

УДК 597.554.3-111.11:551.46.062.5

ОСМОТИЧЕСКАЯ И ИОННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ У ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ КРУПНОЧЕШУЙНОЙ КРАСНОПЕРКИ *TRIBOLODON HAKONENSIS* (GÜNTHER, 1877) (CYPRINIFORMES: CYPRINIDAE) В МОРЕ И РЕКАХ

© 2021 г. В. И. Мартемьянов^{1, *}, Н. Е. Ламаш^{1, 2}, А. М. Андреева¹

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок 152742, Россия

²Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (ННЦМБ ДВО РАН), Владивосток 690041, Россия

*e-mail: martem@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 12.02.2020 г.

После доработки 30.07.2020 г.

Принята к публикации 29.09.2020 г.

У дальневосточной крупночешуйной красноперки *Tribolodon hakonensis* (Günther, 1877) определены характерные для рыб, отловленных в море и реках, значения осмоляльности, а также содержание натрия и калия, общей, свободной и связанной фракций воды в сыворотке крови, мышцах, печени и мозге. Осмоляльность, обусловленная неорганическими ионами (Osm_{inorg}), не различалась во внутренней среде (сыворотка крови), в мышцах, печени и мозге отловленной в море красноперки на IV стадии зрелости гонад. У рыб, отловленных в море перед заходом в реку на нерест (V стадия зрелости гонад), в реках после нереста (VI–II стадия зрелости гонад) и в период зимовки (IV стадия зрелости гонад), Osm_{inorg} в мышцах, печени и мозге была достоверно ниже, чем в сыворотке крови. Для поддержания осмотического равновесия с внутренней средой недостаток электролитов в тканях организма компенсировался за счет накопления органических осмолитов. Переход красноперки из рек в море сопровождался достоверным повышением Osm_{inorg} в сыворотке крови в среднем на 9.4–18.7%. В ответ на это как приспособление в клетках мышечной ткани увеличивалась концентрация натрия и калия, а в клетках печени и мозга накапливался калий.

Ключевые слова: сыворотка, мышцы, печень, мозг, осмотическая концентрация, натрий, калий, общая, свободная, связанная фракция воды

DOI: 10.31857/S0134347521030086

Дальневосточные красноперки рода *Tribolodon* – единственные представители рыб семейства Cyprinidae, осуществляющие миграции между морем и реками. В ходе годового цикла красноперки этого рода совершают по две миграции в реки и море. В период с апреля по июнь производители мигрируют из моря на нерестилища в бассейны рек Приморья, Сахалина, Кореи и Японии. После нереста они возвращаются в море. Вышедшие из грунта личинки сразу скатываются в море. Летом и осенью рыбы нагуливаются в море, с ноября по февраль–март зимуют в реках, затем мигрируют для кратковременного (март–апрель) нагула в море и вновь идут в реки на нерест (Гавренков, 1998; Гавренков, Свиридов, 2001; Свиридов, 2002).

Основой для выживания рыб в условиях разной солёности среды является способность поддерживать осмотическое равновесие между внутренней средой и внутриклеточной жидкостью органов и тканей организма для обеспечения поддержания объема клеток на стабильном уровне. Осмотиче-

ской активностью обладают неорганические ионы и многие органические вещества. Поэтому общая осмоляльность (Osm_{total}) разных жидкостей организма включает два компонента, один из которых представляет неорганические электролиты (Osm_{inorg}), другой – органические осмолиты (Osm_{org}). В норме при стабильных условиях осмоляльность сыворотки крови ($Osm_{total\ serum}$), межклеточной ($Osm_{total\ extra}$) и внутриклеточной ($Osm_{total\ intra}$) жидкостей уравновешены между собой ($Osm_{total\ serum} = Osm_{total\ extra} = Osm_{total\ intra}$). Поскольку $Osm_{total} = Osm_{inorg} + Osm_{org}$, то из этого равенства следует: $Osm_{inorg\ serum} + Osm_{org\ serum} = Osm_{inorg\ extra} + Osm_{org\ extra} = Osm_{inorg\ intra} + Osm_{org\ intra}$.

Osm_{total} внутренней среды организма и физиологических растворов определяется, как правило, методом криоскопии, который позволяет оценить общий вклад неорганических электролитов и органических осмолитов. Однако этот метод не удается применить для измерения Osm_{total} в раз-

ных органах и тканях, поэтому данные по Osm_{total} в тканевых жидкостях организма отсутствуют. Предлагается использовать метод кондуктометрии, который позволяет оценить вклад Osm_{inorg} во внутренней среде, в эритроцитах, разных тканях и органах рыб (Мартемьянов, 2014, 2020; Мартемьянов, Васильев, 2018).

