичної сполуки, що накопичується за надмірно високих температур або тривалого запікання. Жири зазнають термічної деградації, що спричиняє втрату омега-3 жирних кислот і утворення вторинних продуктів окиснення, таких як альдегіди та кетони. Ці сполуки можуть негативно впливати на смак і текстуру, а також мати токсичний ефект за надмірного споживання.

Жиророзчинні вітаміни (А, D, Е, К) демонструють високу термостабільність, а використання спецій, овочів і маринадів з антиоксидантними властивостями допомагає компенсувати втрати біологічно активних речовин.

Копчення. Копчення є складним процесом, що поєднує термічну обробку, дегідратацію та вплив диму. Коптильний дим є аерозолем (суміш найдрібніших твердих і рідких частинок, завислих у газовому середовищі), в якому є гази (N_2 , H_2 , CO , CH_4 , C_2H_2), а також органічні сполуки, що за певної температури перебувають у стані пари. До складу коптильного диму входить понад 200 хімічних сполук різних класів речовин, зокрема низькомолекулярні жирні кислоти: мурашина ($HCOOH$), ацетатна (CH_3COOH), пропіонова (C_2H_5COOH), масляна (C_3H_7COOH), валеріанова (C_4H_9COOH), капронова ($C_5H_{11}COOH$); кетокарбонові кислоти: α -кетоглутарова ($HOOC-CH_2-CH_2-CO-COOH$), левулінова ($HOOC-CH_2-CH_2-CO-CH_3$); двоосновні кислоти: малінова ($HOOC-CH_2-COOH$), бурштинова ($HOOC-CH_2-CH_2-COOH$), фумарова ($HOOC-CH=CH-COOH$); ароматичні кислоти: ванілінова та бузкова. Органічні кислоти, такі як мурашина і оцтова,

створюють кисле середовище, яке пригнічує ріст патогенних мікроорганізмів. Фенольні сполуки (фенол, крезол, пітокатехін, гідрохінон, пірогалол) забезпечують специфічний смак і аромат, а також мають антимікробну дію. Карбонільні сполуки додають кольору, тоді як поверхнево-активні речовини, що утворюються під час піролізу деревини, є потенційно канцерогенними.

Гаряче копчення (70–120 °C) спричиняє деградацію поліненасичених жирних кислот, тоді як холодне копчення (20–30 °C) дозволяє зберегти більшу частину омега-3 жирів. Дегідратація збільшує концентрацію білків і жирів, що підвищує калорійність продукту. Проте окиснення жирів призводить до утворення гідропероксидів і вторинних продуктів, які можуть погіршувати органолептичні властивості. Вітаміни групи В і С руйнуються під час копчення, тоді як жиророзчинні вітаміни зберігаються краще. Використання маринадів і спецій із високим вмістом антиоксидантів допомагає знизити токсичність продукту та мінімізувати вплив ПАВ.

Технологічна обробка риби спричиняє значні біохімічні зміни, що впливають на її харчову цінність і безпечність. Варіння є оптимальним методом для збереження білків і ліпідів, але призводить до втрати водорозчинних вітамінів. Запікання підвищує органолептичну привабливість, але може викликати утворення токсичних сполук. Копчення надає рибі характерного смаку й аромату, однак потребує контролю для мінімізації ризиків утворення шкідливих сполук. Вибір методу обробки залежить від бажаних характеристик продукту, включаючи харчову цінність, органолептичні властивості та безпечність.

Біохімічні зміни у складі риби у разі зберігання

Процеси соління, сушки, консервування та маринування є основними методами продовження терміну зберігання рибних продуктів. Ці технології дозволяють зберігати харчову цінність, забезпечувати мікробіологічну безпеку та стабільність продукту. Водночас вони викликають суттєві біохімічні зміни у складі риби, що впливають на її білкову, ліпідну та вітамінну фракції.

Соління. Соління, один із найдавніших методів консервування риби, базується на використанні кухонної солі (NaCl), яка створює високий осмотичний тиск. Це спричиняє дегідратацію тканин і зниження водної активності, що значно обмежує розвиток патогенних мікроорганізмів.

На молекулярному рівні сіль взаємодіє з білками, викликає їхню денатурацію через іонну взаємодію, що змінює їхні функціональні властивості. Денатурація білків зменшує їх розчинність і сприяє агрегації, що позначається на текстурі продукту, зокрема пружності м'язових волокон.

Ліпідна фракція також зазнає суттєвих змін у процесі соління. Ендогенні ліпази каталізують гідроліз тригліцеридів, утворюючи гліцерол та вільні жирні кислоти. Утворені жирні кислоти можуть легко окислюватися, утворюючи альдегіди, кетони та інші вторинні продукти, які погіршують смак і аромат риби. При тривалому зберіганні ці процеси інтенсифікуються, що призводить до зниження органолептичних характеристик і стабільності продукту.

Сушка. Сушка передбачає видалення вологи з тканин риби шляхом випаровування, що значно знижує водну активність до рівня, несприятливого для росту мікроорганізмів. Використання високих температур у цьому процесі викликає денатурацію білків, змінюючи їхню третинну та четвертинну структури. Ці зміни знижують розчинність білків і можуть впливати на біодоступність амінокислот, що позначається на харчовій цінності продукту.

Сушка також впливає на ліпідну фракцію, викликаючи автоокиснення жирів. Первинні (гідропероксиди) та вторинні (альдегіди, кетони) продукти окиснення негативно впливають на аромат і смак продукту, а також знижують харчову цінність через втрату ненасичених жирних кислот, зокрема омега-3. Для зменшення цих негативних наслідків рекомендується використання антиоксидантів та низькотемпературних режимів сушіння.

Сублимаційне сушіння, або ліофілізація, є технологічно передовим методом, який забезпечує тривале зберігання продукту з мінімізацією деградаційних змін. Процес видалення води в умовах низького тиску дозволяє уникнути термічних пошкоджень, зберігаючи нативну структуру білків і стабільність ліпідів. Цей метод сприяє збереженню вітамінів, особливо термолабільних, таких як вітаміни групи В і С, а також мінеральних речовин. Ліофілізоване м'ясо після відновлення практично не відрізняється від свіжого за смаковими й текстурними характеристиками. Водночас мінімальний вміст вологи та герметичність упаковки забезпечують захист від мікробіологічного

псування та окиснення жирів, що робить цей метод оптимальним для виробництва високоякісних продуктів.

Додатково, цей метод мінімізує утворення небажаних продуктів окиснення жирів, що забезпечує збереження аромату та смакових характеристик продукту. Після відновлення ліофілізоване м'ясо риби майже не відрізняється від свіжого за своїми фізико-хімічними та органолептичними властивостями, зберігаючи соковитість, текстуру та поживну цінність. Високий ступінь видалення вологи також робить продукт стійким до розвитку мікроорганізмів, що дозволяє обійтися без додаткових консервантів.

Консервування. Консервування риби включає герметичне пакування та термічну обробку, що забезпечує знищення мікроорганізмів та інактивацію ферментів, які викликають псування. Термічна обробка впливає на білкову фракцію, спричиняючи денатурацію, коагуляцію та часткову гідроліз білків. Ці зміни підвищують стабільність продукту, хоча можуть негативно впливати на його текстуру, зокрема на еластичність і водозв'язувальну здатність.

Ліпідна фракція зазнає термічного розкладу та окиснення. Герметична упаковка мінімізує контакт із киснем, знижуючи інтенсивність утворення вторинних продуктів окиснення, таких як альдегіди та кетони, що впливають на органолептичні характеристики. Під час термічної обробки формуються нові ароматичні сполуки, які додають продукту характерного смаку. Використання спецій і антиоксидантів у процесі консервування допомагає зберегти стабільність ненасичених жирних кислот і запобігти негативному впливу окиснення.

Маринування. Маринування риби здійснюється за допомогою органічних кислот, таких як оцтова або лимонна, які знижують рН середовища. Це спричиняє денатурацію білків, зменшуючи їх доступність для ферментативної деградації, та збільшує стабільність продукту. Зниження рН створює несприятливі умови для росту патогенних мікроорганізмів, що значно подовжує термін зберігання.

Кисле середовище також впливає на ліпіди, знижуючи їхню схильність до окиснення, що сприяє збереженню омега-3 жирних кислот. Водночас кислоти змінюють текстуру риби, роблячи її щільнішою та пружнішою. Додавання спецій до маринаду не лише покращує смакові характеристики, а й забезпечує антиоксидантний та

антибактеріальний ефекти, які підвищують стабільність продукту під час зберігання.

Методи консервування риби, такі як соління, сушка, консервування та маринування, спричиняють значні біохімічні зміни, які впливають на її склад, структуру та властивості. Соління й сушка сприяють дегідратації та зниженню водної активності, але можуть супроводжуватися денатурацією білків і автоокисненням жирів. Консервування забезпечує стабільність продукту завдяки термічній обробці, але призводить до змін у текстурі та смакових властивостях. Маринування зберігає важливі поживні компоненти, такі як омега-3 жирні кислоти, та покращує органолептичні властивості завдяки дії кислот і спецій. Розуміння біохімічних змін, що відбуваються під час цих процесів, є важливим для вдосконалення технологій зберігання, спрямованих на створення безпечних, стабільних та поживних рибних продуктів.

Вплив консервантів на біохімічний склад риби

Консервування є ключовим етапом технологічного процесу, що дозволяє зберігати рибу протягом тривалого часу, забезпечуючи стабільність її поживних властивостей і запобігаючи псуванню. Використання консервантів, як натуральних, так і синтетичних, має глибокий вплив на біохімічні процеси у тканинах риби, включаючи зміни у білках, жирах, вітамінах та інших структурно-функціональних компонентах. Розуміння цих механізмів є критично важливим для оптимізації якості та безпеки рибної продукції.

Вплив натуральних консервантів. Натуральні консерванти, такі як кухонна сіль, оцтова кислота, лимонний сік, екстракти розмарину та інші антиоксиданти рослинного походження, мають помірний вплив на біохімічний склад риби. Вони сприяють збереженню поживних компонентів, мінімізують втрати вітамінів і біологічно активних сполук. Наприклад, осмотична дія солі викликає дегідратацію тканин, обмежує розвиток бактерій і грибків. Однак високі концентрації солі можуть спричинити денатурацію білків, що змінює фізико-хімічні властивості м'язових волокон і впливає на текстуру продукту.

Антиоксиданти рослинного походження, такі як екстракт розмарину, активно інгібують пероксидацію ліпідів, стабілізують омега-3 поліненасичені жирні кислоти. Карнозол і розмаринова

кислота нейтралізують вільні радикали, запобігають утворенню токсичних продуктів окиснення, що є ключовим фактором у збереженні органолептичних характеристик, таких як смак і запах.

Екстракти цитрусових, зокрема лимонний сік, демонструють як антиоксидантну, так і антимікробну активність. Високий вміст аскорбінової кислоти й флавоноїдів сприяє зниженню мікробного навантаження, створюють середовище, несприятливе для розвитку патогенів. Ці механізми дозволяють уповільнити ферментативний розпад білків і жирів, забезпечують тривале збереження поживної цінності та безпечність продукту.

Натуральні консерванти, на відміну від синтетичних, зменшують ризик утворення шкідливих побічних продуктів, таких як нітрозаміни. Проте їхня ефективність може бути обмеженою за умов високої вологості або тривалого зберігання за підвищених температур.

Вплив синтетичних консервантів. Синтетичні консерванти, такі як бензоати, сорбінова кислота, нітрити та сульфіти, мають високу ефективність у запобіганні мікробного псування, але їхній вплив на біохімічний склад риби часто є агресивним. Нітрити, які інгібують утворення ботулінічного токсину, взаємодіють із вторинними амінами, утворюючи нітрозаміни – канцерогенні сполуки. Це створює ризики для здоров'я споживачів, особливо за тривалого зберігання продукту.

