

УДК: 597.553.1-111.05+597-115.2

ПОКАЗАТЕЛИ ВОДНО-СОЛЕВОГО ОБМЕНА У ВСЕЛИВШЕЙСЯ В РЫБИНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ ТЮЛЬКИ *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS* (CLUPEIFORMES, CLUPEIDAE) В СРАВНЕНИИ С АБОРИГЕННЫМИ И МОРСКИМИ ВИДАМИ РЫБ

© 2010 Мартемьянов В.И., Борисовская Е.А.

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

Поступила в редакцию 15.01.2010

Показатели водно-солевого обмена и верхний предел солености распространения тюльки в природных условиях соответствуют таковым, которые характерны для стеногалинных пресноводных рыб. Эти результаты указывают на вероятность пресноводного происхождения тюльки. Вселившаяся в Рыбинское водохранилище тюлька отличается от аборигенных видов более высоким уровнем калия в плазме, низким содержанием воды и калия в мышцах, кальция в эритроцитах, магния в плазме, эритроцитах и мышечной ткани. Высокие уровни натрия в эритроцитах тюльки отражают повышенную кислород-несущую емкость крови, свидетельствуя об увеличенных потребностях этого вида в кислороде. Содержание магния в эритроцитах тюльки в 2–3.7 раза ниже, чем у аборигенных видов, что указывает на более низкое сродство гемоглобина к кислороду. Установлено, что резкие воздействия очень быстро сопровождаются существенным обессоливанием крови тюльки, обуславливая повышенную уязвимость к неблагоприятным факторам среды.

Ключевые слова: тюлька, плазма, эритроциты, мышцы, печень, натрий, калий, кальций, магний.

Черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Normann, 1840) из отряда сельдеобразных Clupeiformes, семейства сельдевых Clupeidae, встречается в бассейнах Черного, Азовского и Каспийского морей. Каспийская тюлька обитает в море повсеместно, заходит в низовья рек Волги, Терека и Урала. За последние 50 лет тюлька Каспийского моря проникла в Волго-Донской канал, заселила Цимлянское водохранилище и, постепенно двигаясь вверх по Волге, вселилась в Куйбышевское, Воткинское, Камское, Горьковское, Рыбинское, Угличское водохранилища [Дорофеева, 2002]. В Рыбинском водохранилище тюлька стала массовым видом [Кияшко, Слынько, 2003]. К настоящему времени северная граница ареала тюльки проходит по Шекснинскому, Иваньковскому водохранилищам, а также по верхнему участку Моложского плеса

Рыбинского водохранилища [Экологические проблемы ..., 2001]. Многочисленные исследования показали, что новые виды, вступая в контакты с аборигенными видами, могут существенно преобразовывать структуру биоценозов, и их появление имеет экологические и экономические последствия [Алимов и др., 2000, 2004; Дгебуадзе, 2002, 2003; Стерлигова, Ильмаст, 2009].

До сих пор остаются непонятными происхождение этого вида и физиологические механизмы, лежащие в основе высокой способности к расширению ареала. Известно [Мартемьянов, Запруднова, 1982; Мартемьянов, 1982; 1983; 1989; 1990; 1994а; 2009; Запруднова, Мартемьянов, 1990; Запруднова, 1991; 1999; 2008], что показатели водно-солевого обмена гидробионтов являются надежными индикаторами физиологического состояния, помогая определять происхождение вида,

степень его устойчивости и способности адаптироваться к факторам среды.

В этой работе впервые были изучены показатели водно-солевого обмена вселившейся в Рыбинское водохранилище тюльки с целью определения ее происхождения, стрессоустойчивости и способности адаптироваться к факторам среды.

