

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

© 2012 Мартемьянов В.И., Борисовская Е.В.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
п. Борок, Ярославская область, Россия; martem@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 8.09.2011

У аборигенного карпа и вселившегося в Рыбинское водохранилище бычка-цуцика в диапазоне переносимой солености проявляется только пресноводный тип осмотической и ионной регуляции. Карп переносит прямой перевод из пресной в дистиллированную воду. Вселенец бычок-цуцик не выдерживает 8-кратное постепенное разбавление пресной воды Рыбинского водохранилища, погибая из-за чрезмерной потери натрия из организма. Это указывает на то, что исходная материнская популяция бычка-цуцика является обитателем среды более высокой минерализации. В таких условиях у рыб не могли сформироваться адаптивные способности к выживанию в воде низкой минерализации. В пределах толерантного диапазона солености содержание воды в организме карпа и бычка-цуцика поддерживается на стабильном уровне, свидетельствуя о нормальном функционировании осмотической регуляции. В критической зоне солености наблюдается обезвоживание организма, указывая на проблемы, связанные с осмотической регуляцией. Соответственно, у карпа и бычка-цуцика, толерантный диапазон солености простирается до 8 и 12 г/л NaCl, а критическая зона находится в пределах 8–12 г/л и 12–16 г/л NaCl. Бычок-цуцик переносит более высокую соленость, границы которой как толерантной, так и критической зоны на 4 г/л выше таковых для карпа. Такие способности бычка-цуцика могли сформироваться только в условиях повышенной солености среды, указывая на то, что исходная материнская популяция этого вида является обитателем солоноватых вод Каспийского моря.

Ключевые слова: бычок-цуцик, осмотическая и ионная регуляция, натрий, калий, кальций, магний.

Введение

Интервал солености 6–12 г/л является общим для проживания пресноводных, эвригаллиных и морских видов рыб. Такая соленость наблюдается в ряде морей (Каспийское, Азовское, Черное, Балтийское) и эстуариях рек. Одна из центральных проблем разделить по статусу виды, обитающие именно в такой зоне солености, поскольку из таких мест осуществляется экспансия многих

видов рыб в пресноводные водоемы. Так бычок-цуцик, исходный обитатель Каспийского, Азовского, Черного морей и эстуариев рек этих бассейнов, заселил в настоящее время многие пресноводные водоемы Восточной Европы [Naseka et al., 2005], каскад волжских водохранилищ [Naseka et al., 2005; Галанин, 2009], включая Рыбинское водохранилище [Слынько, 2008]. Это вид проник в Балтийское море [Antsulevich, 2007].

Ранее [Карабанов, 2009; Мартемьянов, Борисовская, 2010] были представлены данные, указывающие на пресноводное происхождение тюльки. Статус бычка-цуцика остается неопределенным. Указывают [Берг, 1949; Световидов, 1964], что этот вид обитает у берегов морей, в лиманах и реках. При этом данные по солености среды не приводятся. На основе морфологических и генетических результатов [Neilson, Stepien, 2009] выделяют оригинальный вид *P. marmoratus*, обитающий в морской и эстуарных зонах рек Черного моря, и два пресноводных таксона, один из которых живет в черноморском, а другой в волго-каспийском бассейнах.

Морские, пресноводные и эвригаллинные рыбы существенным образом отличаются типом осмотической и ионной регуляции. Стеногалинные морские виды, живущие при солености от 6 до 34 г/л и выше, имеют только морской тип осмотической и ионной регуляции, который позволяет им поддерживать гипоосмотическое и гипоионное равновесие со средой. Стеногалинные пресноводные виды обладают только пресноводным типом осмотической и ионной регуляции, осуществляющим поддержание гиперосмотического и гиперионного равновесия со средой во всем интервале солености, который тот или иной вид может переносить. У эвригаллинных видов, присутствуют одновременно пресноводный и морской типы осмотической и ионной регуляции, позволяя им 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.

В настоящей работе изучали показатели осмотической и ионной регуляции аборигенного карпа и вселившегося в Рыбинское водохранилище бычка-цуцика в зависимости от солености среды с целью определения происхождения этого вида и его

способности адаптироваться к данному фактору.