Синтетичні антиоксиданти, такі як бутилгідрокситолуол і бутилгідроксіанізол, ефективно стабілізують жири, уповільнюють автоокислювальні процеси. Вони знижують утворення гідропероксидів та альдегідів, які є основними причинами псування жирів. Однак їхнє використання може впливати на органолептичні характеристики продукту, зокрема викликати небажаний присмак. Крім того, взаємодія цих речовин із білками може спричиняти денатурацію, яка погіршує текстуру риби, роблячи її менш привабливою для споживачів.

Тривале використання синтетичних консервантів також може впливати на вітамінний склад риби. Деградація вітамінів Е і С послаблює природний антиоксидантний захист продукту, знижуючи його поживну цінність. Сульфіти, що застосовуються як консерванти, мають потенційні алергенні властивості, що потребує чіткого маркування продуктів для інформування споживачів.

Порівняння натуральних і синтетичних консервантів. Натуральні консерванти мають більш м'який вплив на біохімічний склад риби,

зберігаючи поживні компоненти та текстурні властивості. Їхній механізм дії сприяє підтриманню стабільності білків, жирів і вітамінів, що робить їх оптимальними для короткострокового зберігання або для продуктів преміум-класу. Водночас їхня антимікробна активність може бути обмеженою за несприятливих умов зберігання.

Синтетичні консерванти забезпечують потужний захист від мікробного псування та окиснення, що робить їх незамінними для тривалого зберігання. Проте їхній вплив на біохімічний склад часто супроводжується ризиком утворення побічних продуктів і зміною текстури, що знижує органолептичні характеристики продукту. Тому їх використання потребує ретельного контролю для мінімізації потенційних ризиків.

Вибір між натуральними та синтетичними консервантами має базуватися на аналізі балансу між ефективністю, безпекою для здоров'я та збереженням поживних властивостей риби. Комплексний підхід до розробки стратегії консервування, який враховує біохімічні особливості рибної продукції, дозволяє забезпечити її якість, безпечність та привабливість для кінцевого споживача.

Методи збереження рибної продукції

Упаковка рибної продукції є критично важливим етапом технологічного процесу, що впливає на тривалість зберігання, стабільність хімічного складу та органолептичні характеристики. Успішне збереження продукції залежить від вибору матеріалів та умов зберігання, які враховують біохімічні особливості риби. Сучасні підходи включають вакуумну упаковку, використання модифікованого газового середовища, нанотехнології та інші інноваційні технології. Ці методи спрямовані на оптимізацію збереження, мінімізацію біохімічних змін і забезпечення безпечності продукту для споживання.

Вакуумна упаковка вважається одним із найефективніших способів збереження рибної продукції, оскільки усуває кисень із середовища. Це значно уповільнює окиснення жирів, запобігає утворенню гідропероксидів і вторинних продуктів, які негативно впливають на смакові характеристики. Крім того, вакуум знижує швидкість денатурації білків, допомагає зберігати їхню структуру та функціональні властивості. Вплив вільних радикалів зводиться до мінімуму, що продовжує термін придатності продукції.

Попри переваги, тривале зберігання у вакуумі може призводити до втрати термостабільних вітамінів, таких як А і Е, а також змінювати текстуру продукту. Риба може ставати щільнішою, а її органолептичні характеристики – менш привабливими. Тому якість вихідної сировини є ключовим фактором успіху цього методу.

Упаковка зі зміненим газовим середовищем (ЗГС) дозволяє створювати оптимальні умови для збереження рибної продукції шляхом регулювання складу газів, таких як азот, вуглекислий газ і кисень. Зменшення концентрації кисню пригнічує ріст аеробних бактерій, а високий рівень CO_2 ефективно обмежує активність мікроорганізмів і сповільнює окислювальні реакції. Завдяки цьому технологія дозволяє тривалий час підтримувати стабільність органолептичних властивостей продукту.

Використання ЗГС сприяє зменшенню втрат вологи, що дозволяє зберігати текстурні характеристики риби. Ця технологія також мінімізує утворення небажаних летких сполук, які можуть впливати на смак і аромат продукції. Сучасні модифікації ЗГС включають додавання інертних газів, таких як аргон, котрий додатково покращує збереження якісних показників. Також ведуться дослідження з використанням ЗГС у поєднанні з антимікробними речовинами, що дозволяє підвищити ефективність технології в умовах тривалого транспортування або зберігання. Водночас ЗГС може спричиняти втрату водорозчинних вітамінів, зокрема групи В, через зміну рН середовища. Надмірна кількість CO_2 може викликати зміни текстури риби, роблячи її м'якшою. Вибір оптимальної газової суміші та контроль температури мають вирішальне значення для забезпечення балансу між стабільністю продукту та уникненням небажаних змін.

Застосування наноматеріалів відкриває нові перспективи у збереженні рибної продукції завдяки своїм унікальним фізико-хімічним властивостям. Наночастинки металів, таких як срібло, цинк, діоксид титану та магній, забезпечують антимікробний захист, ефективно пригнічуючи ріст патогенних мікроорганізмів, включаючи резистентні штами. Крім цього, наноматеріали здатні блокувати розвиток грибкових інфекцій, що значно знижує ризик псування продукції. Вони також стабілізують поліненасичені жирні кислоти, зменшуючи їх окиснення та підтримують високу харчову цінність. Використання нанотехнологій сприяє збереженню вітамінів, зокрема

термолабільних, таких як вітаміни А, D та Е, підвищують загальну якість рибної продукції.

Інноваційні наноматеріали можуть використовуватися у «розумних» упаковках, які сигналізують про стан продукту, змінюючи колір, форму або демонструючи текстові індикатори залежно від температури, рівня кисню або вологості. Такі упаковки здатні забезпечити споживача важливою інформацією про свіжість і якість продукції в реальному часі. Крім цього, наноматеріали можуть включати антимікробні та антиоксидантні агенти, які активно впливають на мікрофлору та окислювальні процеси, що зменшує ризики псування продукту.

Однак впровадження нанотехнологій потребує детальних досліджень щодо їх впливу на безпеку харчових продуктів. Зокрема, необхідно вивчити потенційний механізм міграції наночастинок у тканини риби, їх біодоступність і можливий вплив на здоров'я споживачів. Важливим напрямком є розробка екологічно безпечних матеріалів, що мінімізують вплив нанотехнологій на довкілля.

Альтернативні технології також набувають популярності завдяки своїй здатності продовжувати термін придатності продукції та зберігати її біохімічний склад.

Ультразвук застосовується для зниження мікробного забруднення завдяки створенню мікробульбашок, які руйнують клітинні стінки бактерій. Ця технологія також підвищує проникність тканин, забезпечує рівномірний розподіл маринадів і консервантів, що покращує органолептичні властивості риби.

Метод високого тиску забезпечує інактивацію мікроорганізмів без термічного впливу, що дозволяє зберігати структуру білків і стабільність жирів. Ця технологія є ефективною для підтримання харчової цінності та тривалого збереження якості продукції.

Озонування – це обробка озоном, який є потужним окиснювачем та ефективно знищує патогенні мікроорганізми й усуває бактеріальне забруднення, сприяє збереженню свіжості та кольору риби. Однак цей метод потребує точного контролю концентрації газу для уникнення небажаних змін у продукції.

Сучасні пакувальні технології є невід'ємною частиною забезпечення якості, безпеки та харчової цінності рибної продукції. Розвиток інноваційних підходів, таких як нанотехнології, розумні

пакувальні матеріали та альтернативні методи обробки, відкриває нові можливості для тривалого збереження продукції.

Запитання та завдання

1. Які основні біохімічні процеси відбуваються в рибі під час охолодження та як вони впливають на якість продукту?
2. Які особливості замороження риби не дозволяють зберегти її якість?
3. Які переваги та недоліки використання сублімаційного сушіння для збереження якості риби?
4. Проаналізуйте вплив різних методів обробки риби (охолодження, заморожування, сублімаційне сушіння) на її смакові властивості та поживну цінність.

26. ОСНОВНІ БІОХІМІЧНІ ПОКАЗНИКИ ЯКОСТІ РИБИ

Харчова, біологічна та енергетична цінність м'яса риб

Харчова цінність – кількісне співвідношення поживних речовин у продукті та сумарна енергетична цінність, органолептичні характеристики виробу та здатність речовин перетравлюватися та засвоюватися організмом (рис. 32).



Рис. 32. Показники харчової цінності продукту.

Харчова цінність рибного м'яса обумовлена його багатим складом білків, поліненасичених жирних кислот, вітамінів і мінералів, що робить його важливим компонентом раціону для підтримання здоров'я і фізіологічних функцій організму. Рибні білки є повноцінними, оскільки вони містять усі незамінні амінокислоти, необхідні для синтезу протеїнів у людському тілі (табл. 41). Особливо важливими є наявність омега-3 і омега-6 поліненасичених жирних кислот, які мають виражений позитивний вплив на серцево-судинну систему, знижують

рівень холестеролу, в крові та зменшують ризик виникнення атеросклерозу і гіпертонії.

Таблиця 41. Порівняльна характеристика харчової цінності м'яса риб та сільськогосподарських тварин

Вид риби	Вміст білків, %	Вміст жирів, %	Калорійність, ккал/на 100 г
М'ясо риби			
Тріска	17	0,7	82
Лосось	20,5	13,6	208
Скумбрія	18	14,5	205
Окунь	19	1,3	86
Тунець	24	0,6	130
М'ясо сільськогосподарських тварин			
Куряче філе	23,1	1,2	110
Свинина	16,5	27,9	316
Яловичина	20,0	15,0	250
Телятина	19,7	1,0	98

Рибне м'ясо також містить вітаміни групи В, зокрема В₁₂ (3–4 мкг/100 г), який бере участь у підтримці нормального функціонування нервової системи та синтезі еритроцитів. Вітаміни А (50–100 мкг/100 г), D (10–20 мкг/100 г) та Е (1–2 мг/100 г), що присутні в рибі, є важливими для імунної системи, підтримання зору, здоров'я шкіри та кісток. Мінерали, такі як йод (20–30 мкг/100 г), фосфор (150–220 мг/100 г) і селен (30–40 мкг/100 г), роблять рибу важливим компонентом раціону для підтримки нормального функціонування щитоподібної залози та антиоксидантного захисту організму.

Біологічна цінність м'яса риб визначається його вмістом незамінних амінокислот у достатніх кількостях і пропорціях, що відповідають потребам людського організму.

Біологічну цінність білків оцінюють різними методами (рис. 33).



Рис. 33. Методи оцінювання біологічної цінності білків.

Повноцінні білки риби забезпечують організм амінокислотами, необхідними для синтезу тканин і гормонів, що є особливо важливим для росту, відновлення клітин та підтримки імунної системи (табл. 42).

Таблиця 42. Біологічна цінність м'яса риб

Вид м'яса	Незамінні АМК, %	Засвоюваність, %	Вміст мінералів, мг/на 100 г		
			Йод	Фосфор	Селен
Тріска	8,5	95	30	200	
Лосось	9,2	93	25	210	36
Скумбрія	8,8	92	20	195	34
Окунь	8,7	94	28	180	
Тунець	9,5	96	27	220	40
Куряче філе	8,0	91	—	180	
Свинина	7,5	88	—	160	20
Яловичина	8,3	89	—	210	25

Вітаміни, що містяться в рибному м'ясі, також мають високу біодоступність. Зокрема, вітамін D, який присутній у значних кількостях, відіграє ключову роль у регуляції метаболізму кальцію і фосфору, що забезпечує нормальне мінералізацію кісток і запобігає розвитку остеопорозу. Висока біодоступність мікронутрієнтів риби робить її незамінним продуктом для підтримки метаболічного здоров'я.

