

ЕКОЛОГІЧНА ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ ВОДНИХ ТВАРИН

УДК 546.732: (597.551.2+597.552.1): 612.397

В.С. МАРКІВ, аспірант,

Тернопільський національний педагогічний університет ім. В. Гнатюка,
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027, Україна
e-mail: viktor.markiv@tnpu.edu.ua
ORCID: 0000-0003-1294-7827

В.О. ХОМЕНЧУК, к. б. н, доцент,

Тернопільський національний педагогічний університет ім. В. Гнатюка,
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027, Україна
e-mail: khomenchuk@tnpu.edu.ua
ORCID: 0000-0003-0500-6754

В.З. КУРАНТ, д. б. н, проф.,

Тернопільський національний педагогічний університет ім. В. Гнатюка,
вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027, Україна
e-mail: kurant@tnpu.edu.ua
ORCID: 0000-0002-3349-046X

ФОСФОЛІПІДНИЙ СКЛАД ТКАНИН ПРІСНОВОДНИХ РИБ ЗА ДІЇ ПІДВИЩЕНИХ КОНЦЕНТРАЦІЙ ІОНІВ КОБАЛЬТУ

Досліджено вміст фракцій фосфоліпідів та їх окремі співвідношення у зябрах, печінці та м'язах карася сріблястого (*Carassius gibelio* (Bloch, 1782)) та щуки звичайної (*Esox lucius* Linnaeus, 1758) за впливу 0,1 і 0,25 мг/дм³ іонів кобальту протягом 14 діб. Показано, що зміни фосфоліпідного профілю в органах риб за токсичної дії залежать від концентрації металу у воді та мають видову і тканинну специфіку. Зокрема, відмічено спільну стратегію адаптації до змодельованих умов у зябрах риб і певні відмінності у печінці та м'язах. Більш вираженою була динаміка вмісту фракцій фосфоліпідів та співвідношення фосфатидилхолін/сфінгомієліні і фосфатидилхолін/фосфатидилетаноламін у тканинах щуки. Натомість у карася виявлено більшу резистентність до дії іонів кобальту, що відобразилося на ефективності поглинання і детоксикації досліджуваного металу у печінці та м'язах, запобігаючи окислювальному пошкодженню. Отримані дані свідчать про ремоделювання фосфоліпідів та модуляцію текучості клітинних мембран як адаптивну відповідь на чинники зовнішнього середовища, зокрема дію іонів кобальту.

Ключові слова: риби, карась сріблястий, щука звичайна, захисна система, біомоніторинг, адаптивні реакції, фосфоліпіди, кобальт.

Фосфоліпіди (ФЛ) є важливими попередниками низки високо біологічно активних медіаторів метаболізму в організмі тварин. Їхні фосфо-

Ц и т у в а н н я: Марків В.С., Хоменчук В.О., Курант В.З. Фосфоліпідний склад тканин прісноводних риб за дії підвищених концентрацій іонів кобальту. *Гідробіол. журн.* 2026. Т. 62, № 1. С. 66—77.

рильовані похідні можуть відігравати важливу роль у метаболізмі телестних риб, включаючи функціонування апарату Гольджі, лізосом, ендосом, а також регуляцію цитоскелету та виживання клітин [28]. Повідомлялося про активацію протеїнкінази С і окремих фракцій ФЛ у селезінці райдужної форелі (*Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792)) і ректальній залозі дрібноплямистої котячої акули (*Scyliorhinus canicula* (L., 1758)). Зокрема, протеїнкіназа С була причетна до стимуляції стероїдогенезу в тканині статевих залоз золотої рибки (*Carassius auratus* (L., 1758)) [28].

Зміна вмісту фосфоліпідів та співвідношення їх окремих фракцій є ключовими компенсаторними механізмами в організмах, які забезпечують оптимальну роботу великої кількості мембранозв'язаних ферментів та їх комплексів [6]. Регуляція мембранного складу та асиметрії також є важливим механізмом клітинної сигналізації, оскільки деякі ФЛ безпосередньо залучені в сигнальні каскади, такі як апоптоз [25].

Через те що значна кількість ФЛ міститься в клітинних мембранах, їх стійкість до різних чинників зовнішнього середовища значною мірою залежить від їхніх ліпідних компонентів [6]. Біологічні мембрани складаються з різних типів амфіпатичних ліпідів і стеринів, що мають двошарову структуру з вбудованими мембранними білками. Вони діють як фізичний бар'єр, розділяючи різні біомолекули та біологічні процеси в клітинах. Клітинні мембрани розглядаються як динамічні структури, і вони асиметричні за ліпідним або білковим складом кожного шару, що забезпечує просторове розділення клітинних функцій [25]. Було показано, що окремі фракції ліпідів, такі як фосфатидилхолін (ФХ) і сфінгомієлін (СФМ) в основному розташовані у зовнішньому шарі мембрани, тоді як більшість інших, включаючи фосфатидилінозит (ФІ), фосфатидилсерин (ФС), фосфатидилетаноламін (ФЕА) знаходяться у внутрішньому шарі мембрани. Ці закономірності були виявлені і у риб [25, 28].

