

Л. О. Горбатюк

Институт гидробиологии НАН Украины

ГИДРОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ КАНЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В РЕТРОСПЕКТИВЕ И НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ (ОБЗОР)

В обзорной статье обобщены литературные сведения, касающиеся результатов многолетних гидроэкологических исследований Каневского водохранилища.

Выяснен характер и особенности токсического загрязнения водной экосистемы Каневского водохранилища и оценен его экологический риск для гидробионтов на современном этапе. Значительно расширился перечень некоторых токсикантов (пестицидов, СПАВ и т. п.), которые могут попасть в водоем и которые не определялись и не учитывались в предыдущих экологических оценках, существенных изменений претерпела и структура основных источников загрязнения водохранилища, значительно усилился антропогенный пресс на водоем со стороны мегаполиса Киева.

Ключевые слова: Каневское водохранилище, водная экосистема, гидроэкологические исследования, гидробионты, токсиканты

L. O. Gorbatyuk

Institute of Hydrobiology NAS of Ukraine

HYDROECOLOGICAL RESEARCHES OF KANIV RESERVOIR IN RETROSPECT AND PRESENT (A REVIEW)

The literature data on long-term hydroecological researches of Kaniv reservoir are generalized in review.

Keywords: Kaniv reservoir, aquatic ecosystem, hydroecological researches, hydrobionts, toxicants

Рекомендує до друку

Надійшла 04.06.2015

В. В. Грубінко

УДК 574.522: 504.748

Л. В. МУЗИКА, Г. Є. КИРИЧУК

Житомирський державний університет імені І. Франка
вул. Велика Бердичівська, 40, Житомир 10008

ВМІСТ КАРОТИНОЇДНИХ ПІГМЕНТІВ В ОРГАНІЗМІ ПРІСНОВОДНИХ МОЛЮСКІВ

Узагальнено дані літературних джерел щодо вмісту каротиноїдних пігментів в організмі прісноводних молюсків. Розглянуто питання структури цих сполук, їх властивостей, ролі та локалізації в організмі молюсків. Обговорено вплив абіотичних (гіпоксія, голодування, зміна температурних умов, дія токсикантів різної природи) та біотичних (трематодна інвазія) чинників на каротиноїдний вміст та склад органів та тканин різних за способом живлення молюсків. Охарактеризовано сезонну динаміку та популяційну мінливість каротиноїдних пігментів прісноводних молюсків.

Ключові слова: прісноводні молюски, каротиноїдні пігменти, метаболічна адаптація, спосіб живлення

Вперше згадки про каротиноїди відносяться до початку ХІХ століття, коли німецьким вченим Генріхом Вакенродером з моркви було виділено β-каротин. В 1837 році Берцеліус з'ясував, що каротиноїди є природними тетратерпенами [28]. Термін β-каротин запропонував М. С. Цвет [5]

після дослідження спектроскопічних і хімічних характеристик цих сполук, виявивши різноманітність каротинів і ксантофілів [99, 100]. Цей же автор запропонував назву для цих пігментів – каротиноїди. Емпіричну формулу і будову β -каротину становлено Вільштеттером (1906 р) та Цехмейстером, Каррером, Куном (1928–1930 рр.) [3]. Уже в 1864 році Т. В. Гудвінім представлено каротиноїдний склад понад 60 видів молюсків [65]. У зв'язку з інтенсивним розвитком фізико-хімічних методів, цей перелік постійно росте; виявлено все більше пігментів каротиноїдної природи, вивчено тонкі деталі їх молекулярної структури у видів, вивчених раніше і повторно досліджених. На сьогодні відкрито та ідентифіковано більше 750 каротиноїдів [5, 45]. Перший всеосяжний огляд з біохімії цих сполук було зроблено у 1922 році Л. С. Палмером [94].

За хімічною будовою каротиноїди є тетратерпенами, загальною особливістю яких є наявність C_{40} скелету, побудованого із 8 C_5 -ізопренових фрагментів або їх похідних. Каротиноїдні вуглеводні відомі під назвою каротини. Всі їх похідні з кисеньвмісними функціональними групами (гідрокси-, метокси-, епокси-, кето-, альдегідна і карбоксильна групи) називаються ксантофілами. При цьому відповідні групи можуть бути етерифіковані або глікозильовані. Нині в природі не знайдено каротиноїдів, що містять нітроген, сульфур або галогенвмісні замісники. Також до каротиноїдів відносяться сполуки з числом атомів карбону меншим за 40 (нор- і апо-каротиноїди) і більшим (гомо-каротиноїди) (вітаміни A_1 , A_2 , азафрин (C_{27}), β -цитраурин (C_{30}), біксин (C_{24}), кроцетин (C_{20}) [14, 36]. Молекули каротиноїдів легко ізомеруються, переходячи із транс- в цисформу.

Каротиноїди – найбільш багаточисельна, широко поширена і безперечно важлива група пігментів. Ці сполуки беруть участь у перенесенні електронів [5, 66, 80, 97], захисті тканин організмів від ультрафіолетового опромінення [51]. Їх антиоксидантні властивості зумовлюють фотозахисну, радіопротекторну, антимуtagenну, антиканцерогенну, імуномодельючу, антиінфекційну дію, не пов'язану із провітамінною активністю [18, 47, 71]. Вони забезпечують зовнішнє забарвлення [5, 7, 16, 64, 101] тварин та їх яєць [52-54, 56], мають здатність дезактивувати високо реакційні вільні радикали кисню, надпероксидів, пероксидів і ксенобіотиків, беруть участь в світлочутливих реакціях, у регуляції репродуктивних властивостей організму та активності ряду ферментів [5, 14, 27], є попередниками вітаміну А та використовуються як біохімічні маркери, що характеризують стан гідробіонтів за дії антропогенного впливу [2, 4, 11, 12, 16, 29]. У клітинах молюсків каротиноїди можуть бути протекторами мембранних ліпідів від активних форм кисню [5, 14]. Вказано [73, 74, 78, 91, 106], що досліджувані сполуки мають здатність енергозалежного накопичення Sr^{2+} в умовах гіпоксії, можуть забезпечити енергією, необхідною для клітини за умови низької швидкості проникнення кисню в тканинах та, згідно з теорією [105] є компонентами гіпотетичного електронно-транспортного ланцюга [107, 109]. Функціональні властивості каротиноїдів визначаються будовою їх молекули. Так, зміни їх концентрації в тканинах молюсків пояснюються наявністю в молекулах довгого ланцюга спряжених подвійних зв'язків, які зумовлюють їх здатність зворотньо зв'язувати молекулу кисню, втрачаючи при цьому забарвлення [11, 14, 74]. Гіпотеза про те, що каротиноїди в «каротиноксисомах» можуть утворювати депо кисню в безкисневих умовах шляхом зв'язування декількох атомів кисню або молекул з їх ненасиченими вуглець-вуглецевими зв'язками [75] неодноразово була піддана критиці та спростована [62, 95, 105, 108]. Встановлено, що передбачена «киснева форма» каротиноїдів є 7-дегідрохолестерином [6] та, що цитосоми не здатні синтезувати АТФ під дією аноксії [69].

Локалізація каротиноїдних пігментів

Встановлено [25], що участь каротиноїдів у будь-якій функціональній системі обов'язково пов'язана з їх строгою локалізацією в клітинних структурах, так як вільні каротиноїди гідрофобні. Початково всі дослідження каротиноїдних пігментів в організмі прісноводних молюсків зводились до вивчення «пігментованих гранул», які, як вважалося, були єдиним і спеціальним місцем локалізації даних з'єднань в їх клітинах. Вважалося, що каротиноїди містяться в гранульованих утвореннях діаметром 0,5 – 10 мкм, що різними авторами названі «цитосомами», «ліпохондріями» або «каротеноксисомами». Існує значна

різноманітність ультраструктури цих органів [75, 85, 105], і з цієї причини їх важко віднести до будь-якого відомого типу клітинних структур. Дослідження [55] гістохімічних властивостей цитоплазматичних гранул нейронів у *Helix aspersa* і *Limnaea stagnalis* показало, що найбільші з них містили каротиноїдні пігменти. Вивчена ультраструктурна форма цих гранул, зазвичай відомих як ліпохондрії [40, 42, 50]. Показано, що вони містять лізосомальні ферменти [82, 92]. Показники вмісту каротиноїдів в субклітинних фракціях, взяті разом з результатами експериментів по EDTA-індукованому екзоцитозу, однозначно вказують на те, що каротиноїди розподілені по всій клітині і є складовими різних типів клітинних мембран, а отже, їх функція пов'язана з деякими загальними функціями та властивостями ліпідних мембран [101].

Досить фрагментарна інформація щодо тканинно-органного розподілу каротиноїдів в організмі молюсків [7, 11, 12, 24, 49, 95, 96, 101]. З'ясовано, що високий вміст каротиноїдів відмічається в органах, в яких накопичується кальцій або, де відбувається його інтенсивний трансмембранний транспорт [95], що припускає безпосередню участь цих гідрофобних пігментів в механізмах мембранного зв'язування, транспорту і накопичення кальцію. Зокрема, у нейронах і гангліях *L. stagnalis* локалізація каротиноїдів збігається з локалізацією зв'язування кальцію і транспортування як на тканинному, так і на субклітинному рівнях [96]. Однак, інші дослідники [7] заперечили наявність будь-якої кореляційної залежності між розподіленням в організмі молюсків кальцію і каротиноїдів [7]. Крім того, акцентовано, що локалізація каротиноїдів не обмежується певними спеціальними пігментними органами [101], що вказує на деяку загальну роль каротиноїдних пігментів в клітинах тварин, не пов'язану зі специфікою конкретних тканин і органів [7]. Іншими дослідниками все ж відмічено певну закономірність локалізації каротиноїдних пігментів, не пов'язану з метаболічною активністю тканин та органів досліджуваних видів молюсків [11, 12]. Загалом, каротиноїди розподілені нерівномірно у тканинах тварин. Найвищі показники вмісту цих сполук в організмі *Unio pictorum*, *Anodonta cygnea*, *Dreissena polymorpha* (Bivalvia), *Viviparus contectus* (Gastropoda) відмічено у гепатопанкреасі, оскільки він може бути місцем накопичення пігментів як і багатьох інших сполук ліпідної природи та є найактивнішим органом, що виконує бар'єрну функцію [7, 11, 24]. Крім того, відмічено, що гепатопанкреас молюсків є місцем перетворення каротиноїдів їжі, як це показано для ракоподібних [49]. Дослідження функцій каротиноїдів в онтогенезі і ембріогенезі – їх присутність у репродуктивних органах (звичайно у самок). Показано [13], що гонади також містять велику кількість каротиноїдів.

Вміст каротиноїдів в організмі прісноводних молюсків в нормі

В організмі молюсків каротиноїди можуть перебувати в різних станах: у вільному та зв'язаному у вигляді ефірів жирних кислот і глікозидів, а також у каротинопротеїнових комплексах [5, 27].

