

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БІОЛОГІЇ ТВАРИН

ЯКОВІЙЧУК ОЛЕКСАНДР ВОЛОДИМИРОВИЧ

УДК 577.125.3. – 152.1:591.1/3

**ОКИСНО-ВІДНОВНІ ПРОЦЕСИ ТА ЖИРНОКИСЛОТНИЙ СКЛАД
М'ЯЗОВИХ ТКАНИН ГУСЕЙ В ОНТОГЕНЕЗІ ТА ЗА ДІЇ ВІКАСОЛУ**

03.00.04 – біохімія

Автореферат

дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Львів – 2020

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана в Мелітопольському державному педагогічному університеті імені Богдана Хмельницького Міністерства освіти і науки України.

Науковий керівник - доктор сільськогосподарських наук, професор
Данченко Олена Олександрівна,
Таврійський державний агротехнологічний університет імені Дмитра Моторного МОН України, професор кафедри харчових технологій та готельно-ресторанної справи.

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
Вовк Стах Осипович,
Інститут сільського господарства Карпатського регіону НААН, завідувач лабораторії дрібного тваринництва;

доктор біологічних наук, професор
Кучмеровська Тамара Муратівна,
Інститут біохімії імені О.В.Палладіна НАН України, провідний науковий співробітник відділу біохімії вітамінів і коензимів.

Захист відбудеться «15» грудня 2020 р. о 11⁰⁰ годині на засіданні спеціалізованої вченої ради К 35.368.01 Інституту біології тварин НААН за адресою: 79034, м. Львів, вул. В. Стуса, 38.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту біології тварин НААН за адресою: 79034, м. Львів, вул. В. Стуса, 38.

Автореферат розісланий «15» листопада 2020 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради



Д.І. Мудрак

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Функціонування живих організмів супроводжується перебігом окисно-відновних процесів в клітинах (Franco R., Vargas M.R., 2018; Tyurina Y.Y. et al., 2019), інтенсивність яких залежить від виду організму. У цих процесах утворюються активні форми Оксигену (АФО), які за фізіологічних умов є внутрішньо- і міжклітинними месенджерами (Cortese-Krott M.M. et al., 2017; Ortiz G.G. et al., 2017), визначають відповіді клітин на різні чинники: транскрипцію генів, диференціацію, ріст і проліферацію клітин, антиоксидантну систему (Griffiths H.R. et al., 2017; Kumari S. et al., 2018; Lee B. et al., 2019), а за надмірного їх утворення призводять до патологічних змін і загибелі клітини (Дух О.І., Вовк С.О., 2010; Привроцька І.Б., Кучмеровська Т.М., 2013; Li Y.R., Trush M., 2016; Kienhöfer D. et al., 2016; Hegedűs C. et al., 2018; Singh A. et al., 2019). Тому продукування активних форм Оксигену регулюється різними нейрогуморальними механізмами тканини та сигнальними шляхами (Lee B. et al., 2019), особливо в організмів із високим рівнем метаболізму, зокрема гусей.

Існує зв'язок між окисно-відновними процесами і функціонуванням основних метаболічних шляхів, таких як гліколіз, цикл трикарбонових кислот, β -окиснення жирних кислот у мітохондріях, транспорт електронів. В свою чергу, функціонування цих шляхів може регулюватися активними формами Оксигену (Quijano C. et al., 2016; Lee B. et al., 2019). Кожний фізіологічно напружений період розвитку організму супроводжується інтенсифікацією пероксидного окиснення ліпідів, і перехід від гіпоксії ембріонального до гіпероксії постнатального розвитку в онтогенезі птиці не є винятком (Здоровцева Л.М. зі співавт., 2012; Fedorko A.S. et al., 2015). Зміни окисно-відновної рівноваги, спричинені фізіологічною напругою, супроводжуються залученням систем організму до адаптаційної перебудови, механізм реалізації якої залежить від інтенсивності метаболізму, енергетичних потреб і ступеня споживання кисню тканинами. Так, є дані, які показали, що за різного вмісту поліненасичених жирних кислот механізми регуляції окисно-відновних процесів у тканинах значно відрізняються (Федорко А.С. зі співавт., 2020). Тому з'ясування, біохімічних механізмів залучених до перебігу окисно-відновних процесів у тварин із високим рівнем метаболізму, є перспективним з точки зору розуміння механізмів їх перебігу у м'язових тканинах гусей. Це дасть змогу їх корегувати з метою підвищення продуктивності птиці та отримання якісної харчової продукції, що в умовах сучасного розвитку економіки нашої країни є актуальним питанням.

Регуляцію інтенсивності окисно-відновних процесів можна здійснити за допомогою біологічно активних речовин, зокрема хінонів, які володіють широким спектром дії (Bolton J.L., Dunlap T., 2016; Subedi Y.P. et al., 2018; Júnior E. et al., 2019). Так, вікасол (2-метил-1,4-нафтохінон сульфат) (Wellington K.W. et al., 2019) проявляє широкий спектр біологічної активності та використовується в клінічній практиці, однак точні механізми його дії в значному ступені залишаються не дослідженими (Chatron N. et al., 2019; Hirota Y., Suhara Y., 2019), тому актуальність вивчення його біологічної та терапевтичної активності в останні роки значно підвищилась (Balogun B.A. et al., 2018; Zhang Y. et al., 2018; Amiti T., Manickam V.,

2019; Hirota Y., Suhara Y., 2019; Lee M. et al., 2019; Li J. et al., 2019). Відомо, що вікасол здатний підсилювати транспорт електронів через дихальний ланцюг (Krylova N. et al., 2016) та активувати компоненти антиоксидантного захисту (Rasheed R. et al., 2018), також його широко застосовують у протипухлинній терапії (Ivanova D. et al., 2018; Teixeira J. et al., 2018; Kishore C. et al., 2019; Wellington K.W. et al., 2019). Однак, особливо актуальним є питання впливу вікасолу на функціонування дегідрогеназ циклу трикарбонових кислот, системи антиоксидантного захисту й жирнокислотного складу тканин в онтогенезі, що дає змогу їх корегувати у фізіологічно напружені періоди, та сприятиме пошуку ефективних засобів подібної біологічної активності з метою підвищення продуктивності та харчової цінності птиці.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота виконана впродовж 2013-2017 років, згідно з планом науково-дослідних робіт Мелітопольського державного педагогічного університету імені Богдана Хмельницького та держбюджетної теми «Обґрунтування механізмів антиоксидантного захисту птиці з метою управління її продуктивністю» (№ ДР 0112U002621), у якій автор вивчав особливості перебігу окисно-відновних процесів у тканинах гусей.

Мета і завдання дослідження. Мета дисертаційної роботи – з'ясувати особливості функціонування енергетичної й антиоксидантної складових редокс-системи м'язових тканин гусей в онтогенезі та за дії вікасолу.

Для досягнення поставленої мети необхідно було розв'язати такі **завдання**:

- оцінити функціональний стан дегідрогеназ циклу Кребса у м'язових тканинах гусей під час постнатальної адаптації;
- дослідити стан системи антиоксидантного захисту м'язових тканин за активністю антиоксидантних ензимів та коефіцієнтом антиоксидантної активності;
- охарактеризувати динаміку жирнокислотного складу ліпідів м'язових тканин за постнатальної адаптації;
- дослідити вплив вікасолу на активність ензимів антиоксидантної системи та антиоксидантну активність м'язових тканин гусей;
- оцінити динаміку дегідрогеназної активності ензимів циклу Кребса в м'язових тканинах гусей за дії вікасолу;
- дослідити жирнокислотний склад ліпідів м'язових тканин гусей за дії вікасолу;
- методами кореляційного і кластерного аналізів оцінити рівень узгодженості досліджених показників м'язових тканин в онтогенезі та за дії вікасолу;
- обґрунтувати доцільність застосування вікасолу для екзогенної індукції редокс-системи тканин гусей в оптимальній дозі.

Об'єкт дослідження – стан енергетичної і антиоксидантної складових редокс-системи м'язових тканин гусей та їхніх ембріонів.

Предмет дослідження – активність ензимів антиоксидантного захисту, дегідрогеназ циклу Кребса та жирнокислотний склад м'язових тканин гусей в онтогенезі й за дії вікасолу.

Методи дослідження – біохімічні, спектро- і фотоколориметричні (вміст продуктів ліпопероксидації, активність ензимів, вміст протеїну), хроматографічні

(жирнокислотний склад) та методи математичної статистики (кореляційний, ранговий та кластерний аналізи).

Наукова новизна одержаних результатів. Уперше за онтогенезу та за дії вікасолу проведено комплексні дослідження функціонального стану енергетичного обміну, системи антиоксидантного захисту та оцінено жирнокислотний склад у міокарді, посмугованих м'язах нижніх кінцівок та гладкої м'язової тканини шлунку гусей за активностями дегідрогеназ циклу трикарбонових кислот та ензимів антиоксидантного захисту, а також за антиоксидантною активністю та жирнокислотним складом ліпідів.

Встановлено кореляційну залежність між компонентами досліджених систем у різних типах м'язової тканини гусей, що підтверджує найвищу узгодженість між показниками у м'язовій тканині шлунку в онтогенезі, та, навпаки, підвищення кількості достовірних кореляційних зв'язків у міокарді і посмугованих скелетних м'язах за дії вікасолу, що свідчить про особливість цієї залежності. Вперше теоретично обґрунтовано та експериментально доведено доцільність перорального введення вікасолу гусеняткам в обраній дозі. Застосування вікасолу сприяло посиленню енергетичних процесів та антиоксидантної активності тканин міокарда і шлунку, та супроводжувалося збільшенням частки незамінних жирних кислот у міокарді та посмугованих скелетних м'язах, що сприятиме пригніченню проявів оксидативного стресу за умов виробництва і підвищить продуктивність птиці та якість кінцевої продукції.