Материал и методика

Опыты проводили на карпах *Cyprinus carpio* L. возрастом 1⁺ в зимний период при температуре воды 13–14°C. В лабораторных условиях рыб по 6 экземпляров помещали в 300-литровые аквариумы, заполненные артезианской водой с содержанием натрия, калия, кальция магния 0.46, 0.04, 2, 0.48 ммоль/л, соответственно. После посадки рыб, в аквариумы добавляли по 0.5 г/л хлористого натрия в 1 сутки. При достижении солености 1, 2, 4, 6, 8, 10, 12 г/л, подсаживание прекращали, а рыб при заданных постоянных условиях содержали не менее 3 недель. В один аквариум 6 карпов были посажены сразу в дистиллированную воду, в другом содержались в артезианской воде. После 3-недельного срока акклимации рыб поочередно быстро отлавливали и от них брали пробы крови пастеровской пипеткой из хвостовой артерии. Цельную кровь центрифугировали при 6000 об/мин в течение 15 мин. После этого пипеткой брали 0.05 мл плазмы и разводили ее в 5 мл дистиллированной воды. Пробы мышечной ткани препарировали в области 2–4-го ребер. Навеску в среднем 150–200 мг помещали на обеззоленную бумагу и тотчас взвешивали на аналитических весах с точностью 0.05 мг. Вначале пробы в течение недели находились в комнате, а затем их помещали в сушильный шкаф при 105°C. Спустя 2 сут одиночные пробы по очереди доставали из шкафа и быстро взвешивали. Высушенные пробы помещали в тефлоновые стаканчики, приливали по 2 мл концентрированной азотной кислоты и выпаривали на электроплитке в вытяжном шкафу до обугливания. Затем в стаканчики добавляли дистиллированную воду с таким расчетом, чтобы получалось разведение в 200 раз, исходя из сырого веса ткани.

Работа выполнена на бычке-цуцике *Proterorhinus marmoratus* Pallas, массой 0.5–1.2 г, отловленном сачком 5.09.2006 г. в зарослях отмершей водной растительности устья реки Шуморовка (58°02' с. ш., 38°17' в. д.). Данный участок находится в зоне постоянного подпора со стороны Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Концентрация ионов натрия, калия, кальция, магния в речной воде составила 0.47, 0.07, 1.16, 0.53 ммоль/л, соответственно. Животных доставили в лабораторию. С целью изоляции, одиночных особей поместили в пластиковые непрозрачные емкости, установленные по 8 штук в 19 отдельных аквариумов, наполненных по 10 л речной воды. В стенках емкостей были просверлены отверстия диаметром 3 мм с целью обмена водой из аквариумов.

В двух аквариумах исходно было налито 2 л речной и 3 л дистиллированной воды. После посадки рыб в индивидуальные емкости этих аквариумов, в них ежедневно доливали по 1 л дистиллированной воды до достижения 10 л общего объема. В результате речная вода разбавилась в 8 раз. В процессе акклимации к этим условиям в течение 14 суток, из 16 особей выжили только два бычка-цуцика. Содержание натрия, калия, кальция, магния в разбавленной воде составило после опыта в первом аквариуме 0.07, 0.05, 0.14, 0.06 ммоль/л, во втором 0.12, 0.03, 0.2, 0.11 ммоль/л соответственно.

В двух других аквариумах рыбы в течение всего экспериментального периода содержались в речной воде. В остальные 15 аквариумов ежедневно добавляли по 10 г NaCl (1 г/л) до достижения окончательных концентраций 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 16 г/л. При постоянных условиях животные содержались в течение 2 недель. Затем каждую особь изымали из индивидуальной емкости, осуществляли эвтаназию, промокали фильтровальной бумагой и быстро взвешивали на аналитических весах. Рыб в течение 3–5 сут подсушивали в вытяжном шкафу, а затем помещали в сушильный шкаф

при 105°C. Спустя 2 сут одиночных особей по очереди доставали из шкафа и быстро взвешивали. Высушенных рыб помещали в тефлоновые стаканчики, приливали по 5 мл концентрированной азотной кислоты и выпаривали на электроплитке в вытяжном шкафу до обугливания. Затем в стаканчики добавляли дистиллированную воду с таким расчетом, чтобы получалось разведение в 200 раз, исходя из сырой массы. Дальнейшие аналитические процедуры были аналогичны тем, которые описаны нами ранее [Мартемьянов, 1992]. Концентрация электролитов в плазме выражена в ммоль/л, в мышцах карпа и целом организме бычков-цуциков – в ммоль/кг сырой массы, вода – в процентах. Результаты представлены средними и их ошибками. Достоверность различий оценивали с помощью коэффициента Стьюдента с доверительной вероятностью $P \leq 0.05$.

Результаты и обсуждение

Карп переносит прямой перевод из пресной в дистиллированную воду. При этом по сравнению с рыбами из пресной воды содержание натрия в плазме крови снизилось незначительно от 130 ± 1.5 ммоль/л до 127 ± 1 ммоль/л. Вселенец бычок-цуцик не выдерживает 8-кратное постепенное разбавление пресной воды Рыбинского водохранилища, погибая из-за чрезмерной потери натрия из организма. Концентрация натрия 20.4 ± 2.5 ммоль/кг сырой массы в организме двух бычков-цуциков, выживших в разбавленной пресной воде, была достоверно ниже ($p \leq 0.01$) на 47.4% по сравнению с таковой, полученной у рыб в пресной воде.

