

УДК 574.24:597

## УРОВЕНЬ НАТРИЕМИИ В АДАПТАЦИОННЫХ ПРОЦЕССАХ У ОКУНЯ *PERCA FLUVIATILIS* L. (PERCIDAE)

Запруднова Р.А., Гарина Д.В.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Ярославская область,  
п. Борок, e-mail: darina@ibiw.ru

Концентрацию  $\text{Na}^+$  в плазме крови окуня *Perca fluviatilis* L., обитающего в реке Волге, сопоставляли с таковой у 18 видов пресноводных костистых рыб и хрящевых ганоидов из того же водоема. Показано, что окунь по уровню натриемии превосходит всех известных, по нашим собственным и литературным данным, пресноводных и полупроходных рыб (более 30 видов). Поэтому электрохимический градиент по  $\text{Na}^+$  на мембране клеток у окуня выше и, следовательно, выше интенсивность энергетических процессов, обеспечивающих общую (неспецифическую) устойчивость этого вида рыб к неблагоприятным факторам. Судя по литературным данным, вселенцы и проходные рыбы, характеризующиеся более высокой энергетикой, в пресной воде также имеют высокий уровень натриемии, сопоставимый с таковым у окуня. Кроме того, пресноводные хищные виды рыб имеют более высокие значения ионов натрия в плазме крови, чем мирные. Приводятся примеры повышенной устойчивости окуня к неблагоприятным факторам и анализируются некоторые специфические физиолого-биохимические механизмы этой устойчивости. Обсуждаются возможные причины некоторого отличия показателей концентрации  $\text{Na}^+$  в плазме крови у одного и того же вида рыб, приводимых разными авторами.

**Ключевые слова:** окунь, ионы натрия, плазма крови, энергетика, устойчивость

## THE LEVEL OF NATREMIA IN THE ADAPTATION PROCESSES IN *PERCA FLUVIATILIS* L. (PERCIDAE)

Zaprudnova R.A., Garina D.V.

Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,  
Borok, Yaroslavskaya oblast, e-mail: darina@ibiw.ru

The concentration of  $\text{Na}^+$  in the blood plasma of perch *Perca fluviatilis* L. living in the Volga River has been compared with that of 18 species of freshwater teleosts and cartilaginous ganoids from the same reservoir. It has been shown that the level of natremia in perch surpasses that in all freshwater and semi-anadromous fish known from own and literature data (more than 30 species). Therefore, the electrochemical  $\text{Na}^+$  gradient on the perch cell membrane is higher and, consequently, the intensity of energy processes is higher, which ensures the general (nonspecific) resistance of this fish species to adverse factors. Based on the literature data, invaders and migratory fish, which are characterized by higher energy, also have a high level of sodium ions in fresh water, comparable to that of perch. In addition, freshwater predatory fish species have higher plasma sodium values than peaceful ones. Examples of increased perch resistance to adverse factors are given and some specific physiological and biochemical mechanisms of this resistance are analyzed. Possible reasons for some differences in the concentration of  $\text{Na}^+$  in the blood plasma in the same fish species given by different authors are discussed.

**Keywords:** perch, sodium ions, blood plasma, energy, sustainability

Речной окунь *Perca fluviatilis* L. широко распространен в водоемах Северного и Южного полушария, встречается практически во всех регионах России. В бассейнах всех крупных рек Сибири окунь является распространённым промысловым видом, он также широко представлен в водоемах европейской части России и Уральского региона, хотя и не имеет большого промыслового значения [1–3]. При интродукции окунь легко адаптируется к новому местобитанию [1; 3], устойчив к загрязняющим веществам антропогенной природы [1], нетребователен к условиям внешней среды во время нереста. В закисленных озерах этот вид рыб зачастую является единственным представителем ихтиофауны. Окунь также относительно устойчив к низкому содержанию кислорода в воде и используется в качестве объекта аквакультуры.

В современной экологии к числу наиболее важных направлений относится изучение физиолого-биохимических механизмов устойчивости животных к неблагоприятным условиям существования. Необходимо признать, что участию ионов в метаболизме у рыб уделяется недостаточно внимания.