Для прісноводних молюсків виділено дві основні групи каротиноїдних пігментів: 1) ті, чия основна функція полягає в забезпеченні зовнішнього кольору тварин і 2) ті, які окрім забезпечення кольору виконують важливі метаболічні функції [65]. З'ясовано, що каротиноїди молюски використовують для забарвлення [5, 7, 16, 64, 101], однак не описано їх синтез *de novo*. Ці сполуки не утворюються в тканинах та органах молюсків [13, 36], вони надходять як компоненти їжі [18, 32], депонуються в незмінному вигляді або модифікуються за допомогою метаболічних реакцій (частково шляхом введення кетогрупи в положення C-4 та включення оксигеновмісних функціональних груп) [5], і таким чином, прослідковуються харчові ланцюги і метаболічні шляхи [70]. Прісноводні молюски відносяться до різних трофічних груп: фітофаги, детритофаги та фільтратори [41]. Відмічено, що у організмів поліфагів переважають ксантофіли, у фітофагів і детритофагів – α і β -каротини [8, 102]. Каротиноїдний склад хижаків представлений майже виключно вільними ксантофілами та їх складними ефірами. Можливо також, що каротиноїди з'являються у тканинах молюсків від симбіотичних мікроорганізмів, які виробляють каротин [84, 86, 87, 89].

Вперше каротиноїди в організмі молюсків знайдено Комфортом [56]. З'ясовано, що яскраво-червоний колір ячної маси *Pila glauca* та її формалін-фіксованих ембріонів зумовлений каротиноїдними пігментами з єдиним спектральним діапазоном в 550 нм, які можуть бути легко вилучені шляхом подрібнення матеріалу з водою, однак не вдалося ні

розділити їх, ні охарактеризувати [56]. Подальше вивчення каротиноїдного складу представників роду *Pomacea* дозволило виявити каротиноїди у декількох його видів, однак не у вільному вигляді, а у стехіометричному комплексі з білком. Так, з яєць *Pomacea canaliculata* виділено хромопротеїн, який дещо нагадував астаксин з гіподерми омарів, однак він не був ідентифікований. Встановлено лише, що простетичною групою даного каротенопротеїну був астаксантин [52, 57]. Астаксантин, присутній у вільній, моно-і диефірних формах [88], є також частиною пігментованого каротенопротеїнового комплексу оворубіну, який складає 75% від загального нітрогену яєць та створює резерв білка для ембріонального розвитку *P. canaliculata* [64, 79]. Згідно з іншими дослідженнями в *P. canaliculata*, комплекс, названий «оворубіном», окрім астаксанину містив кантаксантин [37]. Його мінімальна молекулярна маса, розрахована за вмістом каротиноїдів, лежить в межах 330000 [54]. Передбачається, що каротиноїди в яйцях молюсків стабілізують структуру запасних білків і захищають їх від дії протеаз [67]. Із яскраво-червоних яєць *Pomacea haustum* та *P. dolioides* виділено складні ефіри ксантофілів та суміш 3-х вільних ксантофілів з максимумами поглинання в 480-490 нм та невеликі кількості каротину [102]. Трав'яні види *Pomacea sordida* (в оранжево-жовтих яйцях) та *P. decussata* (в світло-зелених яйцях) містили лише каротини. Крім β -каротину, було виявлено групу, відповідну α -каротину.

Електронномікроскопічний аналіз гігантських нейронів *Lymnaea stagnalis* показав, що вони містять субклітинні фракції з високим вмістом каротиноїдів. Ці структури аналогічні компонентам фракцій деяких типів хромопластів рослин (каротиноїдпластів) [25, 60]. Подібні структури зустрічаються також в ембріональних клітинах деяких молюсків [61].

Хроматографічний аналіз дозволив виділити 10 фракцій каротиноїдних пігментів з організму *L. stagnalis*. Найбільш різкі зміни їх концентрації залежно від фізіологічного стану спостерігаються у з'єднаннях з високою рухливістю. Різні за своєю функціональною роллю, структурною організацією та метаболічною активністю ганглії мозку даного молюска характеризуються різним кількісним співвідношенням каротиноїдів [72, 76, 93]. Висунуто припущення [77], що концентрація каротиноїдів з малою (3-4) і великою (9-10) кількістю спряжених подвійних зв'язків відрізняється в клітинах з різною метаболічною активністю [77].

У багатьох прісноводних молюсків домінуючий каротиноїд представлений не у вільній формі, а у вигляді стехіометричного комплексу з білками. Природа каротенопротеїнового зв'язку залишається не з'ясованою, показано лише, що у цій взаємодії ковалентні зв'язки участі не беруть, оскільки вільний каротиноїд легко вивільняється при денатурації білка шляхом нагрівання [5, 27]. Каротиноїди і каротенопротеїни найчастіше містяться у епідермісі або черепашці, а також (іноді у високих концентраціях) в репродуктивних органах і яйцях. Утворення каротенопротеїнового комплексу часто призводить до значного багатохромного здвигу у спектрах поглинання, і тому ці комплекси часто мають пурпурний, блакитний, зелений колір, на відміну від жовтого або оранжевого забарвлення вільних каротиноїдів. Важливу роль в спектральному здвигу відіграють простетичні групи, представлені астаксантином і кантаксантином [38, 57]. Так, в гангліях і окремих нейронах мозку *L. stagnalis* виділено червоний гемопротеїн і жовтий каротенопротеїн. У молюсків роду *Lymnaea* знайдено сім каротиноїдних фракцій, які як вважалось, були пов'язані з ксантофілами, зокрема з лютеїном. Встановлено, що найбільше пігментів локалізовано в нейронних тілах клітин і проксимальних частинах аксонів нервових клітин [43]. Такі ж жовті і червоні хромопротеїни виділено з мозку недавно вилуплених з кладок *L. stagnalis*, однак відносна концентрація цих пігментів була нижчою в порівнянні з дорослими тваринами [43]. В нейронах *Lymnaea* знайдено каротенопротеїни, максимумами поглинання яких подібні до таких, встановлених для молюсків роду *Aplysia* (*Lymnaea* 456-458, 484-486 нм; *Aplysia*, 463, 490 нм) [38]. Екстракція каротиноїдів з *Aplysia* з наступною хроматографією показала наявність двох фракцій, переважаючою був α -каротин. Ймовірно, відмінності в простетичній групі каротиноїдів у цих двох видів свідчить про різне джерело їх надходження до організму [53].

Існує і інша точка зору, згідно з якою заперечується наявність каротенопротеїнових комплексів та припускається здатність каротиноїдів до розчинення в ліпідній матриці мембрани [7].

Каротиноїдні пігменти знайдені в гепатопанкреасі, нирці, нозі і особливо в гермафродитній залозі *L. stagnalis*, *Radix auricularia*, *R. peregra*, і *Planorbis corneus* [81]. У гермафродитній залозі *L. stagnalis* присутні β -каротин, криптоксантин і ксантофіл. Встановлена відмінність прісноводних Pulmonata від наземних, так як у останніх виявлено мало каротиноїдів і, як правило, переважають флавонові пігменти [81].

Досліджено сумарний вміст сполук каротиноїдної природи в усьому тілі (за винятком вмісту шлунку та черепашки) *L. stagnalis* [30] та здійснено порівняння за цим показником з представниками інших трофічних груп. Так, встановлено, що вміст каротиноїдів у *L. stagnalis* складає $1,0526 \pm 0,0518$ мг/100г тканини, що є в 3 рази вище ніж у *P. corneus* та в 1,5 рази вище від такого у передньозябрового *Viviparus viviparus*, у якого сумарний показник становить $0,6942 \pm 0,0476$ мг/100 г тканини [30].

Вказано, що каротиноїдвмісні гранули нейронів *L. stagnalis* за своїм хімічним складом та структурою ідентичні жовтому пігменту старіння ліпофусцину теплокровних тварин [17, 44], на основі чого зроблено висновок про взаємозв'язок між каротиноїдами і відтворювальними процесами, що є адаптивною реакцією організму, спрямованою на максимальне виживання потомства в умовах можливого кисневого дефіциту [36, 74].

За допомогою тонкошарової хроматографії вивчено каротиноїдний склад ноги та гепатопанкреасу *Viviparus contectus*. Встановлено, що за кількісними показниками гепатопанкреас домінує на ногою (1,8 мг та 0,5 мг/100 г сирі ваги відповідно). За допомогою проведеної ідентифікації пігментів з точки зору їх IR (характерних смуг для функціональної групи) і спектрів УФ-видимої області виділено 4-кето- α -каротин, гідрокси-4-кето- α -каротин та дигідрокси-4-кето- α -каротин. Зафіксовано відсутність каротиноїдних пігментів з полієновими ланцюгами коротшими, ніж з 10 спряженими подвійними зв'язками та каротиноїдних похідних в даних органах та присутність каротинів лише у гепатопанкреасі [101]. Припускається, що вони є попередниками деяких конкретних каротиноїдів молюсків, а гепатопанкреас виступає місцем їх перетворення [101].

Щодо молюсків-фільтраторів, то в *Anodonta cygnea* виділено та ідентифіковано β -каротин, ехіненон, криптоксантин, зеаксантин, віолаксантин і ауроксантин. Також відмічено ймовірність присутності лютеїну в слідах, а також двох невідомих каротиноїдів з максимума поглинання при 425-430 нм, які не вдалося ідентифікувати. Показано, що *A. cygnea* відповідно до морських Lamellibranchs накопичує набагато більші кількості ксантофілів, ніж каротинів, причому мажорним пігментом виступає зеаксантин [63]. Аналогічна картина характерна і для морської *Mytilus californicus* [63, 98]. Крім того, у *A. cygnea* виявлено і астаксантин [39, 59]. У нейронах цього молюска каротиноїдний склад може досягати концентрації, вищої, ніж 10 мг/100 г сирі тканини [90, 103]. В зябрах, мантиї, нервових гангліях, нозі, м'язах аддуктора та гепатопанкреасі *A. cygnea* ідентифіковано 4-кето- α -каротин, 4-гідрокси- α -каротин, гідрокси-4-кето- α -каротин, дигідрокси-4-кето- α -каротин. Встановлено, що за сумарними кількісними показниками домінують нервові ганглії, а найменшими значеннями характеризуються м'язи аддуктора. Метаболічний ряд у порядку зменшення вмісту каротиноїдних пігментів має наступний вигляд нервові ганглії (6,1 мг/100 г сирі ваги) \rightarrow гепатопанкреас (5,0 мг/100 г сирі ваги) \rightarrow зябра (1,4 мг/100 г сирі ваги) \rightarrow нога (0,8 мг/100 г сирі ваги) \rightarrow мантия (0,45 мг/100 г сирі ваги) \rightarrow м'язи аддуктора (0,1 мг/100 г сирі ваги) [101]. Подібну динаміку зареєстровано і для *U. pictorum*: у зябрах, мантиї, нервових гангліях, нозі, м'язах аддуктора та гепатопанкреасі також ідентифіковано 4-кето- α -каротин, 4-гідрокси- α -каротин, гідрокси-4-кето- α -каротин, дигідрокси-4-кето- α -каротин. Найнижчі показники були зафіксовані для м'язів (0,1 мг/100 г сирі ваги), однак найвищими значеннями характеризувався гепатопанкреас тварини (7,0 мг/100 г сирі ваги) [101].