Практичне значення одержаних результатів. Одержані результати розширюють уявлення щодо особливостей перебігу окисно-відновних процесів і змін жирнокислотного складу у м'язових тканинах гусей в онтогенезі та за дії вікасолу. Встановлено, що підібрана доза вікасолу, 0,7 мг/кг маси тіла, була ефективною при випоюванні птахів, що призводило до інтенсифікації енергетичного метаболізму, підвищення антиоксидантного статусу м'язових тканин та вмісту незамінних жирних кислот у посмугованих м'язових тканинах. Це обумовлює доцільність застосування вікасолу, який може використовуватися у сільськогосподарській і ветеринарній практиці, в якості засобу підвищення продуктивності сільськогосподарської птиці та запобігання розвитку негативних наслідків у період фізіологічної напруженості.

Науково-практичні результати дисертаційних досліджень використовуються у навчальному процесі закладів вищої освіти України, зокрема під час вивчення дисциплін «Фізіологія людини і тварин», «Хімія біологічно-активних речовин» та «Біохімія» у Мелітопольському державному педагогічному університеті імені Б. Хмельницького і Таврійському державному агротехнологічному університеті імені Дмитра Моторного при вивченні дисциплін «Харчова хімія» та «Біохімічні основи виробництва харчових продуктів».

Особистий внесок здобувача. Автор самостійно виконав експериментальну частину дисертаційної роботи, проаналізував стан проблеми на основі здійсненого інформаційного пошуку, підібрав і освоїв методи досліджень, здійснив статистичну обробку отриманих результатів, які проаналізував і узагальнив. Формулювання мети, основних завдань роботи, наукову оцінку отриманих даних і загальні висновки виконано спільно з науковим керівником.

Апробація результатів дисертації. Матеріали дисертації були представлені на міжнародних науково-практичних конференціях: «Психофізіологічні та вісцеральні функції в нормі і патології» (Київ, 2014), «Актуальні питання біологічної науки» (Ніжин, 2016; 2017 і 2018 рр.), SmartBio (Каунас, 2018), Всеукраїнських науково-практичних конференціях: конференції-конкурсі молодих вчених «Актуальні проблеми біохімії та біотехнології» (Київ, 2015 і 2016 рр.), «Біологічні дослідження» (Житомир, 2017), «Сучасний світ як результат антропогенної діяльності» (Мелітополь, 2017 і 2018 рр.).

Публікації. За матеріалами дисертації опубліковано 17 наукових праць, у тому числі 7 статей, з яких 5 статей у фахових виданнях України, включених до міжнародних наукометричних баз, 1 – у закордонному наукометричному виданні, 10 – матеріали і тези конференцій.

Структура та обсяг дисертації. Результати роботи викладені на 220 сторінках комп'ютерного тексту. Дисертація складається з анотації, списку наукових публікацій, вступу, огляду літератури, матеріалів і методів досліджень, результатів досліджень і їх обговорення, розділу узагальнення результатів, висновків, списку використаних джерел, що містить 214 посилань, у тому числі 177 латиницею. Дисертація ілюстрована 64 рисунками, містить 5 таблиць і 12 додатків.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

Огляд літератури. Висвітлено стан перебігу окисно-відновних процесів в організмі та його особливості у птахів. Описано значення обміну ліпідів з акцентом на механізми перетворення жирних кислот. Охарактеризовано роль вікасолу в регуляції окисно-відновних процесів у клітинах.

Матеріали і методи досліджень. Відповідно до мети роботи проведено три серії досліджень, для здійснення яких використано 200 яєць гусей. Закладку цих яєць і утримання гусей проводили на базі агрофірми «Вікторія» (Приазовський район, Запорізька область).

Першу серію досліджень редокс-системи гусей проводили з середини ембріонального (15-ї доби) до 14-добового віку постнатального періоду онтогенезу. Розвиток гусячих ембріонів і подальша постнатальна адаптація гусенят, у першу чергу, визначається вихідним станом інкубаційних яєць. Для інкубації використовували яйця гусей харківської породи середньою масою $145,7 \pm 2,62$ г з вихідним умістом вітаміну А – $7,8 \pm 0,84$ мкг/г жовтка, β -каротину – $17,1 \pm 2,0$ мкг/г жовтка, вітаміну Е – $60,0 \pm 5,7$ мкг/г жовтка. Впродовж досліджень вивчали тканинну специфічність функціонування системи антиоксидантного захисту (АОЗ), перебігу процесів ліпопероксидації, активність дегідрогеназ циклу Кребса та вміст головного субстрату окисних процесів жирних кислот. Фізіологічна напруга цього періоду зумовлена генетично запрограмованим переходом від ембріонального до постнатального існування. Об'єктом дослідження були м'язові тканини гусенят і їх ембріонів. Після вилуплення гусенят утримували на підлозі з глибокою підстилкою і вільним доступом до води та корму. Пташенятам згодовували стандартні, відповідні до їхнього віку, комбікорми (Івко І.І. зі співавт., 2009) без застосування фармакологічних препаратів. Окрім цього, з першого тижня життя пташенят згодовували зелену трав'яну масу. Дослідження біохімічних показників м'язових тканин гусячих ембріонів здійснювали у фізіологічно обґрунтовані терміни: 15-та

доба ембріогенезу (замикання алантоїсу), 22-га доба (перехід до жовткового типу живлення), 28-ма доба (накльовування шкаралупи). За постнатальної адаптації біохімічні дослідження здійснювали щотижнево.

У другій серії досліджень була підібрана оптимальна доза вікасолу. З першої доби життя гусенят було сформовано 4 групи по 25 птахів у кожній (контроль і три дослідних). Гусенятам дослідних груп *per os* вводили вікасол до 35-ї доби онтогенезу (гусенята першої дослідної групи отримували розчин вікасолу з розрахунку на 1 кг маси тіла 0,1 мг, другої – 0,3 мг і третьої – 0,7 мг). Визначення біохімічних показників м'язових тканин починали з 7-ї доби життя, подальші біохімічні дослідження проводили щотижнево на 14-, 21-, 28- і 35-ту доби.

У третій серії досліджень оцінювали вплив розчину вікасолу за концентрації (0,7 мг/кг маси тіла) на біохімічні показники м'язових тканин гусенят. Дану дозу обрано як оптимальну, через активацію ензимів АОЗ. Обмежувались даною дозою через зростання токсичної дії препарату (Marchionatti A.M. et al., 2008).

Під час досліджень дотримувались принципів біоетики, законодавчих норм і вимог згідно з положеннями «Європейської конвенції про захист хребетних тварин, що використовуються для дослідних і наукових цілей» (Страсбург, 1986), «Загальних етичних принципів експериментів на тваринах» (Україна, 2001) та комісії з біоетики МДПУ імені Б. Хмельницького (№1 від 15.09.2015). З тушок гусенят та їхніх ембріонів вилучали міокард, м'язи нижніх кінцівок та шлунку, які заморозували й зберігали при температурі -18°C не довше семи діб.

Жирнокислотний склад ліпідів тканин визначали методом газорідинної хроматографії. Підготовку проб до аналізу здійснювали за протоколом (Okuno T., 2015). Активність ензимів циклу Кребса визначали за наступними методиками: сукцинатдегідрогенази (SD – EC 1.3.5.1.; Ещенко Н. Д., 1982), α -кетоглутаратдегідрогенази (2-OGD – EC 1.2.4.2.; Hein S., Steinbuchel A., 1996). Визначали активності ензимів антиоксидантного захисту: глутатіонпероксидази (GPO – EC 1.11.1.9.; Гаврилова А. Р. зі співавт., 1986), каталази (CAT – EC 1.11.1.6.; Góth L., 1991), супероксиддисмутази (SOD – EC 1.15.1.1.; Сирота Т. В., 2000). Інтенсивність процесів пероксидного окиснення ліпідів оцінювали за вмістом вторинних продуктів пероксидації та вмістом гідрогенпероксидів ліпідів (Іонов І. А. зі співавт., 2011). Також розраховували коефіцієнт антиоксидантної активності (K_{AOA}) як співвідношення вмісту продуктів ліпопероксидації у вихідному гомогенаті до вмісту цих продуктів після індукції пероксидного окиснення із Fe^{2+} (Данченко О.О., 2010), вміст білка для перерахунку активності ензимів – за реакцією із барвником Coomassie Brilliant Blue (He F., 2011). Активність аспартатамінотрансферази (EC 2.6.1.1.) і аланінаміно-трансферази (EC 2.6.1.2.) тканин визначали методом (Іонов І. А. зі співавт., 2011).