Цель настоящего исследования – выяснить роль уровня натриемии в высокой жизнеспособности и широком диапазоне адаптивных реакций пресноводного окуня в изменяющихся условиях среды.

### Материалы и методы исследования

Исследование проведено на окуне *Perca fluviatilis* L. (сем. окуневые Percidae). Рыб отлавливали неводом в летний период (с середины июня до начала сентября) преимущественно в Рыбинском водохранилище, небольшая часть материала была

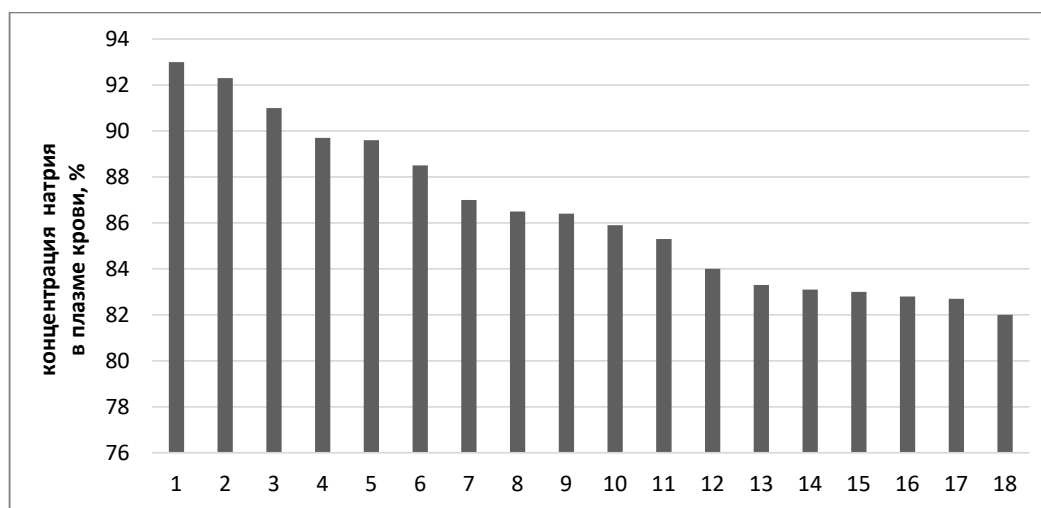
поймана в Волгоградском водохранилище. Было изучено 29 половозрелых особей (самцы и самки). Масса окуней, выловленных в Рыбинском водохранилище –  $125 \pm 4.0$  г, в Волгоградском –  $239 \pm 7.0$  г. Забор крови у рыб осуществляли сразу после отлова, продолжительностью не более 15 мин. Кроме того, концентрацию ионов натрия в плазме крови также определяли у половозрелых особей 18 видов рыб из Рыбинского, Горьковского, Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ. Из костистых рыб изучали представителей 5 семейств: сем. карповые Cyprinidae – серебряный карась *Carassius auratus gibelio* (Bloch) (n=13), линь *Tinca tinca* L. (n=17), лещ *Abramis brama* L. (n=62), плотва *Rutilus rutilus* L. (n=24), синец *Abramis ballerus* L. (n=16), сазан *Cyprinus carpio* L. (n=12), язь *Leuciscus idus* L. (n=6), чехонь *Pelecus cultratus* L. (n=7), жерех *Aspius aspius* L. (n=4), густера *Blicca bjoerkna* L. (n=9), белоглазка *Abramis sapa* (n=5); сем. окуневые Percidae – судак обыкновенный *Sander lucioperca* L. (n=9), ёрш *Acerina cernua* L. (n=4), берш *Sander volgensis* Gmelin (n=5); сем. щуковые Esocidae – щука *Esox lucius* L. (n=21); сем. налимовые Lotidae – налим *Lota lota* L. (n=18); сем. лососевые Salmonidae – ряпушка европейская *Coregonus albus* (n=5). Костные ганоиды представлены одним видом из сем. осетровые Acipenseridae: стерлядь *Acipenser ruthenus* L. (n=18). У нескольких из перечисленных видов рыб

была измерена также концентрация ионов натрия в мышцах.