Диференціальне центрифугування *U. pictorum* дозволило виявити присутність каротиноїдів в органах клітин і відсутність їх у цитозолі. У соматичних тканинах та органах зафіксовано лише C_{40} -ксантофіли, що знаходяться в транс-конфігурації, причому всі вони не зв'язані з білками, а знаходяться у вільній формі. Всього виділено і ідентифіковано 17 ксантофілів. У травних органах окрім ксантофілів знайдено також каротини, що, ймовірно, мають безпосереднє харчове походження [7].

У м'якому тілі *U. pictorum* виділено дві фракції жовтого каротенопротеїнового комплексу (з жовтих і червоних зразків). Виокремлено каротенопротеїн, що містить в якості простетичної групи кантаксантин. В червоному і жовтому зразках виділено β -каротин (7,3% та 7,5% відповідно), β -криптоксантин (19,9% та 10,2%), лютеїн епоксид (20,4% та 12,0%), зеаксантин (17,3% та 12,3%), α -дорадексантин (20,6% та 12,8%), астаксантин (12,6% та 10,3%). Крім цього у жовтих зразках додатково ідентифіковано лютеїн (14,9%), α -каротин (10,9%), мутатоксантин (9,1%) та сліди кантаксантину. Червоні зразки також містили сліди лютеїну [39, 57].

Аналіз літературних джерел показує, що питання кількісного вмісту каротиноїдів в *U. pictorum* є досить суперечливими. Так, тварини даного виду характеризуються мінімальним вмістом каротиноїдів у всьому тілі (окрім вмісту шлунку та черепашки, які не вивчалися) [30]. Сумарні показники складають $0,1109 \pm 0,0252$ мг/100г тканини, які майже у 9,5 рази нижчі, ніж у *L. stagnalis* та *P. corneus* [30]. Стосовно тканинно-органного розподілу каротиноїдів в *U. pictorum*, то найвищими показниками характеризується гепатопанкреас ($35,11 \pm 3,8$ мг/100 г). Далі в порядку зменшення кількісних показників тканини та органи розміщуються наступним чином: залишок тіла ($17,15 \pm 2,6$ мг/100 г) \rightarrow нога ($16,02 \pm 1,0$ мг/100 г) \rightarrow зябра ($11,26 \pm 1,6$ мг/100 г) \rightarrow мантия ($4,78 \pm 0,5$ мг/100 г тканини) [12].

У м'якому тілі *Unio douglasiae nipponensis* з використанням ряду методів (спектрофотометричних, методів UV-Vis та FAB-MS, препаративної HPLC та $^1\text{H-NMR}$ і спектрального CD аналізу) ідентифіковано β -каротин (10,6%), зеаксантин (6,6%), діатоксантин (13,7%), діатоксантин-3,6-епоксид (6,8%), алоксантин (15,1%), галоцентиаксантин 3'-ацетат (11,0%), фукоксантин (19,0%), фукоксантинол (3,2%), пектенол А (10,9%) та інші (3,1%) та визначено сумарний кількісний вміст досліджених сполук, який становив 0,11 мг/г та 0,03 мг/зразків [70].

У *Anodonta lauta* за допомогою вищеописаних методів знайдено β -каротин (16,6%), зеаксантин (5,5%), діатоксантин (22,6%), діатоксантин-3,6-епоксид (1,2%), алоксантин (2,8%), галоцентиаксантин 3'-ацетат (9,3%), фукоксантин (33,0%), фукоксантинол (4,5%), пектенол А (1,0%) та інші неідентифіковані (3,5%). Сумарний вміст досліджених сполук в тварин даного виду склав 0,01 мг/г тканини та 0,73 мг/зразків. Домінуючими каротиноїдами у вищезазначених молюсків виступають діатоксантин та фукоксантин, які є основними характерними пігментами, знайденими в діатомових водоростей. Фукоксантин перетворюється цим молюском в галоцентиаксантин 3'-ацетат [70].

Встановлено, що в організмі *Dreissena polymorpha* каротиноїди присутні в органелах клітини і відсутні у цитозолі [8, 93]. У зябрах, мантиї, м'язах аддуктора та гепатопанкреасі *D. polymorpha* ідентифіковано 4-кето- α -каротин, гідрокси-4-кето- α -каротин, дигідрокси-4-кето- α -каротин. Максимальними значеннями характеризувалась мантия (7,6 мг/100 г сирової ваги), мінімальними – м'язи аддуктора (0,1 мг/100 г сирової ваги). Крім цього, в *D. polymorpha* знайдено β -каротин, лютеїн, астаксантин, α -каротин, лютеїн-5,6-епоксид, алоксантин [39].

Вивчаючи каротиноїдний склад прісноводних двостулкових молюсків родини *Corbicula* слід зауважити, що він є більш складним ніж у двостулкових молюсків родини *Unionidae*. Основним каротиноїдом *C. sandai* був лютеїн, який є похідним каротиноїдів зелених водоростей, якими він живиться. В *C. sandai* також виявлено лороксантин (характерний каротиноїд зелених водоростей [68]), фукоксантин, діатоксантин та їх похідні. Джерелом останніх є діатомові водорості. Відмінності якісного складу каротиноїдів в основному відображають різнотиповість ланцюгів живлення між молюсками родин *Unionidae* і *Corbicula*. Всього для *Corbicula sandai* і *Chinese corbicula* виділено 43 каротиноїди, серед яких 7,8-дидегідро- β -криптоксантин, перидинінол 5,8-фураноксид, ругтхоксантин 5,8-furanoxide, і ругтхоксантинол 5,8-furanoxide, які було ідентифіковано як каротиноїди природного походження. У прісноводних молюсків цього ж роду *C. sandai* і *Corbicula clams*, на відміну від морського *Corbicula japonica*, в якого основними каротиноїдами є перидинін і його похідні, домінуючим каротиноїдом виступає лютеїн. У всіх трьох видів молюсків роду *Corbicula* вперше були виявлені 7'8'-didehydrodeeroxynexanthin, corbiculaxanthin, corbiculaxanthin 3'

ацетат, і 6-epiheteroxanthin. Передбачається, що вони є специфічними каротиноїдами саме для моллюсків роду *Corbicula* [48].

При вивченні [11] тканинно-органного розподілу сумарного вмісту каротиноїдів тіла *Ampullaria gigas*, встановлено, що найвищими показниками характеризується гепатопанкреас ($11,612 \pm 0,018$ мг/100 г), найнижчими – нога та мантия (0,169 та 0,200 мг/100 г моллюсків відповідно). У залишку тіла та зябрах сумарний вміст каротиноїдів становив 0,769 та 0,561 мг/100 тканини відповідно.

Описано [70] вміст та якісний склад каротиноїдів, виявлених в прісноводних черевоногих моллюсків *Cipangopaludina chinensis laeta* і *Semisulcospira libertina* та обговорено їх походження та метаболізм. Каротиноїдний склад *C. chinensis laeta* вказує на те, що цей вид безпосередньо поглинає каротиноїди з водоростей, які є джерелом живлення та накопичує їх без подальших модифікацій. Основними каротиноїдами для цього виду були β -каротин (32,2%), лютеїн (15,5%), зеаксантин (18,2%), і фукоксантин (12,6%), які є превалюючими каротиноїдами, що містяться в зелених водоростях (β -каротин і лютеїн), ціанобактеріях (β -каротин і зеаксантин) і діатомових водоростях (фукоксантин). Крім того в незначних кількостях зафіксовані ехіненон (2,2%) і кантаксантин (1,1%), які ймовірно, потрапляють в організм моллюска від ціанобактерій. Також ідентифіковано α -каротин (3,2%), β -криптоксантин (3,2%) діатоксантин (2,2%) та фукоксантинол (8,1%). Стосовно кількісних показників, то вони становили 0,022 мг/г тканини та 0,033 мг/проби. В якості основних каротиноїдів в *S. libertina*, аналогічно *C. chinensis laeta* були виявлені β -каротин (45,0%), лютеїн (13,0%) і зеаксантин 12,0%). Крім того, ідентифіковано ряд каротиноїдів з 3-гідрокси-4-кето- β -кінцевою групою, у тому числі *fritschiellaxanthin* (0,5%), (3S)-*adonirubin* (6,0%), (3S, 3'S)-*astaxanthin* (6,5%) і (3S,3'R)-*adonixanthin* (1,0%). Також було виявлено незначні кількості α -каротину (2,0%), ехіненону (3,0%), кантаксантину (6,5%) та фукоксантинолу. Авторами передбачається, що (3S, 3'S)-астаксантин є окислювальним метаболітом β -каротину через ехіненон, кантаксантин і (3S)-адонірубін. Аналогічним чином, *fritschiellaxanthin* і (3S, 3'R)-адоніксантин як вважалося були окисними метаболітами лютеїну і зеаксантину, відповідно. Сумарний вміст каротиноїдів в організмі *S. libertina* складав 0,032 мг/г та 0,018 мг/проба [70].

Вплив абіотичних чинників на каротиноїдний склад різних за способом живлення моллюсків

Встановлено, що кількість каротиноїдів, зафіксована у моллюсків в певний час залежить від статевої зрілості тварин, сезонних коливань водоростевого складу, які споживає тварина та особливостей її вирощування (природні умови чи штучне виведення) [97]. Також вміст даних сполук в тканинах моллюсків залежить від фізіологічного стану тварини і зміни умов оточуючого середовища [36].

Вплив гіпоксії та аноксії на вміст каротиноїдних пігментів

В останні десятиліття активно ведеться вивчення молекулярних і фізіологічних механізмів адаптації прісноводних моллюсків до дефіциту кисню [31]. Значна увага приділена процесам кумуляції і депонування кисню, в чому особливу роль відіграють каротиноїдні пігменти. Вміст каротиноїдів в певній ступені корелює з інтенсивністю процесів дихання, як в нормальних умовах, так і в умовах недостатку кисню. Однією з ранніх адаптивних реакцій на флуктуацію температури і вмісту кисню у воді є збільшення вмісту каротиноїдів, причому процес носить видоспецифічний характер і залежить не стільки від морфофункціональної організації органів дихання, скільки від характеру і глибини змін умов середовища проживання [31].