Ліпіди є мішенями для двовалентних катіонів, які можуть викликати зміну плинності, агрегацію, поділ фаз і підвищену проникність як у модельних, так і в ізольованих біологічних мембранах [24]. Важкі метали впливають на численні біохімічні процеси в живих організмах, оскільки вони є компонентами багатьох органічних речовин або ж вступають з ними у взаємодію. Залежно від типу металу, його концентрації та форми у воді цей вплив може бути пригнічуючим, стимулюючим або нейтральним. Біологічна роль металів виконується при досить низьких їх концентраціях у тканинах гідробіонтів. Якщо ж їх вміст перевищує необхідний рівень, це призводить до порушень нормального функціонування життєвих процесів [29]. Через це ліпідний профіль клітин, зокрема риб, зазнає порушень за металічних інтоксикацій [6].

Кобальт є біогенним елементом і відіграє вирішальну роль у регуляції численних життєво важливих функцій в організмі. Він входить до складу ціанокобаламіну (вітаміну В₁₂) та щонайменше восьми ферментів, бере активну участь у процесі кровотворення та перенесення кисню гемоглобіном, активує процес синтезу білків, а також сприяє їх накопиченню в органах і тканинах риб [29]. Однак перевищення вмісту цього металу в

клітинах може призвести до появи ознак токсичності, які залежать від порушення координації та окислювально-відновних властивостей і, як наслідок, цитотоксичності у різних видів тварин, включно з гідробіонтами [18, 23]. У дослідженнях авторів цей метал діє як індуктор експресії металотіонеїнів і впливає на активацію анаеробного перетворення клітинних субстратів [12]. Окрім того кобальт, як перехідний метал, проявляє окисно-відновні властивості і може індукувати утворення активних форм кисню [15, 18, 23, 25].

Саме тому метою нашого дослідження було вивчення впливу іонів кобальту на фракційний склад ліпідів зябер, печінки та м'язів прісноводних риб — карася та щуки, а також використання отриманих даних з метою моніторингу оточуючого водного середовища.

Матеріал і методика досліджень

Для експерименту використовували два види досить поширених прісноводних риб, які відрізняються за трофічним рівнем — карася сріблястого (*Carassius gibelio* (Bloch, 1782)) та щуку звичайну (*Esox lucius* L., 1758) середньою масою відповідно 200—220 г та 150—170 г. Досліджували дію кобальту при двох концентраціях: 0,1 та 0,25 мг/дм³, що відповідало 2 та 5 ГДК. Метал вносили у воду 200-літрових акваріумів, де знаходилися дослідні групи риб (по п'ять особин у кожному), у формі кристалогідрату $\text{CoCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$. З метою зниження впливу на риб їхніх власних екзометаболітів воду в акваріумах змінювали щодоводобово. Для досягнення стану розвитку і максимального прояву функціонування компенсаторно-адаптивних реакцій до металу аклімацію риб здійснювали протягом 14 діб. Цей період, за даними [21], є достатнім для формування адаптивних реакцій в організмі екзотермних тварин.

Для аналізу відбирали зябра, печінку та спинні м'язи риб. Тканини подрібнювали на холоді в скляному гомогенізаторі з наступним екстрагуванням загальних ліпідів сумішшю хлороформ:метанол у співвідношенні 2:1 за методом Фолча [13]. При цьому до однієї масової частини тканини додавали 20 частин екстрагуючої суміші і залишали на 12 год для екстракції. Домішки неліпідного складу видаляли з екстракту відмиванням 1 %-вим розчином KCl. Загальні ліпіди отримували після відгонки екстрагуючої суміші [15]. Випарені насухо проби розчиняли у 1 мл хлороформу та використовували для подальшого розділення фосфоліпідів на окремі фракції методом висхідної одномірної тонкошарової хроматографії на пластинках Merck, Німеччина. Перед роботою пластинки протягом 30 хв активували при температурі 105°C в сушильній шафі. Із отриманих хлороформних розчинів ліпідів мікродозатором відбирали по 40 мкл з кожної проби та наносили на пластинки, які поміщали у хроматографічні камери для розгонки. Рухомою фазою служила суміш розчинників хлороформ:метанол:льодяна оцтова кислота:вода у співвідношенні 60:30:7:3.

Отримані хроматограми проявляли в камері, насиченій парами йоду [1]. Для ідентифікації окремих фракцій фосфоліпідів використовували специфічні реагенти і очищені стандарти [15]. Результати проведених

досліджень статистично опрацьовували з використанням стандартного пакету Microsoft Office Excel та *t*-критерію Стюдента.

Результати досліджень та їх обговорення

Зябровий епітелій риб є першочерговою мішенню токсикантів, що знаходяться у навколишньому водному середовищі. Різноманітні чинники (температура, солоність, важкі метали тощо) навколишнього середовища викликають зміни у фізичних властивостях клітинних мембран (головним чином їхньої текучості), що відображається на іонній проникності та активності мембранно-асоційованих білків. Відомо, що токсичний стрес може спричинити пошкодження мембранних ліпідів, що також може змінити проникність клітинних мембран і порушити їхні транспортні функції. Так, у зябрах досліджених риб ми виявили достовірне збільшення вмісту ФХ на 15,4 і 10,6 % у карася та на 4,5 і 9,6 % у щуки за обох досліджених концентрацій кобальту, що, ймовірно, пов'язано з активацією синтезу цього фосфоліпиду із ФЕА за участю метилтрансфераз (табл. 1) [3].