Материал и методика

Материал собран с 10.09 по 15.09.05 г. во время экспедиции по Рыбинскому водохранилищу. В местах траления температура воды колебалась в пределах 14.2–16°C, а содержание ионов (в ммоль/л, $n=7$) для натрия 0.15–0.2, калия 0.032–0.086, кальция 0.51–0.7, магния 0.32–0.5. Ранее нами [Мартемьянов, 1982] было показано, что при взятии проб от рыб сразу после кратковременного (не более 10 мин) отлова, исследуемые параметры не успевают существенно измениться, отражая состояние показателей, характерное для животных в природной среде. При увеличении продолжительности отлова показатели водно-солевого обмена изменяются из-за реализации стресс-реакции в ответ на попадание животного в орудие лова. В связи с этим, пробы от тюльки брали сразу после 5 мин отлова пелагическим тралом для определения исходных уровней показателей водно-солевого обмена, характерных для рыб в природной среде, в других случаях – после 15 мин траления для оценки проявления стресс-реакции. Всего было обработано 53 особи массой 7.6 ± 0.35 г. Способ взятия проб, их обработка и аналитические процедуры были аналогичны тем, которые описаны нами ранее [Мартемьянов, 1992]. Концентрация электролитов в плазме и эритроцитах выражена в ммоль/л, в мышцах и печени – в ммоль/кг сырой массы ткани, вода – в процентах. Общее содержание солей в плазме крови тюльки определяли кондуктометрическим методом [Хлебович, 1974]. Результаты представлены средними и их ошибками. Достоверность различий оценивали с помощью коэффициента Стьюдента с доверительной вероятностью $P \leq 0.05$.

Результаты и обсуждение

Получено, что содержание воды в организме и мышцах тюльки (табл.) меньше, по сравнению с таковыми у объекта прудового выращивания – карпа *Cyprinus carpio* L. $76.3 \pm 0.22\%$ и $81.5 \pm 0.22\%$ [Мартемьянов, 1990] и аборигенных видов Рыбинского водохранилища – плотвы $76.4 \pm 0.36\%$ и $80.2 \pm 0.79\%$, леща $78.3 \pm 0.20\%$ и $81.1 \pm 0.30\%$, а также их гибридов $77.9 \pm 0.38\%$ и $80.4 \pm 0.30\%$ [Мартемьянов, 1994б]. У остальных изученных 15 аборигенных видов рыб Рыбинского водохранилища количество влаги в мышцах также было выше [Мартемьянов, 1992], чем у тюльки. Уровень воды в тканях рыб связан обратной зависимостью с содержанием жира [Лав, 1976]. Низкая концентрация воды в мышцах тюльки свидетельствует о высокой жирности этого вида по сравнению с аборигенными видами рыб. Содержание воды в печени тюльки (табл.) было сходным с таковым карпа [Мартемьянов, 1990] и окуня [Lutz, 1972].

На протяжении всего ареала черноморско-каспийская тюлька генетически и морфологически является однотипной [Карабанов, 2009]. Это обстоятельство затрудняет точно установить происхождение этого вида. На основе некоторых генетических особенностей, полагают [Карабанов, 2009], что наиболее вероятно, волжские популяции тюльки происходят от жилой пресноводной формы, обитавшей в затоках и ильменях у г. Саратов.

Данные по распределению тюльки в природных условиях также указывают на вероятность ее пресноводного происхождения. Соленость Каспия имеет градиент с севера на юг, возрастая от 0.1–0.2‰ вблизи устьев Волги и Урала до 13–13.2‰ у восточных берегов южной части моря [Косарев, Леонтьев, 1969; Каспийское море, 1986]. В Азовском море и опресненных участках Черного моря тюлька обитает в солоноватой воде с содержанием солей до 13‰ [Световидов, 1964]. В более осолоненных частях Черного моря тюльку не встречали. Эти данные свидетельствуют, что верхний предел солености, при которой встречается как каспийская, так и азовско-черноморская тюлька составляет 13‰.

Таблица. Показатели водно-солевого обмена тюльки

Исследуемые показатели	n	трал 5 мин	n	трал 15 мин
Вода тела, %	10	74.3±0.32	8	74.0±0.25
Вода мышц, %	6	75.1±0.65	13	75.2±0.61
Вода печени, %	6	77.4±0.73	13	77.8±0.56
Общая концентрация солей в плазме, мосм/л	23	266.7±5.5	12	222.4±4.6*
Натрий плазмы, ммоль/л	23	131.8±3.3	12	114.2±4.8*
Калий плазмы, ммоль/л	23	12.9±0.79	12	15.4±0.80
Кальций плазмы, ммоль/л	23	2.7±0.12	12	2.6±0.08
Магний плазмы, ммоль/л	23	0.61±0.09	12	0.7±0.01
Натрий эритроцитов, ммоль/л	23	60.9±1.8	12	63.5±1.5
Калий эритроцитов, ммоль/л	23	91.6±1.2	12	87.4±3.6
Кальций эритроцитов, ммоль/л	23	следы	12	следы
Магний эритроцитов, ммоль/л	23	2.5±0.46	12	2.6±0.26
Натрий мышц, ммоль/кг сырой массы	6	17.5±2.4	13	18.0±1.8
Калий мышц, ммоль/кг сырой массы	6	60.9±7.3	13	65.5±8.7
Кальций мышц, ммоль/кг сырой массы	6	6.7±1.0	13	7.0±1.7
Магний мышц, ммоль/кг сырой массы	6	4.4±0.9	13	5.1±0.9
Натрий печени, ммоль/кг сырой массы	6	41.7±1.8	13	44.6±3.5
Калий печени, ммоль/кг сырой массы	6	69.9±6.4	13	71.3±7.4
Кальций печени, ммоль/кг сырой массы	6	4.7±2.0	13	3.2±0.5
Магний печени, ммоль/кг сырой массы	6	3.0±1.0	13	4.9±1.0

