



УДК 57.023

ОЦЕНКА СТАТУСА РЫБ ПО ОТНОШЕНИЮ К СОЛЕННОСТИ СРЕДЫ НА ОСНОВЕ ТИПОВ ОСМОТИЧЕСКОЙ И ИОННОЙ РЕГУЛЯЦИИ

В.И. Мартемьянов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, 152742 Борок, Ярославская обл., Россия; e-mail: martem@ibiv.yaroslavl.ru

РЕЗЮМЕ

На основе собственных и литературных данных по типам осмотической и ионной регуляции предлагаются физиологические критерии для оценки статуса рыб по отношению к солености среды.

Ключевые слова: морские, пресноводные, эвригалинные рыбы, осмотическая, ионная регуляция, соленость

ESTIMATION OF THE STATUS OF FISHES IN RELATION TO SALINITY OF ENVIRONMENT ON THE BASIS OF TYPES OF OSMOTIC AND IONIC REGULATION

V.I. Martemyanov

Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Yaroslavl Province, Russia; e-mail: martem@ibiv.yaroslavl.ru

ABSTRACT

On the basis of own and literary data as osmotic and ionic regulation physiological criteria for an estimation of the status of fishes in relation to salinity of environment are offered.

Key words: sea, freshwater, euryhaline fishes, osmotic, ionic regulation, salinity

ВВЕДЕНИЕ

По отношению к солености рыб делят на 3 основные группы, каждая из которых обитает в определенных диапазонах. Показано, что интервалы солености 5–8 г/л для океанических вод (Хлебович, 1962; 1974; 1989), 7–11 г/л каспийской и 8–13 г/л аральской воды (Аладин, 1988; 1989) являются критическими диапазонами для пресноводной и морской фауны. Такие диапазоны солености наблюдаются в ряде морей: Черное, Азовское, Каспийское, Балтийское и другие, где происходит совместное обитание пресноводной, морской и эвригалинной ихтиофауны.

Возникает проблема оценки статуса видов, обитающих в критических диапазонах солености. Особенно это актуально в связи с тем, что из таких мест часто осуществляется экспансия того или иного вида в пресноводные водоемы. Так, тюлька *Chupeonella cultriventris* Normann и бычок-цуцик *Proterorhinus marmoratus* Pallas (исходные обитатели Каспийского, Азовского, Черного моря и эстуарий рек этих бассейнов) заселили в настоящее время многие пресноводные водоемы Восточной Европы, каскад волжских водохранилищ, включая Рыбинское водохранилище. При этом статус рыб по отношению к солености устанавливаются, как правило, по экологическим характеристикам

на основе образа жизни животных. Полагая, что исходные популяции живут в морях, а затем расселяются в пресноводные водоемы, вселенцам присваивается эвригалинный статус. Пресноводные, морские и эвригалинные рыбы существенным образом отличаются типом осмотической и ионной регуляции.

Цель настоящего сообщения – представить на основе собственных и литературных данных физиологические критерии, позволяющие оценивать статус (происхождение) рыб по отношению к солености среды на основе типа осмотической и ионной регуляции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы собственные данные (Мартемьянов и Борисовская, 2012) по карпу *Cyprinus carpio* L. и бычку-цуцику *Proterorhinus marmoratus* Pallas, а также литературные результаты по морскому черному окуню *Sebastes schlegeli* Hildendorf (Jeon et al., 2010) и эвригалинной радужной форели *Salmo gairdneri* Walbaum (Rao, 1969; Eddy and Bath, 1979). Осмотическую концентрацию внутренней среды рыб выражают, как правило, в мосм/л, а содержание натрия – в ммоль/л. Соленость внешней среды выражают в ‰ или г/л. Сравнивать между собой внутреннюю и внешнюю среду можно только в одних размерностях. При перерасчете солености из ‰ или г/л в мосм/л или ммоль/л пользовались таблицей изоосмотических концентраций различных сред, опубликованной в монографии В.В. Хлебовича (1974).