Як підтвердження сказаного спостерігалось достовірне зниження частки ФЕА на 12,1 % за дії 0,1 мг/дм³ металу у зябрах щуки та тенденцію до зниження кількості цього ФЛ у карася за максимальної концентрації поллютанта. Внаслідок зниження частки ФЕА відбувається активація шляхів відновлення його пулу, одним з яких є декарбоксилювання ФС [3]. Це підтверджується зменшенням вмісту останнього на 27,8 і 53,0 % за обох

Таблиця 1

Фракційний склад фосфоліпідів зябер риб за дії іонів кобальту (%), $M \pm m$, $n = 5$)

Умови	ЛФХ	СФМ	ФХ	ФС	ФІ	ФЕА
Карась						
Контроль	2,62 ± 0,21	17,92 ± 0,83	44,70 ± 0,44	5,91 ± 0,37	4,25 ± 0,40	24,62 ± 1,12
0,1 мг/дм ³	2,41 ± 0,25	13,74 ± 1,17*	51,57 ± 1,20*	5,96 ± 0,26	4,29 ± 0,25	22,05 ± 1,91
0,25 мг/дм ³	2,50 ± 0,25	15,65 ± 0,23*	49,41 ± 1,35*	6,02 ± 0,30	4,44 ± 0,18	21,99 ± 1,20
Щука						
Контроль	4,38 ± 0,13	6,38 ± 0,11	62,91 ± 0,32	7,03 ± 0,18	3,43 ± 0,10	15,88 ± 0,29
0,1 мг/дм ³	4,79 ± 0,41	6,18 ± 0,21	65,71 ± 0,42*	5,14 ± 0,34*	4,21 ± 0,15*	13,96 ± 0,53*
0,25 мг/дм ³	3,57 ± 0,27*	5,78 ± 0,20*	69,93 ± 0,85*	3,30 ± 0,26*	3,05 ± 0,13*	15,37 ± 0,49

Примітка. Тут і в табл. 2—4: ЛФХ — лізофосфатидилхолін; СФМ — сфінгомієлін; ФХ — фосфатидилхолін; ФС — фосфатидилсерин; ФІ — фосфатидилінозитол; ФЕА — фосфатидилетаноламін; * — різниця вірогідна порівняно з контролем ($P < 0,05$).

дослідних концентрацій кобальту у зябрах щуки. Цікаво, що вміст ФС за максимальної концентрації дуже спадав, тоді як ФЕА — вирівнювався з контролем. Відомо, що ФС бере участь у передачі сигналів, зокрема в апоптозі, тому зменшення його концентрації у щуки, на відміну від карася, свідчить про вищу вразливість клітинних мембран цього виду риб [7, 16].

У обох досліджуваних видів риб також були схожі зміни вмісту СФМ, який достовірно зменшувався на 23,3 і 12,6 % за обох концентрацій у карася та на 9,4 % у за 0,25 мг/дм³ металу — у щуки. Зниження частки СФМ у зябрах риб, ймовірно, пов'язано з інгібуванням ферментів його синтезу із ФХ і церамідів, зокрема за участі сфінгомелінінсинтази. В інших дослідженнях було виявлено пригнічення активності сфінгомелінінсинтази та зниження вмісту СФМ під впливом іонів важких металів, таких як цинк та манган [5, 20, 27].

Модуляція вмісту ФІ спостерігалася виключно в зябрах щуки і демонструвала таку динаміку: за 0,1 мг/дм³ металу виявлено зростання на 23,0 %, а за 0,25 мг/дм³ — зниження цього показника на 11,0 % відносно контролю. Оскільки ФІ бере участь в регуляції транспорту речовин через клітинні мембрани та у внутрішньоклітинній передачі сигналів, така динаміка може вказувати на початкову активацію сигнальних шляхів з наступним їх пошкодженням або пригніченням при вищих концентраціях іонів металу [9] та зміною напрямку і швидкості метаболічних процесів [2]. Зменшення кількості ФІ під впливом деяких токсичних речовин може бути захисною реакцією організму на надмірне підвищення рівня кальцію, спричинене іонами металу [3].

У зябрах щуки було відмічено достовірне зменшення частки ЛФХ на 18,6 % за 0,25 мг/дм³. Відомо, що ЛФХ є продуктом розпаду фосфоліпідів і зниження його вмісту при високій концентрації кобальту вказує на зменшення деградації фосфоліпідів або пригнічення сигналізації під час адаптації до стресу [30].

Вміст СФМ у печінці риб мав видоспецифічний характер, оскільки за обох досліджених концентрацій іонів кобальту у карася цей показник на 20,0 і 22,1 % зменшувався, а у щуки, навпаки, — на 24,0 і 26,6 % збільшувався (табл. 2). Зменшення сфінгомеліну у карася свідчить про посилене ремоделювання мембрани та, можливо, гідроліз сфінгомеліну до церамідів, які є сигнальними молекулами, залученими у реакції на стрес і апоптоз. У карася це може вказувати на зсув у бік проапоптозної передачі сигналів або підвищення плинності мембрани для адаптації [14].