* – достоверные различия (p<0.05).

Многие стеногалинные пресноводные виды рыб (сазан, жерех, лещ, плотва, рыбец, чехонь, щука, судак, окунь и др.) обитают в Каспийском, Балтийском, Азовском морях и опресненных участках других морей [Oikari, 1975a,b; Казанчеев, 1981; Naux et al., 1985; Мартемьянов, 1989] при соленостях не выше 13‰. Растительноядные рыбы – белый амур *Stenopharyngodon idella* (Val.), белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) и пестрый толстолобик *Aristichthys nobilis* (Rich.) заселили участки водоемов в Азовском бассейне с соленостью до 11‰ [Бизяев, 1966] в Каспийском районе с соленостью до 12‰ [Абдусаматов, 1986]. Азовский рыбец *Vimba vimba carinata* (Pall.) переносит осолонение воды до 12.5‰ [Логвинович, Семячко, 1962]. В опытах, проведенных в лабораторных условиях, стеногалинные виды пресноводных рыб карп *Cyprinus carpio* L. [Hegab, Hanke, 1982; Мартемьянов, 1989], карась *Carassius auratus* L. [Lahlou et al., 1969], окунь *Perca fluviatilis* L. [Lutz, 1972], канальный сомик *Ictalurus punctatus* [Norton, Davis, 1977] выдерживали соленость воды до 11–12‰. Сравнительный анализ показывает, что ареал тюльки в природных условиях совпадает с диапазоном

солености, который является совместимым для жизнедеятельности стеногалинных видов пресноводных рыб.

В солоноватой воде Каспийского, Азовского и Балтийского морей, где обитают стеногалинные пресноводные рыбы, встречаются также и морские виды. Сравнение показателей ионного обмена у морских и пресноводных видов рыб показывает, что первые отличаются от вторых только более высоким содержанием натрия в плазме крови. У морских видов (треска, европейский и четырехрогий керчак), обитающих в солоноватой воде Балтики и при океанической солености, концентрация натрия в плазме крови поддерживается в пределах 165–200 ммоль/л [Sutton, 1968; Oikari, 1975a, b; Лаврова, Наточин, 1978; Лаврова, Наточин, 1985], а у стеногалинных пресноводных рыб – в диапазоне 113–150 ммоль/л [Мартемьянов, 1992].

Близкородственный к тюлке вид из рода сельдей сероспинка *Alosa pseudoharengus* вселилась из Атлантического океана в пресноводные водоемы Северной Америки. При этом

сохранила способность поддерживать высокую концентрацию натрия во внутренней среде. У рыб, находящихся в морской воде, водопроводной и озере Мичиган, содержание натрия в плазме регулировалось, соответственно, на уровне 167 ± 2 ; 170 ± 1.1 ; 171 ± 1.4 ммоль/л [Stanley, Colby, 1971]. Эти результаты показывают, что морские виды рыб, осваивая пресные (сероспинка) или солоноватые водоемы (керчаки, треска), регулируют концентрацию натрия во внутренней среде на высоком уровне. То есть, клетки организма морских видов рыб приспособлены функционировать при высоких уровнях натрия в окружающей их межклеточной жидкости.

Полученные данные (табл.) свидетельствуют, что концентрация натрия в плазме крови тюльки существенно ниже (на 40 ммоль/л), чем у близкородственного морского по происхождению вида сероспинки и типична для представителей стеногалинной пресноводной ихтиофауны. Если тюлька была бы по происхождению морским видом, тогда концентрация натрия в ее крови поддерживалась бы на высоком уровне, как у морских рыб. Если тюлька была бы по происхождению эвригалинным видом, тогда бы она встречалась в природных условиях при океанической солености. Приведенные результаты показывают, что показатели водно-солевого обмена и верхний предел солености распространения тюльки в природных условиях соответствуют таковым, которые характерны для стеногалинных пресноводных рыб, указывая на вероятность пресноводного происхождения тюльки.