Енергетична цінність риби варіюється залежно від виду та вмісту жирів. Диференціація між дієтичними видами риби (наприклад, тріска,

мерлуза) і жирними видами (лосось, скумбрія) залежить від вмісту жирних кислот (табл. 43). Дієтичні види риби містять мінімальну кількість жиру і характеризуються низькою калорійністю, що робить їх ідеальним вибором для пацієнтів з ожирінням, метаболічним синдромом або серцево-судинними захворюваннями. Водночас жирні види риби, такі як лосось, містять значну кількість омега-3 поліненасичених жирних кислот, які проявляють протизапальну дію та позитивно впливають на серцево-судинне здоров'я, зокрема на зниження рівня тригліцеролів у плазмі крові.

Таблиця 43. Енергетична цінність м'яса риб

Вид риби	Ненасичені жирні кислоти, %	Коефіцієнт засвоєння білків, %	Біоактивні пептиди	Властивості жирів (омега-3, омега-6)
Тріска	0,3	92	Антиоксидантні	Омега-3, низький вміст омега-6
Лосось	2,5	94	Імуномодуючі	Високий вміст омега-3
Скумбрія	3,1	90	Антимікробні	Високий вміст омега-3
Хек	0,6	91	Антиоксидантні	Омега-3, низький вміст омега-6
Форель	1,8	93	Імуномодуючі	Омега-3, середній вміст омега-6

Енергетична цінність риби, значною мірою визначається її хімічним складом, зокрема наявністю корисних жирів, які забезпечують не лише калорійність, але і високу біологічну активність. Це робить рибу універсальним продуктом для різних груп населення – від дітей до людей похилого віку, а також для спортсменів та осіб, що дотримуються дієтичного харчування.

Ступінь перетравлюваності та засвоєння. М'ясо риби вирізняється надзвичайно високою перетравлюваністю, яка сягає 95 %, значно перевищуючи аналогічні показники м'яса наземних тварин. Це зумовлено ніжною текстурою, низьким вмістом сполучної тканини та колагену, що сприяє легшому гідролізу білків у травному тракті.

Біохімічними особливостями білків риби є те, що вони забезпечують організм усіма незамінними амінокислотами у пропорціях, які відповідають фізіологічним потребам людини.

Зокрема, амінокислоти, такі як лізин, метіонін і треонін, сприяють синтезу тканин, гормонів і ферментів. Висока розчинність рибних білків полегшує їх розщеплення під дією травних ферментів, а низький вміст колагену сприяє ефективному засвоєнню амінокислот.

Омега-3 поліненасичені жирні кислоти, які містяться у жирних видах риби (лосось, скумбрія, тунець), покращують проникність клітинних мембран, що сприяє транспорту поживних речовин і їх засвоєнню. Вони також відіграють важливу роль у зниженні запальних процесів, нормалізації рівня тригліцеролів та холестеролу у крові, а також регулюють судинний тонус через синтез ейкозаноїдів – молекул, які впливають на функціонування судин і запалення.

Рибне м'ясо є багатим джерелом таурину – сірковмісної амінокислоти, яка регулює осмотичний тиск, підтримує електролітний баланс і сприяє нормалізації серцевої діяльності. Таурин має антиоксидантну роль, знижує рівень оксидативного стресу, бере участь у синтезі жовчних кислот, які необхідні для ефективного травлення жирів і засвоєння жиророзчинних вітамінів (A, D, E, K).

Рибне м'ясо має низку переваг у порівнянні з м'ясом наземних тварин. Зокрема, воно містить меншу кількість насичених жирних кислот, що сприяє зниженню ризику серцево-судинних захворювань. Натомість високий вміст омега-3 жирних кислот у рибі позитивно впливає на ендотеліальну функцію судин, зменшуючи запальні процеси й нормалізуючи артеріальний тиск. Менша кількість колагену в рибному м'ясі забезпечує його швидке перетравлення, на відміну від свинини чи яловичини, які характеризуються вищим вмістом колагену та насичених жирів, що може створювати додаткове навантаження на травну систему.

Споживчі властивості рибного м'яса. Рибне м'ясо високо цінується за свої органолептичні характеристики, такі як смак, текстура, аромат і колір. Завдяки ніжній текстурі рибу легко готувати та вживати. Її смакові якості варіюються залежно від виду: наприклад, тріска має делікатний смак, тоді як скумбрія та лосось – більш насичений і виражений. Колір м'яса також є важливим показником якості. Біле м'ясо тріски характеризується низьким вмістом жиру, тоді як рожевий колір лосося вказує на високу концентрацію каротиноїдів, які виконують антиоксидантну функцію.

Свіже рибне м'ясо має приємний, м'який аромат без різких відтінків. Органолептичні властивості роблять рибу універсальною в кулінарії: її можна варити, запікати, смажити чи готувати на пару. Крім того, висока частка їстівних частин у деяких видів риб, таких як тріска (до 80 %), підвищує її економічну цінність.

Економічна ефективність рибного м'яса обумовлена високою часткою їстівних частин і можливістю утилізації неїстівних компонентів. Такі види, як лосось і скумбрія, окрім філе, забезпечують високоцінну ікру, багату на омега-3 жирні кислоти. Неїстівні частини, зокрема кістки, шкіра та голова, широко використовуються у виробництві кормів, рибного борошна та колагену, що знижує рівень відходів і збільшує рентабельність рибної промисловості.

Унікальні властивості рибного м'яса забезпечують легке травлення, високу біологічну цінність і широкий спектр кулінарного застосування.

Методи визначення складу та свіжості риби

Визначення складу та свіжості риби є ключовим завданням для забезпечення високої якості харчової продукції, призначеної для споживання людиною. Моніторинг хімічного складу та свіжості дає змогу оцінити не лише поживну цінність, але й безпечність продукту. Для цього використовуються різні методи, які можна класифікувати на фізико-хімічні, сенсорні, інструментальні та мікробіологічні.

Фізико-хімічні методи визначення складу риби включають кількісний аналіз білків, жирів, вуглеводів, вологи, а також показників свіжості, таких як кислотне число, пероксидне число та концентрація летких азотистих сполук, підвищення рівня яких свідчить про розпад білків і активний розвиток мікробіологічної активності, що є ознакою деградації якості продукту. Ці параметри забезпечують комплексну оцінку ступеня свіжості та поживної цінності риби.

Сенсорні методи передбачають оцінку зовнішнього вигляду, запаху, кольору, консистенції та смакових властивостей риби. Експерт оцінює якість риби на основі сенсорного аналізу, визначаючи такі ознаки свіжості, як блиск луски, прозорість очей, пружність м'язів і відсутність неприємного запаху. Хоча органолептичний аналіз є швидким та зручним, він має суб'єктивний характер, що може призвести до варіативності результатів, тому його часто доповнюють

більш об'єктивними методами, такими як інструментальний або мікробіологічний аналіз.

Інструментальні методи ґрунтуються на використанні сучасного аналітичного обладнання, такого як газова та рідинна хроматографія, спектрофотометрія, флуориметрія, що забезпечують високу точність визначення компонентного складу риби, включаючи жирні кислоти, амінокислоти, вітаміни та мінерали. Спектрофотометричний аналіз, зокрема, використовується для оцінки концентрації пігментів, які є індикаторами ступеня окиснення ліпідів, а також для виявлення потенційно небезпечних токсичних домішок.

Мікробіологічний контроль є ключовим елементом оцінки свіжості риби, оскільки мікроорганізми значно впливають на її якість і безпечність. Аналіз загальної кількості бактерій, а також виявлення патогенних мікроорганізмів, таких як *Salmonella* та *Listeria*, дає змогу оцінити рівень безпечності продукції. Крім того, мікробіологічні методи використовуються для моніторингу розвитку мікрофлори, що сприяє псуванню риби, і тим самим є важливим показником її свіжості та придатності до споживання.

Швидкі тести останнім часом набули популярності для визначення свіжості риби, які базуються на використанні індикаторних стрічок або портативних приладів. Ці методи дозволяють швидко визначити рівень аміаку, сірководню або летких азотистих сполук, що виділяються при псуванні риби. Вони є особливо зручними для використання в польових умовах або на місцях продажу, оскільки не потребують спеціальної підготовки чи обладнання.

Комплексний підхід до визначення складу та свіжості риби забезпечує отримання всебічної інформації про якість продукту та його відповідність нормативним вимогам і очікуванням споживачів.

Біохімічні показники якості рибної продукції

Біохімічні показники якості рибної продукції є критично важливими для оцінки її свіжості, поживної цінності та безпечності. Вони відображають як зміни, що відбуваються під час зберігання та обробки риби, так і її початкові характеристики, зумовлені екологічними умовами вирощування та живлення. Основними біохімічними показниками є вміст білків, ліпідів, вуглеводів, ферментів і біоактивних сполук.

Білковий склад риби є одним із ключових критеріїв оцінки її якості, оскільки білки є основними структурними компонентами м'язової тканини і визначають поживну цінність продукту. Під час зберігання риби можливе розкладання білків, що призводить до накопичення продуктів їх розпаду, таких як аміак та аміни, які є показниками процесів псування і свідчать про зниження якості продукції.

Ліпідний склад риби є ключовим показником її якості, оскільки риба є джерелом поліненасичених жирних кислот, зокрема омега-3, які мають значні переваги для здоров'я людини, зокрема для серцево-судинної та нервової систем. Проте ліпіди піддаються процесам окиснення, що призводить до утворення пероксидів та альдегідів, які негативно впливають на органолептичні властивості, такі як запах і смак, а також знижують безпеку продукту. Визначення пероксидного числа та показника анізидину дозволяє ефективно контролювати ступінь окиснення ліпідів та вчасно вживати заходів для мінімізації небажаних змін.

Вміст вуглеводів у рибі є незначним, проте вони можуть відігравати певну роль у формуванні смакових властивостей продукту. Глікоген, основний вуглевод, присутній у м'язах риби, під час зберігання піддається гідролізу до глюкози, що може істотно впливати на смак, текстуру та загальні органолептичні характеристики продукції.

Ферменти, присутні в рибі, відіграють ключову роль у процесах автолізу та псування. Автоліз, або саморозщеплення, запускається відразу після загибелі риби, коли ферменти починають розкладати м'язові тканини, що призводить до зміни текстури та смакових властивостей продукції. Активність таких ферментів, як протеази та ліпази, може слугувати показником ступеня свіжості та якості риби. Протеази каталізують розпад білків, спричиняючи втрату пружності м'язів, тоді як ліпази розщеплюють ліпіди, що може призводити до утворення небажаних смакових сполук. Підвищена активність ферментів свідчить про початок процесів автолізу, що погіршує якість продукції, сприяючи розвитку небажаних органолептичних властивостей, таких як погіршення текстури та поява гіркої присмаку.

Біоактивні сполуки, які містяться у м'ясі, включаючи вітаміни, мінерали та антиоксиданти, визначають його поживну цінність і впливають на здоров'я споживачів. Збереження цих сполук під час

обробки та зберігання є важливим аспектом для забезпечення високої якості рибної продукції.

Якість продукції оцінюється за вмістом токсичних сполук.

Важкі метали, такі як ртуть, кадмій, свинець та миш'як, можуть накопичуватися в рибі через забруднення водного середовища. Накопичення цих металів суттєво впливає на безпечність продукції та може призводити до серйозних токсичних ефектів при тривалому споживанні. Визначення концентрації важких металів у рибі є необхідним для забезпечення відповідності нормативним вимогам та захисту здоров'я споживачів.

Пестициди, що потрапляють у водойми внаслідок сільськогосподарської діяльності, можуть акумулюватися в рибних тканинах. Органічні пестициди, особливо органохлорні сполуки, є високо стійкими і можуть тривалий час залишатися в організмі риби, що створює ризики для здоров'я споживачів. Контроль залишків пестицидів у рибній продукції є необхідним для забезпечення її безпечності та відповідності нормативним вимогам.