КРИТЕРИИ ПРЕСНОВОДНОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ

Содержание различных ионов во внутренней среде пресноводных рыб существенно выше, чем в пресной воде. В силу этого обстоятельства между протекающей в жабрах кровью и внешней средой создаются осмотический и ионные градиенты, в результате чего вода из внешней среды по осмотическому градиенту устремляется через однослойный высокопроницаемый дыхательный эпителий жабр в кровь, создавая водную нагрузку на организм (стремление к увеличению объема крови и разжижению ее компонентов). Ионные градиенты способствуют потере электролитов из

крови во внешнюю среду. Чтобы предотвратить обводнение организма, избыток воды выводится почкой (Гинецинский, 1964). Потеря электролитов из организма пресноводных рыб компенсируется за счет ионных насосов жаберного эпителия, которые осуществляют активный транспорт натрия, калия, кальция, магния, хлора из внешней среды в кровь, сопряженный с удалением из организма ионов аммония, водорода, бикарбоната (Виноградов, 2000). В результате согласованной работы почек и ионных насосов объем воды и содержание ионов во внутренней среде и клеточной жидкости организма регулируются при постоянных условиях на стабильных уровнях.

У пресноводных рыб в диапазоне солености «пресная вода – 6 г/л» содержание натрия в плазме крови поддерживается у карпа (рис. 1, А) и бычка-цуцика (рис. 1, В) на определенном постоянном уровне. Повышение солености выше 6 г/л сопровождалось увеличением содержания натрия в плазме крови карпов и бычков-цуциков. Такая реакция пресноводных рыб на повышенные концентрации ионов натрия в воде связана с особенностями водного обмена. Содержание солей, особенно хлористого натрия, в плазме крови существенно выше, чем в пресной воде. Вследствие этого между рыбами и наружной средой создается осмотический градиент, способствующий диффузии воды внутрь организма. Ток воды (осмос) пропорционален разности общих концентраций растворенных веществ во внутренней (C_1) и внешней (C_2) среде (Проссер, 1977): $J_{осм} = AL(C_1 - C_2)RT$, где A – поверхность организма ($см^2$), через которую происходит диффузия воды, L – коэффициент осмотической проницаемости, R – газовая постоянная, T – температура.

Расчеты, проведенные на основе полученных данных, показывают, что разность концентрации ионов натрия между плазмой крови и средой снижается от 131 до 28 ммоль/л у карпа (рис. 1, С) и от 154 до 61 ммоль/л – у бычка-цуцика (рис. 1, D) при повышении солености от пресной до солоноватой воды 6 г/л NaCl. В соответствующей пропорции снижается осмотический градиент между организмом рыб и средой. Эта ситуация ведет к уменьшению диффузии воды в организм. Мерой поступающей воды в организм пресноводных животных служит объем мочи, продуцируемый почками. Показано, что при падении осмотического градиента между организмом рыб и средой до