В організмі *L. stagnalis* (за винятком вмісту шлунку і черепашки) за допомогою спектрофотометричних методів вивчено сумарний вміст каротиноїдів за умови зміни кисневого режиму, а саме при зниженні вмісту кисню у воді до 8 мг/дм³; 6 мг/дм³ та 4 мг/дм³. Встановлено, що при концентрації кисню у воді, рівній 8 мг/дм³, вміст каротиноїдів знаходиться в межах норми. При подальшому зниженні концентрації кисню до 6 та 4 мг/дм³ досліджений показник знижується більш ніж в 4 рази в порівнянні з нормою [31]. Таку ж динаміку відмічено і для *Unio pictorum*, що свідчить про його мінімальні адаптивні можливості до гіпоксії, незалежно від морфо-функціональної організації органів дихання [31]. В нозі

тварин даного виду за різнотривалої аноксії (0; 2; 4; 8; 30 год.) отримано близькі значення за різної тривалості дії чинника: так при 0 год. експозиції вміст каротиноїдів становив 1,25 мг% (сира вага). За 2 год. аноксії показник впав до 1,0 мг%. При збільшенні часу перебування у безкисневому середовищі до 4 та 8 год. відмічено збільшення показників до 1,2 мг% та 1,6 мг% відповідно та їх зниження за найтривалішої дії чинника до 1,55 мг% (сира вага) [7]. Встановлено, що в зябрах *D. polymorpha* за дії аноксії збільшення тривалості експозиції до 30 год. прямопропорційне збільшенню вмісту каротиноїдів від 7,5 до 8,3 мг% (на сиру вагу). В гепатопанкреасі ж за даних умов не зареєстровано статистично достовірних відмінностей значення показника. Припускається [7], що такі протилежно напрямлені зміни в даних органах пов'язані з явищами перерозподілу каротиноїдів між органами. Змін співвідношення між різними каротиноїдами не спостерігалось [7]. У *Viviparus viviparus* при зниженні вмісту кисню до 8 мг/дм³ сумарний вміст каротиноїдів у всьому тілі (за винятком вмісту шлунку та черепашки) достовірно підвищується. Концентрація кисню рівна 6 та 4 мг/дм³ не виявила достовірних змін вмісту досліджених сполук [30].

Голодування та зміна харчового раціону

Аналіз літературних джерел показує, що питання впливу голодування на вміст каротиноїдних пігментів в органах та тканинах прісноводних молюсків висвітлено недостатньо. Встановлено, що утримання без їжі протягом 10 днів не призводить до статистично достовірних змін вмісту каротиноїдів або каротиноїдного складу у всьому тілі *D. polymorpha*. Така ж картина характерна і для *U. pictorum* та *V. contectus*, котрі голодували протягом 10 днів. Вивчення змін вмісту каротиноїдів в ізольованих зябрах *U. pictorum* протягом 2 діб голодування також не дозволило виявити статистично достовірних відмінностей вмісту та складу каротиноїдів. Така ж закономірність характерна і для *D. polymorpha* протягом 40 год. відсутності їжі, що пояснюється відсутністю зв'язку між функцією каротиноїдів в молюсків та їх необоротною деградацією [7, 101]. Іншим автором відмічено, що голодування призводить до поступового зникнення каротиноїдів з гепатопанкреасу молюсків [97].

Вивчення впливу харчового раціону на кількісні показники вмісту каротиноїдів в всьому організмі *L. stagnalis* не виявило достовірних відмінностей концентрації цих сполук у тварин, які отримували протягом першого і другого місяців в якості корму капусту, від такого у молюсків, що споживали моркву. Однак, через три місяці після початку експерименту, концентрація каротиноїдних пігментів в тканинах молюсків, що харчувалися морквою, була достовірно вищою ніж у тканинах тварин, в якості корму яких виступала капуста [30]. Здійснено спробу змінити розподіл каротиноїдів у яйцях *Pomacea haustum*, *P. dolioides* (хижко-всєїдні) та *P. sordida* (фітофар). З цією метою трав'яних тварин годували раціоном хижаків, однак така спроба виявилась невдалою. Тим не менш, сталість вмісту каротину в яйцях, гепатопанкреасі і залозі жовтка цих видів і переважання ефірів ксантофілу в хижаків підтверджує дані, отримані для інших трав'яних безхребетних тварин, які накопичували каротин та для хижаків, які акумулювали ксантофіл [102].

Зміна температурних умов

Встановлено, що зміна вмісту каротиноїдних пігментів в організмі молюсків у відповідь на варіацію температури оточуючого середовища є неспецифічною компенсаторною реакцією та пов'язана із перерозподілом даних сполук між органами та тканинами [7, 74].

У *L. stagnalis* при адаптації до підвищення температури зовнішнього середовища беруть участь два взаємопов'язаних пристосувальних механізми: підключення анаеробних процесів до аеробного дихання і збільшення концентрації каротиноїдів, що пов'язано із особливостями морфофункціональної організації органів дихання [31]. При зміні температури водного середовища до 4°C; 15°C та 22°C, відмічено, що підвищення температури призводить до зростання смуг каротиноїдів ($\lambda = 465$ і 495 нм) і відновленої форми міоглобіну групи ($\lambda = 436$ нм) в апікальній частині гігантських нейронів *L. stagnalis*. Таке збільшення метаболічної активності клітин пойкилотермних тварин супроводжується збільшенням споживання кисню [77]. Іншим автором відмічено, що навіть при зниженні температури води до 4°C у всіх тканинах та органах (за винятком вмісту шлунку та черепашки) *L. stagnalis* спостерігається тенденція до підвищення вмісту каротиноїдів, а при підвищенні температури води до 24 та

28°C – до достовірного зростання показника (за контроль використано температуру +18°C). Отримані дані дозволяють припускати, що збільшення вмісту каротиноїдів, особливо при 28°C, є одним з механізмів адаптації виду, коли використовується депонований пігментами ендогенний кисень [31]. Встановлено, що підвищення активності *L. stagnalis* з підвищенням температури призводить до підвищення окислювального обміну в нервовій системі [23]. Однак існує і інша точка зору, яка доводить, що у гемолімфі ставковика звичайного не виникають зміни обговорюваного показника при зміні температурних умов (6°C і 20°C) [35].

Реакція *U. pictorum* на зміну температурного режиму (+18°C – контрольна група і +4°C, +24°C, +28°C – дослідні) відрізняється від реакції інших прісноводних молюсків. Так, за дії температури води +4°C сумарний вміст каротиноїдів у всьому тілі (крім вмісту шлунку та черепашки) зростає, причому споживання кисню тваринами при цьому фактично не змінюється. При підвищенні температури води до +28°C вміст каротиноїдів не змінюється. Припускають, що *U. pictorum* має мінімальні адаптивні можливості до дії даного чинника [31]. Інший температурний діапазон (20°C – контрольна група і 0°C, 2°C, 8°C, 10°C, 30°C – дослідні) та 2-годинна експозиція призводить до зменшення вмісту каротиноїдів в нозі *U. pictorum* при зниженні температури інкубації молюсків і навпаки [7, 101]. Порушення цієї залежності відбувається лише за дії 2°C, що пояснюється різким переохолодженням молюсків, і як наслідок зниженням їх адаптивних можливостей [101]. Встановлено, що при 2 год. експозиції *U. pictorum* у воді, температурою 8°C вміст каротиноїдів у нозі знижується від 1,3 до 0,8 мг/100 г органу, а в гепатопанкреасі підвищується від 6,0 до 7,6 мг/100г [101]. При цьому вміст каротиноїдів у всьому тілі залишався незмінним: 3,1 мг/100 г при 20°C і 3,3 мг/100 г при 8°C. Така різна направленість змін концентрації пігментів у нозі та гепатопанкреасі пояснюється транспортом цих сполук між гепатопанкреасом та іншими органами. Не відмічено змін молярного співвідношення між різними каротиноїдами та їх ізомеризації [101]. Збільшення вмісту каротиноїдів в організмі молюска при підвищенні температури пояснюється компенсаторною реакцією, яка попереджує підвищення плинності мембран. Слід зазначити, що запропонований механізм регулювання плинності мембран у молюсків може забезпечити швидке реагування на зміни чинників навколишнього середовища, в першу чергу температури, оскільки, як зазначається, перерозподіл каротиноїдів в організмі завершається протягом 2 годин, тоді як для іншого відомого механізму (зміни складу жирних кислот) необхідно кілька діб [101]. У тілі іншого фільтратора *D. polymorpha* за тих же умов не виявлено статистично достовірних відмінностей вмісту каротиноїдних пігментів зі зміною температури. У особин, які були вилучені з-під льоду на початку весни, не було знайдено майже ніяких каротиноїдів в тканинах; після перенесення молюсків у воду кімнатної температури та їх годуванням нормальний вміст каротиноїдів було відновлено протягом декількох діб. Припускають, що відсутність каротиноїдів пов'язана з перерозподілом їх між мембранами [7]. Інкубація *A. cygnea* протягом 2 год. у воді різної температури (20°C – контрольна група і 8°C, 30°C – дослідні) дозволила виявити наступну динаміку: в нозі та зябрах даних тварин найвищі показники одержано за дії температури 20°C (0,8 та 1,2 мг/100 г сирової тканини відповідно), а найнижчі – при зниженні температури води до 8°C (0,65 та 1,4 мг/100 г сирової тканини) [7]. Подібні результати отримано і для *Viviparus contectus*, для яких вміст каротиноїдних пігментів в нозі прямо пропорційний підвищенню температури. Так, максимальні показники зареєстровано за дії температури 30°C (0,6 мг/100 г сирової тканини), мінімальні (0,35 мг/100 г сирової тканини) за дії 8°C [7]. Інший температурний діапазон (+18°C – контрольна група і +4, +24, +28°C – дослідні) виявив значне збільшення сумарного вмісту каротиноїдів у всьому тілі (за винятком вмісту шлунку та черепашки) *V. viviparus*, особливо за екстремальних температур – (28°C) [31].

Особливості вмісту та розподілу каротиноїдних пігментів за дії різних груп поллютантів

Вплив іонів важких металів на накопичення каротиноїдів в організмі молюсків різноманітний, залежить від багатьох чинників та відображає рівень забруднення гідроценозів. При підвищенні токсичності середовища деякі види молюсків елімінують, інші – мігрують із зони забруднення, треті – пристосовуються до умов забруднення. Механізм пристосування молюсків до підвищення токсичності середовища тісно пов'язаний із змінами вмісту

каротиноїдів, що багатьма дослідниками розглядається як молекулярний механізм адаптації, який спирається на кумуляцію і використання екзогенного кисню в найбільш важливих для життєзабезпечення тварин тканинах [23], оскільки вони мають здатність утворювати систему його внутрішньоклітинного депо [1, 2, 14, 20, 26, 28], беруть участь в окисненні ненасичених жирних кислот, виступають потужним інгібітором переокислення ліпідів, у зв'язку з чим виконують захисну роль в організмі молюсків щодо активних форм кисню та сприяють підвищенню імунітету тварин [104].

Встановлено, що токсиканти в сублетальних концентраціях викликають не тільки зміни вмісту каротиноїдів, але і дисбаланс між споживанням кисню і виділенням вуглекислого газу. Зміни багато в чому носять видоспецифічний характер і залежать не тільки від концентрації токсиканту, але і від його хімічної природи [31]. Від характеру контакту тканини з екзотоксикантом багато в чому залежить і картина відповідної реакції цієї тканини. Встановлено, що у відповідь на дію токсичних сполук відбувається підвищення вмісту каротиноїдів в тканинах *L. stagnalis*, *P. corneus*, *U. pictorum*, *A. cygnea*, *V. viviparus*, що пов'язано зі збільшенням концентрації у воді токсичної речовини [14, 19, 31].