У красноперок рода *Tribolodon* исследованы генетические показатели (Врукон et al., 2011, 2013), сезонная динамика состава и содержания белков в жидкостях организма (Андреева и др., 2015а, 2015б), но не изучены показатели осмотического и ионного гомеостаза красноперок, мигрирующих в ходе годового цикла из моря в реки и обратно.

Цель настоящей работы – определить Osm_{inorg} , содержание натрия, калия и воды (общей, свободной и связанной фракций) в сыворотке крови, мышцах, печени и мозге дальневосточной крупночешуйной красноперки *Tribolodon hakonensis*, отловленной в море и реках.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на дальневосточной крупночешуйной красноперке *Tribolodon hakonensis* (Günther, 1877) (Cypriniformes: Cyprinidae), отловленной в зал. Восток Японского моря и в реках Раздольная и Волчанка. Даты взятия проб, координаты мест отлова и стадии зрелости гонад исследованных рыб приведены в табл. 1. Стадию зрелости гонад определяли по шкале, применяемой в ихтиологической и рыбоводной практике (Сакун, Буцкая, 1968).

Кровь отбирали сразу после отлова рыб из хвостовых кровеносных сосудов. Сыворотку получали, отстаивая кровь при температуре 4°C в холодильнике. Сыворотку отделяли от эритроцитов и хранили в пластиковых пробирках. Пробы мышечной ткани (150–200 мг), печени (150–200 мг) и центральной части мозга (100–150 мг) помещали на плотную обеззоленную бумагу и взвешивали, а затем высушивали при комнатной температуре.

В пластиковых контейнерах пробы были доставлены в Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. В лаборатории для анализа проб сыворотки использовали полоски обеззоленной фильтровальной бумаги размером 5 × 10 мм. При насыщении такой полоски жидкостью после взвешивания пробы значительная часть жидкости остается на столике весов, искажая результат при расчетах. Чтобы исключить потерю жидкости, использовали отрезки тонкой медной проволоки длиной 2–3 см, загнутые с двух сторон в виде крючков. Полоску бумаги, подвешенную на крючке, окунали в пробирку с сывороткой. После насыщения бумаги жидкостью полоску перемещали на специально изготовленную стойку с подножкой, установленную на столик электронных

весов марки HR-150AZ A&Company, Limited с точностью измерения 0.1 мг (общая масса). После взвешивания пробу (полоску бумаги) подвешивали на проволоку, натянутую между двумя стойками. Этот прием позволил исключить контакт проб с какой-либо поверхностью до полного их высыхания в подвешенном состоянии на воздухе. Подготовленные таким образом пробы сыворотки крови, мышц, печени и мозга высушивали в сушильном шкафу при температуре 105°C. Через неделю пробы по очереди доставали из шкафа и быстро взвешивали в горячем состоянии (горячая проба). Затем не менее недели пробы находились в помещении, впитывая влагу до определенной постоянной массы (влажная проба). Тотальную фракцию воды определяли по разности между общей массой и горячей пробой, свободную долю воды – по разности между общей массой и влажной пробой. Связанная фракция – это разность между тотальной и свободной фракциями воды. Методика определения данных фракций воды в организме и тканях гидробионтов изложена ранее (Мартемьянов, 2014). Содержание разных фракций воды в тканях выражали в процентах. Фракция свободной воды в биологических жидкостях является растворителем для осмотически активных веществ, поэтому Osm_{inorg} выражали в мОсм/кг свободной воды, а содержание натрия и калия – в ммоль/кг свободной воды. Показано, что Osm_{inorg} биологических жидкостей является адекватной только при ее расчетах на определенное количество свободной воды (Мартемьянов, 2014).

Сухие пробы помещали в пластиковые пробирки, в которые добавляли по 10 мл дистиллированной воды. Через сутки пробы встряхивали и определяли общую концентрацию ионов кондуктометрическим методом (Хлебович, 1974). Затем измеряли концентрацию натрия и калия на пламенном спектрофотометре Flapho-4 (фирма Carl Zeiss, Jena, Германия).

Результаты представлены как средние значения и их ошибки. Достоверность различий оценивали с помощью коэффициента Стьюдента при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В пробах морской воды, взятых 14.10.2016 г. и 02.05.2017 г. в зал. Восток Японского моря, Osm_{inorg} составляла 833 и 900 мОсм/л, а содержание натрия составляло 442 и 473 ммоль/л соответственно. В пробах воды, взятой 03.11.2016 г. в р. Раздольная и 03.05.2017 г. в р. Волчанка, Osm_{inorg} составляла 200 и 38 мОсм/л, а содержание натрия составляло 67.2 и 9.8 ммоль/л соответственно.