Статистичну обробку даних проводили із застосування методів математичної статистики, багатовимірного кореляційного, факторного та кластерного аналізів (Han J. et al., 2012) шляхом стандартних вбудованих функцій пакета спеціалізованого програмного забезпечення SPSS v23 та MS Office Excel-2013. Для перевірки статистичних гіпотез використовували t-критерій Ст'юдента. Достовірними вважали відмінності при рівні значущості $p \leq 0,05$. В умовах проведення кореляційного аналізу достовірними вважались зв'язки при $p \leq 0,05$, а при $p \leq 0,10$ – як тенденції до кореляції.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Окисно-відновні процеси та жирнокислотний склад у м'язових тканинах гусей в онтогенезі. Важливу роль у процесах адаптації організму відіграють зміни жирнокислотного складу (ЖКС), оскільки одним із механізмів формування адаптивної відповіді є модифікація стану клітинних мембран (Супрун О. І., 2012). З'ясовано, що в 22-добових ембріонів найбільша масова частка ненасичених жирних кислот (51,2 %) у посмугованих скелетних м'язах, а найменша – у гладких м'язах шлунку 46,5 %; табл. 1–3. Такі відмінності, ймовірно, зумовлені їх функціональними та гістохімічними особливостями, зокрема, рівнем споживання кисню. Найбільшу масову частку серед ненасичених жирних кислот для всіх досліджених тканин має олеїнова кислота, за середнім умістом якої міокард і скелетні м'язи перевищують гладку м'язову тканину.

Таблиця 1

Жирнокислотний склад ліпідів міокарда гусенят

(% загальної кількості жирних кислот; N – ненасиченість, ммоль/г, M±m, n=5)

Код жирної кислоти	Ембріогенез		Постнатальний період		
	22	28	1	7	14
(18:1)	24,84±1,24	28,88±1,44	35,66±1,78*	25,71±1,29*	22,82±1,14
(18:2)	5,02±0,25	6,72±0,34*	7,24±0,36	15,72±0,79*	11,81±0,59*
(18:3)	0,06±0,00	0,11±0,00*	0,14±0,01*	0,91±0,046*	0,72±0,04*
(20:4)	14,43±0,72	8,95±0,45*	6,20±0,31*	6,33±0,32	7,75±0,39*
(22:5)	1,96±0,10	0,61±0,03*	0,57±0,03	0,43±0,02*	0,78±0,04*
(22:6)	0,06±0,00	0,05±0,00*	0,00	0,08±0,00*	0,07±0,00
Вміст ННЖК	47,5±2,4	47,1±2,4	51,7±2,6	51,6±2,6	44,8±2,2
Ненасиченість, N	349,2±17,5	286,1±14,3*	276,97±13,9	313,6±15,7	291,1±14,6

Примітка. Тут і далі в табл. 1–3 та на рис. 1-6 різниці достовірні порівняно з попереднім значенням: * – для $p \leq 0,05$.

Перехід до легеневого дихання у 28-добових ембріонів відбувався на тлі стабільного вмісту ННЖК в міокарді та шлунку й підвищення в скелетних м'язах (СМ).

Таблиця 2

Жирнокислотний склад ліпідів скелетних м'язів гусенят

(% загальної кількості жирних кислот; N – ненасиченість, ммоль/г, M±m, n=5)

Код жирної кислоти	Ембріогенез		Постнатальний період		
	22	28	1	7	14
(18:1)	25,31±1,27	25,61±1,28	29,87±1,49	30,73±1,54	26,47±1,32
(18:2)	12,15±0,61	14,26±0,71	10,90±0,54*	14,18±0,71*	17,12±0,84*
(18:3)	0,31±0,02	0,51±0,03*	0,22±0,01*	0,54±0,03*	1,03±0,05*
(20:4)	8,43±0,42	8,76±0,44	7,54±0,38	5,11±0,26*	5,25±0,26
(22:5)	0,16±0,01	0,17±0,01	0,39±0,02*	0,00	0,37±0,02*
(22:6)	0,87±0,04	0,62±0,03*	0,64±0,03	0,25±0,01*	0,00
Вміст ННЖК	51,17±2,56	55,21±2,76	52,08±2,60	52,55±2,63	51,60±2,58
Ненасиченість, N	324,21±16,21	347,56±17,38	312,39±15,62	294,27±14,71	306,82±15,34

Однак ненасиченість ліпідів міокарда, що характеризується найвищим рівнем споживання кисню, при цьому скоротилась на 18,1 %, в першу чергу, за рахунок зниження вмісту арахідонової, докозапентаєнової і докозагексаєнової кислот.

У СМ і шлунку підвищення ненасиченості ліпідів в ембріогенезі було менш суттєвим, в межах 5,9-7,2 %. У СМ вірогідним у цей період є збільшення вмісту ліноленової та зменшення вмісту докозагексаєнової кислот на 64,5 ($p \leq 0,05$) і 28,7 % ($p \leq 0,05$). У гладких м'язах шлунку підвищення ненасиченості реалізується головним чином за рахунок збільшення вмісту лінолевої, арахідонової і докозагексаєнової кислот.

Таблиця 3

Жирнокислотний склад ліпідів гладких м'язів шлунку гусенят
(% загальної кількості жирних кислот; N – ненасиченість, ммоль/г, $M \pm m$, $n=5$)

Код жирної кислоти	Ембріогенез		Постнатальний період		
	22	28	1	7	14
(18:1)	27,14±1,36	25,70±1,29	19,27±0,96*	16,84±0,84	11,17±0,56*
(18:2)	5,64±0,28	6,22±0,31	5,24±0,26	12,84±0,64*	11,12±0,56
(18:3)	0,08±0,00	0,09±0,00	0,03±0,00*	0,14±0,01*	0,23±0,01*
(20:4)	8,88±0,44	10,05±0,50	13,51±0,68*	7,29±0,36*	7,55±0,38
(22:5)	2,91±0,15	2,94±0,15	4,00±0,20*	2,04±0,10*	2,37±0,12
(22:6)	0,08±0,00	0,29±0,01*	0,44±0,02*	0,18±0,01*	0,19±0,01
Вміст ННЖК	46,5±2,3	47,2±2,4	43,6±2,2	40,1±2,0	33,4±1,7*
Ненасиченість, N	306,4±15,3	325,5±16,3	356,3±17,8	285,8±14,3*	262,8±13,1

За умов підвищення інтенсивності біологічного окиснення на тлі збільшення парціального тиску кисню у тканинах, для підтримання процесів ПОЛ на фізіологічному рівні, як правило, активуються генетично запрограмовані механізми, насамперед системи АОЗ.

Встановлено, що GPO-активність зростала на 22-гу добу у гладкій м'язовій тканині, тоді як у міокарді та СМ активність ензиму знижувалась (рис. 1).

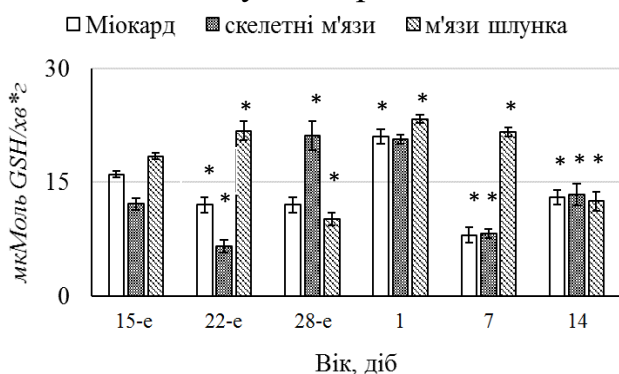


Рис. 1. Динаміка GPO-активності у м'язових тканинах ($M \pm m$, $n=5$).

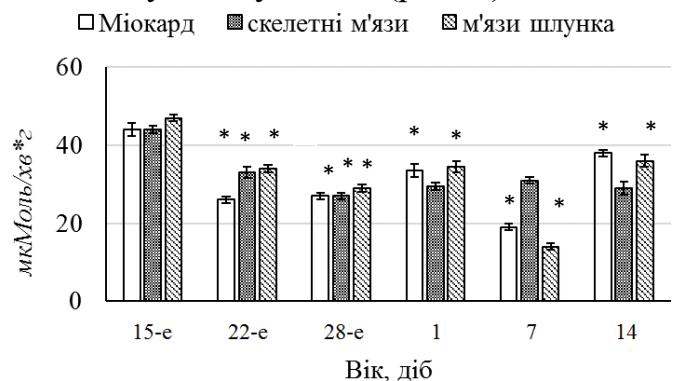


Рис. 2. Динаміка SOD-активності у м'язових тканинах ($M \pm m$, $n=5$).

Примітка. Тут і на рис. 2–6: 15-е, 22-е і 28-е – досліджувані періоди ембріогенезу.

Перехід до легеневого дихання супроводжувався різноспрямованими змінами GPO-активності, а саме: на тлі незмінного рівня цього показника в міокарді GPO-активність СМ підвищувалася у 3,2 разу і знижувалася у шлунку – на 53,6 %. За

постнатальної адаптації GPO-активність знижувалася в усіх тканинах на 7-му добу та зростала наприкінці досліду в СМ та міокарді.

Найвищу САТ-активність у всіх досліджуваних тканинах спостерігали на початку досліду (рис. 2). Перехід до легеневого дихання супроводжувався значним зниженням активності ензиму в усіх тканинах (на 38,3–38,6 %). За постнатального періоду САТ-активність скелетних м'язів залишалася незмінною і знижувалась у міокарді та шлунку в 1,76 і 2,46 рази відповідно впродовж першого тижня з подальшим підвищенням наприкінці досліду.

Після наклёвування шкаралупи ембріонами SOD-активність СМ і міокарда поступово знижувалась і наприкінці досліду для цих тканин вірогідно не відрізнялась. Водночас у шлунку SOD-активність упродовж досліду зроста (у 2,8 рази) і досягла максимального значення на 14-ту добу постнатального онтогенезу (рис. 3).