В умовах забруднення водного середовища ФОС (фосфамід), інсектицидом дельтаметринном, гербіцидом тотрилом та солями свинцю в концентраціях $1/8 LC_{50}$ $1/4 LC_{50}$ $1/2 LC_{50}$ встановлено збільшення вмісту каротиноїдних пігментів у всьому тілі (за винятком вмісту шлунку та черепашки) прісноводних молюсків *L. stagnalis*, *P. corneus*, *U. pictorum*, *A. cygnea*, *V. viviparus* незалежно від приналежності їх до конкретних трофічних груп. Так, тварини усіх п'яти видів однаково реагують на дію усіх токсикантів зростанням концентрації каротиноїдів у всьому організмі, причому процес носить дозозалежний характер.

Відмічено, що реакція пластинчатозяберних (*U. pictorum* та *A. cygnea*) і передньозяберних молюсків (*V. viviparus*) на забруднення води фосфамідом в різних концентраціях багато в чому відрізняється від такої у легеневих молюсків (*L. stagnalis* та *P. corneus*). Збільшення вмісту каротиноїдів у зябрових молюсків істотно вище, ніж у легеневих. Молюски виду *U. pictorum* мають високу ступінь стійкості до ФОС, що не залежить від морфофункціональної організації органів дихання. Досліджувані інсектициди, гербіциди та солі важких металів мають неспецифічну дію на інтенсивність газообміну і вміст каротиноїдів в тканинах молюсків. Порівняльний аналіз реакцій газообміну і вмісту каротиноїдів в тканинах у вивчених видів молюсків дозволяє припускати, що мінімальними адаптивними здібностями до впливу токсичних сполук володіють тварини виду *U. pictorum* [31]. Вміст каротиноїдів в зябрах, мантиї, нозі і гепатопанкреасі молюсків *U. pictorum* також може виступати індикатором при забрудненні водного середовища сульфатом цинку, сульфатом міді, перманганатом калію, кадмієм оцтовокислим, фенолом і сумішшю даних речовин в концентраціях, рівних ГДК і 10 ГДК. За дії більшості досліджуваних забруднюючих речовин в концентрації, що відповідає ГДК спостерігалось збільшення вмісту досліджуваних сполук. Встановлена різна реакція органів даного молюска на токсичні сполуки та різний вплив окремого токсиканту на процеси метаболізму тварин. Найсуттєвіший вплив здійснює $CuSO_4$ та $(CH_3COO)_2Cd$, що проявляється значним зростанням кількості каротиноїдів у видимій частині спектра (на 150-200% в гепатопанкреасі за дії $CuSO_4$). Кадмії оцтовокислий уже в ГДК зумовлює помітне збільшення каротиноїдів в зябрах, мантиї, нозі і гепатопанкреасі досліджених тварин. Однак, найвища концентрація (10 ГДК) цієї сполуки призводить до зменшення вмісту пігментів, оскільки спрацьовує фізіологічний механізм адаптації – перехід в анабіоз, що дозволяє різко знизити загальне енергоспоживання: знижується швидкість всіх метаболічних процесів в клітинах тварини, а отже, знижується швидкість споживання ними кисню з середовища [12].

За дії $KMnO_4$ (ГДК, 3 ГДК та 10 ГДК) у зябрах, нозі і мантиї концентрація каротиноїдів збільшується менш ніж на 100% (за винятком 3 ГДК). Так, у гепатопанкреасі вміст каротиноїдів зростає на 200%, що пов'язано із здатністю окислювачів утворювати у гідробіонтів активний кисень і викликати порушення окисно-відновних реакцій. Каротиноїдні пігменти як біоантиоксиданти взаємодіють із збудженим киснем, переводячи його основний стан [12].

Встановлено, що фенол в різних концентраціях (ГДК і 10 ГДК) виявляє неоднаковий вплив на співвідношення різних видів каротиноїдів у гепатопанкреасі, манті, нозі, зябрах та залишку тіла *A. gigas* і *U. pictorum*. Однак, при його дії вже в концентрації, що відповідає ГДК спостерігається збільшення вмісту каротиноїдів у видимій області спектра в тканинах молюсків, причому останні, в залежності від метаболічної активності характеризуються різними концентраціями пігменту. Зокрема, зауважено, що найбільш чутливими у досліджених видів до впливу обраних концентрацій фенолу є зябра, нога та мантія. Для *A. gigas* ідентифіковано 5 каротиноїдів, що містяться в сім'яниках і яєчниках, відносні кількості яких різні. Встановлено, що *U. pictorum*, містить значно більше каротиноїдів, ніж *A. gigas*, що пояснюється [11] особливостями його етології та швидкістю метаболізму, який у *A. gigas* дещо вищий, ніж у *U. pictorum*. Як зазначають, це призводить до більш активних захисних процесів в організмі *A. gigas*, про що свідчить вміст каротиноїдів в настільки різних за функціях і рівню метаболізму тканинах (органах) [11].

Вміст та якісний склад каротиноїдів в тканинах прісноводних молюсків за дії біотичних чинників

Вплив трематодної інвазії

На накопичення каротиноїдів в організмі молюсків впливає і інвазія їх партенітами трематод. У інвазованих *L. stagnalis* рівень вмісту каротиноїдних пігментів в гемолімфі нижчий, ніж у неінвазованих особин. Відмічено залежність вмісту каротиноїдних пігментів від інтенсивності інвазії. Так, при слабкому ураженні статистично вірогідні зміни показника відсутні. Висока ж інтенсивність інвазії супроводжується зниженням вмісту каротиноїдних пігментів у гемолімфі хазяїна [8, 34, 35] в декілька разів (в 1,22 рази у *L. fragilis*, в 1,23 рази в *P. corneus* та в 1,49 рази в *P. purpura*) [35]. У гемолімфі *L. fragilis*, інвазованих спороцистами *Xiphidocercaria* sp., *P. purpura* та *P. corneus*, заражених спороцистами *Cotylurus cornutus* (Rud.) з вихідними із них зрілими церкаріями встановлено статистично достовірні відмінності між зараженими і незараженими особинами за вмістом каротиноїдів в їх гемолімфі. Так інтактні молюски характеризуються значно вищими значеннями досліджуваного показника, ніж інвазовані особини. Ймовірно, це пов'язано зі споживанням паразитами каротиноїдів молюсків-хазяїв, некротичним розпадом значних ділянок гепатопанкреасу та транзитним проходженням каротиноїдів крізь травний тракт тварини. Уповільнення засвоєння і мобілізації каротиноїдів у заражених тварин може бути також пов'язане з ослабленням захисно-приспосувальних механізмів організму хазяїв. Оскільки запаси каротиноїдних пігментів у вільних від інвазії молюсків більші, ніж у заражених, то мобілізація їх з гепатопанкреасу і надходження в гемолімфу здійснюються, очевидно, в меншій кількості [35].

У *Unio rostratus gentilis* трематодна інвазія призводить до пониження рівня каротиноїдів у тканинах [58, 83].

Однак існує інша точка зору щодо впливу екстенсивності інвазії на вміст каротиноїдів в тканинах молюсків. Встановлено [10], що у самок *V. viviparus* вміст каротиноїдних пігментів є вищим у тканинах інвазованих особин, ніж у особин, вільних від паразитів як у весняний період, так і влітку. У самців *V. viviparus* виявлено статистично достовірні відмінності між зараженими та незараженими особинами, що полягають у кількісному переважанні обговорюваних сполук в тканинах інвазованих особин [10].

Сезонна динаміка та популяційна мінливість вмісту каротиноїдів в прісноводних молюсків

Вміст каротиноїдних пігментів в прісноводних молюсків коливається в широких межах і підпадає віковій, статевій, сезонній і екологічній мінливості [27].

З'ясовано, що концентрація каротиноїдів у внутрішньому середовищі *L. stagnalis* коливається в дуже широких межах – від 20 до 2400 $\gamma\%$ і характеризується сезонною мінливістю. Встановлено, що рівень вмісту досліджуваних сполук у гемолімфі найвищий влітку та восени і є досить стабільним. Взимку ж і рано навесні спостерігається статистично вірогідне зниження значення обговорюваного показника, що обумовлено анабіотичним станом тварин взимку, відсутністю у них процесів живлення та несприятливими умовами живлення навесні, пов'язаними із слабким розвитком водної рослинності [8]. Така ж тенденція відмічена

і для *D. polymorpha*. Мінімальні показники вмісту каротиноїдів у цього виду відмічаються в зимовий період (zareєстровано надзвичайно низький вміст обговорюваних сполук у всіх органах – 0,1-0,3 мг/100 г тканини). При поміщенні тварин у акваріуми з температурою 17°C з моменту початку годування хлорелою відбувалося швидко (протягом декількох днів) накопичення каротиноїдів в тканинах аж до рівня, яке відмічалось у даних тварин влітку – 7,6 мг/100 г тканини [101].

Встановлено популяційні відмінності концентрації каротиноїдів у гемолімфі *L. stagnalis*. Так, найвищі показники (1321,0 – 404,0 γ%) одержано для затону (р. Жерів, Лугини), найнижчі (59,4 – 120,0 γ%) – для річки (р. Горинь, Славути). Стосовно вмісту каротиноїдів у тварин, відловлених із ставу (хутір Затишшя) та полою (р. Кам'янка), то вони склали 119,0-441,0 γ% та 109,1 – 1200,0 γ% відповідно. Такі відмінності зумовлені особливостями біотопу, в першу чергу – якісним складом і ступенем розвитку водних макрофітів, переважаючих звичайно у складі харчового комка [8, 27].

Спільна дія кількох чинників на вміст каротиноїдних пігментів

Проблема боротьби із забрудненням водного середовища, зростаючим внаслідок розширення індустріалізації та хімізації сільського господарства, не може бути успішно вирішена без вивчення впливу на тварин тих чи інших токсикантів. В несприятливих умовах середовища інвазія трематодами навіть при невисокій її інтенсивності відноситься до числа обтяжуючих чинників. Сумісна дія сульфату міді в концентраціях 0,2; 1; 1,8 мг/дм³ та трематодної інвазії на організм *L. stagnalis* призводить до статистично вірогідного зниження вмісту каротиноїдів у гемолімфі як у інвазованих, так і у вільних від трематодної інвазії тварин. Однак рівень падіння їх вмісту у інвазованих молюсків дещо вищий (в 1,07 – 1,13 рази), що може свідчити про напруженість захисно-приспосувальних механізмів у тварин, які підпали дії паразитарного чинника. Зауважено, що усі зрушення обговорюваного чинника в межах використаних концентрацій токсиканту однонаправлені та близькі за значеннями, тобто не залежать від концентрації поллютанта в середовищі як для вільних від інвазії, так і уражених паразитами тварин [8].