Osm_{inorg} в сыворотке, мышцах, печени и мозге крупночешуйной красноперки, отловленной в середине октября 2016 г. в море (IV стадия зрело-

Таблица 1. Показатели осмотической концентрации, содержание натрия, калия, свободной и связанной фракций воды в тканях и органах производителей дальневосточной краснопёрки *Tribolodon hakonensis*, отловленной в Японском море и в реках

Дата	Место отлова; стадия зрелости гонад	n	Проба	Osm _{тлорг} , мОсм/кг свободной воды	Концентрация ионов, ммоль/кг свободной воды		Вода, %		
					натрий	калий	общая	свободная	связанная
14.10.2016	Японское море, зал. Восток, 42.89° N, 132.73° E; IV	8	Сыворотка	394.4 ± 7.9	197.6 ± 4.0	4.8 ± 0.5	93.8 ± 0.5	93.3 ± 0.5	0.42 ± 0.02
			Мышцы	396.7 ± 5.4	52.0 ± 2.5	171.8 ± 8.0	70.8 ± 1.1	70.0 ± 1.2	0.76 ± 0.07
			Печень	383.7 ± 8.8	46.9 ± 2.8	143.8 ± 6.0	65.8 ± 1.6	65.5 ± 1.6	0.30 ± 0.07
			Мозг	384.2 ± 4.3	72.4 ± 1.5	118.4 ± 1.4	74.9 ± 0.2	74.7 ± 0.2	0.19 ± 0.03
03.11.2016	Р. Раздольная, 43.29° N, 131.82° E; IV	13	Сыворотка	357.5 ± 4.8	177.9 ± 2.3	4.9 ± 0.2	94.1 ± 0.4	93.6 ± 0.4	0.46 ± 0.05
			Мышцы	314.1 ± 3.9*	18.6 ± 1.3	135.1 ± 3.9	79.2 ± 0.2	78.7 ± 0.2	0.54 ± 0.03
			Печень	286.6 ± 7.3*	49.8 ± 7.2	86.8 ± 2.6	73.0 ± 0.8	72.7 ± 0.8	0.32 ± 0.01
			Мозг	311.6 ± 4.1*	74.1 ± 3.0	88.1 ± 1.2	77.7 ± 0.7	77.4 ± 0.7	0.30 ± 0.03
02.05.2017	Японское море, зал. Восток, 42.89° N, 132.73° E; V	8	Сыворотка	436.7 ± 10.2	223.9 ± 7.8	4.1 ± 0.2	96.9 ± 0.5	93.6 ± 0.4	3.27 ± 0.12
			Мышцы	349.4 ± 12.4*	42.8 ± 2.0	131.9 ± 5.3	74.5 ± 0.3	72.3 ± 0.2	2.16 ± 0.07
			Печень	355.4 ± 11.8*	57.7 ± 3.9	120.6 ± 5.8	74.1 ± 0.4	72.2 ± 0.4	1.95 ± 0.08
			Мозг	347.7 ± 7.6*	79.0 ± 5.2	90.4 ± 4.0	77.0 ± 0.7	75.8 ± 0.8	1.34 ± 0.07
03.05.2017	Р. Волчанка, 42.91° N, 132.72° E; VI–II	18	Сыворотка	355.2 ± 8.1	178.0 ± 4.5	4.7 ± 0.1	95.0 ± 0.4	91.3 ± 0.4	3.76 ± 0.14
			Мышцы	236.8 ± 7.4*	24.0 ± 1.3	93.5 ± 2.6	78.7 ± 0.4	76.7 ± 0.4	1.98 ± 0.04
			Печень	251.8 ± 9.9*	42.0 ± 1.1	82.2 ± 5.4	76.0 ± 0.6	74.3 ± 0.7	2.67 ± 0.08
			Мозг	237.3 ± 10.7*	58.4 ± 4.4	58.6 ± 1.8	80.5 ± 0.4	79.4 ± 0.4	1.12 ± 0.02

Примечание. n – количество рыб; Osm_{тлорг} – осмоляльность, обусловленная неорганическими ионами. *Отличия от сыворотки достоверны при p ≤ 0.05.