Кровь отбирали из хвостовой вены после каудотомии, центрифугировали при 1800 г. Супернатант (плазму) разводили в 100 раз дистиллированной водой. Навески мышц растворяли в концентрированной азотной кислоте и разбавляли в 1000 раз дистиллированной водой. Концентрацию ионов натрия определяли с помощью пламенного фотометра Flapho-4 (Carl Zeiss, Jena, Германия) в воздушно-пропановом пламени. Результаты представлены в виде средних значений и ошибки средней. Проверку на нормальность распределения выборочных данных проводили с использованием теста Шапиро-Уилка. Достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента при  $p < 0.05$ .

#### Результаты исследования и их обсуждение

Сразу после отлова концентрация  $\text{Na}^+$  в плазме крови окуня составляла  $156 \pm 2$  ммоль/л. По уровню натриемии окунь превосходил другие виды пресноводных рыб (рисунок); различия достоверны ( $p < 0.05$ ). По литературным данным [4; 5], концентрация  $\text{Na}^+$  в плазме крови окуня находится в диапазоне 154–159.3 ммоль/л. Однако уровень натриемии у окуня может быть и выше: 177 ммоль/л [6], что наблюдалось у половозрелых особей окуня лишь в период нереста.



#### Уровень натриемии у ряда видов пресноводных рыб

Примечание. Значения концентрации  $\text{Na}^+$  в плазме крови рыб приводятся в сравнении с таковым у окуня, принятым за 100%.

Обозначения по оси ОХ: 1 – судак, 2 – щука, 3 – берш, 4 – язь, 5 – стерлядь, 6 – налим, 7 – густера, 8 – чехонь, 9 – ерш, 10 – жерех, 11 – сазан, 12 – лещ, 13 – плотва, 14 – карась, 15 – линь, 16 – синец, 17 – белоглазка, 18 – ряпушка

По литературным данным, концентрация  $\text{Na}^+$  в плазме крови у некоторых из рассматриваемых в настоящей работе видов рыб, встречающихся как в Волге, так и в других пресных водоемах планеты, а также других видов пресноводных и полупроходных рыб уступает таковому у окуня. Так, изучены ещё толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix*, красноперка *Scardinius erithrophthalmus*, сом *Silurus glanis*, укляя *Alburnus alburnus*, полупроходная плотва *Rutilus rutilus caspicus*, радужная *Salmo gairdneri* и ручьевая форель *Salvelinus fontinalis*, золотой карась *Carassius carassius* [4; 5], а также мозамбикская тилапия (*Oreochromis mossambicus*), полупроходные рыбы *Masu salmon*, Аюи и пресноводные тропические рыбы [7; 8]. Уровень натриемии указанных видов рыб на 10–40 ммоль/л ниже, чем у окуня.

Таким образом, основываясь на собственных и литературных данных, можно заключить, что более 30 видов пресноводных и полупроходных рыб уступают окуню по уровню натриемии. При этом хищные рыбы (щука, судак, берш, налим, язь и др.) находятся ближе к окуню по значению концентрации ионов натрия в плазме крови (различия в 10–15 ммоль/л), чем мирные (карась, карп, плотва, лещ, синец, линь и др.) – на 20–30 ммоль/л. В результате концентрационный градиент по натрию между наружной (водой) и внутренней (плазмой крови) средой у окуня в 1.1–1.2 раза выше, чем у других видов пресноводных рыб.

После одинакового стрессового воздействия у окуня отмечена менее выраженная, чем у других видов рыб, гипонатриемия. Например, через сутки после отлова и транспортировки в лабораторию величина гипонатриемии у окуня равнялась 4.5%, а у щуки, леща и плотвы в аналогичных условиях составляла соответственно 7, 14 и 11%. Это может указывать на то, что ионные процессы окуня более лабильны, а скорость восстановления ионных параметров выше, чем у других пресноводных рыб.