Одночасний вплив на організм *L. fragilis* фенолу в концентраціях 50, 100, 200, 300, 400, 500, 600, 700, 800, 900 и 1000 мг/дм³ та спороцист *Xiphidocercaria* sp. зумовлює зниження рівня вмісту каротиноїдних пігментів у гемолімфі хазяїна. Не виявлено статистично достовірних відмінностей між інвазованими та неінвазованими особинами за вмістом у них каротиноїдів, що обумовлено невисокою інтенсивністю інвазії досліджених молюсків, при якій шкідливий вплив спороцист *Xiphidocercaria* sp. на хазяїна обмежується ураженнями місцевого характеру та збереженням сталості внутрішнього середовища його організму. За дії більш високих концентрацій токсиканту (500-1000 мг/дм³) виявлено статистично достовірні відмінності між значеннями показників досліджених пігментів у вільних від трематодної інвазії та у інвазованих особин. Дія фенолу при температурі 6°C однаково згубно впливає як на заражених, так і на незаражених гідробіонтів, про що свідчить відсутність статистично достовірних відмінностей вмісту каротиноїдів між інвазованими та інтактними тваринами, які підлягали впливу фенолу однакової концентрації [35]. В гемолімфі *P. corneus*, заражених спороцистами *Cotylurus cornutus* (Rud.) за умови токсичної дії фенолу в концентраціях 50 – 1000 мг/дм³, встановлено, що концентрація токсиканту 1000 мг/дм³ призводить до зменшення вмісту каротиноїдних пігментів у неінвазованих особин в 2,6 рази та в 2,5 рази у заражених тварин [35]. Така ж динаміка відмічена і у *P. purpura*, заражених спороцистами *Cotylurus cornutus* (Rud.) за дії фенолу [35].

За сумісної дії сульфату міді, сульфату цинку, кадмію оцтовокислого, перманганату калію та фенолу в концентраціях, рівних ГДК, 3 ГДК та 10 ГДК на організм *U. pictorum* та 18-годинної експозиції встановлено, що за дії суміші речовин концентрація каротиноїдів в більшості тканин змінюється не так різко, як при окремому впливі даних речовин. Авторами висувається припущення, що за сумісної дії ці токсиканти нейтралізують один одного. За дії вищевказаних токсикантів, що відповідає 3 та 10 ГДК найбільше каротиноїдів містилось у гепатопанкреасі (43,92 та 112,15 мг/100 г тканини відповідно) тварин. Підвищення концентрації токсикантів у воді прямопропорційне вмісту каротиноїдів у гепатопанкреасі та

з'ябрах молюсків та обернено-пропорційне вмісту цих пігментів у мантиї, нозі та залишку тіла тварин [12].

Залежність вмісту каротиноїдів в тканинах молюсків від ступеня забруднення середовища

Вважають [4], що каротиноїдні пігменти як антиоксиданти мають певне значення при адаптації гідробіонтів до несприятливих умов проживання, у тому числі до загальної генотоксичності середовища. За допомогою дисперсійного аналізу встановлено, що між концентрацією каротиноїдів в тканинах молюсків і фізико-хімічним складом води відкритих водойм існує позитивний корелятивний зв'язок, на основі чого рівень каротиноїдів у молюсків можна розглядати як один з інформативних показників при оцінці екологічного стану водойми. Так, у з'ябрах, мантиї, нозі, мішку нутроців *V. viviparus* вміст каротиноїдів достовірно вищий в біотопах з більш високим рівнем забруднення. Середній вміст цих пігментів у представників цього виду, відібраних із біотопів міста в 1,4 рази вищий від такого у молюсків, що живуть в біотопах приміської зони. Така ж закономірність відмічена і для молюска-фільтратора *U. pictorum*: у з'ябрах, мантиї, нозі, мішку нутроців якого сумарний вміст каротиноїдів достовірно вищий у особин з біотопів з більш високим рівнем забруднення. Так, у представників міських біотопів загальний вміст каротиноїдів був в 1,5 рази вищим від такого у молюсків приміської зони

Показано [21], що *U. pictorum* є більш чутливими до забруднення порівняно з *V. viviparus*. Так, представники класу *Gastropoda V. viviparus* відрізнялися більш високими показниками вмісту каротиноїдних пігментів порівняно з представниками класу *Bivalvia – U. pictorum* [21]. Протилежні дані отримано іншими дослідниками. Зокрема, встановлено, що при помірній ступені забруднення водойм у всьому тілі *L. stagnalis* та *L. auricularia* концентрація каротиноїдів знижувалась. Причому при підвищенні ступені забруднення спостерігалось більш виражене зменшення вмісту каротиноїдів, що свідчить про несприятливий вплив антропогенних чинників на організм гідробіонтів [4].

Дослідження останнього часу [89] також узгоджуються з більш ранніми даними [4]: визначено вміст β -каротину в мантиї, з'ябрах та гепатопанкреасі *U. pictorum*, *U. crassus*, *U. tumidis* та *A. cygnea*, зібраних з різних за ступенем антропогенного забруднення ділянок р. Урал. Показано, що значення β -каротину вище в молюсків більш забруднених територій, ніж в тих, що живуть у відносно чистій воді. Найвищі показники вмісту β -каротину отримано для станції, яка розташована близько залізничного мосту, а найменші для станцій, що розміщені вище міста [24]. Встановлено, що, незалежно від початкових концентрацій каротиноїдів, тканини та органи молюсків однаково реагують на забруднення середовища значним зростанням рівня досліджуваного показника [12]. Виняток становить гемолімфа *L. stagnalis*, в якій відмічено зниження рівня досліджуваного показника як в нормі, так і за дії токсичних сполук [8, 23, 34, 35].

Висновки

Аналіз літературних джерел показує, що каротиноїдний вміст прісноводної малакофауни вивчено недостатньо, відомості про нього малочислені та фрагментарні. Не приділено увагу питанню розподілу каротиноїдів в різних органах та тканинах прісноводних молюсків в залежності від дії абіотичних та біотичних чинників. Майже відсутня інформація щодо специфіки вмісту каротиноїдів в сезонному та популяційному аспектах. Динаміка ж зміни концентрації цих сполук в організмі молюсків свідчить про стан системи антиоксидантного захисту і фізіологічного стану організму в цілому та дозволяє розглядати їх в якості потенційних індикаторів стану водойм. Саме тому вміст каротиноїдних пігментів в тканинах та органах прісноводних молюсків є актуальним й потребує подальшого, більш детального вивчення.

1. *Бедова П. В.* Использование моллюсков в биологическом мониторинге состояния водоемов / П. В. Бедова, Б. И. Колупаев // *Экология*. — 1998. — № 5. — С. 410—411.
2. *Бедова П. В.* Оценка состояния водной среды в Республике Марий Эл с помощью гидробионтов / П. В. Бедова // *Состояние природы и региональная стратегия защиты окружающей среды*. — Сыктывкар, 1997. — С. 21—22.
3. *Березовский В. М.* Химия витаминов / В. М. Березовский. — М.: Пищевая промышленность. — 632 с.
4. *Биологический контроль качества воды открытых водоемов* / [Т. И. Крекешева, А. Е. Шпаков, Д. М. Джангозина и соавт.] // *Методические рекомендации*. — Караганда, 2001. — 49 с.
5. *Бриттон Г.* Биохимия природных пигментов / Г. Бриттон. — М.: Мир, 1986. — С. 442.
6. *Вершинин А. О.* Каротиноиды и 7-дегидрохолестерин в тканях моллюсков в норме и в условиях аноксии / А. О. Вершинин, В. В. Пащенко // *Д. СС СР*. — 1991. — Т. 318, № 6. — С. 1476—1479.
7. *Вершинин О. О.* Исследование функций каротиноидов у животных / О. О. Вершинин: автореф. диссертации на соискание уч. степени кандидата биологических наук: спец. 03.00.02 – биофизика. — М., 1992. — 22 с.
8. *Влияние* сульфата меди на содержание каротиноидов в гемолимфе прудовика озерного (Mollusca: Pulmonata: Lymnaeidae) в норме и при инвазии его партенитами трематод / [А. П. Стадниченко Л. Д. Иваненко, О. А. Мостипака и др.] // *Вісн. Житомир. пед. ун-ту*. — 2002. — № 10. — С. 197—201.
9. *Влияние* трематодной инвазии на содержание каротиноидных пигментов в гемолимфе пресноводных моллюсков / [Л. Г. Бондарчук и др.] // *Проблемы паразитологии*. — Киев, 1980. — Ч. 1. — С. 92—83.
10. *Гаврилова Е. Ю.* Вовпросу о влиянии трематодной инвазии на содержание каротиноидов у *Viviparus viviparus* L. (Mollusca) / Е. Ю. Гаврилова, П. В. Бедова // *Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: Материалы конференции молодых ученых, 19-23 апреля 2004 г. / ИЭРиЖ УрО РАН*. — Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2004. — С. 54—55.
11. *Гордзялковский А. В.* Влияние фенола на содержание каротиноидов в тканях моллюсков / А. В. Гордзялковский, О. Н. Макурина // *Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия*. — 2007. — № 8 (58). — С. 60—68.
12. *Гордзялковский А. В.* Водные моллюски – перспективные объекты для биологического мониторинга / А. В. Гордзялковский, О. Н. Макурина // *Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия*. — 2006. — № 7 (47). — С. 37—44.
13. *Гудвин Т.* Сравнительная биохимия каротиноидов / Т. Гудвин. — М.: Иностранная литература, 1954. — 395 с.
14. *Карнаухов В. И.* Биологические функции каротиноидов / В. И. Карнаухов. — М.: Наука, 1988. — 223 с.
15. *Карнаухов В. Н.* Окислительно-восстановительные состояния тканей при недостатке кислорода / В. Н. Карнаухов, В. В. Петруняк / *Биология и научно-технический прогресс*. — Пушкино-на-Оке, 1971. — С. 34—38.
16. *Карнаухов В. Н.* Роль моллюсков с высоким содержанием каротиноидов в охране водной среды от загрязнения / В. Н. Карнаухов. — Пушкино: Наука, 1978. — 73 с.
17. *Карнаухов В. Н.* Спектрофотометрические исследования живых нервных клеток надглоточного узла большого прудовика / В. Н. Карнаухов, С. И. Розанов, В. А. Сворень // *Биофизика*. — 1966. — 11 (6). — С. 1085—1088.
18. *Каротиноиды: строение, биологические функции и перспективы применения* / [В. И. Дейнека, А. А. Шапошников, Л. А. Дейнека и др.] // *Научные ведомости Белгородского государственного университета*. — 2008. — № 20 6 (46). — С. 19—25.
19. *Колупаев Б. И.* Дыхательный коэффициент у байкальских гидробионтов / Б. И. Колупаев // *Экология*. — 1984. — № 2. — С. 79—81.
20. *Колупаев Б. И.* Механизм действия токсикантов на систему обеспечения кислородного режима организма водных животных / Б. И. Колупаев // *Экспериментальная водная токсикология*. — 1985. — Вып. — С. 62—66.
21. *Куранова А. П.* Перспективы использования малакофауны в биоиндикации состояния водных экосистем / Анна Петровна Куранова: автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук: спец. 03.00.16 – экология. — Ульяновск, 2009. — 23 с.
22. *Лукьянова О. Н.* Концентрация каротиноидов у морских беспозвоночных в условиях загрязнения / О. Н. Лукьянова, Т. Я. Шмидт // *Биология моря*. — 1993. — № 2. — С. 92—101.
23. *Мисечко Л. Е.* Интоксикация *Lymnaea stagnalis*, инвазированных партенитами трематод сульфатом меди / Л. Е. Мисечко, А. П. Стадниченко // *Житомирський педуніверситет*, 1985. — С. 96—99.
24. *Оценка* степени доминирования и изменения удельного содержания β -каротина в некоторых тканях представителей пресноводных двустворчатых моллюсков семейства Unionidae среднего течения