сти гонад), достоверно не различалась и в среднем составляла 389.5 ± 3.9 мОсм/кг свободной воды (табл. 1). По сравнению с данным показателем у красноперки из моря, у рыб с этой же стадией зрелости гонад, но отловленных в ноябре в р. Раздольная, Osm_{inorg} в сыворотке крови, мышцах, печени и мозге была ниже соответственно на 36.9, 82.6, 97.1 и 72.6 мОсм/кг свободной воды. Содержание натрия в сыворотке у рыб из р. Раздольная было меньше на 19.7 ммоль/кг свободной воды, натрия и калия в мышцах — на 33.4 и 36.7 ммоль/кг свободной воды соответственно, а калия в печени и мозге — на 57 и 30.3 ммоль/кг свободной воды соответственно. По сравнению с Osm_{inorg} в сыворотке крови, этот показатель в мышцах, печени и мозге рыб, отловленных в р. Раздольная, был достоверно ниже соответственно на 43.4, 70.9 и 45.9 мОсм/кг свободной воды.

У рыб, отловленных в мае 2017 г. в Японском море (V стадия зрелости гонад), Osm_{inorg} в мышцах, печени и мозге была достоверно ниже, чем в сыворотке крови соответственно на 87.3, 81.3 и 89 мОсм/кг свободной воды. У рыб, отловленных в мае этого же года в р. Волчанка (VI–II стадии зрелости гонад), Osm_{inorg} в сыворотке крови составляла 355.2 мОсм/кг свободной воды, т.е. этот показатель был на 81.5 мОсм/кг ниже, чем у рыб из моря, а содержание натрия у них снизилось на 45.5 ммоль/кг свободной воды. По сравнению с красноперкой из моря, у рыб из реки Osm_{inorg} в мышцах, печени и мозге снизилась соответственно на 112.6, 103.6 и 110.4 мОсм/кг свободной воды. Содержание натрия и калия в мышцах этих рыб уменьшилось соответственно на 18.8 и 38.4 ммоль/кг свободной воды, в печени — на 15.7 и 38.4 ммоль/кг свободной воды, а в мозге — на 20.6 и 31.8 ммоль/кг свободной воды. В мышцах, печени и мозге рыб, отловленных в р. Волчанка, Osm_{inorg} была достоверно ниже, чем в сыворотке крови, соответственно на 118.4, 103.4 и 117.9 мОсм/кг свободной воды (табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Osm_{inorg} и содержание натрия в сыворотке крови дальневосточной крупнорыбной красноперки, отловленной в море (табл. 1), были существенно ниже, чем во внешней среде. С одной стороны, это показывает, что в морской среде красноперка осуществляет гипоосмотический и гипонатремический типы регуляции, характерные для морских видов рыб (Мартемьянов, 2013). С другой стороны, Osm_{inorg} и содержание натрия в сыворотке крови рыб, пойманных в реках (табл. 1), были существенно выше, чем во внешней среде. Следовательно, в речной воде красноперка осуществляет гиперосмотический и гипернатремический типы регуляции, которые характерны для пресноводных видов рыб (Мартемьянов, 2013).

Таким образом, дальневосточная крупнорыбная красноперка обладает структурами и системами, которые в зависимости от солёности среды осуществляют пресноводный или морской тип осмотической и ионной регуляции. Пресноводным и морским типами осмотической и ионной регуляции одновременно обладают эвригалинные виды рыб (Мартемьянов, 2013). Следовательно, дальневосточная крупнорыбная красноперка по отношению к солёности среды является эвригалинным видом.

Osm_{inorg} в сыворотке крови дальневосточной крупнорыбной красноперки, пойманной в пресной воде, в среднем составляла 356.3 мОсм/кг (11.6 г/л), а у рыб из моря — 415.5 мОсм/кг (13.6 г/л). Эти результаты указывают на то, что у дальневосточной крупнорыбной красноперки в диапазоне солёности пресная вода — 11.6 г/л функционируют ионоциты пресноводного типа регуляции, поддерживая более высокие Osm_{inorg} и содержание натрия в сыворотке крови по сравнению с таковыми во внешней среде. При солёности 13.6 г/л и выше функционируют ионоциты морского типа регуляции, поддерживающие более низкие показатели Osm_{inorg} и содержание натрия в сыворотке крови по сравнению с таковыми во внешней среде. Переход с одного типа регуляции на другой у дальневосточной крупнорыбной красноперки происходит в диапазоне солёности 11.6–13.6 г/л.