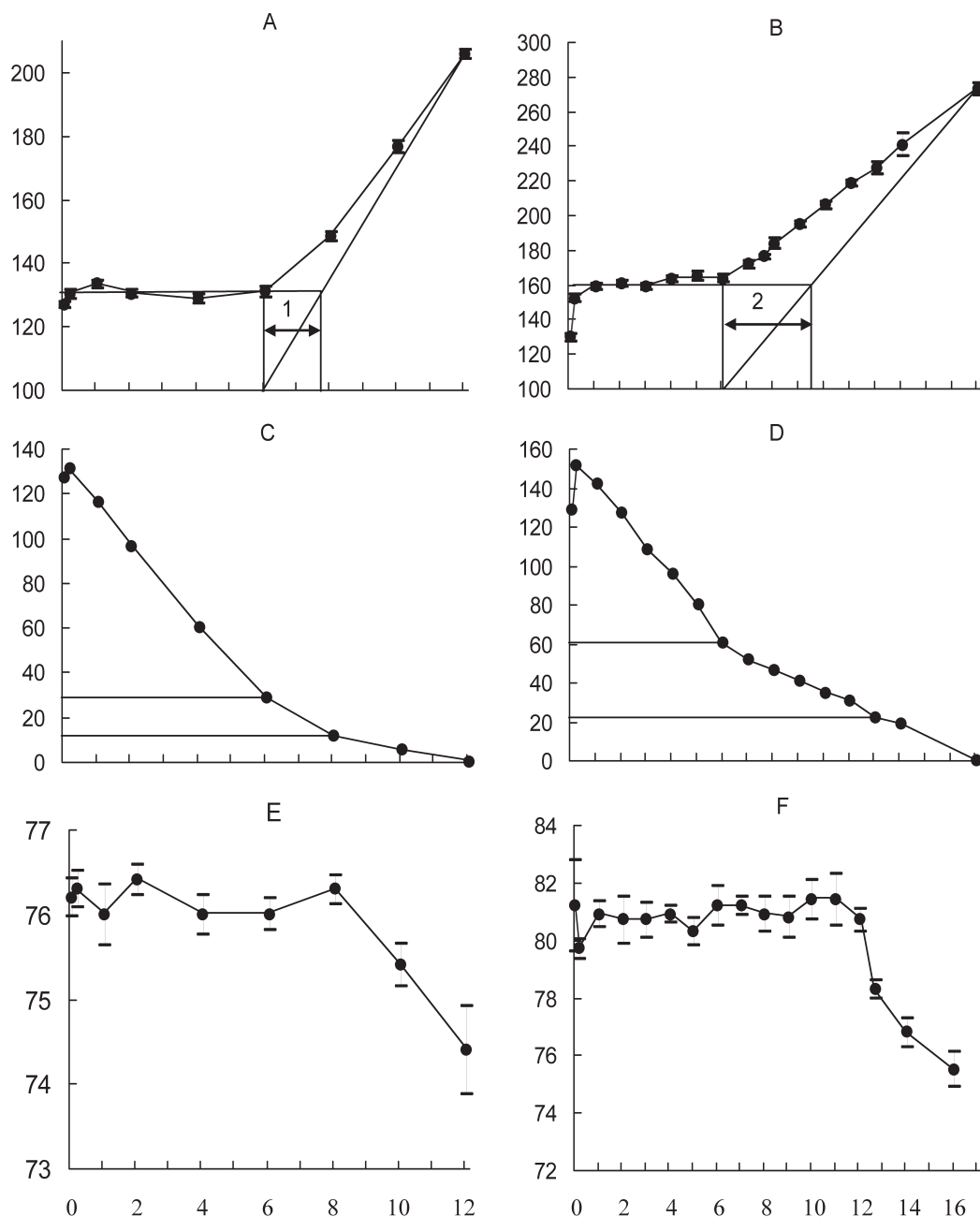


Рис. 1. Показатели водно-солевого обмена карпа и бычка-цуцика в зависимости от солености среды: *A* – содержание натрия (ммоль/л) в плазме крови карпа, *B* – содержание натрия (ммоль/л) в плазме крови бычка-цуцика, *C* – разность концентрации натрия между плазмой крови карпа и средой, *D* – разность концентрации натрия между плазмой крови бычка-цуцика и средой, *E* – содержание воды (%) в организме карпа, *F* – содержание воды (%) в организме бычка-цуцика. Здесь и далее по оси абсцисс – соленость среды, г/л (‰).

Fig. 1. Parameters of water-salt exchange of carp and tubenose goby depending on salinity of environment: *A* – the content of sodium (mmol/l) in plasma of blood of carp, *B* – the content of sodium (mmol/l) in plasma of blood of tubenose goby, *C* – difference of concentration of sodium between plasma of blood of carp and environment, *D* – difference of concentration of sodium between plasma of blood of tubenose goby and environment, *E* – the content of water (%) in an organism of carp, *F* – the content of water (%) in an organism tubenose goby. Here in after on an axis abscissa salinity of environment, g/l (‰).

минимального уровня, скорость диуреза многократно снижается (Lahlou et al., 1969; Norton and Davis, 1977; Furspan et al., 1984), однако не достигает нулевых значений. Это свидетельствует, что организм нуждается в поступлении определенного количества воды для формирования мочи, с которой выводятся продукты обмена, поэтому, чтобы обеспечить определенный осмотический градиент для притока воды в организм, карп и бычок-цуцик начинают увеличивать концентрацию натрия во внутренней среде при повышении солености выше 6 г/л.