Сразу после отлова концентрация ионов натрия в мышцах окуня равнялась  $23.5 \pm 1.7$  ммоль/л. Значения концентрации ионов натрия в скелетной мышечной ткани у многих пресноводных рыб близки, например у щуки, плотвы и леща составляли соответственно  $22.5 \pm 1.6$ ,  $22.9 \pm 1.3$ ,  $24.3 \pm 1.4$  ммоль/л, т.е. сходны с таковой у окуня. Полученные данные указывают на более высокий концентрационный (и электрохимический) градиент по  $\text{Na}^+$  на клеточной мембране скелетных мышц у окуня, чем других видов рыб. Можно предположить аналогичные соотношения и для других тканей.

Общеизвестно, что натрий-зависимые системы котранспорта на мембране клеток у животных обеспечивают потребность клетки в различных веществах. Таким образом, ионные концентрационные градиенты на мембране клеток (эпителиальных, хрящевых, мозговых и других) можно рассматривать как резервуары свободной энергии, используемой в различных физиологических процессах, а также как механизм поддержания устойчивой неравновесности организма рыб в качестве живой системы.

Таким образом, полученные данные позволяют говорить о большей неравновесности организма окуня как живой системы и о более высоком энергетическом и, следовательно, жизненном потенциале окуня по сравнению с другими представителями пресноводных рыб. Известна повышенная в сравнении с другими видами пресноводных рыб способность окуня к утилизации и ресинтезу АТФ, сходная с таковой у агрессивных инвазионных видов: бычка песочника *Neogobius fluviatilis* и бычка кругляка *N. melanostomus* [1]. Рыбы семейства бычковые Gobidae, ранее обитавшие только в устье Днепра, расселились по всему его бассейну, а также активно заселяют многие пресноводные водоемы Европы и Северной Америки. Известно, что у вселенцев высокий уровень натрия в плазме крови (не менее 154 ммоль/л), высок он и соизмерим с таковым у окуня и у проходных видов рыб, много энергии расходуящих на миграцию ( $155.4$ – $170$  ммоль/л) [4]. Вероятно, по такому же принципу можно объяснить различия в уровне натриемии между хищными пресноводными и мирными рыбами: первые обладают более высокой энергетикой и, следовательно, имеют более высокое содержание натрия во внутренней среде.

Ранее [9] показаны изменения в системе водно-солевого равновесия у рыб при стрессе, вызываемом стрессорами разного качества и количества, и обоснована ведущая роль концентрационных градиентов  $\text{Na}^+$  на мембране клеток в энергетике организма рыб при стрессе. Показано, что у рыб и высших позвоночных животных гипонатриемия свидетельствует о неблагополучии организма (патологический стресс или дистресс). При этом существует прямая зависимость между величинами гипонатриемии и неблагополучия. При физиологическом стрессе (или эустрессе), когда происходит повышение устойчивости организма к неблагоприятным факторам и усиление анаболических процессов, отклонения в плазме крови направлены в сторону повышения концентрационных градиентов  $\text{Na}^+$  на клеточной мембране. Таким образом, и с дан-

ных позиций высокий уровень натриемии у окуня является показателем его высокой энергетики.

Хотя окунь превосходит всех пресноводных рыб по уровню натриемии, но в пределах одного вида (как окуня, так и других) возможны некоторые отличия в значениях концентрации  $\text{Na}^+$  в плазме крови рыб, приводимых разными авторами. Основная причина здесь заключается в том, что уровень натриемии у животных зависит от состояния животного, а поимка, тем более транспортировка являются стрессорами. Отлов в зависимости от его силы и продолжительности, а также возраста рыб, температуры воды мог вызывать как физиологический, так и патологический стресс [9]. В наших опытах условия взятия крови унифицированы и стресс сведен к минимуму: кратковременный отлов и немедленное взятие крови у половозрелых особей при одинаковой или близкой температуре воды. Из литературных источников об условиях взятия проб крови у рыб иногда многое остается неясным. Можно предположить, что одна из причин особенно высокого уровня натриемии у ювенильных особей окуня в работе иностранных исследователей [6] могла быть связана со стрессовыми манипуляциями. У проходных осетровых (русского осетра *Acipenser guldendstadti* и севрюги *A. stellatus*) в пресной воде концентрация ионов натрия во внутренней среде ниже, чем у окуня: 121–129 ммоль/л [4]. У осетровых, возможно, это связано со стрессовым влиянием как отлова, так и длительной (несколько часов без воды) транспортировки крупных особей, предшествующей взятию у них крови. Однако нельзя исключить, что гипонатриемия у проходных осетровых рыб могла быть обусловлена и древним происхождением этих животных и поэтому несовершенством систем ионной регуляции, в частности жаберных ионообменных механизмов. У кижуча *Oncorhynchus kisutch* в пресной воде уровень натриемии не выше 110 ммоль/л [10]. У кижуча пробы крови могли быть собраны уже в предгибельном состоянии рыб, для которого характерна гипонатриемия.