Osm_{inorg} в сыворотке крови, мышцах, печени и мозге крупнорыбной красноперки с гонадами IV стадии зрелости, отловленной в середине октября 2016 г. в море, достоверно не различалась (Osm_{inorg} сыворотки = Osm_{inorg} тканей). В сыворотке крови и тканях организма также присутствуют органические осмолиты. В данном случае, чтобы соблюдалось общее осмотическое равновесие между внутренней средой и внутриклеточной жидкостью, количество органических осмолитов в сыворотке крови и тканях организма должно быть равным (Osm_{org} сыворотки = Osm_{org} тканей). Аналогичный тип регуляции общей осмольности (Osm_{total}) выявлен у карася *Carassius auratus*, акклиматизированного к пресной воде (Мартемьянов, Васильев, 2018).

Osm_{inorg} в сыворотке крови дальневосточной крупнорыбной красноперки была существенно выше, чем в мышцах, печени и мозге рыб (Osm_{inorg} сыворотки > Osm_{inorg} тканей), отловленных в море перед заходом в р. Волчанка на нерест (V стадия зрелости гонад), в реках после нереста (VI–II стадия зрелости гонад) и в период зимовки (IV стадия зрелости гонад). Чтобы соблюдалось общее осмотическое равновесие между внеклеточной и внутриклеточной жидкостью (Osm_{total} сыворотки = Osm_{total} тканей), количество органических осмолитов в тканях организма должно компенсировать недостаток электролитов плюс органические молекулы внутренней среды.

В данном случае Osm_{org} тканей $> Osm_{org}$ сыворотки. Такой тип регуляции Osm_{total} зарегистрирован у трески *Gadus morhua*, отловленной в Белом море (Мартемьянов, 2020).

Поддержание структуры и функции макромолекул (в том числе белков), совместимых с жизнедеятельностью клетки, может осуществляться только в узких диапазонах внутриклеточной концентрации неорганических ионов (Somero, 1986). Внутриклеточное накопление электролитов для компенсации Osm_{inorg} внутренней среды ограничено (Martemyanov, Poddubnaya, 2019). В связи с этим более высокую Osm_{inorg} внутренней среды клетки организма дополнительно компенсируют за счет накопления органических молекул.

Показано, что при перемещении эвригалинных рыб из пресной в морскую воду повышается осмоляльность внутренней среды на определенную величину за счет ионов натрия и хлора (Fugelli, Zachariassen, 1976; Ahokas, Sorg, 1977; Vislie, 1980). Приспособление клеток организма к повышению осмоляльности внутренней среды осуществляется за счет накопления преимущественно ионов натрия, калия и хлора до концентраций, не оказывающих вредного эффекта на внутриклеточные процессы. При недостатке электролитов клетки организма используют органические осмолиты для достижения осмотического равновесия с внутренней средой.

При акклимации тиляпии *Oreochromis mossambica* к морской воде отмечено усиление экспрессии гена, кодирующего переносчик таурина в разных тканях организма. Это приводило к увеличению количества молекул белка-переносчика на мембранах и к активации поглощения аминокислоты таурина из внутренней среды в клетки (Takeuchi et al., 2001). У рыб данного вида, акклимированных к морской среде, содержание свободных аминокислот в мышцах, печени, жабрах, сердце и почках увеличивалось в среднем в 2 раза за счет распада белков (Venkatachari, 1974). При адаптации угря *Anguilla anguilla* (см.: Huggins, Colley, 1971), камбалы *Platichthys flesus* и трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (см.: Lange, Fugelli, 1965), мозамбикской тиляпии *Sarotherodon mossambicus* (см.: Assem, Hanke, 1983) и фундулюса *Fundulus diaphanus* (см.: Ahokas, Sorg, 1977) к морской воде происходило существенное увеличение концентрации свободных аминокислот в мышцах. Адаптация эвригалинной камбалы *P. flesus* к морской воде сопровождалась повышением концентрации ионов калия и таурина в сердечной мышце (Vislie, 1980), а в эритроцитах — ионов калия, хлора и органических осмолитов таурина и гамма-аминомасляной кислоты (Fugelli, Zachariassen, 1976). При перемещении эвригалинных рыб бородачатой кефали *Crenimugil labrosus* и палтуса *Paralichthys lethostigma* из пресной воды в морскую содержание аминокислот в мышцах увеличивалось соответственно на 82 и 66% (Lasserre, Gilles, 1971).