У 15-добових ембріонів коефіцієнти антиоксидантної активності (K_{AOA}), міокарда і СМ близькі, тоді як у шлунку цей показник нижчий на 72,0 % (рис. 4). На 22-гу добу ембріогенезу K_{AOA} гладких м'язів і міокарда зріс (на 76,0 і 20,9 % відповідно) за незмінного значення цього показника для СМ. Проте на початку постнатального періоду виявлено, що цей коефіцієнт знижується в усіх досліджених тканинах. Найбільш чутливими до переходу від гіпоксії ембріонального до гіпероксії початку атмосферного дихання були тканини міокарда, де K_{AOA} зменшувався на 52,3 %. Постнатальна адаптація супроводжувалася значним зростанням антиоксидантної активності в усіх м'язових тканинах.

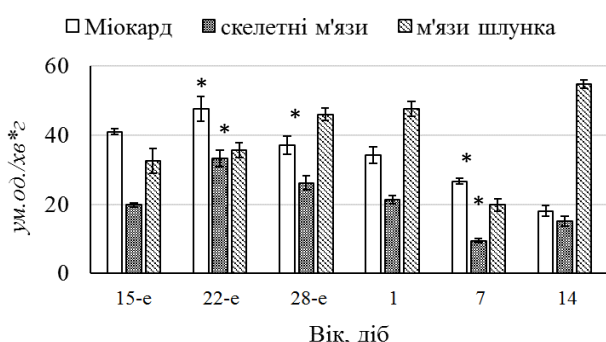


Рис. 3. Динаміка SOD-активності у м'язових тканинах ($M \pm m$, $n=5$).

Дегідрогенази ЦТК, іммобілізовані на кристах мітохондрій, тому за низької їх кількості та ступеня диференціації на початку ембріогенезу зрозумілою є незначна активність дегідрогеназ у тканинах (рис. 5–6).

З 15-ї по 28-му добу ембріонального періоду спостерігали зростання SD-активності в усіх м'язових тканинах. Постнатальна адаптація супроводжувалась стабілізацією активності цього ензиму.

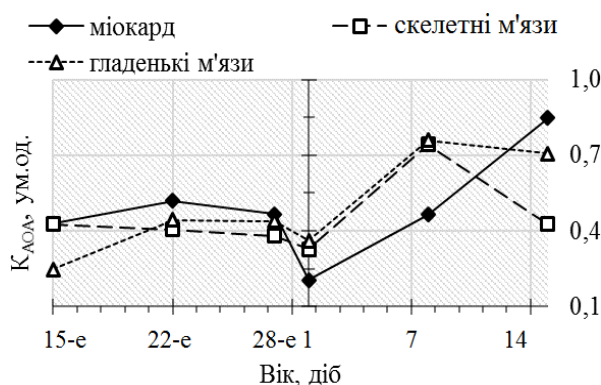


Рис. 4. Динаміка K_{AOA} у м'язових тканинах ($M \pm m$, $n=5$).

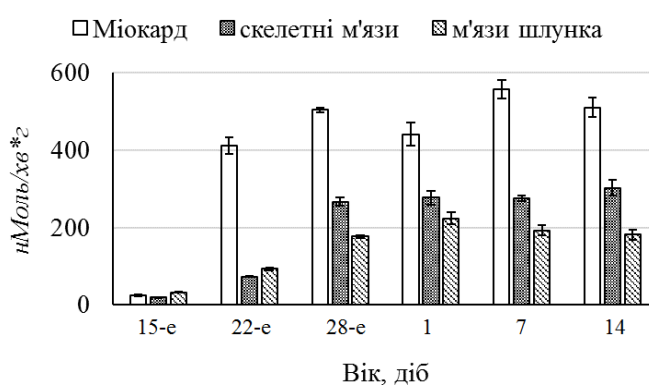


Рис. 5. Динаміка SD-активності у м'язових тканинах ($M \pm m$, $n=5$).

В 15-добових ембріонів також констатовано мінімальний рівень 2-OGD-активності, причому в скелетних м'язах вона в 1,7 разу була вища, ніж у шлунку.

Саме для 2-OGD-активності характерна найбільша тканинна специфічність, як за характером динаміки, так і за рівнем. Якщо в СМ і міокарді 28-добових ембріонів 2-OGD-активність досягла максимального

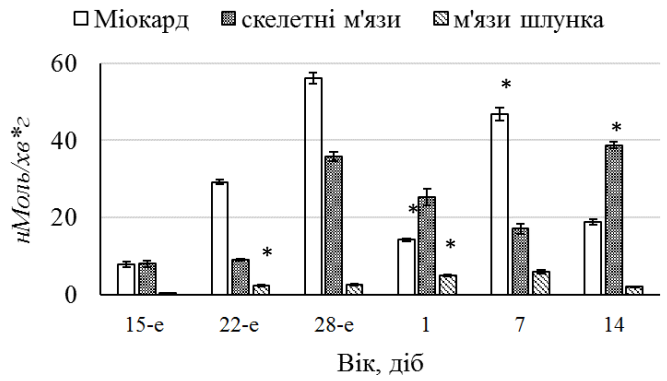


Рис. 6. Динаміка 2-OGD-активності у м'язових тканинах (M±m, n=5).

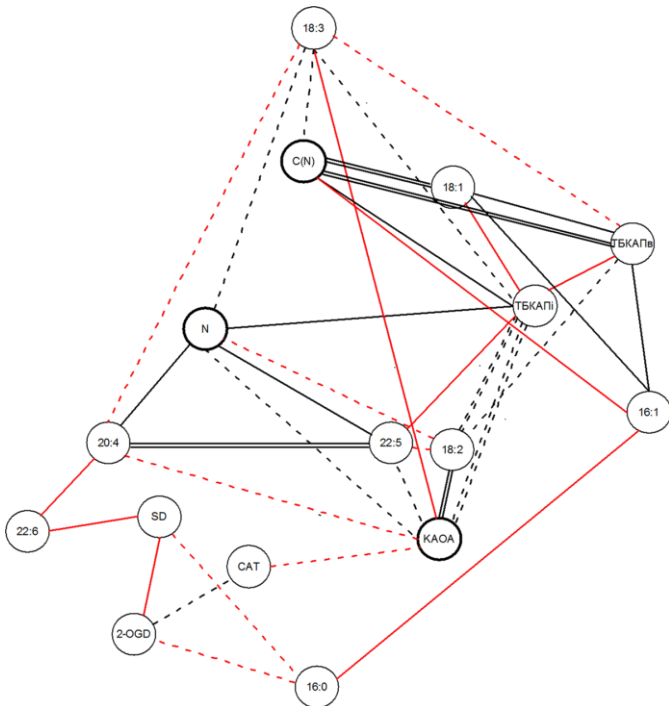


Рис. 7. Кластер показників енергетичного обміну, пероксидного окиснення і ЖКС м'язів шлунку гусей.

Примітка. Прямі кореляції зображені суцільними лініями ($r > 0$), зворотні – штриховими ($r < 0$); рівень значущості кореляції: подвійними чорними лініями $p \leq 0,01$; одинарною чорною – $p \leq 0,05$; одинарною червоною – $p > 0,1$.

рівня, то в шлунку найбільша активація цього ензиму виявлена вже після накльовування. За постнатальної адаптації найвища специфічність 2-OGD-активності була в СМ.

Для з'ясування наявності і характеру впорядкованості інтегрованої структури досліджених показників проведено кореляційний і кластерний аналізи. Структуру, щільність і рівень узгодженості кореляційних зв'язків відображають кластери (як приклад, кластер для м'язів шлунку, рис. 7).

Наведений кластер свідчить про складний характер узгодженості змін жирнокислотного складу як головного субстрату окисних процесів, та досліджених показників біологічного і пероксидного окиснення. Цей кластер для шлунку демонструє найвищий рівень узгодженості динаміки показників серед м'язових тканин, використаних в експерименті.

Окисно-відновні процеси та жирнокислотний склад у м'язових тканинах гусей за дії вікасолу. Дослідження жирнокислотного складу ліпідів за дії вікасолу проводили в період з 21-ї по 35-ту доби постнатального онтогенезу, під час якого виникала фізіологічна напруженість, як результат активації метаболічних процесів, спричиненої формуванням контурного пір'я. За цих умов організм гусенят на тлі інтенсифікації пластичних процесів потребує значних енергетичних витрат. Це посилює окиснення жирних кислот і продукування АФО.

Застосування вікасолу викликає підвищення середнього рівня ненасиченості ліпідів СМ впродовж експерименту. Найбільшу різницю між контрольною і дослідною групами гусей фіксували на 35-ту добу (9,7 %). У міокарді та гладких

м'язах шлунку застосування вікасолу не призвело до значних змін загального вмісту ННЖК і їхньої ненасиченості. На відміну від посмугової, у гладкій м'язовій тканині відбулося незначне зниження як вмісту, так і загальної ненасиченості ліпідів за дії вікасолу, що вказує на спрямованість метаболічних процесів у цих органах на підвищення резистентності до дії АФО. На тлі низької середньої активності ензимів АОЗ та високої активності дегідрогеназ циклу Кребса у гладких м'язових тканинах, порівняно з іншими дослідженими тканинами в даний проміжок часу, у м'язах шлунку «запускаються» альтернативні механізми формування адаптивної відповіді, зокрема, зниження ненасиченості ліпідів тканини.