В конце опыта содержание натрия в дистиллированной воде, где находились карпы, составило 0.04 ммоль/л, а в разбавленной пресной воде с двумя выжившими бычками-цуциками 0.12 ммоль/л. Для выживания плотвы *Rutilus rutilus* Рыбинского водохранилища требуется наличие в воде не менее 0.015–0.019 ммоль/л натрия [Мартемьянов, Маврин, 2010]. Видно, что по сравнению с аборигенными

видами карпом и плотвой, вселенцу бычка-цуцику для выживания требуются более высокие концентрации натрия в среде. Результаты указывают на то, что исходная материнская популяция бычка-цуцика является обитателем среды более высокой минерализации. В таких условиях у рыб не могли сформироваться адаптивные способности к выживанию в воде низкой минерализации. Для установления точных значений пороговых уровней различных ионов в пресной

воде, необходимых для выживания бычка-цуцика, нужны дополнительные специальные исследования.

У карпа, акклиматизированного в диапазоне пресная вода – 6 г/л NaCl, концентрация натрия в плазме крови поддерживалась на относительно постоянном уровне 130.8 ± 0.7 ммоль/л (рис. 1, верхний слева, проведена горизонтальная линия относительно оси абсцисс). Это же значение получается на оси солености в точке пересечения с линией изонатремии.

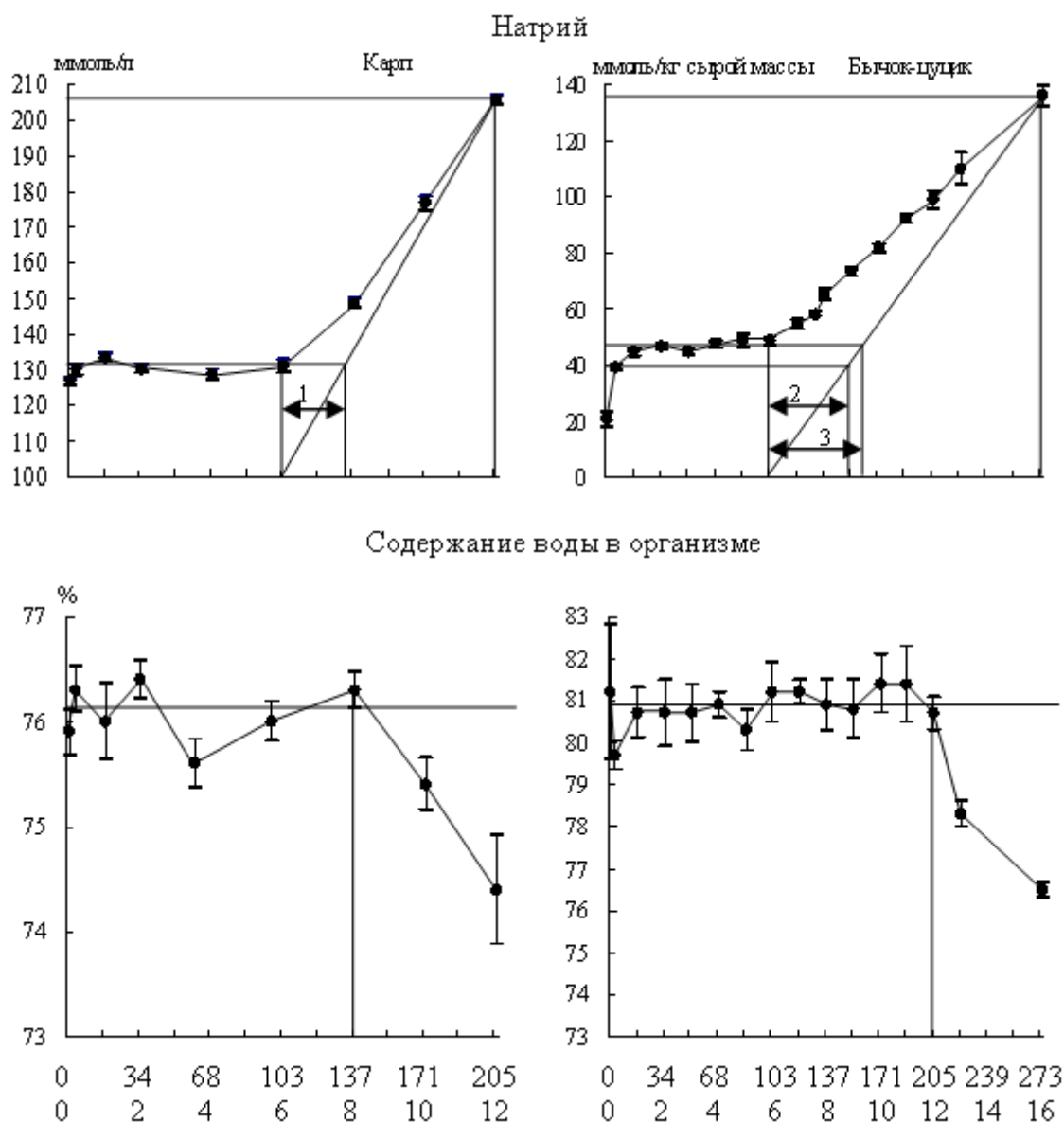


Рис. 1. Показатели водно-солевого обмена карпа и бычка-цуцика в зависимости от солености среды.