Підвищення СФМ у щуки може свідчити про стабілізацію клітинних мембран через посилення їхньої жорсткості для запобігання проникненню іонів кобальту. Крім того встановлено, що СФМ пов'язаний з холестеролом, він додатково стабілізує плазматичну мембрану і знижує її плинність [4]. Новий сфінголіпідний профіль може призвести до патологічного стану, викликаного накопиченням внутрішньоклітинних сфінголіпідів, або порушити клітинну сигналізацію [17].

Результати досліджень показали достовірне збільшення вмісту ЛФХ на 36,5 % у карася та тенденцію до збільшення на 15,4 % у щуки за максимальної концентрації металу. Збільшення ЛФХ у карася за 0,25 мг/дм³ металу у воді вказує на посилений гідроліз фосфоліпідів фосфоліпазами, які зазвичай активуються під час пошкодження мембрани або процесів ремоделювання [30]. Крім того ми виявили достовірне зменшення частки ФХ на 16,4% за максимальної концентрації металу у воді. Можливо це також пояснює тенденцію на спад ЛФХ.

При впливі 0,1 мг/дм³ іонів металу на печінку щуки було відмічено компенсаторне підвищення ФС на 23,4 %, викликане зниженням ФЕА, який використовується як посередник холінвмісних фосфоліпідів [3]. ФС може утворюватися в подвійному шарі мембрани шляхом реакцій обміну серину на етаноламін у складі ФЕА або серину на холін у складі ФХ [28]. При підвищеній концентрації іонів кобальту спостерігається зворотна динаміка: частка ФС знижується на 31,3 %. Це пов'язано з тим, що ФС, ймовірно, перетворюється на ФЕА, кількість якого при цьому зростає на 31,6 % відносно контролю [3, 28]. Також у печінці щуки за концентрації металу у воді 0,1 мг/дм³ збільшувався вміст ФІ на 21,3 %, що може свідчити про активацію шляхів, пов'язаних з передачею сигналів клітин і відновленням мембран [9].

Аналіз отриманих результатів досліджень показав, що зміни у фосфоліпідному складі м'язів карася та щуки відображають видоспецифічні відмінності у ремоделюванні мембран та метаболізмі ліпідів у відповідь на дію обох концентрацій іонів кобальту у воді. У м'язах карася виявили достовірне зменшення частки ФХ на 5,2 % та тенденцію до збільшення

Таблиця 2

Фракційний склад фосфоліпідів печінки риб за дії іонів кобальту
(%, $M \pm m$, $n = 5$)

Умови	ЛФХ	СФМ	ФХ	ФС	ФІ	ФЕА
Карась						
Контроль	3,10 ± 0,20	3,55 ± 0,20	57,68 ± 1,12	4,86 ± 0,28	3,25 ± 0,16	27,57 ± 1,03
0,1 мг/дм ³	2,97 ± 0,28	2,84 ± 0,17*	57,60 ± 1,92	4,82 ± 0,32	3,09 ± 0,15	28,71 ± 1,31
0,25 мг/дм ³	4,23 ± 0,41*	2,76 ± 0,25*	56,57 ± 1,80	4,96 ± 0,27	3,20 ± 0,11	28,29 ± 1,92
Щука						
Контроль	8,63 ± 0,49	5,14 ± 0,21	46,25 ± 0,43	8,43 ± 0,38	5,94 ± 0,43	25,61 ± 0,42
0,1 мг/дм ³	9,64 ± 0,73	6,38 ± 0,45*	45,08 ± 0,56	10,44 ± 0,42*	7,20 ± 0,34*	21,25 ± 0,30*
0,25 мг/дм ³	9,95 ± 0,66	6,51 ± 0,38*	38,67 ± 1,34*	5,85 ± 0,49*	5,33 ± 0,32	33,70 ± 0,64*

вмісту ЛФХ і ФЕА за 0,1 мг/дм³ іонів кобальту (табл. 3). Схожа картина спостерігалася у щуки за максимальної концентрації металу — достовірне зменшення частки ФХ на 9,9 % та збільшення ЛФХ на 58,2 %.

Такі зміни у співвідношенні згаданих фракцій фосфоліпідів можуть свідчити про деградацію або ремоделювання мембрани, потенційно через активацію фосфоліпази А₂, яка гідролізує ФХ до ЛФХ [30] та посилення ліполізу [3]. Сказане може бути ранньою реакцією на стрес, коли клітинні мембрани змінюються, щоб адаптувати плинність або сигналізацію.

Значне збільшення фракції СФМ за обох концентрацій металу на 28,2 і 46,4 % у спинних м'язах щуки може вказувати, насамперед, на його структурну роль у ліпідних мікродоменах плазматичної мембрани, відомих як ліпідні рафти, які, можливо, беруть участь у каскаді клітинного апоптозу [26]. Збільшення СФМ може означати посилення жорсткості мембрани, оскільки СФМ стабілізує ліпідні структури та може допомогти обмежити приплив іонів за дії металу [4].