Содержание воды в организме рыб поддерживалось на относительно постоянном уровне у карпа в диапазоне солености до 8 г/л (рис. 1, E), бычка-цуцика до 12 г/л NaCl (рис. 1, F). Разность концентрации натрия между плазмой крови рыб и внешней средой составляет 12 ммоль/л у карпа при солености 8 г/л и 23 ммоль/л у бычка-цуцика при 12 г/л NaCl. Повышение солености выше этих значений сопровождалось обезвоживанием организма. Это указывает на то, что осмотический градиент концентрации натрия для карпа ниже 12 ммоль/л, а для бычка-цуцика ниже 23 ммоль/л являются недостаточными для притока необходимого количества воды в организм, требуемой на формирование мочи. В результате на эти нужды расходуется вода организма, приводя к его обезвоживанию.

При максимальной солености 12 и 16 г/л NaCl, соответственно, у карпа и бычка-цуцика достигалось состояние изонатремии (равенства уровня натрия в плазме и среде). При равенстве концентраций ионов в плазме крови и воде осмотический градиент между организмом и средой отсутствует. В таком случае дополнительного поступления воды в организм, необходимого для формирования требуемого количества мочи, не происходит. Такая ситуация является несовместимой с жизнедеятельностью организма. Следовательно, такие солености являются предельными для данных видов рыб и несовместимыми для длительного пребывания в такой среде.

Таким образом, критерием пресноводного образа жизни является наличие типа осмотической и ионной регуляции, осуществляющего поддержание гиперосмотического и гипернионного равновесия со средой во всем интервале солености, который тот или иной вид может переносить.

КРИТЕРИИ МОРСКОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ

Содержание осмотически активных веществ во внутренней среде морских видов рыб существенно ниже, чем в морской воде. В силу этого обстоятельства организм рыб в морской воде является гипоосмотичным по отношению к внешней среде. В результате движение воды (осмос) по осмотическому градиенту направлено из организма во внешнюю среду. Небольшая часть воды выводится из организма морских рыб в виде мочи. При этом снижение солености воды вызывает у морских видов рыб усиление диуреза. Так, при перемещении *Xiphister atropurpureus* Kittlitz из морской среды в разбавленный до 10% раствор морской воды продукция мочи увеличилась в 3.3 раза (Evans, 1967).

Потери воды из организма морских рыб по осмотическому градиенту и с мочой компенсируются за счет регуляции водно-солевого обмена. В морской среде рыбы заглатывают воду. В кишечнике происходит перемещение воды в кровь вслед за ионами натрия и хлора (Evans, 1967). Избыток натрия и хлора выводится из организма в наружную среду через жабры против концентрационного градиента (Evans, 2002), а двухвалентные ионы магния, кальция и сульфата удаляются почкой (Nishimura, Imai, 1982). В результате в толерантном диапазоне солености осмотическая концентрация внутренней среды (рис. 2, A), содержание воды и различных ионов, включая натрий в плазме крови (рис. 2, B), организме и тканях морских рыб поддерживается на определенных стабильных уровнях. При этом между внутренней средой и наружной соленостью сохраняется отрицательная разность осмотической концентрации (рис. 2, C) и ионов натрия (рис. 2, D).

В зоне критической солености морские рыбы находятся в осмотическом (рис. 2, A) и ионном по натрию (рис. 2, B) равновесии со средой. При этом уменьшение солености в критическом диапазоне сопровождается пропорциональным снижением осмотической концентрации и хлористого натрия во внутренней среде рыб до тех пор, пока не достигнет минимальных значений, не совместимых с жизнедеятельностью организма. Это связано с тем, что морские рыбы не имеют структур и систем, которые осуществляли бы транспорт ионов из внешней среды пониженной солености.

Таким образом, критерием морского образа жизни является наличие структур и систем осмо-