Ранее нами [Мартемьянов, 1982] было показано, что при взятии проб от леща и плотвы сразу после 10–15 мин отлова, концентрация электролитов в плазме крови не успевает существенно измениться. У тюльки увеличение продолжительности траления от 5 до 15 мин сопровождалось резким обессоливанием крови за счет усиленной утечки ионов натрия из плазмы во внешнюю среду (табл.). Увеличение продолжительности траления на 10 мин вызвало снижение общего содержания солей на 44.3 мосм/л, а уровня натрия на 17.6 ммоль/л. Снижение общей концентрации солей в плазме крови тюльки было больше по

сравнению с натрием. Это указывает на то, что при стрессе кроме натрия из крови терялись также другие ионы. Показано, что в начальный период стресса происходит также преобладание выхода по концентрационному градиенту из организма рыб в пресную воду ионов хлора [Meyer, 1948, Postlethwaite, McDonald, 1995], сопровождаемая снижением концентрации этого электролита во внутренней среде [Postlethwaite, McDonald, 1995].

Сравнительный анализ показывает, что по сравнению с аборигенными видами рыб Рыбинского водохранилища, тюлька является более чувствительной к резким воздействиям, которые вызывают у нее очень быстрое обессоливание крови за счет существенной потери хлористого натрия во внешнюю среду, обуславливая снижение устойчивости организма. Вскоре после отлова тюлька погибает, из-за чего невозможно проведение каких-либо опытов с этим видом. Быстрое и чрезмерное обессоливание крови в начальный период стресса делает тюльку очень уязвимой в природных условиях к резким изменениям факторов среды.

Содержание натрия в воде Рыбинского водохранилища составляло в среднем 0.2 ммоль/л во время проведения исследований. Расчеты показывают, что градиент концентрации натрия между кровью тюльки и внешней средой составляет 659. Известно, что по мере продвижения на север концентрация натрия в пресноводных водоемах снижается. В силу этого будет увеличиваться концентрационный градиент натрия между организмом рыб и средой. Так, при содержании натрия в воде 0.1 ммоль/л, градиент концентрации натрия между кровью тюльки и средой составит 1318. Для обслуживания такого высокого градиента необходимо более напряженное функционирование физиологических систем, обеспечивающих натриевый гомеостаз. Кроме того, чем выше градиент, тем больше будет увеличение скорости обессоливания крови в ответ на резкие изменения среды.

Показано также [Виноградов, 2000], что скорость обессоливания организма пресноводных рыб, как в нормальных, так и неблагоприятных условиях, увеличивается по мере снижения концентрации ионов кальция в воде. То есть, с уменьшением концентрации, как натрия, так и кальция в воде, напряженность систем, обеспечивающих натриевый гомеостаз, и степень его уязвимости при резких изменениях среды будут возрастать у тюльки. Вероятно, это обстоятельство препятствует распространению тюльки на север в пресноводные водоемы с более низким содержанием ионов натрия и кальция в воде.

Ранее [Мартемьянов, 1989] были обобщены данные, показывающие, что повышение солености до 6‰ сопровождается уменьшением осмотического и концентрационного градиента по хлористому натрию между организмом пресноводных рыб и средой. В результате этого снижаются энергетические затраты на осуществление осмотической и ионной регуляции, а также степень обессоливания организма при неблагоприятных воздействиях, способствуя тем самым повышению устойчивости рыб к таким воздействиям. В связи с этим становится понятным более высокая устойчивость и продуктивность тюльки в солоноватой воде Каспийского, Азовского и Черного морей по сравнению с пресноводными водоемами, где этот вид находится в более напряженном состоянии.

Высокие уровни натрия, зарегистрированные в эритроцитах тюльки (табл.), сопоставимы с таковыми, полученными ранее для окуня (56.3 ± 2.7 ммоль/л), судака (56.3 ± 0.8 ммоль/л) и щуки (53 ± 2.0 ммоль/л). Минимальные концентрации натрия в эритроцитах обнаружены у обитателей стоячих вод – карася (28.8 ± 2.1 ммоль/л) и линя (26.1 ммоль/л). Остальные 15 аборигенных видов рыб Рыбинского водохранилища поддерживали содержание натрия в эритроцитах между значениями, полученными для этих двух групп [Мартемьянов, 1992; 1994б].