У міокарді за дії вікасолу активуються процеси перетворення лінолевої кислоти на арахідонову, вміст якої в цей період підвищився на 19,0 % (табл. 4). Також виявлено досить високий вміст докозапентаєнової кислоти (ДПК) на початку експерименту за дії вікасолу, який підвищував її вміст на 56,9 % порівняно з контрольною групою. Наприкінці експерименту ДПК у дослідній групі не виявлено. Вміст докозагексаєнової кислоти (ДГК) у міокарді за дії вікасолу також змінювався порівняно з контрольною групою впродовж дослідження. Однак більш значні зміни спостерігали на 35-ту добу: за дії вікасолу вміст ДГК підвищився на 81,8 %.

Таблиця 4

Жирнокислотний склад ліпідів міокарду гусенят контрольної і дослідної груп (% загальної кількості жирних кислот; N – ненасиченість, ммоль/г, M±m, n=5)

Код жирної кислоти	Контроль			Дослід		
	21	28	35	21	28	35
(18:1)	24,07±1,2	25,26±1,26	24,36±1,22	23,78±1,19	25,758±1,29	22,21±1,11
(18:2)	12,83±0,64	11,70±0,59	12,70±0,64	12,74±0,64	9,54±0,48*	15,09±0,75*
(18:3)	0,45±0,02	0,30±0,02	0,64±0,03	0,37±0,02*	0,33±0,02	0,98±0,05*
(20:4)	12,62±0,63	13,86±0,69	15,08±0,75	11,36±0,57	16,49±0,83*	15,16±0,76
(22:5)	0,45±0,02	0,00	0,39±0,02	0,71±0,04*	0,00	0,00*
(22:6)	0,71±0,04	0,6±0,03	0,7±0,04	0,59±0,03*	0,73±0,04*	1,27±0,06*
Вміст ННЖК	54,74±2,74	55,32±2,77	57,77±2,89	55,00±2,75	56,40±2,82	60,08±3,00
ΣN	387,2±19,4	388,0±19,4	421,6±21,1	378,8±18,9	410,1±20,5	445,9±22,3

Примітка. Тут і далі в табл. 4–7 та на рис. 9-14 різниці достовірні порівняно з контролем: *– для $p \leq 0,05$.

У СМ зміни вмісту олеїнової кислоти за дії вікасолу фіксували лише на 35-ту добу, при цьому її вміст знизився на 21,2 % (табл. 5). Можливою причиною зменшення вмісту олеїнової кислоти є її окиснення у мітохондріях, на тлі індукції енергетичних процесів вікасолем та зростаючої м'язової активності. Вміст лінолевої кислоти в СМ дослідної групи був на 22,9 % меншим на 21-у добу, та на 26,5 % більшим на 35-у добу експерименту. Значне зниження вмісту лінолевої кислоти (на 97,3 %) порівняно з контролем встановлено на 28-у добу. Найбільший вміст арахідонової кислоти, що на 40,6 % більший, ніж у контролі, спостерігали на початку дослідження. Застосування вікасолу призвело до зростання вмісту ДПК на 21-шу (на 28,5 %) і 35-ту добу (на 59,3 %) порівняно з контролем. Водночас у дослідній групі вміст ДГК на 28-му і 35-ту добу збільшився на 58,9 і 37,6 % порівняно з контролем.

Таблиця 5

Жирнокислотний склад ліпідів скелетних м'язів гусенят контрольної і дослідної груп (% загальної кількості жирних кислот; N – ненасиченість, ммоль/г, M±m, n=5)

Код жирної кислоти	Контроль			Дослід		
	21	28	35	21	28	35
(18:1)	26,02±1,30	27,70±1,39	32,34±1,62	27,67±1,38	29,05±1,45	25,49±1,28*
(18:2)	17,31±0,87	14,93±0,75	12,32±0,62	14,12±0,71*	13,71±0,69	15,58±0,78*
(18:3)	0,37±0,02	0,81±0,04	0,54±0,03	0,49±0,03*	0,41±0,02*	0,86±0,04*
(20:4)	6,98±0,35	11,46±0,57	7,75±0,39	9,81±0,49*	13,87±0,69*	8,57±0,43
(22:5)	0,52±0,03	0,31±0,02	0,41±0,02	0,66±0,03*	0,32±0,02	0,65±0,03*
(22:6)	0,46±0,02	0,30±0,02	0,31±0,02	0,47±0,02	0,48±0,02*	0,43±0,02*
Вміст ННЖК	55,66±2,78	61,43±3,07	57,53±2,88	57,76±2,89	62,15±3,11	58,62±2,93
ΣN	348,8±17,4	407,7±20,4	341,6±17,1	373,3±18,7	422,2±21,1	374,7±18,7

У м'язових тканинах шлунку вікасол викликав різноспрямовані зміни: на 21-шу добу підвищувався вміст пальмітоолеїнової, лінолевої, ДГК і знижувався ліноленової кислот (табл. 6). Також зменшився вміст арахідонової кислоти на 29,0 % (21-а доба), що може бути зв'язано з її перетворенням за участю ензимів на ейкозаноїди.

Таблиця 6

Жирнокислотний склад ліпідів м'язів шлунку гусей контрольної і дослідної груп (% загальної кількості жирних кислот; N – ненасиченість, ммоль/г, M±m, n=5)

Код жирної кислоти	Контроль			Дослід		
	21	28	35	21	28	35
(16:1)	0,744±0,04	1,59±0,08	1,155±0,06	0,861±0,04	0,836±0,04*	1,03±0,05
(18:2)	10,30±0,52	10,61±0,53	10,52±0,53	13,48±0,67*	9,74±0,49	7,89±0,40*
(18:3)	0,32±0,02	0,30±0,01	0,36±0,02	0,16±0,01*	0,13±0,01*	0,10±0,01*
(20:4)	13,61±0,68	8,20±0,41	11,53±0,58	9,66±0,48*	9,92±0,49*	11,04±0,55
(22:6)	3,21±0,16	2,96±0,15	3,41±0,17	4,01±0,20*	4,17±0,21*	3,65±0,18
Вміст ННЖК	50,43±2,52	53,27±2,66	54,68±2,73	53,43±2,67	51,28±2,56	51,15±2,56
ΣN	399,7±20,0	357,5±17,9	401,1±20,1	399,0±19,9	377,3±18,9	375,1±18,8

Застосування вікасолу також впливало на функціонування системи антиоксидантного захисту. Найбільш чутливою до впливу вікасолу в СМ виявилась GPO, середній рівень активності якої у дослідній групі гусенят підвищився на 34,1 %. Значну різницю (в 2,4 і 1,58 рази; $p \leq 0,05$) спостерігали на 14-ту і 21-шу добу (рис. 9). На 24,3 % вищою була GPO- активність у міокарді дослідної групи за весь період експерименту, а в шлунку активність цього ензиму за впливу вікасолу змінювалася на 14-ту і 21-шу добу (в 2,8 і 2,7 рази порівняно з контрольною групою; $p \leq 0,05$).

Більш виражені зміни САТ-активності СМ гусей дослідної групи виявлено на 28- му (зниження на 41,9 % ($p \leq 0,05$)) і 35-ту добу (зростання відносно контрольного показника на 76,3 % ($p \leq 0,05$); рис. 10). У міокарді 21-добових гусей дослідної групи

встановлено на 20,9 % ($p \leq 0,05$) вищу САТ-активність, в інших проміжках онтогенезу вірогідних відмінностей цього показника дослідної і контрольної груп не спостерігали. У шлунку активність цього ензиму за використання вікасолу на 14-ту і 21-шу доби експериментів була в 2,5 і 2,0 разу ($p \leq 0,05$) вища в дослідній групі.

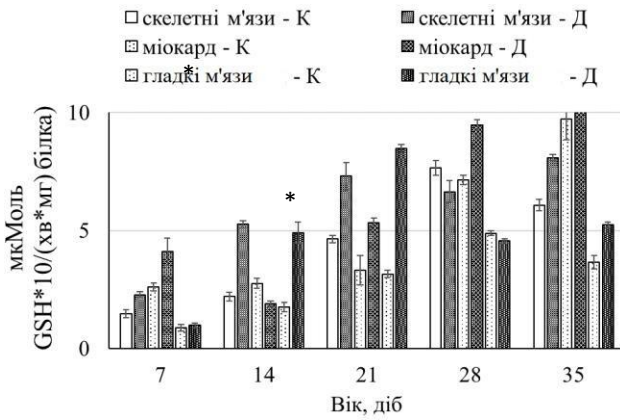


Рис. 9. Зміни GPO-активності у м'язових тканинах гусей ($M \pm m$, $n=5$). Примітка. Тут і далі К – контрольна та Д – дослідна групи.

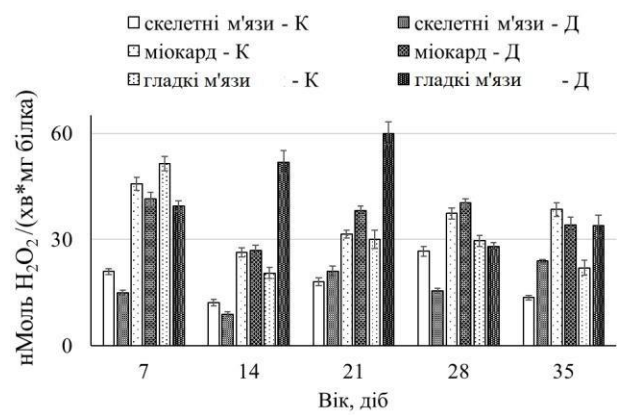


Рис. 10. Зміни САТ-активності у м'язових тканинах гусей ($M \pm m$, $n=5$).