У рыб в пресной воде Osm_{inorg} в плазме, мышцах, печени, спинномозговой жидкости и мозге не различалась (Мартемьянов, Васильев, 2018). В зоне критической солёности у пресноводных рыб повышалась осмоляльность внутренней среды за счет ионов натрия и хлора (Davis, Simco, 1976; Hegab, Hanke, 1982; Мартемьянов, 2013, 2017; Christensen et al., 2016; Мартемьянов, Васильев, 2018; Martemyanov, Poddubnaya, 2019). При этом степень увеличения Osm_{inorg} во внутренней среде организма была больше, чем в тканях. Так, при критической солёности 11.5 г/л Osm_{inorg} в плазме крови карася *Carassius auratus* повышалась за счет электролитов на 44.3%, а в эритроцитах, мышцах, печени, спинномозговой жидкости и мозге — на 20.6–36.3%. Недостаток электролитов в этих тканях компенсируется за счет накопления органических осмолитов. В мышцах и печени карпа при критической солёности отмечено повышение концентрации глицина, гистидина, аланина, таурина и глутамата (Hegab, Hanke, 1983). У жаб *Bufo viridis* и *B. boreas* в зоне критической солёности компенсация внутриклеточной осмотической концентрации мышц за счет органических веществ достигала соответственно 53 и 57% (Gordon, 1965).

Таким образом, у дальневосточной крупночешуйной красноперки в речной период независимости от стадии зрелости гонад и в море перед нерестом Osm_{inorg} внутренней среды была на определенную величину выше, чем осмоляльность мышечной ткани, печени и мозга. Для соблюдения осмотического равновесия между внутренней средой и внутриклеточной жидкостью недостаток неорганических ионов в тканях организма красноперки должен компенсироваться за счет накопления органических осмолитов.

Полученные данные показывают, что степень различий между Osm_{inorg} внутренней среды и тканями организма зависит от физиологического состояния производителей. По отношению к внутренней среде Osm_{inorg} в мышцах, печени и мозге рыб, отловленных в период зимовки (IV стадия) в р. Раздольная, была ниже соответственно на 12.1, 19.8 и 12.8%, а у красноперки из р. Волчанка сразу после нереста (VI–II стадия) — соответственно на 33.3, 29.1 и 33.2%. Различия между Osm_{inorg} внутренней среды и тканей организма проявлялись более существенно у красноперки, отловленной после нереста в р. Волчанка. В период размножения наибольшие изменения показателей водно-солевого гомеостаза наблюдались также у пресноводных видов рыб (Мартемьянов, 2001, 2004; Martemyanov, 2015). Чрезмерное функционирование адаптивных систем во время нереста приводит к истощению защитных сил организма, снижая способность поддерживать параметры водно-солевого гомеостаза.

У производителей дальневосточной крупночешуйной красноперки перед нерестом (V стадия

зрелости гонад) и сразу после нереста (VI–II стадии зрелости гонад) доля связанной воды в сыворотке крови и тканях многократно увеличивалась (табл. 1). Это указывает на то, что в период размножения в организме производителей происходят существенные структурные перестройки, приводящие к образованию органических веществ, способных связывать воду.

В ходе миграции из Японского моря на зимовку в р. Раздольная у производителей дальневосточной крупночешуйной красноперки (IV стадия зрелости) Osm_{inorg} и содержание натрия в сыворотке крови снизились соответственно на 9.4 и 10% (табл. 1). Во время нерестовой миграции производителей с гонадами V стадии зрелости из моря в р. Волчанка осмоляльность и содержание натрия в сыворотке крови снизились соответственно на 18.7 и 20.5%. Следовательно, снижение Osm_{inorg} и содержания натрия во внутренней среде производителей в ходе нерестовой миграции из моря в реку более существенно (в 2 раза), чем при миграции рыб на зимовку из моря в реку.