У м'язах щуки за обох концентрацій кобальту спостерігалася зменшення частки ФІ — відповідно на 13,2 і 9,4 %, та ФЕА — на 15,9 % і 20,0 %. Така динаміка вмісту ФІ, ймовірно, зумовлена зростанням активності фосфоліпази А₂ і фосфоліпази С, оскільки цей фосфоліпід є неспецифічним субстратом згаданих ферментів [22]. Зниження вмісту ФХ і ФЕА в біологічних мембранах може викликати відхилення в їхній ультраструктурній організації, зміни біосинтетичних процесів, втрату окремих ланок метаболізму, зниження життєво важливих енергозалежних процесів, активного транспорту іонів тощо. Усе це призводить до підвищення проникності клітинних мембран і, отже, до порушення їхніх транспортних

Таблиця 3

Фракційний склад фосфоліпідів м'язів риб за дії іонів кобальту (%), $M \pm m$, $n = 5$)

Умови	ЛФХ	СФМ	ФХ	ФС	ФІ	ФЕА
Карась						
Контроль	5,58 ± 0,55	6,65 ± 0,23	57,64 ± 0,66	5,91 ± 0,44	5,17 ± 0,27	19,05 ± 0,55
0,1 мг/дм ³	7,13 ± 0,66	6,71 ± 0,13	54,64 ± 0,80*	5,70 ± 0,27	5,31 ± 0,31	20,52 ± 0,47
0,25 мг/дм ³	4,85 ± 0,45	6,60 ± 0,11	58,50 ± 0,73	6,04 ± 0,33	5,05 ± 0,30	18,97 ± 0,61
Щука						
Контроль	6,13 ± 0,60	4,51 ± 0,15	52,26 ± 0,44	7,43 ± 0,35	4,75 ± 0,11	24,92 ± 0,86
0,1 мг/дм ³	7,98 ± 0,70	5,78 ± 0,21*	54,41 ± 1,24	6,76 ± 0,12	4,12 ± 0,09*	20,96 ± 0,45*
0,25 мг/дм ³	9,70 ± 0,80*	6,60 ± 0,30*	47,08 ± 1,71*	12,36 ± 0,72*	4,30 ± 0,10*	19,95 ± 0,33*

функцій, що, як відомо, є універсальною ознакою пошкодження клітин [26]. Водночас вміст ФС за дії 0,25 мг/дм³ іонів металу збільшувався на 66,5 %. Відомо, що ФС може перетворюватися знову у ФЕА шляхом декарбоксилювання [28], а пригнічення цього процесу відповідно сприяє накопиченню ФС [22].

Різні фракції фосфоліпідів можуть впливати на плинність мембран за допомогою різних фізичних параметрів, зокрема розміру та/або стану гідратації фосфатної головної групи через їхню взаємодію з водою. Поєднання цих фізичних параметрів призводить до утворення таких фосфоліпідів, які або збільшують (ФХ), або зменшують текучість (ФЕА, СФМ) [10]. З огляду на домінуючу присутність згаданих фосфоліпідів у клітинних мембранах, їх співвідношення найкраще представляє фосфоліпідний детермінант текучості, проникності та сигнальних властивостей біомембран.

У зябрах обох досліджуваних видів риб виявили достовірне збільшення співвідношення ФХ/СФМ: на 52,8 і 25,9 % відповідно за дії 0,1 мг/дм³ і 0,25 мг/дм³ іонів кобальту у карася та на 21,5 % — за впливу максимальної концентрації металу у щуки (табл. 4). Зростання цього показника відбувається на фоні зменшення вмісту сфінгомієліну у цій тканині. Через порівняно високу температуру плавлення СФМ підвищують мембранний порядок, що значною мірою впливає на активність мембранозв'язаних ферментів та багато інших фізіологічних процесів клітини [14]. Отже, втрата частки цього фосфоліпиду робить біомембрану більш

Таблиця 4

Співвідношення фракцій фосфоліпідів у тканинах риб за дії іонів кобальту
(%, $M \pm m$, $n = 5$)

Умови	Зябра		Печінка		М'язи	
	ФХ/СФМ	ФХ/ФЕА	ФХ/СФМ	ФХ/ФЕА	ФХ/СФМ	ФХ/ФЕА
Карась						
Контроль	2,51 ± 0,10	1,83 ± 0,09	16,45 ± 1,08	2,10 ± 0,07	8,70 ± 0,32	3,03 ± 0,10
0,1 мг/дм ³	3,83 ± 0,32*	2,40 ± 0,26*	20,56 ± 1,62	2,03 ± 0,15	8,16 ± 0,26	2,67 ± 0,09*
0,25 мг/дм ³	3,16 ± 0,09*	2,28 ± 0,20*	21,12 ± 2,32	2,04 ± 0,18	8,88 ± 0,26	3,09 ± 0,12
Щука						
Контроль	9,87 ± 0,20	3,97 ± 0,08	9,06 ± 0,41	1,81 ± 0,04	11,63 ± 0,36	2,11 ± 0,08
0,1 мг/дм ³	10,68 ± 0,34	4,73 ± 0,18*	7,20 ± 0,48*	2,12 ± 0,04*	9,49 ± 0,54*	2,61 ± 0,11*
0,25 мг/дм ³	12,00 ± 0,51*	4,51 ± 0,20*	6,06 ± 0,52*	1,15 ± 0,06*	7,23 ± 0,56*	2,37 ± 0,11