Біогенні аміни, такі як гістамін, утворюються в рибі внаслідок мікробіологічної активності під час неправильного зберігання або обробки. Накопичення гістаміну та інших амінів може призвести до харчових отруєнь, особливо в продуктах з високим вмістом білка. Контроль рівня біогенних амінів є важливим для запобігання розвитку небажаних реакцій у споживачів.

Ветеринарні препарати, що використовуються у вирощуванні риби, можуть залишатися в її тканинах у випадку недотримання відповідних періодів виведення. Залишки антибіотиків та інших лікарських засобів можуть сприяти розвитку резистентності мікроорганізмів і зумовити алергічні реакції у споживачів. Тому регулярний моніторинг залишків ветеринарних препаратів є необхідним для забезпечення безпечності рибної продукції та захисту здоров'я споживачів.

Отже, біохімічні показники якості рибної продукції забезпечують всебічну оцінку її поживної цінності, свіжості та безпечності. Контроль цих показників є критично важливим для підтримки високих стандартів якості, відповідності нормативним вимогам і задоволення очікувань споживачів.

Нормативні документи та стандарти якості рибної продукції

Нормативні документи та стандарти якості рибної продукції є основою для забезпечення безпеки та відповідності продукції вимогам споживачів і законодавства. Вони включають міжнародні та національні стандарти, які регулюють якість, безпеку та маркування рибної продукції. Основні документи, які використовуються в цьому контексті, включають стандарти Міжнародної організації зі стандартизації (ISO), Кодекс Аліментаріус, а також національні стандарти, такі як ДСТУ.

Міжнародні стандарти, такі як стандарти ISO та рекомендації Кодексу Аліментаріус, забезпечують узгоджені вимоги до якості та безпеки рибної продукції у всьому світі. Вони охоплюють такі аспекти, як гігієна виробництва, безпека харчових продуктів, вимоги до пакування та зберігання. Впровадження цих стандартів забезпечить виробникам рибної продукції вихід на міжнародні ринки.

Національні стандарти, такі як ДСТУ, визначають вимоги до якості рибної продукції на території певної країни. Вони регулюють параметри, такі як хімічний склад, органолептичні характеристики, рівні токсичних сполук, а також вимоги до зберігання та транспортування. Дотримання цих стандартів є обов'язковим для виробників, які працюють на внутрішньому ринку.

Гігієнічні вимоги та HACCP (Hazard Analysis and Critical Control Point) – система аналізу ризиків, небезпечних чинників і контролю критичних точок є важливим інструментом для забезпечення безпеки рибної продукції. Вони дозволяють ідентифікувати потенційні ризики на всіх етапах виробництва та запроваджувати заходи для їх усунення або мінімізації. Впровадження системи HACCP є обов'язковим у багатьох країнах для підприємств, що займаються виробництвом харчової продукції, включаючи рибну продукцію.

Маркування та інформація для споживачів повинно містити інформацію про вид риби, місце вилову, дату виробництва, умови зберігання та термін придатності. Це дає змогу споживачам робити свідомий вибір та забезпечує прозорість щодо походження та якості продукції.

Екологічні стандарти останнім часом все більше привертають увагу. Такі стандарти, як MSC (Marine Stewardship Council), гарантують, що риба була виловлена або вирощена з дотриманням

принципів стійкого використання природних ресурсів. Впровадження таких стандартів сприяє збереженню морських екосистем та підвищенню довіри споживачів до продукції.

Отже, нормативні документи та стандарти якості рибної продукції відіграють важливу роль у забезпеченні її безпечності, високої якості та відповідності вимогам споживачів.

Запитання та завдання

1. Які основні показники харчової та біологічної цінності м'яса?
2. За якими показниками проводиться оцінка якості рибної продукції?
3. Яка роль поліненасичених жирних кислот класів омега-3 і омега-6?
4. Охарактеризуйте методи визначення свіжості та складу риби.

27. ІННОВАЦІЇ У БІОХІМІЇ РИБНИЦТВА

Використання нанотехнологій у рибній промисловості

Використання нанотехнологій у рибній промисловості є новітнім підходом, що сприяє підвищенню якості, безпеки та ефективності виробництва рибної продукції. Наприклад, наночастинки срібла використовуються для зменшення мікробного забруднення, що покращує безпеку готової продукції, а наноматеріали у кормах підвищують засвоєння поживних речовин, забезпечуючи більш якісний ріст риб. Нанотехнології застосовуються на різних етапах рибиництва – від вирощування риб до обробки, зберігання та транспортування готової продукції. Наноматеріали використовуються для поліпшення кормових добавок під час вирощування риб, нанофільтри застосовуються для очищення води на етапі обробки, а нанопокриття допомагають зберігати свіжість рибної продукції у разі її транспортування. Це дозволяє підвищити продуктивність галузі й якість продукції, а також зменшити використання антибіотиків та зниження забруднення води шкідливими речовинами.

Використання наноматеріалів у годівлі риб. Одним із важливих напрямів є використання наноматеріалів для вдосконалення систем годівлі риб. Наночастинки можуть слугувати носіями біологічно активних речовин, вітамінів, антиоксидантів та пробіотиків, що дозволяє поліпшити ефективність засвоєння поживних речовин. Так, наночастинки селену використовуються з метою підвищення антиоксидантного захисту. Нанокапсульовані добавки дозволяють

захистити цінні компоненти від руйнування в агресивних умовах травного тракту, що підвищує ріст та покращує здоров'я риб.

Підвищення стійкості риб до захворювань. Наночастинки використовуються для покращення стійкості риб до захворювань. Наночастинки оксиду цинку та срібла мають виражені антимікробні властивості, що допомагає зменшити ризик інфекційних захворювань серед риб. Наночастинки також можуть бути використані для стимулювання імунної системи риб, сприяючи підвищенню їх опірності до патогенів. Завдяки своїм малим розмірам, наночастинки легко проникають у клітини, що дозволяє цілеспрямовано доставляти ліки або інші активні речовини, забезпечуючи більш ефективне лікування захворювань.

Контроль якості водного середовища. Нанотехнології використовуються для контролю якості водного середовища. Наноматеріали, такі як наночастинки срібла та діоксиду титану, мають антимікробні властивості, що дозволяє контролювати патогенну мікрофлору у водоймах та зменшувати рівень захворюваності серед риб. Наночастинки можуть допомогти знизити використання хімічних дезінфікуючих засобів, що робить процес очищення води більш екологічним. Використання таких наноматеріалів також допомагає запобігти накопиченню шкідливих мікроорганізмів на поверхнях обладнання та водних систем.

Використання наносенсорів. Ще одним важливим напрямом є використання наносенсорів для моніторингу стану водного середовища та здоров'я риб. Наносенсиори дозволяють у режимі реального часу відстежувати рівні розчиненого кисню, аміаку, нітратів та інших важливих параметрів води, забезпечують оптимальні умови для росту та розвитку риб. Крім того, наносенсиори можуть використовуватися для діагностики захворювань риб на ранніх стадіях, що сприяє своєчасному втручанню та мінімізації втрат.

Загалом, нанотехнології відкривають нові можливості для підвищення ефективності та безпеки рибної промисловості, сприяючи розв'язанню проблем, пов'язаних з екологічною стійкістю та забезпеченням якості продукції. Вони дозволяють оптимізувати процеси виробництва, покращити здоров'я риб, зменшити використання хімічних засобів та знизити вплив на навколишнє середовище, що є важливим кроком до більш сталого розвитку галузі.

Розробка біологічно активних добавок для кормів

Біологічно активні добавки для кормів є невід'ємним інструментом підвищення продуктивності та стійкості аквакультурних систем. Їх застосування спрямоване на оптимізацію харчової якості кормів, покращення імунітету риб і регуляцію метаболічних процесів, що в результаті сприяє економічній та екологічній ефективності галузі. Дослідження показують, що використання пробіотичних добавок може підвищити ріст риб на 15–20 % та знизити рівень смертності на 10–15 % порівняно з традиційними методами годівлі. Впровадження таких добавок дозволяє не лише зменшити витрати на вирощування аквакультурних організмів, але й підвищити екологічну стабільність виробничих систем, зменшуючи негативний вплив на навколишнє середовище і підвищуючи якість кінцевої продукції.

Одним із ключових напрямків у розробці біологічно активних добавок є використання пробіотиків, пребіотиків, ферментів та мінеральних речовин. *Пробіотики*, зокрема представники роду *Lactobacillus*, покращують імунний статус риб, модулюють мікробіоту кишечника і стимулюють вироблення біоактивних метаболітів, що сприяє підтримці здорової мікробної екосистеми. Це, у свою чергу, підвищує стійкість риб до патогенів та знижує ризики захворювань. *Пребіотики*, у свою чергу, забезпечують сприятливе середовище для розвитку симбіотичної мікрофлори, стимулюють розмноження корисних бактерій, що позитивно впливає на здоров'я та продуктивність риб, підвищують загальну ефективність годівлі.

Ферментативні добавки відіграють важливу роль у покращенні ефективності використання кормів. Вони каталізують розщеплення макромолекул, таких як целюлоза і білки, підвищують біодоступність поживних речовин та сприяють їх кращому засвоєнню рибами. Це особливо важливо в умовах використання різноманітних кормових інгредієнтів, які можуть мати обмежену засвоюваність. Використання ферментів також допомагає зменшити накопичення неорганічних відходів, що знижує ризики забруднення водного середовища в умовах інтенсивного вирощування. Зниження рівня органічних відходів є важливим аспектом сталого розвитку аквакультури, оскільки сприяє покращенню якості води і підтримці здорового стану аквакультурних систем.

Мінеральні та вітамінні добавки є важливим компонентом біологічно активних сумішей для годівлі риб. Збалансований склад макро- та мікроелементів, таких як кальцій, магній і цинк, сприяє нормальному формуванню скелетної системи, тоді як вітаміни забезпечують підтримку функцій імунної системи та зменшують ризик виникнення різноманітних захворювань. Кальцій, наприклад, є критично важливим для формування кісток і шкірних покривів, тоді як цинк бере участь у регуляції численних метаболічних процесів, включаючи функції антиоксидантного захисту. Крім того, вітаміни групи В мають важливе значення для нормального функціонування метаболізму та підтримки загального фізіологічного стану риб.

Застосування *біологічно активних добавок*, зокрема мінерально-вітамінних комплексів, є важливим підходом для підвищення стійкості риб до різноманітних стресових факторів, таких як зміни температури, забруднення води, або підвищення концентрації токсичних речовин, що особливо актуально в умовах глобальних змін клімату та інтенсифікації аквакультурних систем. Такі добавки допомагають забезпечити стабільний ріст і розвиток гідробіонтів, зменшують негативний вплив зовнішніх стресорів на фізіологічний стан риб, що сприяє зниженню витрат на лікування і покращенню показників виживання.

Цей напрямок є перспективним з огляду на можливість оптимізації використання харчових ресурсів та забезпечення сталого розвитку рибориства в умовах зростаючого попиту на високоякісні білкові продукти. Зростаючий інтерес до сталого виробництва вимагає впровадження інноваційних технологій, зокрема вдосконалення технологій виробництва біологічно активних добавок на основі природних компонентів, таких як рослинні екстракти. Такі технології дозволяють створювати екологічно чисті та безпечні рішення для аквакультури, що сприяє формуванню позитивного іміджу рибного виробництва серед споживачів, які все більше цінують безпечність та якість харчових продуктів.

Впровадження нових технологій та інноваційних підходів до годівлі риб є ключовим фактором забезпечення стійкості та ефективності аквакультурних систем у сучасних умовах, що зменшує вплив на довкілля та сприяє підвищенню конкурентоспроможності продукції на ринку.