В ответ на снижение осмоляльности внутренней среды при переходе рыб из моря в реки в клетках мышечной ткани красноперки снижалось содержание натрия и калия, а в клетках печени и мозга – лишь ионов калия. При этом величина снижения концентрации ионов в мышцах, печени и мозге была больше таковой в сыворотке крови, что создавало более низкую Osm_{inorg} в тканях. Чтобы обеспечить осмотическое равновесие с внутренней средой, ткани компенсировали дефицит неорганических ионов за счет накопления органических осмолитов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания (тема № АААА-А18-118012690101-2; № АААА-А19-119102890013-3) и при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-00120 а).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят ЦКП “Приморский океанариум” ННЦМБ ДВО РАН (г. Владивосток) за предоставление условий для сбора и первичной обработки биологического материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева А.М., Ламаш Н.Е., Серебрякова М.В., Рябцева И.П. Сезонная динамика капиллярной фильтрации белков плазмы у дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 2015а. Т. 55. № 5. С. 586–597.
- Андреева А.М., Серебрякова М.В., Ламаш Н.Е. и др. Особенности организации белков низкомолекулярной фракции плазмы у дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* и других Cyprinidae // Биол. моря. 2015б. Т. 41. № 1. С. 55–63.
- Гавренков Ю.И. Биология, морфология и состояние запасов дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* в южном Приморье // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 123. С. 74–81.
- Гавренков Ю.И., Свиридов В.В. Экология размножения дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* в бассейнах рек Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. 2001. Вып. 1. С. 296–304.
- Мартемьянов В.И. Диапазоны регуляции концентрации натрия, калия, кальция, магния в плазме, эритроцитах и мышечной ткани плотвы *Rutilus rutilus* в природных условиях // Журн. эвол. биохим. и физиол. 2001. Т. 37. С. 109–113.
- Мартемьянов В.И. Динамика содержания катионов в плазме, эритроцитах и мышечной ткани плотвы *Rutilus rutilus* L. в период размножения // Биол. внутр. вод. 2004. № 2. С. 78–84.
- Мартемьянов В.И. Оценка статуса рыб по отношению к солёности среды на основе типов осмотической и ионной регуляции // Тр. Зоол. ин-та РАН. Приложение № 3. 2013. С. 175–181.
- Мартемьянов В.И. Методы определения общей, свободной и связанной фракций воды в организме и тканях гидробионтов // Вода: химия и экология. 2014. № 2. С. 86–91.
- Мартемьянов В.И. Механизмы регуляции клеточного объема эритроцитов карпа *Cyprinus carpio* (Cyprinidae) при повышении осмотической концентрации плазмы крови у рыб в зоне критической солёности // Вопр. ихтиологии. 2017. Т. 57. № 2. С. 223–229.
- Мартемьянов В.И. Показатели осмотической и ионной регуляции у рыб Белого моря // Вопр. ихтиологии. 2020. Т. 60. № 2. С. 209–219.
- Мартемьянов В.И., Васильев А.С. Регуляция объема эритроцитов, мышц, печени и мозга у караса *Carassius auratus* (Cyprinidae) в ответ на повышение осмотической концентрации в плазме крови // Вопр. ихтиологии. 2018. Т. 58. № 4. С. 478–485.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. Определение стадий зрелости и изучение половых продуктов рыб. Мурманск: ПИНРО. 1968. 46 с.
- Свиридов В.В. Морфологическая и генетическая дивергенция и географическая изменчивость дальневосточных красноперок рода *Tribolodon*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Дальневост. гос. ун-т. 2002. 21 с.
- Хлебович В.В. Критическая солёность биологических процессов. Л.: Наука. 1974. 236 с.
- Ahokas R.A., Sorg G. The effect of salinity and temperature on intracellular osmoregulation and muscle free amino acids in *Fundulus diaphanous* // Comp. Biochem. Physiol. Part A: Comp. Physiol. 1977. V. 56. P. 101–105. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(77\)90448-0](https://doi.org/10.1016/0300-9629(77)90448-0)
- Assem H., Hanke W. The significance of the amino acids during osmotic adjustment in teleost fish-I. Changes in