текучою. Також за дії обох досліджених концентрацій іонів кобальту у зябрах риб спостерігали зростання співвідношення ФХ/ФЕА на 31,5 і 24,7 % у карася та на 19,3 і 13,6 % у щуки, що модулює кривизну бішару та збільшує текучість клітинних мембран [8].

У печінці риб достовірні зміни зазначених вище показників виявили тільки у щуки. Зокрема, це зниження співвідношення ФХ/СФМ на 20,5 і 33,1 % за впливу обох концентрацій іонів кобальту, збільшення співвідношення ФХ/ФЕА на 17,4 % за дії 0,1 мг/дм³ металу у воді і зменшення цього показника на 36,3 % під впливом 0,25 мг/дм³ кількості Со²⁺.

У дослідженнях автори [8] виявили підвищення в'язкості біомембрани при більшому вмісті ФЕА та, відповідно, зменшенні співвідношення ФХ/ФЕА. Співвідношення ФХ/ФЕА є модулятором цілісності біомембрани і його зменшення може призводити до пошкодження печінки [19]. Динаміка співвідношення ФХ/СФМ у печінці щуки також очевидно вказує на зменшення текучості біомембрани [10].

Концентраційнозалежне зниження співвідношення ФХ/СФМ на 18,43 % і 37,86 % відповідно за дії 0,1 і 0,25 мг/дм³ іонів кобальту спостерігалось і у м'язах щуки. Зміни співвідношення ФХ/ФЕА у риб виявили лише за концентрації 0,1 мг/дм³ металу у воді і вони були видоспецифічними. Так, у карася цей показник знизився на 12,03 %, а у щуки підвищився на 23,63 %.

Висновки

Порівняння результатів досліджень впливу підвищених концентрацій іонів кобальту на фосфоліпідний склад клітинних мембран карася та щуки свідчить як про спільні, так і про дещо відмінні шляхи адаптації в різних тканинах цих видів риб. Можливо це пояснюється особливостями метаболізму у карася, який є бентофагом, та у щуки, яка є хижаком.

Коригування співвідношення фосфоліпідів допомагає стабілізувати гомеостаз клітинних мембран. Зокрема, у зябрах риб підвищене співвідношення ФХ/СФМ і ФХ/ФЕА вказує на збільшення текучості біомембрани та може сигналізувати про стрес ліпідного бішару. Окислювальне пошкодження призводить до вибіркового зниження СФМ та ФЕА, тоді як синтез ФХ збільшується, що змінює згадані вище співвідношення.

На відміну від зябер, клітинні мембрани печінки та м'язів реагували по-різному у двох досліджуваних видів риб. У карася не виявлено суттєвих змін у співвідношеннях ФХ/СФМ або ФХ/ФЕА у печінці та м'язах після впливу кобальту, тоді як у щуки спостерігалось концентраційнозалежне збільшення цих співвідношень. Ця розбіжність, ймовірно, відображає специфіку впливу металу і особливості адаптації до нього у кожного виду риб. Крім того у всіх тканинах щуки виявлено зміни вмісту сигнальних фосфоліпідів ФС і ФІ, що вказує на захисну реакцію на вплив токсиканту або відповідь на стрес.

Ці висновки підкреслюють, що вплив підвищених концентрацій іонів кобальту спонукає до ремоделювання фосфоліпідів у клітинних мембранах як гомеостатичної реакції, і що видоспецифічні детоксика-

ційні та антиоксидантні стратегії визначають наявність та локалізацію цих змін.