В опытах *in vitro* установлено, что поступление натрия в эритроциты радужной форели вызывает их разбухание [Cossins,

Richardson, 1985; Borgese et al., 1986; 1987; Wang et al., 1999] и усиление поглощения O_2 [Wang et al., 1999], приводящее к увеличению кислород-несущей емкости эритроцитов [Cossins, Richardson, 1985]. Нами показано [Мартемьянов, 2009], что эти процессы наблюдаются у рыб на уровне целого организма в природных и экспериментальных условиях. Следовательно, наиболее высокий уровень ионов натрия в эритроцитах тюльки обуславливает повышенную кислород-несущую емкость крови, свидетельствуя об увеличенных потребностях этого вида в кислороде. На это же указывает тот факт, что после икрометания тюлька покидает Северный Каспий и до будущей весны остается в незамерзающей части моря [Казанчеев, 1981], где происходит обогащение воды кислородом из атмосферы. В зимний период скопления тюльки наблюдаются у плотины Рыбинской ГЭС, где также происходит обогащение воды кислородом. Высокая потребность тюльки в кислороде делает рыб уязвимыми к снижению концентрации этого элемента в воде, способствуя заморам. Анализ результатов по распространению тюльки показывает, что этот вид не встречается в пресноводных водоемах, где отсутствуют гидростанции или незамерзающие открытые пространства.

Содержание натрия в мышечной ткани тюльки (табл.) не отличается от таковой, полученной для ряда аборигенных видов: густеры (19.7 ± 0.7 ммоль/кг сырой массы), карася (19.8 ± 1.6 ммоль/кг сырой массы), линя (17.4 ммоль/кг сырой массы), судака (18.5 ± 0.6 ммоль/кг сырой массы), щуки (19.7 ± 0.9 ммоль/кг сырой массы).

Концентрация ионов калия в плазме крови 18 аборигенных видов рыб Рыбинского водохранилища, как правило, не превышает 5 ммоль/л [Мартемьянов, 1992] По отношению к этому значению, уровень ионов калия в плазме крови тюльки поддерживается в 2.5 раза выше (табл.). Такие высокие значения калия во внутренней среде зарегистрированы у морских хрящевых рыб [Bernard et al., 1966], а также костистых пресноводных

рыб в начальный период острого стресса [Мартемьянов, 1982; 1983; Мартемьянов, Запруднова, 1982; Запруднова, Мартемьянов, 1990]. Содержание калия в эритроцитах тюльки (табл.) не отличается от такового, полученного ранее [Мартемьянов, 1992] для леща (90.2 ± 0.7 ммоль/л), синца (90.1 ± 0.8 ммоль/л), густеры (88.0 ± 1.1 ммоль/л), язя (90.4 ± 1.2 ммоль/л), чехони (88.9 ± 1.3 ммоль/л), окуня (87.3 ± 1.0 ммоль/л), судака (92.6 ± 0.9 ммоль/л), сома (90.0 ± 4.4 ммоль/л) и налима (91.7 ± 8.3 ммоль/л). Уровень калия в мышечной ткани различных видов рыб в нормальном состоянии поддерживается, как правило, выше 82 ммоль/кг сырой массы [Мартемьянов, 1992]. Концентрация калия в мышцах тюльки существенно ниже (табл.). Такие низкие значения содержания калия в мышцах зарегистрированы у налима в летний период, когда этот вид ведет малоактивный образ жизни, и у различных видов рыб через 4–6 часов от начала стрессорных воздействий [Мартемьянов, Запруднова, 1982; Мартемьянов, 1983] и перед гибелью при хроническом стрессе [Запруднова, 1991]. Можно полагать, что высокий уровень калия в плазме и очень низкий в мышцах тюльки указывают на то, что в период исследований этот вид находился в природных условиях в неблагополучном состоянии.

Содержание кальция в плазме и мышцах тюльки не отличалось от аборигенных видов, тогда как в эритроцитах было очень низким, на уровне чувствительности прибора. Известно, что уменьшение концентрации ионов кальция внутри клеток усиливает активность ферментов гликолитического пути [Vygrave, 1967] и ведет к стабилизации цитоскелета [Болдырев, 1986]. Вероятно, поддержание очень низкого уровня ионов кальция в эритроцитах тюльки направлено на усиление анаэробного дыхания и обеспечение устойчивости цитоскелета.