По оси ординат: верхний рис. – концентрация натрия в плазме крови карпа и организме бычка-цуцика; нижний рис. – содержание воды в организме карпа и бычка-цуцика. По оси абсцисс: концентрация хлористого натрия в ммоль/л (первая строка), г/л (вторая строка). Наклонная линия отражает состояние изонатремии (равенства содержания натрия в плазме крови рыб и внешней среде).

Бычки-цуцики по размеру и массе были небольшими, вследствие чего от них не могли взять пробы крови. Однако проецирование уровня натрия в организме бычка-цуцика на линию изонатремии позволяет рассчитать концентрацию этого иона в плазме крови. Так проекция уровня натрия в организме бычка-цуцика из пресной воды 38.8 ± 1.2 ммоль/кг сырой массы пересекается в точке, которая соответствует концентрации натрия в воде 154 ммоль/л (9 г/л NaCl) на линии изонатремии (рис. 1, верхний справа). Следовательно, такой же уровень натрия в плазме крови поддерживается у бычка-цуцика, обитающего в пресной воде Рыбинского водохранилища.

Ранее [Мартемьянов, 1992] были получены данные по содержанию натрия, калия, кальция, магния в плазме, эритроцитах, мышечной ткани 16 видов аборигенных рыб, отловленных в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Из исследованных видов, самые высокие концентрации натрия в плазме крови зарегистрированы у окуня 149.5 ± 2.6 ммоль/л. По другим данным, содержание натрия в плазме крови окуня поддерживалось на уровне 154.2 ± 2.1 ммоль/л [Lutz, 1972]. Бычок-цуцик относится к отряду окунеобразные. Видно, что вселившийся в Рыбинское водохранилище бычок-цуцик поддерживает в плазме крови высокий уровень натрия (154 ммоль/л), который сходен с таковым, полученным для окуня. По отношению к бычку-цуцику, вселившаяся в Рыбинское водохранилище тюлька регулирует содержание натрия в плазме крови на более низком уровне 131.8 ± 3.3 ммоль/л

[Мартемьянов, Борисовская, 2010]. Как было показано выше, такая же концентрация натрия поддерживается в плазме крови аборигенного карпа, акклиматизированного в диапазоне солености пресная вода – 6 г/л NaCl.

Концентрация натрия 47.5 ± 0.8 ммоль/кг сырой массы в организме бычков-цуциков, акклиматизированных в диапазоне солености $1-6$ г/л NaCl, была достоверно выше ($p \leq 0.01$) на 22.4% по сравнению с таковой, полученной для животных в пресной воде. Проекция этого уровня на линии изонатремии пересекается в точке, которая соответствует концентрации натрия в воде, следовательно, и в плазме крови бычков-цуциков, 162.5 ммоль/л (9.5 г/л NaCl). Полученные результаты указывают на то, что экспансия бычка-цуцика из солоноватой воды Каспийского моря в пресную воду Рыбинского водохранилища привела к снижению уровня натрия в плазме крови приблизительно на 8.5 ммоль/л.

Повышение солености выше 6 г/л, сопровождалось увеличением содержания натрия в плазме крови карпов и организме бычков-цуциков. Такая реакция пресноводных рыб на повышенные концентрации ионов натрия в воде связана с особенностями водного обмена. Содержание солей, особенно 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, верхний левый, стрела 1) и от 154 до 51 ммоль/л у бычка-цуцика (рис. 1, верхний правый, стрела 2) 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 минимального уровня, скорость диуреза многократно снижается [Lahlou et al., 1969; Norton, 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 поддерживается на относительно постоянном уровне у карпа в диапазоне солености до 8 г/л, бычка-цуцика до 12 г/л NaCl (рис. 1, нижний). 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 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. Ранее было показано, что для поддержания нормального водного обмена у вселившейся в Рыбинское водохранилище *Dreissena polymorpha* требуется наличие осмотического градиента концентрации натрия между организмом и средой не менее 6 ммоль/л [Мартемьянов, 2011].

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.

Показатель оводненности организма пресноводных рыб служит надежным критерием для оценки толерантных и критических диапазонов солености среды. В пределах толерантного диапазона солености содержание воды в организме гидробионтов поддерживается на стабильном уровне, свидетельствуя о нормальном функционировании осмотической регуляции. В критической зоне солености наблюдается обезвоживание организма, указывая на проблемы, связанные с осмотической регуляцией. Полученные результаты (рис. 1, нижний) показывают, что толерантный диапазон солености простирается до 8 и 12 г/л NaCl, соответственно, для карпа и бычка-цуцика. Критическая зона солености, соответственно для карпа и бычка-цуцика, находится в пределах 8–12 г/л и 12–16 г/л NaCl.