Інновації в методах дослідження рибної продукції

Інноваційний аналіз рибної продукції є важливим етапом, що гарантує якість та безпеку рибних продуктів, які постачаються на ринок. Сучасні аналітичні технології дозволяють детально досліджувати біохімічний склад рибної сировини, визначати її поживні та органолептичні характеристики, а також здійснювати контроль якості на всіх етапах виробництва. Такий підхід не тільки забезпечує відповідність нормативним вимогам щодо безпеки харчових продуктів, але й сприяє підтримці високих стандартів харчової цінності, відповідаючи на зростаючі очікування споживачів.

Спектроскопічні методи аналізу. Одним із ключових методів, що використовуються в інноваційному аналізі рибної продукції, є спектроскопія у видимій ділянці спектру, інфрачервоному та ультрафіолетовому діапазонах. Ці методи дозволяють оперативно та точно оцінювати вміст основних біомолекул, таких як білки, жири, вуглеводи та інші біоактивні сполуки. Зокрема, інфрачервона спектроскопія забезпечує можливість визначення профілю жирних кислот, що є критичним для оцінки їхнього впливу на здоров'я людини. Наприклад, дослідження показують, що аналіз профілю жирних кислот може допомогти в ідентифікації омега-3 та омега-6 жирних кислот, які відіграють ключову роль у підтримці серцево-судинного здоров'я, а також для виявлення можливих контамінантів або ознак погіршення якості продукту.

Хроматографічні методи оцінки якості. Для оцінки свіжості та загальної якості рибної продукції широко застосовуються хроматографічні методи, зокрема газова та рідинна хроматографія. Ці методи забезпечують високу точність і чутливість у визначенні складу летких і нелетких компонентів, що впливають на органолептичні характеристики риби, такі як смак, аромат та текстура. Наприклад, газова хроматографія ефективно визначає леткі ароматичні сполуки, тоді як рідинна хроматографія використовується для аналізу нелетких компонентів, таких як амінокислоти та вітаміни. Дослідження показали, що ці методи є надзвичайно ефективними у виявленні пестицидів та залишків антибіотиків на рівні частин на мільярд, що є критичним для забезпечення безпеки харчової продукції. Хроматографія також дозволяє виявляти наявність забруднюючих речовин, включно з пестицидами чи залишками антибіотиків, що є

надзвичайно важливим для забезпечення безпеки харчових продуктів і відповідності регуляторним стандартам.

Біосенсиори для швидкого виявлення небезпечних речовин. Інноваційний підхід до аналізу рибної продукції включає також використання біосенсорних технологій, що можуть швидко ідентифікувати наявність патогенних мікроорганізмів, токсинів або інших небезпечних сполук. Наприклад, дослідження показують, що використання біосенсорів на основі антитіл для виявлення *Salmonella spp.* дозволяє скоротити час аналізу з кількох діб до кількох годин, забезпечуючи своєчасну оцінку продукції. Окрім того біосенсиори на основі ферментів можуть ефективно виявляти афлатоксини, що є важливими харчовими контамінантами, впродовж декількох хвилин. Біосенсиори базуються на принципі взаємодії біологічних молекул, таких як антитіла, ферменти або нуклеїнові кислоти, зі специфічними контамінантами, що дозволяє здійснювати швидкий аналіз і оперативно реагувати на загрози. Ці системи забезпечують значне скорочення часу на проведення аналізу, що є критичним для підтримки безпеки та якості рибних продуктів.

Таким чином, інноваційний аналіз рибної продукції є інтегральною частиною сучасних аквакультурних технологій, що забезпечують всебічний контроль якості та безпеки продукту на всіх етапах виробничого циклу. Використання сучасних інструментів не лише гарантує відповідність продукції суворим стандартам якості, але й підвищує її харчову цінність та функціональні властивості. Це сприяє задоволенню потреб споживачів та зміцненню їхньої довіри до виробників рибної продукції.

Геномні, протеомні та метаболомні підходи у вивченні риб

Геномні, протеомні та метаболомні підходи є важливими методами для глибокого розуміння біохімічних і фізіологічних процесів в організмі риб. Ці підходи дозволяють вивчити молекулярні механізми, які визначають функціонування генів, білків і метаболітів, а також дослідити, як різні екологічні та технологічні фактори впливають на метаболічні шляхи та фізіологічний стан риб. Використання комплексного підходу сприяє вдосконаленню аквакультури, підвищенню продуктивності вирощування та покращенню якості рибної продукції.

Геномні підходи. Геноміка включає вивчення структури, функцій та взаємодії генів, що є критичними для розуміння розвитку, зростання, резистентності до захворювань та адаптації риб до навколишнього середовища. Наприклад, гени HSP70, які кодують білки теплового шоку, відіграють важливу роль у захисті клітин риб від стресу, викликаного змінами температури. Також гени MYH7 та MSTN пов'язані з регуляцією росту м'язової тканини, що впливає на швидкість росту риб. Важливе значення має секвенування ДНК – набір біохімічних методів встановлення послідовності нуклеотидних основ ДНК: аденіну, гуаніну, цитозину і тиміну. Сучасні технології секвенування, такі як секвенування нового покоління (NGS), дозволяють проводити швидкий і високоточний аналіз геномів. На відміну від традиційних методів секвенування, NGS забезпечує значно вищу продуктивність, швидкість і масштабованість, що дозволяє аналізувати великі обсяги генетичних даних одночасно, знижуючи при цьому вартість аналізу.

Це сприяє ідентифікації генетичних маркерів, асоційованих з такими ознаками, як підвищений ріст, стійкість до патогенів, або здатність адаптуватися до різних умов середовища. Зокрема, генетичні маркери, які використовуються для ідентифікації риб із кращими показниками росту або стійкістю до захворювань, дозволяють швидко і точно відбирати риб з бажаними ознаками, що підвищує ефективність селекції та зменшує час, необхідний для досягнення поліпшених характеристик.

Застосування геномних підходів також забезпечує можливість розробки програм генетичного поліпшення, спрямованих на підвищення ефективності аквакультури та зменшення екологічного впливу. Наприклад, шляхом селекції генів, відповідальних за більш ефективне засвоєння корму, можна зменшити кількість відходів, що потрапляють у воду, тим самим знижуючи забруднення середовища. Крім того, генетична стійкість до хвороб може зменшити потребу у використанні антибіотиків та інших хімічних засобів, що також знижує негативний вплив на екосистему.

Протеомні підходи. Протеоміка досліджує динамічний профіль білків, що експресуються в організмі риби за певних умов. Це дозволяє визначити не лише кількісні зміни в експресії білків, але й зрозуміти механізми посттрансляційних модифікацій, які впливають на

функціонування організму. Методи мас-спектрометрії та двовимірний гель-електрофорез є основними інструментами для ідентифікації та кількісного аналізу білків.

Протеомні дослідження допомагають ідентифікувати білки-маркери, такі як HSP70, які вказують на стресовий стан риби, або білки, пов'язані з імунною відповіддю, наприклад, лектин С-типу, що сигналізує про наявність патогенів. Використання цих білків-маркерів дозволяє не лише оцінити фізіологічний стан риби, але й покращити ефективність аквакультури шляхом раннього виявлення стресу та інфекцій, що дозволяє своєчасно застосовувати коригуючі заходи. Ці знання є основою для розробки інноваційних діагностичних інструментів, а також для оптимізації технологій утримання і годівлі.

Метаболомні підходи. Метаболоміка фокусується на дослідженні метаболітів – малих молекул, що є кінцевими продуктами метаболічних шляхів в організмі. Метаболомний аналіз дозволяє отримати інтегральну інформацію про фізіологічний стан риби, а також про те, як зміни в умовах утримання, кормових раціонах або інфекційних навантаженнях впливають на їх метаболізм.

Використання високочутливих аналітичних методів, таких як ядерно-магнітний резонанс (ЯМР) та газова хроматографія-мас-спектрометрія (ГХ-МС), дозволяє кількісно оцінити рівень метаболітів та виявити біомаркери стресу або захворювань. Наприклад, підвищені рівні лактату можуть свідчити про гіпоксію, а зміни в концентрації глюкози – про метаболічний стрес. Метаболоміка надає можливість оптимізації кормових протоколів і стратегії управління для забезпечення максимального росту і здоров'я риби, оскільки ці дані дозволяють своєчасно коригувати умови утримання та харчування залежно від фізіологічного стану риби.

Інтеграція “-омних” технологій. Омівні технології (omics) – комплекс сучасних технологій у молекулярній біології та біоінформатиці, що включають геноміку, епігеноміку, транскриптоміку, протеоміку та метаболоміку. Завдяки досягненням в біології, молекулярній генетиці та біоінформатиці і використанню омівних технологій є можливим вивчати організм і його частини на різних рівнях, починаючи з найглибшого – рівня ДНК. Ці технології дають змогу виявити ті чи інші мутації в ДНК, з'ясувати, як вони

впливають на експресію генів і продукування білків, а також – як ці білки взаємодіють між собою в подальшому.

Інтеграція цих підходів забезпечує системний рівень розуміння біохімічних процесів в організмі риб. Комбінація цих методів дозволяє дослідити молекулярні механізми на різних рівнях організації – від генетичних змін до функціональних змін у білках і метаболічних шляхах. Використання “-омних” технологій є критичним для створення стійких, здорових і продуктивних популяцій риб, що відповідає сучасним вимогам ефективного і сталого розвитку рибної промисловості.

Такий комплексний підхід уможливорює визначення ключових молекулярних механізмів адаптації риб, виявлення нових мішеней для генетичного та фізіологічного поліпшення, а також розроблення персоналізованих стратегій вирощування.

Запитання та завдання

1. Які основні переваги використання нанотехнологій у рибній промисловості?
2. Як наноматеріали використовують у годівлі риби?
3. Яка роль наносенсорів у моніторингу водного середовища та здоров'я риб?
4. Які інновації в аналізі рибної продукції забезпечують її якість та безпечність?
5. Які біологічно активні добавки використовують у кормах для риб?
6. Розробіть схему використання спектроскопічних, хроматографічних методів та біосенсорів для контролю якості продукції, поясніть переваги кожного методу.

ЗАКЛЮЧЕННЯ

Біохімія риб є фундаментальною науковою дисципліною, що забезпечує глибоке розуміння складних молекулярних процесів, які лежать в основі життєдіяльності водних організмів. Знання, представлені в цьому підручнику, мають критичне значення для розвитку сучасного рибництва, оптимізації якості рибної продукції, а також для охорони та збереження водних екосистем. Поглиблене вивчення хімічного складу, метаболічних шляхів, регуляції обміну речовин і адаптацій риб до змінних умов довкілля створює підґрунтя для нових підходів у підвищенні продуктивності рибництва, покращенні харчової цінності продукції та забезпеченні її безпеки для споживача.

Узагальнені в цьому підручнику знання сприяють інтеграції біохімії риб із сучасними технологіями, включаючи нанотехнології, що відкривають нові перспективи для досліджень та вдосконалення рибної продукції. Окрім того, матеріали підручника сприяють розумінню ролі риб у водних екосистемах та їх взаємодії з навколишнім середовищем, що є важливим для забезпечення сталого розвитку рибної галузі та екологічної безпеки.

Цей підручник є важливим ресурсом для студентів, аспірантів, викладачів та фахівців, які прагнуть отримати глибокі знання з біохімії риб і використовувати ці знання для вдосконалення наукових досліджень та практичної діяльності у сфері рибництва і водної біології.

КОРОТКИЙ СЛОВНИК БІОЛОГІЧНИХ ТЕРМІНІВ

Адаптація – пристосування будови і функцій організмів до умов існування.

Аденозинтрифосфат (АТФ) – основний енергетичний носій у клітинах, який є універсальним донором енергії для багатьох біохімічних процесів, включаючи біосинтез білків, активний транспорт речовин через клітинні мембрани та рух клітинних структур.

Активатор – речовина, яка підвищує активність ферменту або переводить фермент з неактивного стану в активний.

Активний транспорт – енергозалежний транспорт розчиненої речовини через біомембрани в напрямку підвищеної концентрації (проти градієнта концентрації).