Середній рівень SOD-активності у СМ гусенят за дії вікасолу вірогідно не змінювався (рис. 11). У міокарді середній рівень SOD-активності не відрізнявся між групами, так само як і коефіцієнт варіації, який становив 22,0 %. SOD-активність шлунку гусей дослідної групи на 7-му, 14-ту і 21-шу доби в 1,75, 2,03 і 2,11 разу ($p \leq 0,05$) перевищувала відповідний показник контрольної групи. Утім упродовж двох останніх тижнів експерименту SOD-активність шлунку гусей дослідної групи була нижчою у 2,7 разу ($p \leq 0,05$) і 1,3 разу ($p \leq 0,05$) для 28- і 35-добових гусей.

K_{AOA} СМ дослідної групи був на 9,5 % більшим за середні значення відповідного показника контрольної групи тварин (рис. 12). У міокарді за дії вікасолу підвищувалася антиоксидантна активність порівняно з контролем на 12,5 % ($p \leq 0,05$).

Оскільки вікасол здатний прискорювати швидкість транспорту електронів у дихальному ланцюгу, то активність дегідрогеназ ЦТК також змінюватиметься.

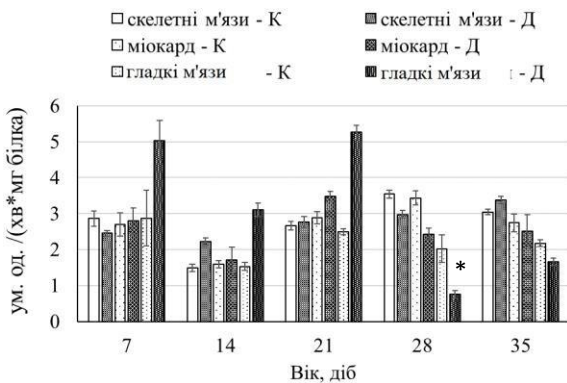


Рис. 11. Зміни SOD-активності у м'язових тканинах гусей ($M \pm m$, $n=5$).

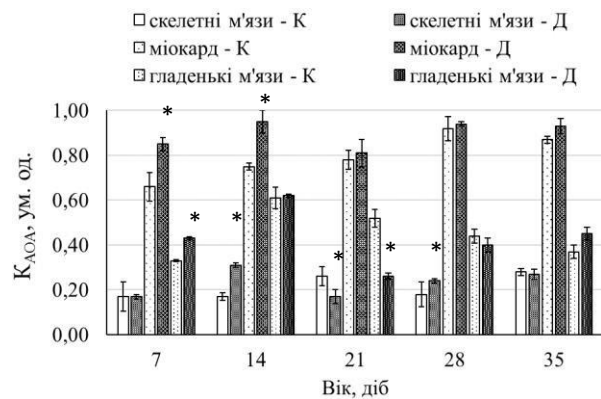


Рис. 12. K_{AOA} у м'язових тканинах гусей залежно від періоду онтогенезу ($M \pm m$, $n=5$).

SD-активність скелетних м'язів (рис. 13) у перші 3 тижні та на 35-ту добу застосування вікасолу змінювалася. Зокрема на 7-му і 21-шу добу цей показник був на 20,8 і 28,8 % ($p \leq 0,05$) нижчий за контроль, а на 14-ту добу спостерігали більш значне його підвищення – на 42,3 % ($p \leq 0,05$). Натомість у міокарді та шлунку активність ензиму підвищувалася з 14-ї доби. У міокарді значне зростання на 48,3; 92,8 і 43,8 % ($p \leq 0,05$) фіксували на 14-ту, 28-му і 35-ту добу онтогенезу, а в шлунку – на 14-ту, 21-шу, 28-му і 35-ту доби з максимальною різницею в 3,6 разу ($p \leq 0,05$) на 21-шу добу. Таке підвищення активності ензиму може відбуватися за рахунок того, що цей ензим входить до складу другого комплексу ланцюга транспорту електронів.

Застосування вікасолу призвело до зниження 2-OGD-активності в СМ на 25,5 % ($p \leq 0,05$) через п'ять тижнів. Водночас у міокарді відмічене підвищення активності цього ензиму в 2,8 разу ($p \leq 0,05$; рис. 14). Для шлунку найбільше підвищення активності ензиму дослідної групи відбулося на 14-ту і 21-шу добу в 2,2 і 1,8 разу ($p \leq 0,05$) відповідно. Виявлені зміни можуть бути результатом підготовки організму до формування контурного пір'я, оскільки для цього періоду характерна фізіологічна напруженість, що супроводжується активацією багатьох метаболічних процесів і сигнальних шляхів.

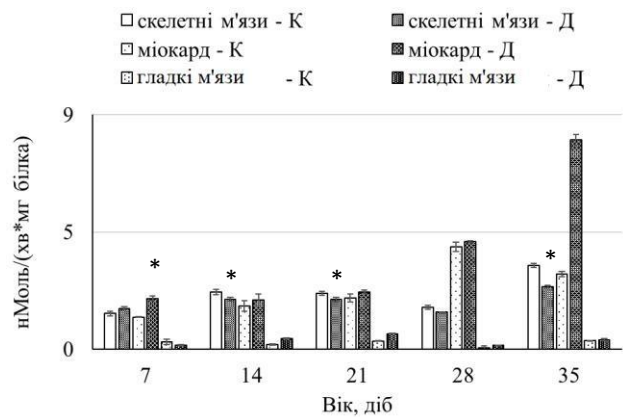
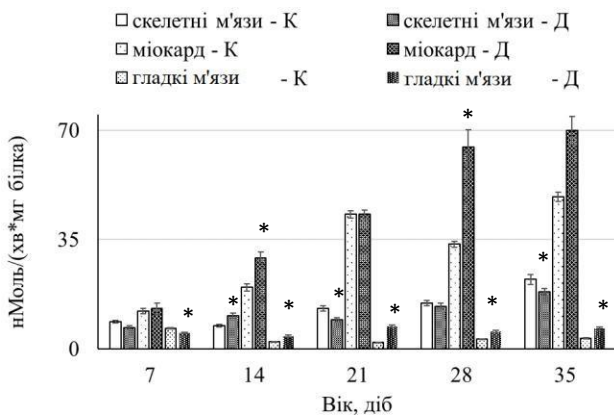


Рис. 13. SD-активність у м'язових тканинах гусей ($M \pm m$, $n=5$).

Рис. 14. 2-OGD-активність у м'язових тканинах гусей ($M \pm m$, $n=5$).

З метою уніфікації отриманих даних у більш наочному вигляді застосовано метод рангового кореляційного та кластерного аналізу. У результаті статистичної обробки даних експериментів встановлено, що за введення в організм гусей вікасолу підвищується рівень узгодженості досліджених показників в СМ і міокарді. Це підтверджує мобілізацію редокс-системи організму гусей, як одного із високоорганізованих комплексів, головною функцією якого є регуляція окисно-відновних процесів у організмі на фізіологічному рівні. У шлунку, навпаки, високий рівень узгодженості показників спостерігався у контрольній групі птиці, що підтверджується також результатами на більш ранніх стадіях онтогенезу. Застосування вікасолу призводило до зниження узгодженості показників у м'язах шлунку, однак у цій тканині реалізуються альтернативні механізми підвищення стійкості редокс-системи, що забезпечується підвищенням середнього рівня активності як ензимів енергетичного обміну, так і антиоксидантного захисту

(SD – на 63,9 %, 2-OGD – на 43,5 %, GPO – на 68,3 %, CAT – на 38,8 %, SOD – на 42,3 % ($p \leq 0,05$)).

Аналіз морфометричних показників гусей при застосуванні вікасолу дозволив виявити його анаболічний вплив на середні показники маси і середньодобовий приріст гусей дослідної групи порівняно з контрольною в цілому впродовж дослідження, хоча на заключному етапі дослідження було виявлено уповільнення інтенсивності росту (табл. 7).

Таблиця 7

**Показники інтенсивності росту гусенят контрольної та дослідної груп:
М – середня маса, ΔM – середньодобовий приріст маси, г ($M \pm m$, $n=5$)**

Вік, діб	Контроль		Дослід	
	М	ΔM	М	ΔM
1	88,2 \pm 2,3	-	88,2 \pm 2,3	-
7	195,3 \pm 8,0	15,3	217,3 \pm 16,5	18,4
14	486,0 \pm 34,0	41,5	540,3 \pm 14,2	46,1
21	964,3 \pm 34,3	68,3	1166,7 \pm 13,8*	89,5
28	1237,7 \pm 44,3	39,1	1490,7 \pm 26,2*	46,3
35	1713,0 \pm 25,5	67,9	1850,3 \pm 40,8*	51,4

Результати досліджень дають підставу вважати, що вікасол може знайти використання при його вживанні гусенят з метою стимуляції їх росту і розвитку.

ВИСНОВКИ

На основі теоретичного узагальнення та аналізу власних експериментальних досліджень встановлено основні закономірності функціонування редокс системи м'язових тканин гусей в ембріональному і ранньому постнатальному періодах. Обґрунтовано та експериментально доведено доцільність перорального введення вікасолу гусенят у дозі 0,7 мг/кг маси тіла, що активує редокс систему досліджуваних тканин та стимулює ріст і розвиток гусенят.