Сравнение показывает, что бычок-цуцик переносит более высокую соленость, границы которой как толерантной, так и критической зоны на 4 г/л выше таковых для карпа. Такие способности бычка-цуцика могли сформироваться только в условиях повышенной солености среды. Следовательно, исходная материнская популяция бычка-цуцика вероятнее всего является обитателем солоноватых вод.

Зависимость содержания калия, кальция, магния в мышечной ткани карпа и организме бычка-цуцика от солености среды различалась между собой у двух видов (рис. 2). Карпы акклиматизированные к дистиллированной воде поддерживали минимальную концентрацию различных катионов в мышцах, в диапазоне солености пресная вода – 12 г/л NaCl уровень кальция имел тенденцию к повышению, а калия и магния были относительно стабильными. У бычков-цуциков содержание катионов в организме в зависимости от солености регулировалось в виде двух уровней. В диапазоне от пресной воды до 7–8 г/л NaCl, концентрация калия и кальция в организме поддерживалась на повышенном, а магния на пониженном уровне. При более высоких соленостях наблюдалась противоположная зависимость, показывающая пониженное содержание калия, кальция и увеличенное магния в организме бычка-цуцика. Возможно, такие изменения отражают адаптивные приспособления бычка-цуцика к более высокой солености по сравнению с аборигенным

карпом. Если такие закономерности будут выявлены также у других видов, то они могут стать надежными критериями для выявления статуса солоноватоводного происхождения среди пресноводных рыб.

Таким образом, приведенные данные показывают, что показатели осмотической (содержание воды в организме) и ионной (уровень натрия в плазме крови и организме) регуляции аборигенного карпа и вселившегося в Рыбинское водохранилище бычка-цуцика в зависимости от солености среды качественно проявляются сходным образом. Это свидетельствует о наличии у обоих видов только пресноводного типа осмотической и ионной регуляции. Способность бычка-цуцика выживать в более минерализованной воде и переносить более высокие солености указывают на вероятность солоноватоводного происхождения вселенца.

Ряд авторов считают бычка-цуцика эвригалинным видом, обитающим в диапазоне солености от 0 до 33 г/л [Световидов, 1964; Antsulevich, 2007]. В Азовском море бычки-цуцики ловились в воде соленостью 3–10.7 г/л [Ильин, 1930] в Каспийском море 24–31.2 г/л [Холдинова, 1951]. Эвригалинные виды рыб обладают пресноводным и морским типом осмотической и ионной регуляции. За счет регуляции ионов натрия и хлора в плазме крови эти виды, находясь в пресной воде, поддерживают гиперосмотический, а в морской воде гипоосмотический по отношению к среде тип осморегуляции (табл. 1).

Таблица 1. Осмотические градиенты (разность осмотических концентраций, мосм/л) между плазмой крови (C_1) и средой (C_2) у эвригалинных видов рыб, адаптированных к пресной и морской воде. (Рассчитано нами по литературным данным.)

Вид	Пресная среда			Морская среда			Ссылка
	C_1	C_2	C_1-C_2	C_1	C_2	C_1-C_2	
<i>Platichthys flesus</i>	276±4	~ 1	275	335±2	1017	-682	Macfarlane, 1974
<i>Salmo gairdneri</i>	308±4	~ 1	307	338±3	1000	-662	Oguri, Ooshima, 1977
<i>Anguilla anguilla</i>	290±18	~ 3	287	326±20	964	-638	Skadhauge, 1969