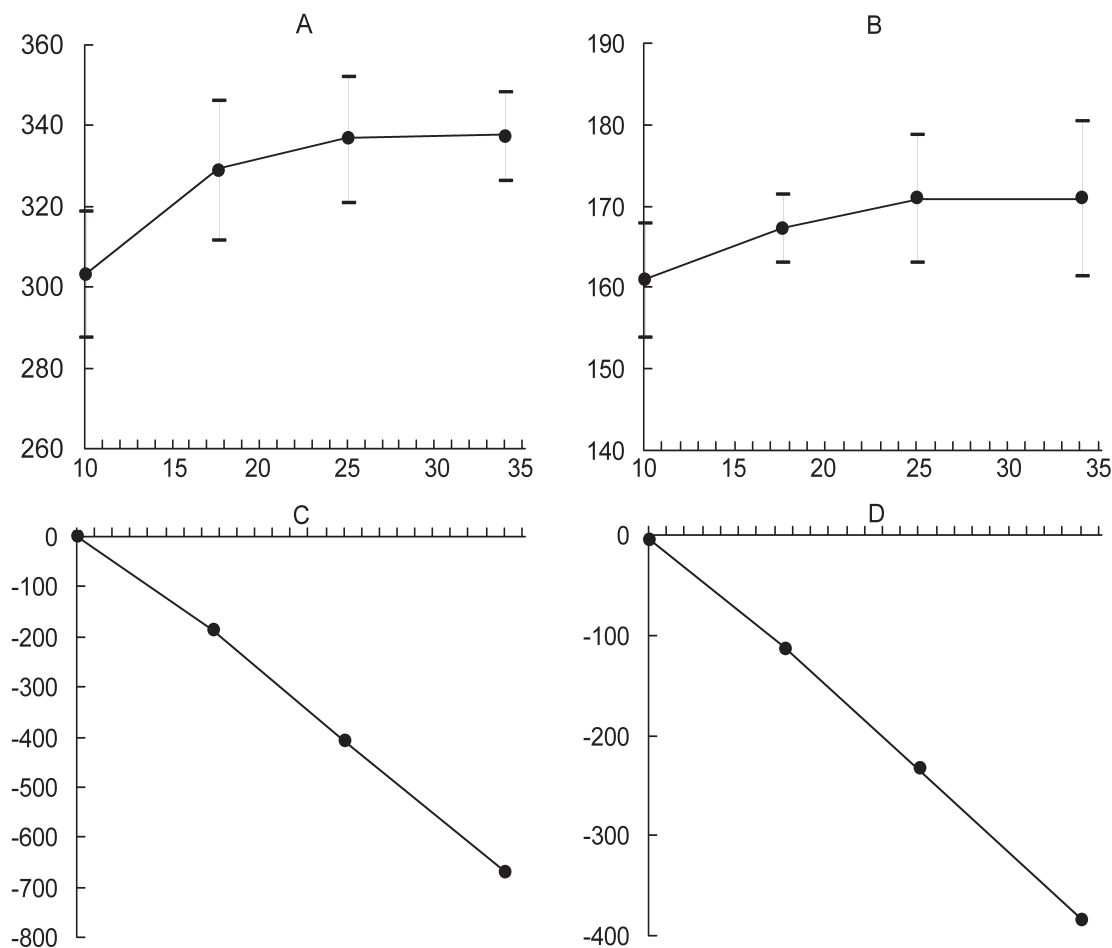


Рис. 2. Осмотическая концентрация и ионов натрия в плазме крови морского черного окуня в зависимости от солености среды: *A* – осмотическая концентрация (мосм/л) плазмы крови, *B* – содержание натрия (ммоль/л) в плазме крови, *C* – разность осмотической концентрации (мосм/л) между плазмой крови и средой, *D* – разность содержания натрия (ммоль/л) между плазмой крови и средой.

Fig. 2. Osmotic concentration and ions of sodium in plasma of blood of the sea black perch depending on salinity of environment: *A* – osmotic concentration (mosm/l) plasmas of blood, *B* – the content of sodium (mmol/l) in plasma of blood, *C* – difference of osmotic concentration (mosm/l) between plasma of blood and environment, *D* – difference of the content of sodium (mmol/l) between plasma of blood and environment.

тической и ионной регуляции, позволяющие рыбам поддерживать гипосмотическое и гипоионное равновесие со средой во всем интервале солености, который тот или иной вид может переносить.