- реки Урал / [Г. Н. Соловых, И. В. Карнаухова, В. В. Минакова, Т. В. Осинкина] // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. — 2014. — № 9. — С. 97—100.
25. *Петруняк В. В.* Выделение каротиноидсодержащих субклеточных структур из нервной ткани моллюска / В. В. Петруняк // Цитология. — 1976. — Т. 18, № 10. — С. 1185—1188.
26. *Петруняк В. В.* Сравнительное распределение и роль каротиноидов и витамина А в тканях животных / В. В. Петруняк // Журн. эволюционной биохимии и физиологии. — 1979. — Т. 15, № 1 — С. 26—28.
27. *Поляков Н. Э.* Некоторые аспекты реакционной способности каротиноидов. Окислительно-восстановительные процессы и комплексообразование / Н. Э. Поляков, Т. В. Лешина // Успехи химии. — 2006. — 75 (12). — С. 1175—1192.
28. *Примова, Л. А.* Каротиноиды: структура, метаболизм, биологические функции / Л. А. Примова, И. Ю. Высоцкий // Вісник Сумського державного університету. Серія Медицина. — 2005. — № 7 (79). — С. 9—25.
29. *Пузаткина Е. А.* Анализ состояния водной среды по данным газообмена и удельной концентрации каротиноидов в тканях гидробионтов / Е. А. Пузаткина // 1 Вавилов. Чтения постоян. действ. междисциплин. науч. конф. «Диалог наук на рубеже 20-21 вв. и глоб. пробл. современности» (Йошкар-Ола, 17-18 дек., 1996) : Матер.- Йошкар-Ола, 1996. — С. 348—349.
30. *Пузаткина Е. А.* О связи удельной концентрации каротиноидов в тканях моллюсков *Lymnaea stagnalis* L. с содержанием этих пигментов в употребляемой пище / Е. А. Пузаткина // Экол. и генет. популяций : Сб. матер. Всерос. популяц. семин. (Йошкар-Ола, 5 – 9 февр., 1997). — Йошкар-Ола, 1998. — С. 296—297.
31. *Пузаткина Е. А.* Влияние экзогенных факторов на состояние газообмена и содержание каротиноидов в тканях пресноводных моллюсков: автореферат на соскание уч. степени кандидата биологических наук: спец. 03.00.16. «Экология» / Е. А. Пузаткина. — Йошкар-Ола, 2006. — 28 с.
32. *Сиренко Л. А.* Каротиноиды гидробионтов / Л. А. Сиренко, Т. В. Паршикова // Экология моря. — 2005. — Вып. 67. — С. 63—67.
33. *Сімонова М.* Каротиноїди: будова, властивості та біологічна дія / М. Сімонова // Біол. студії. — 2010. — Т. 4, № 2. — С. 159—170.
34. *Стадниченко А. П.* Влияние фенольной интоксикации на содержание каротиноидных пигментов в гемолимфе пресноводных моллюсков (Pulmonata, Lymnaeidae и Vulinidae) в норме и при заражении партенитами трематод / А. П. Стадниченко, Л. Е. Мисечко, А. Н. Шепель // Паразитология. — 1985. — XIX, № 2. — С. 101—104.
35. *Стадниченко А. П.* Вплив фенольної інтоксикації на вміст каротиноїдів у гемолімфі прісноводних моллюсків у нормі і за інвазії їх трематодами / А. П. Стадниченко, Л. Є. Астахова, В. К. Гирин // Матеріали третьої міжнародної науково-практичної конференції «Розвиток наукових досліджень», 2007. — С. 65—67.
36. *Татарюнас А. Б.* Исследование накопления каротиноидов в тканях животных / А. Б. Татарюнас: автореф. дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук. — Пуццино, 1974. — 117 с.
37. **Antioxidant** defense system in the apple snail eggs, the role of ovorubin / [M.S Dreon, G. Schinella, H. Heras, R. J. Pollero] // Arch Biochem Biophys. — 2004b. — Vol. 422. — P. 1—8.
38. **Arvanitaki A.** Photopotentiels d'excitation ou d'inhibition de differents somata identifiables (Aplysia) / A. Arvanitaki, N. Chalazonitis // Bull Inst. Oceanographic, Monaco. — 1960. — Vol. 57. — P. 1—83.
39. **Aschoff L.** The carotene content of the human liver and fatty tissues / L. Aschoff // Verh. dtsh. path. Ges. — 1934. — P. 145—152.
40. **Baker H. B.** Type land snails in the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Part II. Land Pulmonata, exclusive of North America North of Mexico / H. B. Baker // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. — 1963. — Vol. 115, № 8. — P. 191—258.
41. **Barnes R. D.** Invertebrate Zoology / R. D. Barnes. — Philadelphia: Saunders College, 1980. — 1089 p.
42. **Benjamin P. R.** Myoneural junctions in the connective tissue sheath of a molluscan ganglion / P. R. Benjamin, A. Peat // Nature. — 1968. — Vol. 219. — P. 1371—1372.
43. **Benjamin P. R.** Two pigments in the brain of a freshwater pulmonate snail / P. R. Benjamin, T. S. Walker // Comp. Biochem. Physiol. — 1972. — Vol. 41B. — P. 813—821.
44. **Bjorkerud S.** Selected enzymic studies of lipofuscin granules isolated from bovine cardiac muscle / S. Bjorkerud, J. T Cummins // Exp. Cell Res. — 1963. — Vol. 32. — P. 510—520.
45. **Blount J. D.** Signal functions of carotenoid colouration. In: Carotenoids. Volume 4: Natural Functions / J. D. Blount, K. J. McGraw. — Basel: Birkhäuser Verlag, 2008. — P. 213—236.
46. **Canfield L.** Carotenoids as cellular antioxidants / L. Canfield, J. W. Forage, J. G. Valenzuela // Proc. Soc. exp. Biol. Med. — 1992. — Vol. 200. — P. 260—265.

47. **Carotenoid** supplementation reduces erythema in human skin after simulated solar radiation exposure / [J. Lee, S. Jiang, N. Levine et al.] // Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. — 2000. — Vol. 223, № 2. — P. 170—174.
48. **Carotenoids** in three species of Corbicula Clams, *Corbicula japonica*, *Corbicula sandai* and *Corbicula* sp. (Chinese freshwater corbicula clam) / [T. Maoka, Y. Fujiwara, K. Hashimoto, N. Akimoto] // Journal of Agricultural and Food Chemistry. — 2005. — Vol. 53. — P. 8357—8364.
49. **Castillo R.** General survey of the carotenoids in Crustacea. In Carotenoid Chemistry and Biochemistry / R. Castillo, G. Negre-Sadargues, R. Lenel; Edited by G. Britton and T. W. Goodwin, Oxford : Pergamon Press. — 1982. — P. 211—224.
50. **Chalazonitis N.** Ultrastructure des «grains» pigmentes du cytoplasme des neurones d'*Aplysia depilans* / N. Chalazonitis, H. Chagneux-Costa, R. Chagneux // C.R. Soc. Biol., Paris. — 1966. — 160. — P. 1014—1017.
51. **Characterization** of products formed during the autoxidation of β -carotene / [G. J. Hendelman, F. J. Kuijk, Chatterjee A. et al.] // Free Rad. Biol. Med. — 1991. — 10 (6). — P. 427—437.
52. **Cheesman D. F.** A chromoprotein from the eggs of *Pomacea canaliculata* / D. F. Cheesman // Biochem. J. — 1954. — Vol. 58. — P. 38.
53. **Cheesman D. F.** Carotenoproteins in invertebrates / D. F. Cheesman, W. L. Lee, P. F. Zagalsky // Biol. Rev. — 1967. — Vol. 42. — P. 131—160.
54. **Cheesman D. F.** Ovorubin, a chromoprotein from the eggs of the gastropod mollusc *Pomacea canaliculata* / D. F. Cheesman // Proc R Soc Lond. (Biol), 1958. — Vol. 149. — P. 571 — 587.
55. **Chou J. T. Y.** The cytoplasmic inclusions of the neurones of *Helix aspersa* and *Limnea stagnalis* / J. T. Y. Chou // Quart. J. Micr. Science. — 1957. — Vol. 98. — P. 47—58.
56. **Comforf A.** Lipochromes in the ova of *Pila* / A. Comforf // Nature (London). — 1947. — Vol. 160, № 9. — P. 333—334.
57. **Czeczuga B.** Investigations of carotenoprotein complexes in animals. — VIII. *Unio pictorum* (L.) as a representative of fresh-water mollusks / B. Czeczuga // Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry. — 1983. — Vol. 75, Is. 3. — P. 541—543.
58. **Effect** of trematode invasion and extremal conditions of environment on the content of carotinoid pigments in haemolymph of freshwater mollusks / [Stadnichenko A.P. et al.] // Nauchnye Doklady Vyshej Shkoly Biologicheskie Nauki. — Vol. 9. — P. 54—59.
59. **Findlay G. M.** The pigments of the adrenals / G. M. Findlay // Pathol. Bacteriol. — 1920. — Vol. 23. — P. 482.
60. **Frey-Wissling A.** Ultrastructure of chromoplast in the carrot root. / A. Frey-Wissling, F.U. Schwegler // J. ultrastr. res. — 1965. — Vol. 13. — P. 543—559.
61. **Gerin Y.** Morphogenese des vesicules a double membrane du lobe polaire d'*Uvanassa obsoleta* Say. Etude ultrastructurale / Y. Gerin // Microscopie. — 1972. — Vol. 13. — P. 57—66.
62. **Goodwin T. W.** Metabolism, nutrition, and function of carotenoids / T. W. Goodwin // Ann. Rev. Nutr. — 1986. — Vol. 6. — P. 273—297.
63. **Goodwin T. W.** The carotenoids of the fresh-water mussel *Anodonta cygnea* / T.W. Goodwin // Biochimica et Biophysica Acta. — 1953. — Vol. 10. — P. 114—116.
64. **Goodwin T. W.** The comparative Biochemistry of the Carotenoids / T. W. Goodwin. — London: Chapman and Hall Ltd., 1952. — 336 p.
65. **Goodwin T.W.** The biochemistry of the carotenoids / T. W. Goodwin. — London: Chapman & Hall. — 1984. — Vol. 2: Animals. — 224 p.
66. **Green D. E.** Mitochondrion structure and function / D. E. Green // Subcellular Particles, New York: Acad. Press, 1959. — P. 84—103.
67. **Green J.** Chemical embryology of the Crustacea / J. Green // Biol. Rev. — 1965. — Vol. 40. — P. 580—600.
68. **Grund M.** Primary and secondary carotenoids in two races of green alga *Botryococcus braunii* / M. Grund, P. Metzger, S. Liaaen-Jensen // Biochem. Syst. Ecol. — 1989. — Vol. 4. — P. 263—270.
69. **Holwerda D. A.** Biochemical characterization of cytosomes from freshwater mollusc nerve tissue / D.A. Holwerda, P. Notenboom, I. Zs.-Nagy // Abstracts from the Third Congress of European Societies of Comparative Physiology and Biochemistry, Nordwijkerhout. — 1981. — Vol. 2. — P. 122—123.
70. **Identification** of carotenoids in the freshwater shellfish *Unio douglasiae nipponensis*, *Anodonta lauta*, *Cipangopaludina chinensis laeta*, and *Semisulcospira libertine* / [T. Maoka, J. Ochi, M. Mori, Y. Sakagami] // J Oleo Sci. — 2012. — Vol. 61 (2). — P. 69—74.
71. **Johnson E. J.** The role of carotenoids in human health / E. J. Johnson // Nutr. Clin. Care. — 2002. — Vol. 5. — P. 56—65.