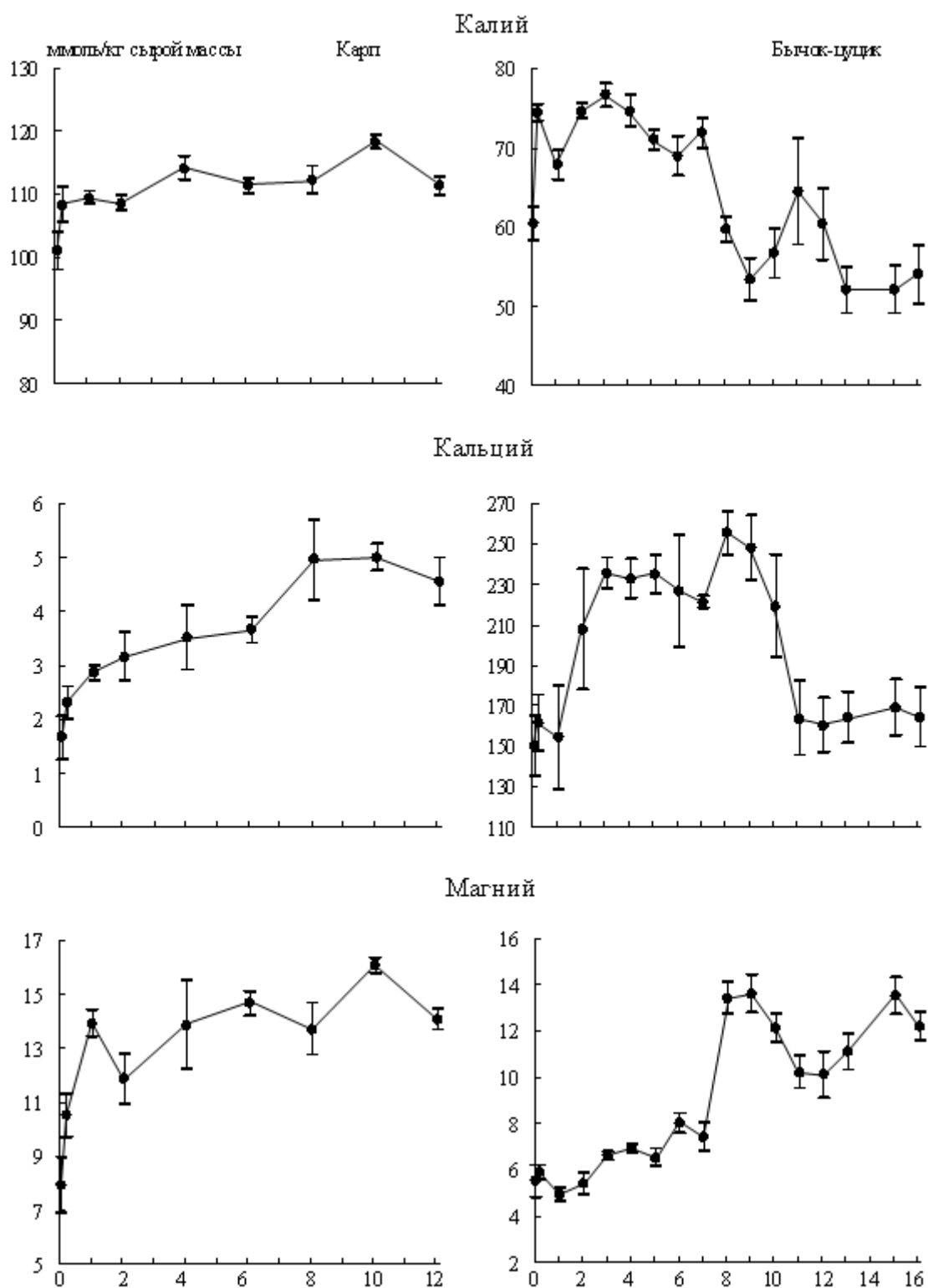


Рис. 2. Содержание калия, кальция, магния в мышцах карпа и организме бычка-цуцика в зависимости от солености.

По оси абсцисс: соленость среды, г/л; ординат – концентрация катионов в мышцах и организме.

При изменении солености среды эвригалинные рыбы способны быстро осуществлять переход с пресноводного типа осморегуляции на морской тип и обратно [Stanley, Fleming, 1966; Potts et

al., 1967; Oide, Utida, 1968; Rao, 1969; Macfarlane, 1974] (табл. 2). Если бы вселившийся в Рыбинское водохранилище бычок-цуцик дополнительно обладал морским типом осмотической

и ионной регуляции, тогда он приспособился бы к соленостям выше 16 г/л NaCl. Однако в наших опытах с медленным повышением солености среды выше 16 г/л NaCl бычки-цуцки погибали. Это свидетельствует, что вселившийся в Рыбинское водохранилище бычок-цуцик имеет только пресноводный способ осмотической и ионной регуляции.

Получены результаты по генетическим и морфологическим признакам бычка-цуцика из Великих Озер, интродуцированных и нативных евроазиатских популяций, указывающие на разделение на 3 вида [Neilson, Stepien, 2009]. Оригинальный вид *P. marmoratus*, обитающий в морской и эстуарных зонах рек Черного моря, пресноводный вид черноморского бассейна, который вселился в североамериканские Великие Озера, и другой пресноводный вид, обитающий в волго-каспийском бассейне. Пресноводный бычок-цуцик черноморского бассейна первоначально описан как *Proterorhinus semilunaris* (Heckel).

Пресноводный таксон бычка-цуцика каспийского бассейна может соответствовать *Proterorhinus semipellucidus* (Kessler). Наши данные по показателям водно-солевого обмена бычка-цуцика Рыбинского водохранилища, указывая на наличие у рыб только пресноводного типа осмотической и ионной регуляции, также согласуются с этим выводом. Кроме того, наши результаты дополнительно указывают на то, что бычок-цуцик каспийского бассейна является пресноводным видом солоноватоводного происхождения. Для того чтобы выявить, имеются или нет эвригалинные и морские формы бычка-цуцика, необходимо определить тип осмотической и ионной регуляции у рыб, живущих в морях при соленостях выше 16 г/л. В случае обнаружения бычков-цуциков с разными способами осмотической и ионной регуляции следует осуществить разделение на разные виды, как это делается на основе генетических и морфологических данных [Neilson, Stepien, 2009].