КРИТЕРИИ ЭВРИГАЛИННОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ

У эвригалинных видов содержание натрия в плазме крови поддерживается на относительно постоянном уровне в диапазоне «пресная вода –

22 г/л» и может повышаться при более высоких соленостях среды (рис. 3, *A*). При этом в зоне солености «пресная вода – 10 г/л» функционируют пресноводные структуры и системы осмотической и ионной регуляции, обеспечивающие поддержание положительной разности осмотической концентрации и ионов натрия между внутренней и внешней средой (рис. 3, *B*). При соленостях выше 10 г/л включаются морские структуры и системы осмотической и ионной регуляции, обеспечивая поддержание отрицательной разности

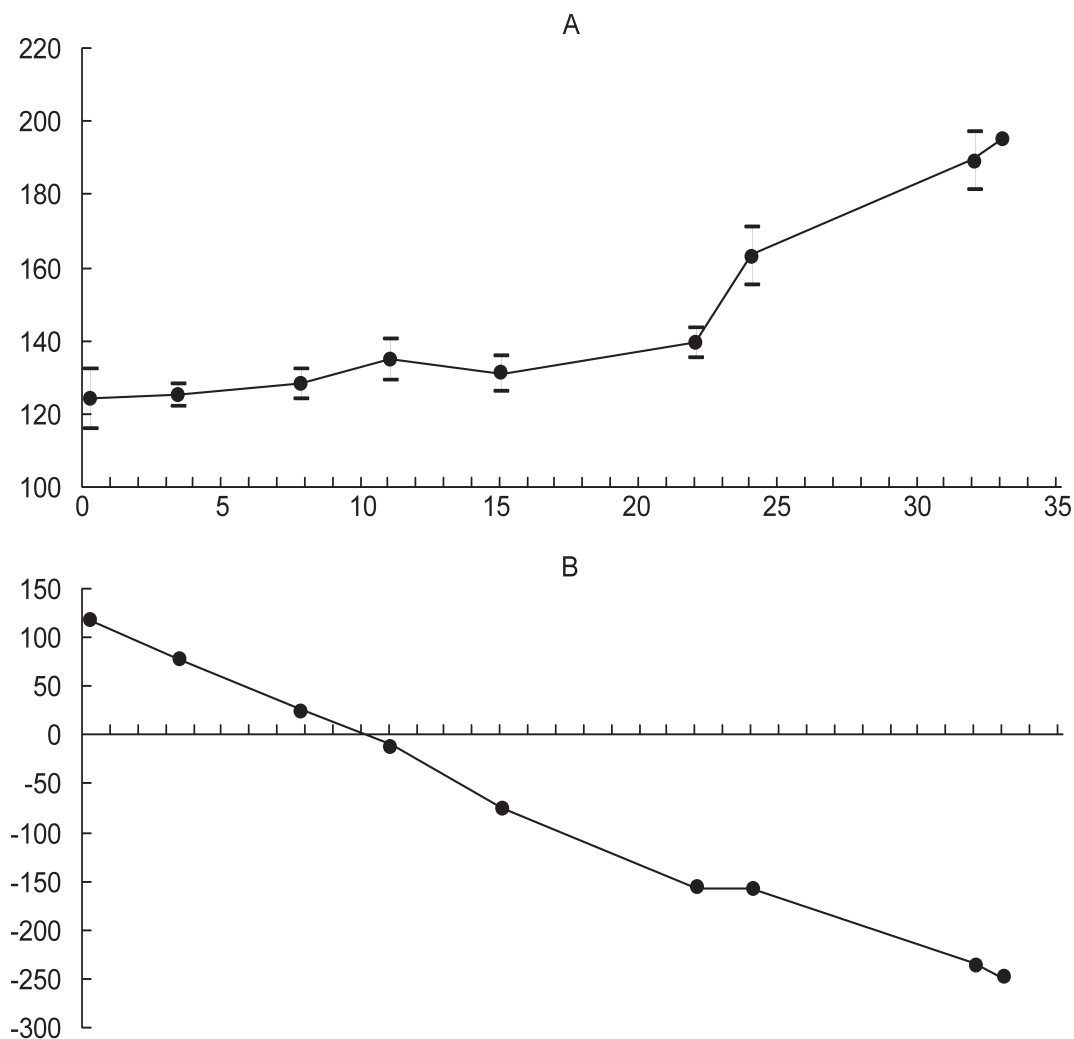


Рис. 3. Показатели водно-солевого обмена эвригалинной радужной форели *Salmo gairdneri* в зависимости от солености среды: *A* – концентрация натрия (ммоль/л) в плазме крови, *B* – разность концентрации натрия (ммоль/л) между плазмой и средой, *C* – содержание воды (%) в организме.