Амінокислоти – карбонові кислоти, що містять одну або дві аміногрупи, мономери білків. Специфічна послідовність амінокислотних залишків у поліпептидному ланцюзі формують первинну структуру білка.

Анаболізм – сукупність біохімічних реакцій, спрямованих на утворення й оновлення структурних елементів і тканин за рахунок синтезу складних молекул із простих. Анаболічні процеси відбуваються за рахунок енергії катаболічних процесів.

Антиоксиданти – молекули, що захищають клітини від оксидативного стресу шляхом нейтралізації вільних радикалів, які утворюються під час метаболічних процесів.

Антитіла, або імуноглобуліни (Ig) – білкові сполуки, які організм хребетних тварин виробляє у відповідь на антигени, чужорідні речовини, що потрапляють до крові, лімфи або тканин організму з метою знищити або нейтралізувати потенційно небезпечні з них.

АТФ-аза – фермент, що гідролізує АТФ до АДФ і фосфату, дія якого супроводжується затратою енергії.

Ацетил-КоА – ацетильована форма коферменту А, що утворюється у вигляді проміжного продукту у разі перетворення різних субстратів (вуглеводів, білків, ліпідів), яка бере участь у циклі Кребса, а також у процесах біосинтезу жирних кислот, холестеролу тощо.

Ацидоз – стан, за якого настає розлад кислотно-лужної рівноваги. Він характеризується підвищенням концентрації водневих іонів.

Буферні розчини – розчини, що підтримують певні значення рН середовища. Це значення залежить від співвідношення концентрацій

компонентів розчину, що знаходяться в хімічній рівновазі і слабо змінюються за розведення, концентрування та введення невеликих кількостей різних електролітів.

Вільні радикали – молекули або атоми з неспареним електроном, що мають високу реакційну здатність. Вільні радикали формуються в нормальному обміні речовин і можуть викликати окислювальний стрес та процес пошкодження клітин риб.

Водневий показник (рН) – показник відносної концентрації протонів у розчині. рН чисельно дорівнює від'ємному десятковому логарифму концентрації іонів Гідрогену в розчині.

Гіпоксія – киснева недостатність, кисневе голодування. Цей стан виникає у разі недостатнього надходження в тканини організму кисню або порушення його використання в процесі біологічного окиснення.

Глутатіон – трипептид, що складається з глутамінової кислоти, цистеїну та гліцину. Важливий антиоксидант, який захищає клітини від оксидативного стресу та сприяє детоксикації.

Глюконеогенез – біохімічний процес синтезу глюкози з неуглеводних субстратів, таких як амінокислоти, лактат та гліцерин.

Гниття – розклад азотовмісних органічних сполук за участі протеолітичних ферментів мікроорганізмів до амінокислот, які за декарбоксилювання та дезамінування перетворюються до NH_3 , H_2S , CO_2 , органічних кислот, амінів та інших сполук, у тому числі токсичних (кадаверин, путресцин) та зловонних (індол, скатол, меркаптани).

Гомеостаз – стан динамічної рівноваги внутрішнього середовища організму, підтримуваний через комплексну взаємодію фізіологічних систем, таких як регуляція температури, кислотно-лужного стану, концентрації електролітів і води.

Гормони – біологічно активні речовини, що виділяються в кров та лімфу залозами внутрішньої секреції, або скупченнями спеціалізованих клітин організму і мають специфічну дію на інші органи і тканини.

Денатурація – порушення природної структури білків. Зазвичай вона супроводжується незворотним зменшенням розчинності білків і втратою їх біологічної активності.

Детоксикація – зменшення токсичних властивостей речовини через хімічні зміни в організмі створенням сполуки, що менш токсична чи легко виводиться з організму.

Дихальний коефіцієнт – співвідношення виділеної за певний проміжок часу вуглекислоти і об'єму поглинутого кисню (CO_2/O_2).

Дихальний ланцюг – локалізована в мітохондріях послідовність ензимів (цитохромів), що здійснюють перенесення електронів від субстратів на Оксиген.

Енергетичний обмін – сукупність процесів, що забезпечують перетворення енергії з харчових речовин у форму, придатну для використання клітинами. Включає основні етапи, такі як гліколіз, цикл трикарбонових кислот та окисне фосфорилування.

Інгібітори – речовини різної хімічної природи, що викликають часткове або повне гальмування реакцій, що каталізується ферментом.

Інсуліноподібний фактор росту – поліпептидний гормон, що стимулює ріст і розвиток тканин риб.

Катаболізм – процес розщеплення складних органічних молекул на більш прості з вивільненням енергії. Катаболічні реакції підтримують енергетичні процеси в організмі риб.

Кофактори – сполуки небілкової природи, за наявності яких проявляється активність ферментів. Кофакторами можуть бути іони металів, вітаміни, нуклеотиди тощо.

Креатинін – продукт катаболізму креатину, який є біомаркером функції нирок. Рівень креатиніну у крові використовується для оцінки швидкості клубочкової фільтрації та стану видільної системи організму.

Ксенобіотики – чужорідні для організмів сполуки: пестициди, препарати побутової хімії, харчові сурогати та фальсифікати.

Лактацидоз – накопичення молочної кислоти в тканинах риб в результаті анаеробного метаболізму, що виникає під час інтенсивного фізичного навантаження або недостатності кисню.

Люциферин – органічна молекула, що є субстратом для біолоюмінесцентної реакції. Окиснення люциферину під дією люциферази призводить до випромінювання фотонів.

Макроеlementи – елементи, необхідні в значних кількостях для нормального функціонування риб. Наприклад, кальцій і фосфор для підтримки структури кісток і регуляції метаболічних процесів.

Макроергічні сполуки – природні речовини, що містять багаті на енергію або макроергічні зв'язки, містяться в усіх живих клітинах,

беруть участь у нагромадженні і перетворенні енергії. До них належить головним чином АТФ.

Меланофори – пігментні клітини, що містять меланін і забезпечують пігментацію шкіри риб.

Метаболіти – сполуки, що утворюються у разі перетворення речовин з моменту їх надходження в організм до виділення продуктів обміну.

Металотіонеїни – білки, що зв'язують важкі метали в організмі риб, знижуючи їх токсичність. Металотіонеїни відіграють важливу роль у детоксикації та регуляції іонів металів, таких як цинк та мідь.

Натрієво-калієвий насос – мембранний білок, що бере участь у підтримці електролітного балансу в клітинах риб. Здійснює активне перенесення іонів натрію і калію, забезпечуючи стабільність осмотичного тиску.

Нікотинамідаденідинуклеотидфосфат (НАДФ) – кофермент, що відрізняється від НАД⁺ наявністю додаткової фосфатної групи.

Нуклеотиди – органічні молекули, що є будівельними блоками ДНК та РНК. Також змінюють важливу роль у зберіганні енергії (наприклад, АТФ) та у внутрішньоклітинній сигналізації.

Осмотичний баланс – підтримання стабільної осмотичної концентрації внутрішніх рідин організму, що є критичним для гідробіонтів. Осмотичний баланс забезпечується за рахунок активної роботи нирок, зябер і спеціалізованих іонорегулюючих клітин, які контролюють надходження та виведення води і солей, адаптуючи організм до зміни умов середовища.

Пігменти – хімічні сполуки, що забезпечують забарвлення бактерій риб. таким чином, меланін відповідає за темне запалення, а каротиноїди - за червоне та оранжеве.

Протетична група – іон металу або органічна сполука, зв'язана з білком-ферментом, які входять до складу його активного центру.

Реабсорбція – процес зворотного всмоктування речовин. Здебільшого це Na⁺-залежний вторинний активний транспорт. Наприклад, зворотне всмоктування амінокислот і глюкози в ниркових каналцях.

Рибонуклеїнова кислота (РНК) – нуклеїнова кислота, що виконує важливу роль у процесі синтезу білків.

Рибосома – органела, що складається з білка та рРНК. На рибосомах відбувається синтез білків.

Секреція – процес виділення клітин риби різними речовинами, такими як ферменти, гормони або слиз. Секреція необхідна для підтримки фізіологічних функцій і захисту від зовнішніх факторів.

Субстрат – молекула, на якій діє фермент, перетворюючи її на продукт хімічної реакції.

Тканинне дихання – різновид біологічного окиснення, що перебігає в клітинах за участі O_2 і супроводжується виділенням CO_2 і H_2O та виробленням енергії у вигляді АТФ. Відбувається також у мітохондріях з участю ферментів дихального ланцюга.

Феритин – білок, що служить для запасу заліза в організмі риби. Феритин відіграє важливу роль у регуляції рівня заліза та підтриманні його доступності для метаболічних потреб.

Фібрілярні білки – нерозчинні білки, у яких поліпептидний ланцюг витягнутий і скручений у поздовжньому напрямку. Вони виконують захисну і структурну функції.

Флавопротеїни – білки, що утворюють флавіновий кофермент (наприклад, FAD) і беруть участь у процесі окиснення-відновлення. Флавопротеїни відіграють важливу роль в енергетичному обміні та електронному транспорті.

Цикл Кребса (цикл трикарбонових кислот, тканинне дихання) – циклічна послідовність ферментативних окиснювальних перетворень три- та дикарбонових кислот, що є загальним заключним етапом розпаду продуктів обміну вуглеводів, жирів та білків до CO_2 і H_2O .

Цитокіни – група білків, що регулюють імунну відповідь у риб. Цитокіни змінюють важливу роль у запальних процесах та активації імунних клітин для боротьби з інфекціями.

Цитохроми – група білків, які беруть участь у процесі переносу електронів у дихальному ланцюзі мітохондрій. Вони є ключовими для аеробного дихання та утворення енергії у вигляді АТФ.

Ювенільний гормон – гормон, що контролює ріст і розвиток молодих особин риб, впливаючи на процеси метаморфозу. Він також регулює репродуктивні функції на певних етапах розвитку.

ЛІТЕРАТУРА

Горліченко М.Г., Шевченко С.В. Динамічна біохімія гідробіонтів: навчальний посібник. Х.: ФОП Панов А.М., 2017. – 152 с.

Дехтярьов П.А., Євтушенко М.Ю., Шерман І.М. Фізіологія риб: Підручник. – К.: 2010. – 315 с.

Димань Т., Гриневич Н., Мазур Т. Безпека харчових гідробіонтів: підручник. – Київ: ВЦ «Академія», 2022. – 256 с.

Екологічні біотехнології “зеленого” синтезу наночастинок металів, оксидів металів, металоїдів та їх використання: наукова монографія / С.І. Цехмістренко, В.С. Бітюцький, О.С. Цехмістренко, О.А. Демченко, Н.О. Тимошок, О.М. Мельниченко; за редакцією С.І. Цехмістренко. Біла Церква, 2022. – 270 с.

Євтушенко М.Ю., Дудник С.В., Рудик-Леуська Н.Я., Хижняк М.І. Фізіологія та біохімія гідробіонтів. Частина 1: підручник – Київ: ФОП Ямчинський О.В., 2022. – 254 с.

Євтушенко, М.Ю. Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів: навчальний посібник. Київ, 2015. – 118 с.

Євтушенко, Ю.М., Горліченко, М.Г., & Шевченко, С.В. (2010). Статична біохімія гідробіонтів: навч. посібник. Одеса: Екологія. – 220 с.

Іонов, І.А., Дехтярьова, О.О., Москальов, В.Б., & Борзик, О.Б. (2024). Біохімія. Харків, 2024. – 315 с.

Кононський О.І. Біохімія тварин. К.: Вища школа; 1994. – 439 с.

Костенко, С.О., & Свириденко, Н.П. (2022). Генетика риб. Київ : НУБіП України, 2022. – 578 с.

Остапченко, Л.І., Андрійчук, Т.Р., Бабенюк, Ю.Д., Войціцький, В.М., Давиденко, А.В., Рибальченко, В.К., & Скопенко, О.В. (2012). Біохімія: підручник. К.: Київський університет, 796 с.