Таблица 2. Изменение осмотического градиента (разности осмотических концентраций) между организмом радужной форели и средой при повышении солености. (Рассчитано нами по данным [Rao, 1969].)

Осмотическая концентрация плазмы крови, мосм/л (C_1)	Осмотическая концентрация внешней среды, мосм/л (C_2)	Осмотический градиент между организмом и средой ($C_1 - C_2$)
228	12 (пресная вода)	216
229	111	118
233	233	0
233	467	-234
300	711	-411
340	950	-610

Заключение

У аборигенного карпа и вселившегося в Рыбинское водохранилище бычка-цуцика в зависимости от солености среды проявляется только пресноводный тип осмотической и ионной регуляции. Карп переносит прямой перевод из пресной в дистиллированную воду. Вселенец бычок-цуцик не выдерживает 8-кратное

постепенное разбавление пресной воды Рыбинского водохранилища, погибая из-за чрезмерной потери натрия из организма. Это указывает на то, что исходная материнская популяция бычка-цуцика является обитателем среды более высокой минерализации. В таких условиях у рыб не могли сформироваться адаптивные способности к выживанию в воде низкой

минерализации. Для установления точных значений пороговых уровней различных ионов в пресной воде, необходимых для выживания бычка-цуцика, нужны дополнительные специальные исследования.

В пределах толерантного диапазона солености содержание воды в организме карпа и бычка-цуцика поддерживается на стабильном уровне, свидетельствуя о нормальном функционировании осмотической регуляции. В критической зоне солености наблюдается обезвоживание организма, указывая на проблемы, связанные с осмотической регуляцией. Соответственно у карпа и бычка-цуцика, толерантный диапазон солености простирается до 8 и 12 г/л NaCl, а критическая зона находится в пределах 8–12 г/л и 12–16 г/л NaCl. Бычок-цуцик переносит более высокую соленость, границы которой как толерантной, так и критической зоны на 4 г/л выше таковых для карпа. Такие способности бычка-цуцика могли сформироваться только в условиях повышенной солености среды, указывая на то, что исходная материнская популяция этого вида является обитателем солоноватых вод Каспийского моря. Для того чтобы выявить, имеются или нет эвригалитные и морские формы бычка-цуцика, необходимо определить тип осмотической и ионной регуляции у рыб, живущих в морях при соленостях выше 16 г/л. В случае обнаружения бычков-цуциков с разными способами осмотической и ионной регуляции следует осуществить разделение на разные виды.

Литература

- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во Академии Наук СССР, 1949. Ч. 3. С. 927–1382.
- Галанин И.Ф. Исследования расселения бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) в Куйбышевском водохранилище // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2009. Т. 151, кн. 2. С. 250–259.
- Ильин Б.С. Некоторые данные по распространению ракообразных (Cirripedia, Dekapoda) и бычков (Gobiidae) кубанских лиманов // Труды Азовско-Черном. науч. рыбохоз. станции / Ред. М.М. Авдеева. Ростов-Дон: Азово-Черном. Науч. Рыбохоз. Станция. 1930. Вып. 7. С. 131–156.
- Карабанов Д.П. Генетико-биохимические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) при расширении ареала // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 2009. 26 с.
- Мартемьянов В.И. Содержание катионов в плазме, эритроцитах и мышечной ткани рыб Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Журн. эвол. биохим. и физиол. 1992. Т. 28. № 5. С. 576–581.
- Мартемьянов В.И. Влияние минерального состава внешней среды на показатели водно-солевого обмена вселившейся в Рыбинское водохранилище дрейссены *Dreissena polymorpha* Pallas // Росс. журн. биол. инвазий. 2011. № 2. С. 120–134.
- Мартемьянов В.И., Борисовская Е.А. Показатели водно-солевого обмена у вселившейся в Рыбинское водохранилище тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeiformes, Clupeidae) в сравнении с аборигенными и морскими видами рыб // Росс. журн. биол. инвазий. 2010. № 2. С. 37–46.
- Мартемьянов В.И., Маврин А.С. Пороговые концентрации катионов в пресной воде, необходимые для поддержания ионного баланса между организмом гидробионтов и внешней средой // В сб.: Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Т. 1. Экологическая физиология и биохимия водных организмов / Ред. Н.Н. Немова, Г.М. Чуйко, О.В. Мещерякова, С.А. Мурзина. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. С. 146–150.