Список використаної літератури

1. Грициняк І.І., Смолянінов К.Б., Янович В.Г. Обмін ліпідів у риб. Львів: Тріада плюс, 2010. 338 с.
2. Ляврін Б.З., Бияк В.Я., Хоменчук В.О., Курант В.З. Фосфоліпідний склад печінки та зябер риб як індикатор екологічного стану поверхневих вод річок Тернопільщини. *Біологія тварин*. 2014. Т. 16, № 2. С. 56—65. URL: http://nbuv.gov.ua/UJRN/bitv_2014_16_2_9
3. Хоменчук В.О., Рабченюк О.О., Сеник Ю.І. та ін. Фосфоліпідний склад тканин коропа і щуки за дії йонів Fe^{3+} . *Гідробіол. журн.* 2020. Т. 56, № 2. С. 59—69. URL: <http://jnas.nbuv.gov.ua/article/UJRN-0001202569>
4. Adada M., Luberto C., Canals D. Inhibitors of the sphingomyelin cycle: Sphingomyelin synthases and sphingomyelinases. *Chemistry and Physics of Lipids*. 2016. Vol. 197. P. 45—59. URL: <https://doi.org/10.1016/j.chemphyslip.2015.07.008>
5. Ahmad S., Single S., Liu Y. et al. Heavy metal exposure-mediated dysregulation of sphingolipid metabolism. *Antioxidants*. 2024. Vol. 13, N 8. Article N 978. URL: <https://doi.org/10.3390/antiox13080978>
6. Arambourou H., Llorente L., Moreno-Ocio I. et al. Exposure to heavy metal-contaminated sediments disrupts gene expression, lipid profile, and life history traits in the midge *Chironomus riparius*. *Water Research*. 2020. Vol. 168. Article N 115165. URL: <https://doi.org/10.1016/j.watres.2019.115165>
7. Birge R., Boeltz S., Kumar S. et al. Phosphatidylserine is a global immunosuppressive signal in efferocytosis, infectious disease, and cancer. *Cell Death & Differentiation*. 2016. Vol. 23, N 6. P. 962—978. URL: <https://doi.org/10.1038/cdd.2016.11>
8. Dawaliby R., Trubbia C., Delporte C. et al. Phosphatidylethanolamine Is a Key Regulator of Membrane Fluidity in Eukaryotic Cells. *Journal of Biological Chemistry*. 2015. Vol. 291, N 7. P. 3658—3667. URL: <https://doi.org/10.1074/jbc.m115.706523>
9. Epand R. M. Features of the Phosphatidylinositol Cycle and its Role in Signal Transduction. *The Journal of Membrane Biology*. 2016. Vol. 250, N 4. P. 353—366. URL: <https://doi.org/10.1007/s00232-016-9909-y>
10. Fajardo V. A., McMeekin L., LeBlanc P. J. Influence of Phospholipid Species on Membrane Fluidity: A Meta-analysis for a Novel Phospholipid Fluidity Index. *Ibid.* 2011. Vol. 244, N 2. P. 97—103. URL: <https://doi.org/10.1007/s00232-011-9401-7>
11. Falfushynska H., Gnatyshyna L., Fedoruk O. et al. Hepatic metallothioneins in molecular responses to cobalt, zinc, and their nanoscale polymeric composites in frog *Rana ridibunda*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*. 2015. Vol. 172-173. P. 45—56. URL: <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2015.04.006>
12. Falfushynska H.I., Gnatyshyna L.L., Turta O.O. et al. Functions of metallothioneins and a system of antioxidant defense under the effect of Co- and Zn-containing nanocomposites on crucian carp (*Carassius auratus gibelio*). *The Ukrainian Biochemical Journal*. 2013. Vol. 85, N 3. P. 52—61. URL: <https://doi.org/10.15407/ubj85.03.052>
13. Folch J., Lees M., Stanley G. H. S. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *Journal of Biological Chemistry*. 1957. Vol. 226, N 1. P. 497—509. URL: [https://doi.org/10.1016/s0021-9258\(18\)64849-5](https://doi.org/10.1016/s0021-9258(18)64849-5)
14. Goci F.M. Sphingomyelin: What is it good for? *Biochemical and Biophysical Research Communications*. 2022. Vol. 633. P. 23—25. URL: <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2022.08.074>
15. Kates M. Techniques of Lipidology: Isolation, Analysis and Identification of Lipids. North-Holland Publishing Company. 1972. 342 p.
16. Kay J.G., Grinstein S. Phosphatidylserine-Mediated Cellular Signaling. In: Capelluto, D. (eds) Lipid-mediated Protein Signaling. *Advances in Experimental Medicine and Biology*. 2013. Vol. 991. P. 177—193. URL: https://doi.org/10.1007/978-94-007-6331-9_10
17. Kirkegaard T., Roth A., Petersen N. et al. Hsp70 stabilizes lysosomes and reverts Niemann-Pick disease-associated lysosomal pathology. *Nature*. 2010. Vol. 463, N 7280. P. 549—553. URL: <https://doi.org/10.1038/nature08710>