Высокий уровень энергетики окуня можно рассматривать в качестве неспецифического механизма его высокой жизнеспособности, обеспечивающей успешную адаптацию при вселении в новые водоёмы и активную конкуренцию с другими видами рыб. Высокий уровень энергетики окуня позволяет ему также обладать повышенной неспецифической устойчивостью к разного рода неблагоприятным факторам, таким как выбросы промышленных предприятий

и смывы с полей химических удобрений, что в конечном итоге способствует благополучному существованию этого вида рыб. У окуня выявлена более высокая по сравнению с другими видами пресноводных рыб устойчивость пищеварительных ферментов к токсикантам [11].

У окуня выявлена способность жить и размножаться в недостаточно благоприятных условиях искусственного содержания [6]. С его высоким энергетическим потенциалом может быть связана также повышенная скорость метаболических процессов. Помимо более высокой скорости в сравнении с другими рыбами восстановления натриевого гомеостаза после стресса, можно указать на более быстрый вывод продуктов распада введенных бактерий [12], что, в свою очередь, может свидетельствовать о большей устойчивости этого вида к болезням.

Окунь обладает высокой устойчивостью к низкому рН воды (до рН 3.5), которая обеспечивается, главным образом, специфическими физиолого-биохимическими механизмами адаптации. К таким механизмам относятся низкая чувствительность  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  обмена через жабры к закислению воды, высокий эффект Бора и низкое сродство гемоглобина к кислороду в кислой среде [13; 14], а также высокая способность  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  обмена через мембрану эритроцитов к защелачиванию внутриклеточной среды [15]. Возможно, другие не исследованные в сравнительном аспекте буферные системы у окуня также более эффективны, чем у других рыб.

Окунь относительно устойчив к недостатку кислорода в воде: нормальная жизнедеятельность его возможна при содержании кислорода до 3 мг/л. В низких температурах воды его потребности в кислороде столь же невелики, как у карася. В данном случае также приходится говорить о специфических механизмах устойчивости к гипоксии. У окуня высокое сродство гемоглобина к кислороду, такое же, как и у устойчивых к гипоксии карася, линя, угря, сома [13; 14]. У окуня, как у устойчивых к гипоксии рыб, в эритроцитах содержится высокий уровень ионов калия. Можно предположить у окуня более высокое содержание гемоглобина в крови и лучшее обеспечение организма кислородом по сравнению с другими видами рыб на основе более высокой величины гематокрита, чем у карповых и щуки [15].

Широкое расселение окуня в водоёмах планеты обусловлено, главным образом, сознательной антропогенной интродукцией. Окунь не принадлежит к типичным инвазионным видам, он не совершает длитель-

ных миграций в поисках пищи и других благоприятных условий для существования по причине своих высоких адаптивных возможностей, которые, в свою очередь, обеспечиваются как общими, так и специфическими физиолого-биохимическими механизмами адаптации.

### Заключение

Показано, что уровень натриемии у окуня значительно превышает таковой у всех известных нам по собственным и литературным данным пресноводных полупроходных видов рыб. Высокая концентрация ионов натрия в плазме крови окуня свидетельствует о повышенном энергетическом потенциале этого вида рыб и рассматривается в качестве неспецифического механизма повышения общей жизнеспособности и устойчивости к различным неблагоприятным факторам. В работе также проанализированы специфические физиолого-биохимические механизмы повышенной устойчивости окуня к низкому рН среды и гипоксии.