Fig. 3. Parameters of water-salt exchange of euryhaline iridescent trout *Salmo gairdneri* depending on salinity of environment: *A* – concentration of sodium (mmol/l) in plasma of blood, *B* – difference of concentration of sodium (mmol/l) between plasma and environment, *C* – the content of water (%) in an organism.

осмотической концентрации и ионов натрия между внутренней и внешней средой. Присутствие одновременно пресноводного и морского типа осмотической и ионной регуляции, позволяет эвригалинным видам обитать в диапазоне солености от очень мягкой пресной воды до океанической и выше. Именно эти признаки, связанные с показателями водно-солевого обмена, служат критериями того или иного образа жизни.

ЛИТЕРАТУРА

- Аладин Н.В. 1988.** Концепция относительности и множественности зон барьерных соленостей. *Журнал общей биологии*, **49**(6): 825–833.
- Аладин Н.В. 1988.** Критический характер биологического действия каспийской воды соленостью 7–11‰ и аральской воды соленостью 8–13‰. *Труды Зоологического института АН СССР*, **196**: 12–21.

- Виноградов Г.А. 2000.** Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. Москва: Наука, 216 с.
- Гинецинский А.Г. 1964.** Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. Москва–Ленинград: Наука, 428 с.
- Мартемьянов В.И. и Борисовская Е.В. 2012.** Показатели водно-солевого обмена у вселившегося в Рыбинское водохранилище бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* Pallas и аборигенного карпа *Cyprinus carpio* L. в зависимости от солености среды. *Российский журнал биологических инвазий*. 1: 46–57.
- Проссер Л. 1977.** Сравнительная физиология животных. Москва: Мир, 1: 608 с.
- Хлебович В.В. 1962.** Особенности состава водной фауны в зависимости от солености среды. *Журнал общей биологии*, 23(2): 90–97.
- Хлебович В.В. 1974.** Критическая соленость биологических процессов. Ленинград: Наука, 236 с.
- Хлебович В.В. 1989.** Критическая соленость и хлорогаллиникум: современный анализ понятий. *Труды Зоологического института АН СССР*, 196: 5–11.
- Eddy F.F. and Bath R.N. 1979.** Ionic regulation in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) adapted to fresh water and dilute sea water, *Journal Experimental Biology*, 83: 181–192.
- Evans D.H. 1967.** Sodium, chloride and water balance of the intertidal teleost *Xiphister atropurpureus*. II. The role of the kidney and the gut, *Journal Experimental Biology*, 47: 519–534.
- Evans D.H. 2002.** Cell signaling and ion transport across the fish gill epithelium, *Journal Experimental Zoology*, 293: 336–347.
- Furspan P., Prange H.D. and Greenwald L. 1984.** Energetics and osmoregulation in the catfish *Ictalurus nebulosus* and *I. punctatus*, *Comparative Biochemistry and Physiology*, 77A: 773–778.
- Jeon J., Limb H.K., Kannanc K. and Kim S.D. 2010.** Effect of perfluorooctanesulfonate on osmoregulation in marine fish, *Sebastes schlegeli*, under different salinities, *Chemosphere*. 81(2): 228–234.
- Lahlou B., Henderson I.W. and Sawyer W.H. 1969.** Sodium exchanges in goldfish (*Carassius auratus* L.) adapted to a hypertonic saline solution, *Comparative Biochemistry and Physiology*, 28(3): 1427–1433.
- Nishimura H. and Imai M. 1982.** Control of renal function in fresh water and marine teleosts, *Federation Proceeding*, 41: 2355–2360.
- Norton V.M. and Davis K.B. 1977.** Effect of abrupt change in the salinity of the environment on plasma electrolytes urine volume, and electrolyte excretion in channel catfish, *Ictalurus punctatus*, *Comparative Biochemistry and Physiology*, 56A: 425–431.
- Rao G.M.M. 1969.** Effect of activity, salinity and temperature on plasma concentration of rainbow trout, *Canadian Journal Zoology*, 47: 131–134.