1. Вперше встановлено, що перехід від гіпоксії до гіпероксії в гусей супроводжувався підвищенням сукцинатдегідрогеназної та 2-оксоглутарат-дегідрогеназної активності у всіх м'язових тканинах. Значне підвищення активності виявлено для скелетної м'язової тканини (в 3,7 і 4,0 разу для SD- і 2-OGD відповідно). За постнатальної адаптації SD-активність досліджуваних тканин стабілізувалась.

2. Найвищий рівень супероксиддисмутазної активності в міокарді і скелетних м'язах констатовано в 22-добових ембріонів, а в шлунку вже на 14-ту добу. Каталазна активність у всіх тканинах була найвищою на початку ембріогенезу. Рівень K_{AOA} скелетних м'язів і шлунку при переході до постнатального періоду підвищувався до 7-ї доби, у той час як K_{AOA} міокарду в цей період знижувався, а надалі зростає.

3. Встановлено зниження (на 18,1 %) рівня ненасиченості ліпідів міокарду на 28-й день ембріогенезу під час гіпероксії початку атмосферного дихання. У

скелетних м'язах зниження рівня ненасиченості ліпідів на 10,1 % спостерігали на початку постнатального періоду, а в м'язах шлунку – на 7-му добу постнатального онтогенезу (на 19,8 %).

4. За допомогою кореляційного аналізу доведено, що саме у м'язовій тканині шлунку гусей формування адаптивної відповіді на оксидативний стрес відбувається на тлі узгодженого функціонування досліджених компонентів, що підтверджується найбільшою кількістю достовірних кореляційних зв'язків цих показників. В інших тканинах узгодженість змін спостерігали лише між окремими компонентами дослідженої системи.

5. Показано, що введення гусенятam вікасолу *per os* сприяє підвищенню 2-OGD- і SD-активності у всіх типах м'язової тканини на 14-ту добу постнатального онтогенезу. У тканинах шлунку та міокарду встановлено підвищення SD- активності з 14-ї до 35-ї доби онтогенезу за дії вікасолу.

6. Продемонстровано підвищення активності досліджених ензимів антиоксидантного захисту за дії вікасолу у міокарді та гладких м'язах шлунку гусей на 21-шу добу онтогенезу. Наприкінці експерименту у всіх м'язових тканинах за дії вікасолу зростала глутатіонпероксидазна активність, у той час як супероксиддисмутаза і каталазна активності лише у скелетних м'язах. За впливу вікасолу до 14-ї доби спостерігали підвищення K_{AOA} досліджених тканин. З 21-ї доби цей показник знизився у скелетних м'язах і шлунку, з подальшим відновленням рівня антиоксидантної активності всіх тканин.

7. Виявлено, що застосування вікасолу сприяло достовірному підвищенню вмісту незамінних лінолевої, ліноленової та докозагексаєнової кислот у міокарді і скелетних м'язах на 35-ту добу онтогенезу. У шлунку в цей період вміст лінолевої та ліноленової кислот знизився на 25,0 і 72,2 %.

8. Для м'язових тканин гусей встановлено тканинноспецифічний вплив вікасолу на характер взаємодії показників дослідженої редокс системи, який залежить як від типу м'язової тканини, так і від періоду онтогенезу. У скелетній м'язовій тканині та міокарді застосування препарату спричинило підвищення кількості достовірних кореляційних зв'язків між показниками, у гладкій м'язовій тканині – їх зменшення відносно контрольної групи птиці.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

У закордонних виданнях, які включені до наукометричних баз

1. Yakoviiichuk O., Danchenko O., Kurtyak B., Nikolaeva Yu., Fedorko A., Halko T. Ontogenetic features of redox reactions in the myocardium of geese. *Biologija*. 2018. 64, №4. С. 259–266. doi:10.6001/biologija.v64i4.3898 (Web of Science: zoological record) (*Дисертант провів експериментальні дослідження по визначенню жирнокислотного складу тканин, та активності ензимів. Брав участь в обробці та аналізі отриманих даних, написав статтю*)

Публікації у наукових фахових виданнях України, які включені до міжнародних наукометричних баз

2. Яковійчук О.В., Бугонько І.Ю., Голубев М.І., Данченко О.О. Специфічність функціонування дегідрогеназ циклу Кребса і антиоксидантних

ферментів м'язових тканин гусей в умовах гіпо- та гіпероксії. Наукові доповіді НУБіП України. 2016. 63. Режим доступу: <http://journals.nubip.edu.ua/index.php/Dopovid/article/view/7556/7270> (Дисертант особисто розробив програму експерименту і провів експериментальні дослідження по визначенню активності ензимів, написав статтю)

3. Яковійчук О.В., Данченко О.О., Рубан Г.В., Федорко А.С., Ніколаєва Ю.В. Особливості підтримки балансу окисно-відновних реакцій в тканинах гусей наприкінці ембріонального та в ранньому постнатальному періоді онтогенезу. Вісник Запорізького національного університету. Біологічні науки. 2017. 1. 106–114. (Дисертант особисто розробив програму експерименту і провів експериментальні дослідження по визначенню жирнокислотного складу, активності ензимів та вмісту продуктів ліпопероксидації, провів математичну обробку результатів, написав статтю)

4. Яковійчук О.В., Данченко О.О., Данченко М.М., Федорко А.С., Гапоненко Т.М. Вплив вікасолу на активність дегідрогеназ циклу Кребса та стан системи антиоксидантного захисту м'язів шлунка гусей. Біоресурси і природокористування. 2019. 11, № 5-6. С. 15–24. doi: <http://dx.doi.org/10.31548/bio2019.05.002> (Дисертант провів експериментальні дослідження з визначення активності ензимів, вмісту продуктів ліпопероксидації, статистично опрацював отримані результати, написав статтю)

5. Яковійчук О.В., Данченко О.О., Данченко М.М., Федорко А.С., Кулик І.О. Жирнокислотний склад міокарду гусей за дії вікасолу. Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол. 2019. 77, №3. С. 32–38. doi: <https://doi.org/10.25128/2078-2357.19.3.4> (Дисертант провів експериментальні дослідження з визначення жирнокислотного складу ліпідів тканин, написав статтю)

6. Яковійчук О.В., Данченко О.О., Данченко М.М., Федорко А.С., Гапоненко Т.М. Вплив вікасолу на окисно-відновні процеси міокарду гусей. Питання біоіндикації та екології. 2019. 24, №1. С. 133–144. doi: <https://doi.org/10.26661/2312-2056/2019-24/1-11> (Дисертант провів експериментальні дослідження з визначення активності ензимів, вмісту продуктів ліпопероксидації, статистично опрацював отримані результати, написав статтю)

Публікації, які додатково відображають наукові результати

7. Яковійчук О.В., Рубан Г.В., Данченко О.О. Вплив розчину вікасолу на стан окисно-відновних процесів у посмугованих м'язах гусей у постнатальному онтогенезі. Технологія виробництва та переробки продуктів тваринництва. 2017. 134, №1-2. С. 109–116. (Дисертант провів експериментальні дослідження по визначенню вмісту продуктів ліпопероксидації, активності антиоксидантних ензимів, та дегідрогеназ циклу Кребса, статистично опрацював отримані результати, написав статтю)

Список публікацій, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації

8. Яковійчук О. В., Дзюба В.О., Здоровцева Л.М., Данченко О.О. Активність дегідрогеназ циклу Кребса у м'язовій тканині гусей в ембріональному та ранньому постнатальному періодах онтогенезу. Психофізіологічні та вісцеральні функції в нормі і патології: Тези доп. VII міжнар. наук. конф., присвяченої 180-річчю Київського національного університету імені Тараса Шевченка та

120-річчю від дня народження А. І. Ємченка (м. Київ, 7-9 жовтня 2014 р.). Київ, 2014. С. 177. *(Дисертант провів експериментальні дослідження по визначенню активності ензимів. Брав участь в обробці та аналізі отриманих даних, написав статтю)*

9. Яковійчук О. В., Данченко О.О. Активність дегідрогеназ циклу Кребса і антиоксидантних ферментів у м'язовій тканині гусей в умовах гіпо- і гіпероксії. Актуальні проблеми біохімії та біотехнології: зб. тез. Київ, 2015. С. 70. *(Дисертант провів експериментальні дослідження по визначенню активності ензимів. Провів статистичний аналіз отриманих даних, написав статтю)*

10. Яковійчук О. В., Бугонько І.Ю. Зв'язок метаболізму жирних кислот із процесами енергетичного обміну і пероксидного окиснення у м'язовій тканині гусей в умовах гіпо- та гіпероксії. The Ukrainian biochemical journal. 2016. 88, № 4. С. 128. *(Дисертант провів експериментальні дослідження по визначенню вмісту продуктів ліпопероксидації, активності ензимів, та жирнокислотного складу тканин, статистично опрацював отримані результати, написав статтю)*

11. Яковійчук О. В., Бугонько І.Ю., Данченко М.М., Данченко О.О. Особливості змін жирнокислотного складу міокарду як субстрату окисних процесів у гусей в умовах гіпо- та гіпероксії. II міжнародна заочна наук.-практ. конференція «Актуальні питання біологічної науки»: зб. ст. Ніжин, 2016. С. 132–134. *(Дисертант провів експериментальні дослідження по визначенню жирнокислотного складу, статистично опрацював результати, написав статтю)*