- Проссер Л. Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1977. Т. 1. 608 с.
- Световидов А.Н. Рыбы Черного моря. М.; Л.: Наука, 1964. 552 с.
- Слынько Ю.В. Натурализация бычка-пуцика *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Pisces: Perciformes: Gobiidae) в Рыбинском водохранилище // Росс. журн. биол. инвазий. 2008. № 1. С. 45–50.
- Холдинова Н.А. Материалы по размножению и развитию рыб в осолоненных заливах Северного Каспия // Труды ВНИРО. М.: МОИП, 1951. Т. 18. С. 99–126.
- Antsulevich A. First records of the tubenose goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) in the Baltic Sea // Aquatic Invasions. 2007. V. 2. № 4. P. 468–470.
- Furspan P., Prange H.D., Greenwald L. Energetics and osmoregulation in the catfish *Ictalurus nebulosus* and *I. punctatus* // Comp. Biochem. Physiol. 1984. 77A. P. 773–778.
- Lahlou B., Henderson I.W., Sawyer W.H. Sodium exchanges in goldfish (*Carassius auratus* L.) adapted to a hypertonic saline solution // Comp. Biochem. Physiol. 1969. 28. P. 1427–1433.
- Lutz P.L. Ionic and body compartment responses to increasing salinity in the perch *Perca fluviatilis* // Comp. Biochem. Physiol. 1972. 42A. P. 711–717.
- Macfarlane N.A. Effects of hypophysectomy on osmoregulation in euryhaline flounder, *Platichthys flesus* (L.), in sea water and in fresh water // Comp. Biochem. Physiol. 1974. 47A. P. 201–217.
- Naseka A.M., Boldyrev V.S., Bogutskaya N.G., Delitsyn V.V. New data on the historical and expanded range of *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Teleostei: Gobiidae) in eastern Europe // J. Appl. Ichthyol. 2005. 21. P. 300–305.
- Neilson M.E., Stepien C.A. Evolution and phylogeography of the tubenose goby genus *Proterorhinus* (Gobiidae, Teleostei): evidence for new cryptic species // Biol. J. Lin. Society. 2009. 96. P. 664–684.
- Norton V.M., Davis K.B. Effect of abrupt change in the salinity of the environment on plasma electrolytes urine volume, and electrolyte excretion in channel catfish, *Ictalurus punctatus* // Comp. Biochem. Physiol. 1977. 56A. P. 425–431.
- Oguri M., Ooshima Y. Early changes in the plasma osmolality and ionic concentrations of rainbow trout and goldfish following direct transfer from fresh-water to sea water // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1977. 43. P. 1253–1257.
- Oide H., Utida S. Changes in intestinal absorption and renal excretion of water during adaptation to sea water in the Japanese eel // Marine Biol. 1968. 1. 5. P. 392–444.
- Potts W.T.W., Foster M.A., Rudy P.P., Howells G.P. Sodium and water balance in the cichlid teleost, *Tilapia mossambica* // J. Exp. Biol. 1967. 47. P. 461–470.
- Rao G.M.M. Effect of activity, salinity, and temperature on plasma concentration of rainbow trout // Can. J. Zool. 1969. 47. P. 131–134.
- Skadhauge E. The mechanism of salt and water absorption in the intestine of the eel (*Anguilla anguilla*) adapted to waters of various salinity // J. Physiol. 1969. 204. P. 135–158.
- Stanley J.G., Fleming W.R. Effect of hypophysectomy on sodium metabolism of the gill and kidney of *Fundulus kansae* // Biol. Bull. 1966. 131. P. 155–165.

**INDICES OF HYDROMINERAL
METABOLISM IN TUBENOSE GOBY
PROTERORHINUS MARMORATUS PALLAS
INTRODUCED IN THE RYBINSK RESERVOIR AND
ABORIGINAL CARP *CYPRINUS CARPIO* L. IN
DEPENDING ON SALINITY OF ENVIRONMENT**

© 2012 Martemyanov V.I., Borisovskaya E.V.

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Yaroslavl oblast, Russia, martem@ibiw.yaroslavl.ru

In indigenous carp and tubenose goby installed in Rybinsk water reservoir only the freshwater pattern of osmotic and ionic regulation occurs. The carp tolerates direct transfer from the fresh to distilled water. The tubenose goby does not tolerate 8-fold gradual dilution of fresh water of Rybinsk water reservoir, perishing because of excessive loss of sodium from its organism. It evidences that the initial mother population of tubenose goby is the inhabitant of the medium of higher mineralization. In such conditions in fishes adaptable abilities to survival in water of low mineralization could not be generated. In limits of tolerant range of salinity the water content in organism of carp and tubenose goby is sustained at a stable level, testifying about normal functioning of osmotic regulation. In critical zone of salinity the dehydration of organism is observed, pointing out to the problems connected with osmotic regulation. Accordingly, in carp and tubenose goby, the tolerant range of salinity reaches up to 8 and 12 g/l NaCl, and the critical range is in limits of 8–12 g/l and 12–16 g/l NaCl. The tubenose goby tolerates higher salinity, which borders for tolerant zone as well as for critical one are higher by 4 g/l than those for carp. Such abilities of tubenose goby could be generated only in conditions of the raised salinity of medium, specifying that the initial mother population of this species is the inhabitant of salty waters of the Caspian Sea.

Key words: tubenose goby, osmotic and ionic regulation, sodium, potassium, calcium, magnesium.