*Исследование выполнено в рамках госзадания, тема №121050500046-8.*

### Список литературы

1. Романенко В.Д., Потрохов А.С., Зиньковский О.Г. Влияние условий обитания некоторых инвазионных и абригенных видов рыб на активность ферментов их энергетического обмена // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов: материалы I Всероссийской конференции с международным участием (Борок, 12-16 сентября 2011 г.). М.: Акварос, 2011. Т. 2. С. 666–673.
2. Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Столбунов И.А., Павлов Д.Д. Окунь // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 331–347.
3. Кудерский Л.А. Избранные труды. Исследования по ихтиологии, рыбному хозяйству и смежным дисциплинам. Т.4. Аклиматизация рыб в водоемах: сборник научных трудов ФГНУ «ГосНИОРХ». Выпуск 343. СПб.-М.: Тов-во научных изданий КМК, 2015. 290 с.
4. Лаврова Е.А., Наточин Ю.В. Концентрация натрия и магния в среде обитания и водно-солевой обмен рыб // Экология. 1978. № 2. С. 49–54.
5. Флерова Г.И. Внутривидовые и межвидовые различия катионного состава плазмы крови и эритроцитов некоторых пресноводных рыб // Вопросы ихтиологии. 1983. Т. 23. № 1. С. 126–134.
6. Overton J.L., Bayley M., Paulsen H., Wang T. Salinity tolerance of cultured Eurasian perch, *Perca fluviatilis* L.: effects on growth and on survival as a function of temperature. *Aquaculture*. 2008. Vol. 277. P. 283–286.
7. Robertson L.M., Val A.L., Almeida-Val V.F., Wood C.M. Ionoregulatory aspects of the osmoregulatory compromise during acute environmental hypoxia in 12 tropical and temperate teleosts. *Physiol Biochem Zool*. 2015. Vol. 88. P. 357–370. DOI: 10.1086/681265.
8. Seibel H., Baßmann B., Rebl A. Blood will tell: what hematological analyses can reveal about fish welfare. *Front. Vet. Sci*. 2021. Vol. 8:616955. DOI: 10.3389/fvets.2021.616955.
9. Zaprudnova R. A. Level of natremia as an index of the condition of the organism of animals under stress. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2021. Vol. 12. No. 1. P. 103–108. DOI: 10.15421/022116.
10. Damsgaard C., McGrath M., Wood C.M., Richards J.G., Brauner C.J. Ion-regulation, acid/base-balance, kidney function, and effects of hypoxia in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, after long-term acclimation to different salinities. *Aquaculture*. 2020. Vol. 528. P. 735571. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2020.735571.
11. Aminov A.I., Golovanova I.L. Effect of roundup on the activities of glycosidase in the intestines of typical and facultative ichthyophages as a function of temperature and pH. *Inland Water Biology*. 2020. Vol. 13. No. 2. P. 291–296. DOI: 10.1134/S1995082920020029.
12. Балабанова Л.В. Судьба парентерально введенных бактерий в организме рыб // Физиология и паразитология пресноводных животных. Труды ИБВВ АН СССР. Л., 1979. Вып. 38(41). С. 88–104.
13. Kamshilov I.M., Zaprudnova R.A., Chalov Yu.P. Functional properties of hemoglobin in perch (*Perca fluviatilis* L.). *Inland Water Biology*. 2014. Vol. 7. No. 4. P. 394–396. DOI: 10.1134/S1995082914040051.
14. Zaprudnova R.A., Kamshilov I.M., Chalov Yu.P. Functional properties of hemoglobin during the adaptation of fish to low environmental pH. *Inland Water Biology*. 2015. Vol. 8. No. 2. P. 188–194. DOI: 10.1134/S1995082915020157.
15. Запруднова Р.А. Эритроцитарные катионы в адаптационных процессах у окуня *Perca fluviatilis* L. (Percidae) // Труды Карельского научного центра РАН. 2017. № 12. С. 57–62.