12. Яковійчук О. В., Данченко О.О., Шатохіна О.В., Дзюба В.О. Активність ферментів антиоксидантного захисту у м'язових тканинах гусей в онтогенезі та за дії розчину вітаміну К₃. Зб. наук. праць VIII Всеукраїнської науково-практичної конференції з міжнародною участю «Біологічні дослідження-2017». Житомир, 2017. С. 278–279. *(Дисертант провів експериментальні дослідження по визначенню активності ензимів, статистично опрацював результати, написав статтю)*

13. Яковійчук О. В., Бугонько І.Ю., Данченко О.О., Майборода Д.О., Дзюба В.О. Активність сукцинатдегідрогенази та 2-оксоглутаратдегідрогенази у м'язових тканинах гусей за дії розчину менадіону в період раннього постнатального онтогенезу. III міжнародна заочна науково-практична конференція «Актуальні питання біологічної науки»: зб. ст. Ніжин, 2017. С. 103–105. *(Дисертант провів експериментальні дослідження по визначенню активності дегідрогеназ циклу Кребса, статистично опрацював отримані результати, написав статтю)*

14. Яковійчук О.В., Майборода Д.О., Дзюба В.О., Умерова А.К., Данченко О.О. Активність деяких ензимів циклу Кребса у гладкій м'язовій тканині шлунка гусей за дії розчину менадіону. Сучасний світ як результат антропогенної діяльності: зб. матеріалів конф. Мелітополь, 2017. С. 97–99. *(Дисертант провів експериментальні дослідження по визначенню активності дегідрогеназ циклу Кребса, статистично опрацював отримані результати, написав статтю)*

15. Яковійчук О. В., Данченко О.О., Дзюба В.О. Пероксидне окиснення ліпідів у м'язовій тканині гусей за дії вітаміну К₃. IV міжнар. заочна наук.-практ. конференція «Актуальні питання біологічної науки»: зб. ст. Ніжин, 2018. С. 80–83. *(Дисертант провів експериментальні дослідження по визначенню вмісту продуктів*

ліпопероксидації, статистично опрацював отримані результати, написав статтю)

16. Yakoviiichuk O., Danchenko O., Fedorko A., Nikolaeva Yu., Halko T. Ontogenetic features of redox reactions in the myocardium geese. 2ND International Conference «Smart Bio» 03-05 may: Abstract book. Kaunas, 2018. P. 64. *(Дисертант провів експериментальні дослідження по визначенню жирнокислотного складу тканин, та активності ензимів. Брав участь в обробці та аналізі отриманих даних, написав статтю)*

17. Яковійчук О.В., Данченко О.О., Дзюба В.О., Бех В.О., Савощенко Т.В., Бабан В.М., Міліч В.М. Вплив вікасолу на жирнокислотний склад міокарда гусей. зб. матеріалів II Всеукр. наук. інтернет-конф. з міжнародною участю «Сучасний світ як результат антропогенної діяльності», присвяченої 95-річчю Мелітопольського державного педагогічного університету імені Богдана Хмельницького. Мелітополь, 2018. С. 108–112. *(Дисертант провів експериментальні дослідження по визначенню жирнокислотного складу, статистично опрацював результати, написав статтю)*

АНОТАЦІЇ

Яковійчук О.В. Окисно-відновні процеси та жирнокислотний склад м'язових тканин гусей в онтогенезі та за дії вікасолу. – Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.04 – біохімія. Інститут біології тварин НААН, Львів, 2020.

Дисертація присвячена комплексному дослідженню окисно-відновних процесів, активності основних ензимів енергетичного обміну, а також змін жирнокислотного складу м'язових тканин гусей впродовж онтогенезу та за дії вікасолу. У результаті досліджень було встановлено зміни прооксидантно-антиоксидантного балансу у м'язових тканинах, значні зміни у дегідрогеназній активності циклу Кребса та жирнокислотного складу, а також накопичення продуктів пероксидного окиснення ліпідів у фізіологічно напружених періодах онтогенезу. Окрім того, було оцінено вплив вікасолу на досліджувані процеси у неонатальний період онтогенезу.

Доведено, що особливо у гладкій м'язовій тканині шлунку птиці формування адаптивної відповіді на окисний стрес відбувається на тлі узгодженого функціонування досліджуваних показників, в інших тканинах даний рівень нижче.

Статистичний аналіз отриманих результатів свідчить про підвищення рівня узгодженості між параметрами важливих метаболічних процесів у міокарді та скелетних м'язах гусей за дії вікасолу. Для м'язів шлунку, навпаки, за дії вікасолу рівень узгодженості знижувався.

Ключові слова: вікасол, гуси, онтогенез, система антиоксидантного захисту, жирні кислоти, окисно-відновні процеси, дегідрогенази, міокард, гладкі м'язи шлунку, скелетні м'язи.

Яковейчук А.В. Окислительно-восстановительные процессы и жирнокислотный состав мышечных тканей гусей в онтогенезе и при воздействии викасола. – Рукопись.

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.04. – биохимия. – Институт биологии животных НААН, Львов, 2020.

Работа посвящена комплексному изучению механизмов протекания окислительно-восстановительных и энергетических процессов, а также вкладу изменений в жирнокислотный состав в мышечных тканях гусей в онтогенезе и при их коррекции викасолом. В работе исследовано функционирование системы антиоксидантной защиты, дегидрогеназ цикла Кребса, жирнокислотного состава и накопления продуктов пероксидного окисления липидов в физиологически напряженные периоды онтогенеза, и при воздействии викасола в неонатальный период онтогенеза.

Доказано, что именно в гладкой мышечной ткани желудка птицы формирование адаптивного ответа на оксидативный стресс происходит на фоне согласованного функционирования исследуемых показателей, в других тканях данный уровень ниже.

Статистический анализ полученных результатов свидетельствует о повышении уровня согласованности между параметрами важных метаболических процессов в миокарде и скелетных мышцах гусей при действии викасола. Для мышц желудка, наоборот, при воздействии викасола уровень согласованности снижался.

Ключевые слова: викасол, гуси, онтогенез, система антиоксидантной защиты, жирные кислоты, окислительно-восстановительные процессы, дегидрогеназы, миокард, мышцы желудка, скелетные мышцы.

Yakoviichuk O.V. Oxidation-reduction processes and fatty acid composition in muscle tissue of geese in ontogenesis and under conditions of vicasol. – Manuscript.

The thesis for candidate of biological sciences degree, specialty 03.00.04. – biochemistry. – Institute of Animal Biology, NAAS, Lviv, 2020.

The dissertation is devoted to research of oxidation-reduction processes, the activity of key enzymes of energetic processes and alterations of fatty acid composition in the muscle tissues of geese during ontogenesis and under their correction by vicasol. As a result of the studies it was found a change of prooxidant-antioxidant balance in muscle tissues, significant alterations in the dehydrogenase activities of Krebs' cycle and the fatty acid composition and accumulation of peroxide oxidation products of lipids in physiologically stressed periods of ontogenesis. Moreover, it was also estimated effect of vicasol in postnatal ontogenesis.

It was found that during ontogenesis the level of the Krebs cycle dehydrogenases activity of muscle tissues increased, which depends of tissues oxygen consumption level. The average level of activity of succinate dehydrogenase and 2-oxoglutarate dehydrogenase of the myocardium is higher than the corresponding parameters of skeletal

muscles and muscles of the stomach. The transition to pulmonary respiration was also accompanied by the highest activity of these enzymes in the myocardium.

The activity of enzymes of the antioxidant defense system of prenatal period changed, the activity of glutathione peroxidase in skeletal muscles did not change in the myocardium, and gradually decreased in smooth muscle tissue. During the transition to postnatal development, an increase in the activity of enzyme in the myocardium by 75.0 % and 2.3 times in the muscle tissue of the stomach, with a constant level in skeletal muscles. Catalase activity during this period decreased in gastric smooth muscles and skeletal muscles. For superoxide dismutase, an increase in activity in gastric smooth muscle tissue at the end of embryonic development was found. At the end of embryogenesis, a significant decrease in myocardial lipid unsaturation (by 25.6%) was established. In the stomach and skeletal muscles, a significant decrease in this indicator (by 35.9 and 18.0%, respectively) was observed during the postnatal adaptation of geese.

It is proved that especially in the smooth muscle tissue where the formation of adaptive response to oxidative stress was occurred due to coordinated functioning of the investigated parameters; however, in other tissues this adaptive response was insignificant.

The usage of vicasol *per os* to geese caused an increase in the average activity of dehydrogenases in the myocardium and smooth muscles of the stomach, in skeletal muscles, on the contrary, a decrease in their activity. The average activity of all studied antioxidant defense enzymes in the stomach muscles was increased by vicasol. In the myocardium and skeletal muscle tissue, an increase in the average level of activity was observed only for glutathione peroxidase. The level of K_{AOA} in the myocardium and skeletal muscles was increased by vicasol, but in the muscles of the stomach it was not changed. After vicasol usage it was observed an increase in fatty acids lipid unsaturation in skeletal muscles, while in the muscles of the stomach - slight decrease not only the content but also total lipids unsaturation. Vicasol administration led to increase these parameters in the myocardium, while in skeletal muscles they didn't altered.

According to the statistical analysis of the obtained data in the muscle tissues of geese of experimental groups, an increase in the level of interdependence between investigated parameters of important metabolic processes was established. For stomach muscles, contrary, under the influence of vicasol such interdependence was negligible.

Key words: vicasol, geese, ontogenesis, antioxidant defense system, fatty acids, oxidation-reduction processes, dehydrogenases, myocardium, stomach muscle, skeletal muscle.