- the euryhaline *Sarotherodon mossambicus* // Comp. Biochem. Physiol. Part A: Physiology. 1983. V. 74. P. 531–536.
- Brykov V.A., Polyakova N.E., Semina A.V. Phylogeographic analysis reveals two periods of divergence in large-scaled redbfin *Tribolodon hakonensis* (Pisces, Cyprinidae) // Russ. J. Gen. 2011. V. 47. № 11. P. 1324–1332.
- Brykov V.A., Polyakova N.E., Semina A.V. Comparative analysis of mitochondrial DNA Variation in four species of Far Eastern redbfins of the genus *Tribolodon* (Pisces, Cyprinidae) // Russ. J. Gen. 2013. V. 49. № 3. P. 355–365.
- Davis K.B., Simco B.A. Salinity effects on plasma electrolytes of channel catfish, *Ictalurus punctatus* // J. Fish. Res. Board Can. 1976. V. 33. P. 741–746. <https://doi.org/10.1139/f76-091>
- Christensen E.A.F., Svendsen M.B.S., Steffensen J.F. Plasma osmolality and oxygen consumption of perch *Perca fluviatilis* in response to different salinities and temperatures // J. Fish Biol. 2016. V. 90. № 3. P. 834–846. <https://doi.org/10.1111/jfb.13200>
- Fugelli K., Zachariassen K.E. The distribution of taurine, gamma-aminobutyric acid and inorganic ions between plasma and erythrocytes in flounder (*Platichthys flesus*) at different plasma osmolalities // Comp. Biochem. Physiol. Part A: Physiology. 1976. V. 55. P. 173–177.
- Gordon M.S. Intracellular osmoregulation in skeletal muscle during salinity adaptation in two species of toads // Biol. Bull. 1965. V. 128. P. 218–229.
- Hegab S.A., Hanke W. Electrolyte changes and volume regulatory processes in the carp (*Cyprinus carpio*) during osmotic stress // Comp. Biochem. Physiol. 1982. V. 71A. P. 157–164.
- Hegab S.A., Hanke W. The significance of the amino acids during osmotic adjustment in teleost fish. II. Changes in the stenohaline *Cyprinus carpio* // Comp. Biochem. Physiol. 1983. V. 74A. P. 537–543.
- Huggins A.K., Colley L. The changes in the non-protein nitrogenous constituents of muscle during the adaptation of the eel *Anguilla anguilla* L. from fresh water to sea water // Comp. Biochem. Physiol. 1971. V. 38B. P. 537–541.
- Lange R., Fugelli K. The osmotic adjustment in the euryhaline teleosts, the flounder, *Pleuronectes flesus* L. and the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. // Comp. Biochem. Physiol. 1965. V. 15. P. 283–292.
- Lasserre P., Gilles R. Modification of the amino acid pool in the parietal muscle of two euryhaline teleosts during osmotic adjustment // Experientia. 1971. V. 27. № 12. P. 1434–1435.
- Martemyanov V.I. Stress reaction in freshwater fish in response to extreme impacts and during the reproduction period // J. Coastal Life Med. 2015. V. 3. № 3. P. 169–177.
- Martemyanov V.I., Poddubnaya N.Y. Volume regulation of muscle cells in the carp *Cyprinus carpio* in response to hypernatremia // Bratisl. Lek. Listy. 2019. V. 120. № 1. P. 52–57. https://doi.org/10.4149/BLL_2019_008
- Somero G.N. Protons, osmolytes, and fitness of internal milieu for protein function // Amer. J. Physiol. 1986. V. 251. P. R197–R213.
- Takeuchi K., Toyohara H., Kinoshita M., Sakaguchi M. Ubiquitous increase in taurine transporter mRNA in tissues of tilapia (*Oreochromis mossambicus*) during high-salinity adaptation // Fish Physiol. Biochem. 2001. V. 23. P. 173–182. <https://doi.org/10.1023/A:1007889725718>
- Venkatachari S.A.T. Effect of salinity adaptation on nitrogen metabolism in the freshwater fish *Tilapia mossambica*. I. Tissue protein and amino acid levels // Mar. Biol. 1974. V. 24. P. 57–63.
- Vislie T. Hyper-osmotic cell volume regulation in vivo and in vitro in flounder (*Platichthys flesus*) heart ventricles // J. Comp. Physiol. 1980. V. 140. № 3. P. 185–191.

Osmotic and Ionic Regulation in the Far Eastern Big-Scaled Redfin *Tribolodon hakonensis* (Günther, 1877) (Cypriniformes: Cyprinidae) in the Sea and in Rivers

V. I. Martemyanov^a, N. E. Lamash^{a, b}, and A. M. Andreeva^a

^aI.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 152742, Russia

^bA.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

The values of the osmolality, the contents of sodium, potassium, as well as the contents of total, free, and bound water fractions in blood serum, muscles, liver and brain, characteristic for fish in the sea and in rivers were determined for the far eastern big-scaled redbfin, *Tribolodon hakonensis*. The osmolality associated with the content of inorganic ions (Osm_{inorg}) was the same in the internal environment (blood serum), in muscles, liver and brain of the redbfins caught in the sea at the gonad maturity stage IV. In fish caught in the sea in pre-spawning period (gonad maturity stage V) and in rivers after spawning (gonad maturity stage VI–II) or in wintering period (gonad maturity stage IV), Osm_{inorg} in muscles, liver and the brain was significantly lower than in the blood serum. To achieve osmotic equilibrium with the internal environment, the lack of electrolytes in body tissues was compensated by accumulation of organic osmolytes. Migration of the redbfin from rivers to the sea was associated with a significant increase in Osm_{inorg} in the blood serum, by 9.4–18.7% on the average. As an adaptation in response to this increase, muscle tissue cells increased the concentration of sodium and potassium, while liver and brain cells accumulated potassium.

Keywords: serum, muscles, liver, brain, osmolality, sodium, potassium, total, free, and bound water fractions