72. Joesse J. Dorsal bodies and dorsal neurosecretory cells of the cerebral ganglia of *Lymnaea stagnalis* / J. Joesse // Arch. Neerlandaises Zool. — 1964. — Vol. 16. — P. 1—103.
73. Karnaukhov V. N. Accumulation of carotenoids in brain and heart of animals on aging; the role of carotenoids in lipofuscin formation / V. N. Karnaukhov, T. B. Tataryunas, V. V. Petrunyaka // Mechanisms of Ageing and Development. — 1973. — Vol. 2. — P. 201—210.
74. Karnaukhov V. N. Carotenoids in oxidative metabolism of molluscoid neurons / V. N. Karnaukhov // Exp. Cell. Res. — 1971a. — Vol. 64. — P. 301—306.
75. Karnaukhov V. N. Carotenoids—recent progress, problems and prospects / V. N. Karnaukhov // Comp. biochem. physiol. — 1990. — Vol. 95 B. — P. 1—20.
76. Karnaukhov V. N. Microspectral investigations of metabolism of giant neurones of *Lymnaea stagnalis* / V. N. Karnaukhov; in G. Frank (Ed.) // The Properties and Functions of Macromolecules and its Systems. — Moscow: Nauka, 1969. — P. 200—210.
77. Karnaukhov V. N. On the functions of carotenoids in animal cells / V. N. Karnaukhov // Biophysics of Living Cells, Pushchino. — 1971. — Vol. 2. — P. 68—83.
78. Karnaukhov V. N. The ultrastructure of carotenoid-bearing granules in the neurons of *Lymnaea stagnalis* / V. N. Karnaukhov, S. S. Varton // Tsitologiya. — Vol. 13. — P. 1088—1093.
79. Kimble M. S. Vitamin A and carotene metabolism in diabetes as reflected by blood concentrations / M. S. Kimble, O. A. Germek, E. L. Sevringhaus // American Journal of the Medical Sciences. — 1946. — Vol. 212, Is. 5. — P. 574—585.
80. Krinsky N. I. Antioxidant functions of carotenoids / N. I. Krinsky // Free Rad. Biol. Med. — 1989. — Vol. 7. — P. 617—635.
81. Kubista V. Karotinoide in den Süßwasserpflanzentieren / V. Kubista // Vest. Ceskosl. spolec. zool. — 1953. — Vol. 17, № 4. — P. 299—300.
82. Lane N. J. The fine-structural localization of phosphatases in neurosecretory cells within the ganglia of certain gastropod snails / N. J. Lane // Am. Zool. — 1966. — Vol. 6. — P. 139—157.
83. Lautner V. Values for vitamin A, carotenoids and alpha-tocopherol in geese during the laying period / V. Lautner, Z. Hudsky // Biologizace a Chemizace Vyzivy Zvirat. — 1973. — Vol. 9 (3). — P. 283—288.
84. Liaaen-Jensen S. Carotenoids in chemosystematics in Carotenoids / G. Britton; S. Liaaen-Jensen, H. Pfander ed. // Birkhauser. Basel. — 1998. — Vol. 3. — P. 217—247.
85. Lipochondria and the light response of *Aplysia* giant neurons / [P. S. Baur et. all.] // J. Neurobiol. — 1977. — № 8. — P. 19—42.
86. Maoka T. Carotenoids in marine animals / T. Maoka // Mar Drugs. — 2011. — Vol. 9. — P. 278—293.
87. Maoka T. Recent progress in structural studies of carotenoids in animals and plants / T. Maoka // Arch. Biochem. Biophys. — 2009. — Vol. 483. — P. 191—195.
88. Marcos S. Dreon Biochemical composition, tissue origin and functional properties of egg perivitellins from *Pomacea canaliculata* / Marcos S. Dreon, Horacio Heras, Ricardo J. Pollero // Biocell. — 2006. — Vol. 30 (2). — P. 359—365.
89. Matsuno T. Aquatic animal carotenoids / T. Matsuno // Fisheries Sci. — 2001. — Vol. 67. — P. 771—789.
90. Morgan W. A. Waste pimiento pepper for coloring egg yolks / W. A. Morgan, J. G. Woodroof // Georgia Exp. Sta. Bull. — 1927. — № 147. — P. 210—215.
91. Nolte A. H. Cytosomale Einschlüsse und Neurosekret im Nervengewebe von Gastropoden / A. H. Nolte, H. Breucker, D. Kuhlmann. // Zellforsch. — Vol. 68. — P. 1—27.
92. Novikoff A. B. Lysosomes in nerve cells. In: The Neuron / Novikoff A. B.; ed. H. Hyden. — Amsterdam: Elsevier Publishing, 1967. — P. 319—377.
93. On the localisation of Gomoripositive neurosecretory cells in the central ganglia of *Lymnaea stagnalis* / [J. Lever, M. Kok, E. A. Meuleman, J. Joesse] // Proc. Kon. Med. Akad. Wetensch., Amsterdam. — 1961. — Vol. 64. — P. 640—647.
94. Palmer L. S. Carotinoids and related pigments; the chromolipoids / L. S. Palmer, New York: Chem Cat., 1922. — 316 p.
95. Petrunyaka V. V. Localization and role of carotenoids in molluscan neurons / V. V. Petrunyaka // Cell. Mol. Neurobiol. — 1982. — Vol. 2. — P. 11—20.

96. Petrunyaka V. V. Comparative distribution and role of carotenoids and vitamin A in animal tissues. Participation of these polyenes in the calcium accumulative and transporting mechanisms / V. V. Petrunyaka // Z. Evol. Biokhim. Physiol. — 1979. — Vol. 15. — P. 97—103.
97. Sachi Sri Kantha Carotenoids of edible molluscs; A review / Sri Kantha Sachi // Journal of Food Biochemistry. — 1989. — Vol. 13, Is. 6. — P. 429—442.
98. Scheer B. T. Some features of the metabolism of the carotenoid pigments in the California sea mussel (*Mytilus californicus*) / B. T. Scheer // J. biol. chem. — 1940. — Vol. 136. — P. 275—299.
99. Tswett M. S. Cromolipids in Plant and Animal Kingdoms / M. S. Tswett. — Warshava, 1910.
100. Tswett M. S. Qber den makro- und mikrochemischen Nachweis des Carotines. / M. S. Tswett // Ber. Dtsch. Bot. Ges. — 1911. — Vol. 29. — P. 630—636.
101. Vershinin A. Carotenoids in mollusca: approaching the functions / A. Vershinin // Comp. Biochem. Physiol. — 1996. — Vol. 113 B, № 1. — P. 63—71.
102. Vilela G. G. Carotenoids of some Brazilian freshwater gastropods of genus *Pomacea* / G. G. Vilela // Nature. — 1956. — Vol. 178, № 4524. — P. 95.
103. Willstaedt H. Uber die carotenoide des Serums und der leber beim menschen I (About the carotenoids of serum and liver in humans) / H. Willstaedt, T. Linaqvist // Hoppe Seylers Z. Physiol Chem. — 1936. — Vol. 240. — P. 10—18.
104. Winston G. W. Oxidants and antioxidants in aquatic animals — minireview / G. W. Winston // Comp. Biochem. Physiol. — 1991. — Vol. 100B. — P. 173—176.
105. Zs.-Nagy I. Cytosomes (yellow pigment granules) of molluscs as cell organdies of anoxic energy production / I. Zs.-Nagy // Int. Rev. cytol. — 1977. — № 49. — P. 331—377.
106. Zs.-Nagy I. Histological, histochemical and electron microscopical studies on the cytosomes of the nerve cells in *Anodonta cygnea* L. (Mollusca, Lamellibranchiata) / I. Zs.-Nagy // Annal. Biol Tihany. — 1967. — Vol. 34. — P. 25—39
107. Zs.-Nagy I. Pigmentation and energy dependent Sr^{2+} -accumulation of molluscan neurons under anaerobic conditions / I. Zs.-Nagy // Annal. Biol. Tihany. — 1971. — Vol. 38. — P. 117—129.
108. Zs.-Nagy I. Some quantitative aspects of oxygen consumption and anaerobic metabolism of molluscan tissues-A review / I. Zs.-Nagy // Comp. Biochem. Physiol. — 1974. — Vol. 49A. — P. 399—405.
109. Zs.-Nagy I. The ultrastructural localization of succinic dehydrogenase activity in the nervous system of *Anodonta cygnea* L. // I. Zs.-Nagy, S. Kerpel-Fronius // Acta biol. Acad. Sci. hung. — 1970. — Vol. 21. — P. 105—113.

Л. В. Музыка, Г. Е. Киричук

Житомирский государственный университет имени И. Франко

СОДЕРЖАНИЕ КАРОТИНОИДНЫХ ПИГМЕНТОВ В ОРГАНИЗМЕ ПРЭСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Обобщены данные литературных источников по содержанию каротиноидных пигментов в организме пресноводных моллюсков. Рассмотрены вопросы структуры этих соединений, их свойств, роли и локализации в организме моллюсков. Обсуждены влияние абиотических (гипоксия, голодание, изменение температурных условий, действие токсикантов различной природы) и биотических (трематодная инвазия) факторов на каротиноидное содержание и состав органов и тканей различных по способу питания моллюсков. Охарактеризовано сезонную динамику и популяционную изменчивость каротиноидных пигментов пресноводных моллюсков.

Ключевые слова: пресноводные моллюски, каротиноидные пигменты, метаболическая адаптация, способ питания

L. V. Muzyka, G. Ye. Kyrychuk

Zhytomyr Ivan Franko State University, Ukraine

THE CONTENT OF CAROTENOID PIGMENTS IN FRESHWATER MOLLUSKS ORGANISMS

The literature data on carotenoid pigments content in freshwater mollusks organisms are summarized. The structure of these compounds, their properties, roles and locations in mollusk organisms are considered. The influence of abiotic (hypoxia, starvation, temperature changes, the effect of toxicants

ОГЛЯДИ

of different nature) and biotic (trematode invasion) factors on carotenoid pigments content and their composition in organs and tissues of mollusks which differ in the way of feeding are discussed. Seasonal dynamics and population variability of freshwater mollusks carotenoid pigments are characterized.

Keywords: freshwater mollusks, carotenoid pigments, metabolic adaptation, way of feeding

Рекомендує до друку

Надійшла 28.05.2015

В. В. Грубінко