18. Kubrak O.I., Husak V.V., Rovenko B.M. et al. Cobalt-induced oxidative stress in brain, liver and kidney of goldfish *Carassius auratus*. *Chemosphere*. 2011. Vol. 85, N 6. P. 983—989. URL: <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.06.078>
19. Li Z., Agellon L.B., Allen T.M. et al. The ratio of phosphatidylcholine to phosphatidylethanolamine influences membrane integrity and steatohepatitis. *Cell Metabolism*. 2006. Vol. 3, N 5. P. 321—331. URL: <https://doi.org/10.1016/j.cmet.2006.03.007>
20. Murakami C., Dilimulati K., Atsuta-Tsunoda K. et al. Multiple activities of sphingomyelin synthase 2 generate saturated fatty acid- and/or monounsaturated fatty acid-containing diacylglycerol. *Journal of Biological Chemistry*. 2024. Aericle N 107960. URL: <https://doi.org/10.1016/j.jbc.2024.107960>
21. Nasri F., Heydarnejad S., Nematollahi A. Sublethal cobalt toxicity effects on rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Croatian J. Fisheries*. 2019. Vol. 77 (4). P. 243-252. URL: <https://doi.org/10.2478/cjf-2019-0018>
22. Senyk Y.I. Lipid Metabolism in Nuclei of Muscular Cells of the Freshwater Fishes at Adaptation to the Zinc and Cadmium Ions Impact. *Hydrobiol. J.* 2014. Vol. 50, N 6. P. 69—77. URL: <https://doi.org/10.1615/hydrobj.v50.i6.80>
23. Simonsen L.O., Harbak H., Bennekou P. Cobalt metabolism and toxicology-A brief update. *Science of The Total Environment*. 2012. Vol. 432. P. 210—215. URL: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.06.009>
24. Sule K., Anikovskiy M., Prenner E.J. Lipid Structure Determines the Differential Impact of Single Metal Additions and Binary Mixtures of Manganese, Calcium and Magnesium on Membrane Fluidity and Liposome Size. *International Journal of Molecular Sciences*. 2023. Vol. 24, N 2. Article N 1066. URL: <https://doi.org/10.3390/ijms24021066>
25. Sule K., Umbasaar J., Prenner E. J. Mechanisms of Co, Ni, and Mn toxicity: from exposure and homeostasis to their interactions with and impact on lipids and biomembranes. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*. 2020. Vol. 1862, N 8. Article N 183250. URL: <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2020.183250>
26. Suleimanova R.R., Hudz E.A., Melnychuk D.O., Kalachniuk L.H. Age-related changes phospholipids of sterlet in liver and dorsal muscles. *The Ukrainian Biochemical Journal*. 2017. Vol. 89, N 1. P. 71—75. URL: <https://doi.org/10.15407/ubj89.01.071>
27. Suzuki R., Murakami C., Dilimulati K. et al. Human sphingomyelin synthase 1 generates diacylglycerol in the presence and absence of ceramide via multiple enzymatic activities. *FEBS Letters*. 2023. Vol. 597. P. 2672—2686. URL: <https://doi.org/10.1002/1873-3468.14735>
28. Tocher D.R., Bendiksen E.E., Campbell P.J., Bell J.G. The role of phospholipids in nutrition and metabolism of teleost fish. *Aquaculture*. 2008. Vol. 280, N 1—4. P. 21—34. URL: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.04.034>
29. Vovchek N.O., Markiv V.S., Khomenchuk V.O., Kurant V.Z. Fractional composition of blood serum proteins of freshwater fishes under the cobalt ions impact. *Hydrobiol. J.* 2025. Vol. 61, N 3. P. 83—90. URL: <https://doi.org/10.1615/hydrobj.v61.i3.60>
30. Yaginuma S., Omi J., Kano K., Aoki J. Lysophospholipids and their producing enzymes: Their pathological roles and potential as pathological biomarkers. *Pharmacology & Therapeutics*. 2023. Vol. 246. Article N 108415. URL: <https://doi.org/10.1016/j.pharmthera.2023.108415>

Надійшла 28.05.2025

V.S. Markiv, PhD student,
Volodymyr Hnatiuk Ternopil National Pedagogical University,
M. Kryvonosa St., 2, Ternopil, 46027, Ukraine
e-mail: viktor.markiv@tnpu.edu.ua
ORCID: 0000-0003-1294-7827

V.O. Khomenchuk, PhD (Biol.), Associate Prof.,
Volodymyr Hnatiuk Ternopil National Pedagogical University,
M. Kryvonosa St., 2, Ternopil, 46027, Ukraine
e-mail: khomenchuk@tnpu.edu.ua
ORCID: 0000-0003-0500-6754

V.Z. Kurant, Dr. Sci. (Biol.), Prof.,
Volodymyr Hnatiuk Ternopil National Pedagogical University,
M. Kryvonosa St., 2, Ternopil, 46027, Ukraine
e-mail: kurant@tnpu.edu.ua
ORCID: 0000-0002-3349-046X

PHOSPHOLIPIDS COMPOSITION OF FRESHWATER FISH TISSUES UNDER THE ACTION OF INCREASED CONCENTRATIONS OF COBALT IONS

The content of phospholipid fractions and their individual ratios in the gills, liver, and muscles of crucian carp (*Carassius gibelio* Bloch.) and common pike (*Esox lucius* L.) exposed to 0.1 and 0.25 mg/dm³ of cobalt ions for 14 days was investigated. It has been shown that changes in the phospholipid profile in fish organs under toxic effects depend on the metal concentration in water and have species and tissue specificity. In particular, a common strategy of adaptation to simulated conditions in the gills of fish, and certain differences in the liver and muscles, were noted. The dynamics of the content of phospholipid fractions and the ratio of phosphatidylcholine/sphingomyelin and phosphatidylcholine /phosphatidylethanolamine in pike tissues were more pronounced. Instead, crucian carp showed greater resistance to the action of cobalt ions, which was reflected in the efficiency of absorption and detoxification of the studied metal in the liver and muscles, preventing oxidative damage. The obtained data indicate remodeling of phospholipids and modulation of cell membrane fluidity as an adaptive response to environmental factors, in particular the action of cobalt ions.

Key words: fish, crucian carp, pike, protection system, biomonitoring, adaptive reactions, phospholipids, cobalt.