Тулицька О., Кліх Л. Біохімія риби і рибних продуктів. – К.: НВВ «Видавничий центр НУБіП України», 2015. – 473 с.

Цехмістренко С.І., Цехмістренко О.С. Біохімія м'яса та м'ясопродуктів: Навч. посіб. – Біла Церква, 2014. – 192 с.

Якименко, Т.І., & Денисова, О.М. (2024). Обмін вуглеводів у риб: навчально-метод. посібник. Харків, 2024.– 31 с.

Ahmad, B., Ali, A., Naz, D., Raziq, S., Khan, A., & Aziz, A. (2020). Biochemical composition of fish and changes during processing and storage. Biosci Res, 18(2), 1903-1913.

Bityutskyy V.S., Tsekhmistrenko S.I., Tsekhmistrenko O.S., Oleshko O.A., Heiko L.M. Influence of selenium on redox processes, selenoprotein metabolism and antioxidant status of aquaculture facilities. *Таврійський науковий вісник*, 2020, 114, 231–240.

Esmaeili, M. (2021). Blood Performance: A New Formula for Fish Growth and Health. *Biology*, 10.

Ferdousi, L., Kabir, H., Ali, M. H., Begum, M., Salma, M., Sarker, M. M., ... & Reza, M. S. (2023). Biochemical analysis of commonly consumed fishes and shell fishes from the Tista and the Baral River in Bangladesh. *Journal of Agriculture and Food Research*, 14, 100671.

Gao, P., Shaarani, S., & Noor, N. (2023). Recent advances in inspection technologies of food safety health hazards for fish and fish products. *Critical reviews in food science and nutrition*, 1–17.

Jia, S., Li, X., He, W., & Wu, G. (2021). Oxidation of Energy Substrates in Tissues of Fish: Metabolic Significance and Implications for Gene Expression and Carcinogenesis. *Advances in experimental medicine and biology*, 1332, 67–83.

Lal, J., Vaishnav, A., Chandravanshi, S., Kashyap, N., Jaiswar, R., Kumar, A., Verma, D., Jayaswal, R., Jana, A., & Acharjya, N. (2024). Unraveling the secrets of fish biochemistry: A comprehensive review of recent advances. *International Journal of Advanced Biochemistry Research*.

Love, R. (1980). Biochemistry in the fishing industry. *Trends in Biochemical Sciences*, 5.

Subhan, F., Hussain, Z., Tauseef, I., Shehzad, A., & Wahid, F. (2020). A review on recent advances and applications of fish collagen. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 61, 1027–1037.

Suehs, B. A., Gatlin III, D. M., & Wu, G. (2024). Glycine nutrition and biochemistry from an aquaculture perspective. *Animal Frontiers*, 14(4), 17–23.

Waarde, A. (1988). Biochemistry of non-protein nitrogenous compounds in fish including the use of amino acids for anaerobic energy production. *Comparative Biochemistry and Physiology B*, 91, 207–228.

Wang, S., Yan, Z., Hänfling, B., Zheng, X., Wang, P., Fan, J., & Li, J. (2020). Methodology of fish eDNA and its applications in ecology and environment. *The Science of the total environment*, 755 Pt 2, 142622.

Wu, L., Pu, H., & Sun, D. W. (2019). Novel techniques for evaluating freshness quality attributes of fish: A review of recent developments. *Trends in food science & technology*, 83, 259–273.

ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК

- Авітаміноз, 92
Автоокиснення, 181, 184, 190
Аденозинтрифосфорна кислота
(АТФ), 72, 73, 74, 79, 84, 85, 93,
101, 112, 146, 152, 162, 166, 173,
176, 217, 220, 221
Адреналін, 25, 27, 103, 144
Актин, 39, 40, 41, 85
Актоміозин, 40, 177
Аланін, 25, 29, 39, 44, 47
Альбуміни, 22, 116, 141, 142
Альдегіди, 180, 182, 185, 187, 190,
191, 204
Аміак, 16, 26, 30, 112, 136, 138, 143,
158, 166, 180, 203, 204, 208
Амілаза, 133, 134
Андрогени, 102
Ансерин, 76
Антибіотики, 6, 110, 205, 207, 211,
213
Антиоксиданти, 131, 147, 149, 151,
152, 167, 184
Аргінін, 20, 22, 25, 27, 29, 39, 44, 47,
139, 148
Аспаргін, 26
АТФ (аденозинтрифосфорна кислота,
35, 41
Аутоліз, 179, 185
Ацетил-КоА, 62, 68, 73, 112, 217
Баланс
водно-сольовий, 13, 18, 100,
101, 137, 158
Білки
анаболізм, 31
антифризні, 19, 37
гідрофільні, 22
гідрофобні, 22
за варіння, 187
за запікання, 188
за розморожування, 186
катаболізм, 28, 31, 73
міофібрилярні, 38
неповноцінні, 26
повноцінні, 26, 148, 198, 199
саркоплазматичні, 44
строми, 46
структура, 21
теплого шоку, 37, 170
ядерні, 47
Біологічно активні добавки, 209
Біоломінесценція, 160
Біосенсиори, 212
Важкі метали, 164, 205
Вазопресин, 101, 137
Валін, 24, 39, 44, 47, 130, 148
Вітамін
А (ретинол), 89, 195
D (кальциферол), 57, 88, 90, 91,
124, 131, 148, 149, 188, 196,
199, 201
Е (токоферол), 58, 89, 90, 91,
108, 109, 131, 149, 151, 152,
168, 188, 193, 195, 196, 198,
201
F, 88
К (антигеморагічний), 58, 88,
89, 188, 201
U (параамінобензойна
кислота), 88
В₁ (тіамін), 88, 89, 90, 91, 151
В₁₂ (ціанокобаламін), 81, 88,
89, 90, 91, 148, 149, 198
В₁₃ (оротова кислота), 88
В₁₅ (пангамова кислота), 88
В₂ (рибофлавін), 88, 90, 151
В₃ (ніацин), 88, 91
В₄ (холін), 88, 91

- В₅ (пантотенова кислота), 88, 89, 90, 91
 В₆ (піридоксин), 88, 89, 90, 91
 В_с (фолієва кислота), 88, 89
 В_т (карнітин), 88
 Н (біотин), 89
 С (аскорбінова кислота), 88, 89, 108, 109, 117, 130, 151, 189, 193
 Вітаміноподібні речовини, 88
 Вітелогенез, 146
 Властивості м'яса
 органолептичні, 176
 смак, 168
 структурно-функціональні, 185
 функціонально-технологічні
 кислотність, 184
 Вода
 константи, 11
 поверхневий натяг, 13
 полярність, 11
 прозорість, 13
 теплоємність, 12
 теплопровідність, 12
 Галактоза, 64
 Гемеритрин, 154
 Гемоглобін, 18, 22, 24, 79, 82, 141, 142, 143, 144, 153, 154, 156, 158, 160
 Гемоціанін, 154
 Геноміка, 213
 Гідроксиапатит, 122, 128
 Гідролази, 93, 95
 Гіповітаміноз, 91
 Гіпоксантин, 176
 Гіпоксія, 32, 56, 69, 74, 96, 109, 218
 Гістидин, 21, 25, 39, 44, 47, 148
 Гістони, 22, 48, 146
 Глікоген, 65, 69, 75, 93
 Глікогеноз, 65
 Глікогеноліз, 67
 Глікозамінглікани, 47, 65, 116, 171
 Гліколіз, 45, 65, 66, 69, 73, 85, 112, 120, 146, 147, 159, 176, 219
 Гліколіпіди, 50
 Гліцин, 25, 26, 28, 29, 35, 39, 44, 47, 138, 148, 218
 Глобулін Х, 44, 45
 Глобуліни, 22, 39, 116, 141, 144
 Глутамін, 26, 27, 28, 33, 75, 76, 77
 Глутатіон, 167, 168, 171, 173
 Глутатіонпероксидаза, 85, 168
 Глюкагон, 103, 113, 133
 Глюкоза, 26, 64, 67, 74, 75, 76, 95, 112, 136, 144, 147
 Глюкозамін, 64
 Глюконеогенез, 65, 66, 67, 70, 112, 133, 218
 Дезамінування, 30, 113, 138, 182, 218
 Дезоксирибоза, 64
 Дезоксирибонуклеїнова кислота (ДНК), 31, 33, 34, 48, 79, 82, 84, 88, 89, 146, 152, 165, 168, 173, 220
 Декарбоксилування, 30, 89, 182, 218
 Дефензини, 106, 126
 Дофамін, 25, 104
 Еластин, 24, 47, 80, 115, 116, 119, 126
 Естрогени, 102
 Жири
 псування, 180
 Ізолейцин, 24, 39, 44, 47, 148
 Ізомери, 93, 96
 Ікра
 білки, 148
 вітаміни, 149
 ліпіди, 148
 Імуноглобуліни, 19, 26, 77, 107, 128, 217
 Індол, 30, 180, 182, 218
 Інсулін, 18, 103, 113, 133, 143
 Інсуліноподібний фактор росту, 31, 124, 219

Кадаверин, 30, 180, 182, 218
Кальпаїни, 179
Карбоксипептидаза, 134
Карнозин, 76, 77
Катепсини, 179
Кетони, 180, 182, 185, 187, 190, 191
Кислота
 α -кетоглутарова, 188
 арахідонова, 54, 55, 181
 арахінова, 54
 аспарагінова, 22, 25, 29, 39, 44,
 47, 148, 169
 ацетатна, 188
 бузкова, 189
 бурштинова, 189
 валеріанова, 188
 ванілінова, 189
 гептадеценнова, 54
 гліколева, 138
 глутамінова, 22, 25, 29, 39, 44,
 47, 75, 148, 169, 179
 гондойнова, 54, 55
 діоксистеаринова, 186, 188
 докозагексаєнова, 54, 55, 149
 докозапентаєнова, 54
 ейкозадієнова, 54
 ейкозапентаєнова, 54, 55, 149
 ейкозатрієнова, 54
 капронова, 188
 левулінова, 188
 лінолева, 54, 55, 88, 168, 181,
 187
 ліноленова, 54, 181
 малонова, 189
 маргарінова, 54
 масляна, 188
 міристинова, 54
 міристолеїнова, 54
 мононенасичена, 54, 149
 мурашина, 188
 олеїнова, 54, 55, 181, 186, 187
 омега-3 ($\omega 3$), 54, 55, 56, 57,
 130, 149, 152, 198, 200, 211
 омега-6 ($\omega 6$), 55, 56, 57, 130,
 149, 152, 198, 200, 211
 пальмітинова, 54
 пальмітолеїнова, 54
 пентадеканова, 54
 поліненасичена(ПНЖК), 52,
 53, 54, 149, 152, 169, 187,
 189, 193, 196, 197, 200, 201,
 204
 пропіонова, 30, 188
 стеаринова, 54
 фумарова, 189
Коактиватори, 48
Коефіцієнт
 дихальний, 219
 засвоєння білків, 200
Колаген, 24, 46, 80, 88, 90, 109, 115,
 116, 118, 126
Консерванти
 натуральні, 192
 синтетичні, 193
Корепресори, 48
Кортизол, 103, 110, 137, 144
Креатин, 73, 75, 76
Креатинін, 76, 138, 139, 219
Креатинкіназа, 46
Креатинфосфат, 71, 73
Крезол, 30, 189
Кров
 буферні системи, 142
 плазма, 141
 формені елементи, 141
Лейцин, 24, 39, 44, 47, 148
Ліази, 93
Лізин, 22, 24, 44, 47, 148, 169, 179,
 182, 201
Лізоцим, 106, 109, 127
Ліпаза, 134
Ліпіди

класифікація, 50
 Ліпопротеїди, 22, 60, 62, 143
 високої щільності, 61
 низької щільності, 61
 Лютеїнізуючий гормон, 101, 146
 Люцифераза, 161
 Люциферин, 161
 Макроелементи, 78
 Мальтаза, 134
 Маноза, 64
 Мелатонін, 24, 100, 108
 Меркаптани, 31, 182, 183, 218
 Метаболоміка, 9, 214
 Металотіонеїни, 169, 172
 Метіонін, 22, 24, 29, 34, 35, 39, 44, 47,
 80, 130, 148, 169, 201
 Мікроелементи, 79
 Мікроелементози, 81
 Міоальбумін, 44
 Міоген, 38, 39, 44
 Міогенін, 44, 45
 Міоглобін, 18, 22, 39, 44, 79, 153, 154
 Міозин, 39, 40, 42, 44, 85
 Міофібрили, 43, 72
 Молоки
 антиоксиданти, 152
 вітаміни, 151
 ліпіди, 152
 мінерали, 152
 склад, 151
 Мутації, 97, 160, 165, 166, 173
 Муцин, 175
 Наносенсиори, 208
 Нанотехнології, 9, 194, 196, 208
 Наночастинки, 207
 Норадреналін, 25, 27, 104, 144
 Нуклеаза, 134
 Озонування, 196
 Окиснення
 пероксидне, 84
 Оксигемоглобін, 156
 Оксидоредуктази, 93, 95, 98, 171
 Оксилізін, 23
 Оксипролін, 23, 47
 Орнітин, 23, 139
 Пепсин, 28, 76, 132, 134
 Пестициди, 205
 Пребіотики, 209
 Пробіотики, 209
 Пролін, 23, 26, 44, 47, 117, 148
 Протеоміка, 213
 Путресцин, 182, 218
 Радикали
 вільні, 166, 181
 гідроксильний, 181
 супероксидний, 181
 Рецептори, 18, 38, 48, 86, 101, 103,
 129
 Рибоза, 64
 Рибонуклеїнова кислота (РНК), 31,
 33, 34, 35, 64, 79, 220
 Рибосоми, 33, 34, 35, 220
 Серин, 26, 28, 29, 39, 44, 47, 148
 Сечовина, 75, 77, 136, 138, 139, 143
 Синтегази, 93, 139
 Скатола, 30, 180, 182, 218
 Соматотропний гормон, 100
 Стероїди, 51, 52
 Таурин, 27, 201
 Тиреотропний гормон, 100
 Тирозин, 22, 25, 27, 29, 30, 39, 44, 47,
 127, 148, 182
 Тироксин (Т4), 101
 Тиск
 осмотичний, 14, 31, 98, 137,
 139, 144, 145, 153, 220
 Трансамінування, 29, 89, 112
 Трансферази, 29, 93, 95, 171
 Треонін, 24, 29, 39, 44, 47, 130, 148,
 201
 Тригліцероли, 49, 57, 59, 60, 62, 112,
 132, 134, 143, 181, 200

Трийодтиронін (Т3), 101
Триметиламін, 180, 183
Трипсин, 28, 133, 134
Триптофан, 24, 27, 29, 30, 39, 44, 47,
100, 148, 182, 187
Тропоміозин, 39, 42
Тропонін, 42
Фенілаланін, 25, 29, 39, 44, 47, 148
Фенол, 30, 189
Фібриноген, 108
Фолікулостимулюючий гормон, 101,
146
Фосфоліпаза, 134
Фосфоліпіди, 49, 50, 52, 57, 60, 134,
144, 181
Фруктоза, 64
Хіломікрон, 60
Хімотрипсин, 28, 133, 134
Холестерол, 49, 51, 61, 102, 143, 144,
198

Целюлаза, 134
Цистеїн, 26, 183
Цистин, 23, 29, 169, 183
Цитокіни, 107, 118
Цитохроми Р450, 98, 167, 171, 173
Ціаногемоглобін, 154
Цінність
біологічна, 198, 199, 202
енергетична, 199, 200
поживна, 191, 193, 202, 204
харчова, 186, 189, 196, 197, 212
Число
естерове, 59
йодне, 59
кислотне, 59, 202
омилення, 59
пероксидне, 59, 202
Шлях
пентозофосфатний, 69

ЗМІСТ

ВСТУП.....	3
1. ІСТОРІЯ РОЗВИТКУ НАУКИ БІОХІМІЇ В РИБНОМУ ГОСПОДАРСТВІ ТА ЇЇ ПЕРСПЕКТИВИ	5
Формування науки біохімії риб.....	5
Роль біохімії в рибництві та обробці рибних продуктів.....	6
Сучасні тенденції в дослідженні біохімії риб.....	8
2. ВОДА ЯК ОСНОВА ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ РИБ	11
Властивості води та їх значення для гідробіонтів	11
Осмотичне регулювання і водно-сольовий баланс.....	13
Роль води у життєдіяльності риб	15
3. БІЛКИ РИБ ТА ЇХ РОЛЬ В ОРГАНІЗМІ	17
Функції та структура білків.....	17
Фізіологічна роль амінокислот в організмі риб.....	22
Обмін білків в організмі риб	28
Біосинтез білків	33
Особливості біосинтезу білків у риб.....	36
Білки м'язової тканини риб	38
4. ЛІПІДИ ТА ЇХНІЙ МЕТАБОЛІЗМ У РИБ.....	49
Основні типи ліпідів у риб	49
Біологічна роль ліпідів в організмі риб.....	51
Характеристика жирних кислот	53
Утворення та накопичення риб'ячого жиру	57
Метаболізм ліпідів: засвоєння, транспортування та зберігання.....	60
5. ВУГЛЕВОДИ ТА ЕНЕРГЕТИЧНИЙ ОБМІН	63
Вуглеводи у складі риб: основні типи та їх значення.....	63
Метаболізм вуглеводів: гліколіз, глюконеогенез та інші шляхи	66
Вуглеводи та адаптація до гіпоксичних умов.....	69
Основи енергетичного обміну у риб	70
6. ЕКСТРАКТИВНІ РЕЧОВИНИ М'ЯСА РИБ.....	75
7. МІНЕРАЛИ ТА ЇХНЯ РОЛЬ	78
Значення окремих елементів для життєдіяльності риб	78
Мікроелементози риб	81
Вплив важких металів на організм риб.....	83
8. ВІТАМІНИ У ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ РИБ	87
Вітаміни: класифікація, функції та значення для риб	87
Гіпо- та авітамінози риб	90
9. ЕНЗИМИ ТА ЇХНЯ РОЛЬ У МЕТАБОЛІЗМІ РИБ.....	92
Класифікація ензимів у риб та їхні властивості.....	92
Функції ензимів у риб.....	95

Чинники, що впливають на активність ензимів в організмі риб.....	96
Адаптація ензимів до умов середовища	97
Показники ензимної активності як маркери здоров'я риб	98
10. БІОХІМІЧНІ АСПЕКТИ ЕНДОКРИННОЇ РЕГУЛЯЦІЇ	99
Характеристика ендокринних залоз та гормонів	99
Використання гормональних препаратів у рибництві.....	104
11. ІМУНОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ БІОХІМІЇ РИБИ	106
Хімічні компоненти імунної системи риб	106
Чинники, що впливають на імунітет риб.....	108
12. ВЗАЄМОЗВ'ЯЗКИ ОБМІНІВ РІЗНИХ РЕЧОВИН.....	111
13. БІОХІМІЯ СПОЛУЧНОЇ ТКАНИНИ РИБ.....	114
Будова волокон сполучної тканини	115
Хімічний склад та обмін речовин у сполучній тканині.....	115
14. БІОХІМІЯ ХРЯЩОВОЇ ТКАНИНИ РИБ.....	117
Будова хрящової тканини.....	117
Обмін речовин у хрящовій тканині.....	120
15. БІОХІМІЯ КІСТКОВОЇ ТКАНИНИ РИБ.....	121
Будова та хімічний склад кісткової тканини	121
Процеси мінералізації кісткової тканини	123
Обмін речовин у кістковій тканині	123
16. БІОХІМІЯ ПОКРИВНИХ ТКАНИН	125
Шкіра риб	125
Луска риб.....	128
17. БІОХІМІЯ ОРГАНІВ ТРАВНОЇ СИСТЕМИ	130
Потреби риб у поживних речовинах.....	130
Органи травної системи та їх біохімія	131
Травні ферменти риб	134
18. БІОХІМІЯ ВИДІЛЬНОЇ СИСТЕМИ РИБ	135
Склад видільної системи риб	135
Основні функції видільної системи риб	136
Хімічний склад сечі риб	137
19. БІОХІМІЯ КРОВІ РИБ.....	141
Склад та фізико-хімічні властивості крові	141
Хімічний склад крові риби	142
Адаптація до змін середовища	145
20. СТАТЕВІ ЗАЛОЗИ РИБ	146
Біохімічні основи гаметогенезу	146
Ікра риб.....	147
Молоки риб.....	150
21. БІОХІМІЧНІ ОСНОВИ ДИХАННЯ У РИБ	153

Характеристика дихальних пігментів у риб	153
Газообмін та роль гемоглобіну у риб	155
Вплив різних чинників на ефективність дихання риб	157
Адаптації до умов зниженої концентрації кисню	159
22. БІОЛЮМІНЕСЦЕНЦІЯ У ГІДРОБІОНТІВ	160
Біохімічні основи біоломінесценції	160
Біоломінесценція в житті гідробіонтів	162
23. АДАПТАЦІЯ РИБ ДО ТОКСИЧНИХ РЕЧОВИН	163
Типи токсичних речовин та їх вплив на організм риб	163
Захисні біохімічні механізми	167
Механізми виділення та ізоляції токсичних речовин	170
Адаптація до хронічного впливу токсинів	172
24. ПОСМЕРТНІ ЗМІНИ У М'ЯСІ РИБИ	175
Основні біохімічні процеси після вилову риби	175
Заклякання м'язів (ригідність)	175
Дозрівання м'яса риби	177
Автоліз та механізми його розвитку у тканинах	179
Процеси гниття основних компонентів м'яса риб	179
25. БІОХІМІЯ ЗБЕРІГАННЯ ТА ПЕРЕРОБКИ РИБИ	185
Біохімічні зміни у м'ясі риб за змін температурних режимів	185
Біохімічні зміни у складі риби за технологічної обробки	187
Біохімічні зміни у складі риби у разі зберігання	189
Вплив консервантів на біохімічний склад риби	192
Методи збереження рибної продукції	194
26. ОСНОВНІ БІОХІМІЧНІ ПОКАЗНИКИ ЯКОСТІ РИБИ	197
Харчова, біологічна та енергетична цінність м'яса риб	197
Методи визначення складу та свіжості риби	202
Біохімічні показники якості рибної продукції	203
Нормативні документи та стандарти якості рибної продукції	206
27. ІННОВАЦІЇ У БІОХІМІЇ РИБНИЦТВА	207
Використання нанотехнологій у рибній промисловості	207
Розробка біологічно активних добавок для кормів	209
Інновації в методах дослідження рибної продукції	211
Геномні, протеомні та метаболомні підходи у вивченні риб	212
ЗАКЛЮЧЕННЯ	216
КОРОТКИЙ СЛОВНИК БІОЛОГІЧНИХ ТЕРМІНІВ	217
ЛІТЕРАТУРА	222
ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК	224

Навчальне видання

БІОХІМІЯ РИБ

Цехмістренко Світлана Іванівна
Бітюцький Володимир Семенович
Токарчук Тетяна Сергіївна

Редактор: С.І. Цехмістренко
Дизайн обкладинки: В.М. Поліщук
Набір: С.І. Цехмістренко

Підписано до друку 28.04.2025
Формат 60×84/16. Гарнітура Times.
Умовн.-друк. арк. 14,4.
Наклад 300 прим. Зам. № 11-73.

Надруковано СПДФО Пшонківський О.В.