По сравнению с аборигенными видами рыб Рыбинского водохранилища [Мартемьянов, 1992; 1994б] у тюльки (табл.) содержание магния в плазме, эритроцитах и мышцах было ниже, соответственно, в 1.3–2.6, 1.8–3.7, 1.8–4 раза. В опытах *in vitro* показано [Bunn et al., 1971; Weber, 1978], что ионы магния, вступая в комплекс с АТФ и ГТФ, регулируют сродство между кислородом и

гемоглобином. Чем ниже уровень магния в эритроцитах, тем меньше сродство между гемоглобином и кислородом.

Несмотря на то, что печень является очень важным органом, обеспечивающим пищеварение, детоксикацию вредных веществ и ряд других функций, показатели ионного обмена этой ткани у разных видов рыб фактически не изучены. У окуня, акклиматизированного в лабораторных условиях к пресной воде, концентрация натрия, калия, кальция, магния в печени составила, соответственно, 44.2 ± 0.96 , 125.9 ± 2.0 , 1.79 ± 0.35 , 13.9 ± 0.47 ммоль/кг сырой массы [Lutz, 1972]. Сравнение показывает, что в печени тюльки (табл.) существенно ниже концентрация ионов калия и магния, а выше кальция. Похоже, что по сравнению с другими пресноводными рыбами, у тюльки поддерживается низкий уровень калия и магния не только в мышцах, как было представлено выше, но и в печени.

Заключение

Генетические данные [Карабанов, 2009], сведения о распространении тюльки в природных условиях от пресных водоемов до солоноватых вод Каспийского, Азовского и Черного морей соленостью до 13‰ [Световидов, 1964], а также полученные нами данные по показателям водно-солевого обмена указывают на вероятность пресноводного происхождения этого вида.

Резкие воздействия очень быстро сопровождаются существенным обессоливанием крови тюльки. Скорость обессоливания организма пресноводных рыб, как в нормальных, так и неблагоприятных условиях, увеличивается по мере снижения концентрации, как натрия, так и кальция в воде. Уменьшение содержания этих ионов в среде будет усиливать у тюльки напряженность физиологических систем, обеспечивающих водно-солевой обмен, и повышать их уязвимость на неблагоприятные воздействия.

Высокий уровень ионов натрия в эритроцитах тюльки обуславливает повышенную кислород-несущую емкость

эритроцитов, свидетельствуя об увеличенных потребностях этого вида в кислороде, что делает рыб уязвимыми к снижению концентрации этого элемента в воде и способствует заморам. Вселившаяся в Рыбинское водохранилище тюлька отличается от аборигенных видов также более высоким уровнем калия в плазме, низким содержанием воды и калия в мышцах, кальция – в эритроцитах, магния – в плазме, эритроцитах и мышечной ткани.

Работа выполнена по плану федеральной целевой научно-технической программы «Создание технологий прогнозирования воздействия на биосферу чужеродных видов и генетически измененных организмов» Государственного контракта №02.435.11.4003 от 15 мая 2005 г.

Литература

- [1] Абдусаматов А.А. Биология белого амура *Stenopharyngodon idella* (Val.), белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) и пестрого толстолобика *Aristichthys nobilis* (Rich.), акклиматизированных в Терском районе Каспийского бассейна // *Вопр. ихтиологии*. 1986. Т. 26. № 3. С. 425–433.
- [2] Алимов А.Ф., Богущкая Н.Г., Орлова М.И., Паевский В.А., Резник С.Я., Кравченко О.Е., Гельтман Д.В. Антропогенное распространение видов животных и растений за пределами их исторического ареала: процесс и результат. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; Спб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 16–43.
- [3] Алимов А.Ф., Орлова М.И., Панов В.Е. Последствия интродукции чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по ее предотвращению // *Виды-вселенцы в Европейских морях России. Сборник научных трудов*. Апатиты, 2000, С. 12–23.
- [4] Бизяев И.Н. Результаты вселения амуров и толстолобиков в открытые водоемы азовско-кубанского района // *Рыбохозяйственное освоение растительных рыб*. М.: Наука, 1966. С. 49–59.
- [5] Болдырев А.А. Введение в биохимию мембран. М.: Высшая школа, 1986. 112 с.
- [6] Виноградов Г.А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. М.: Наука, 2000. 216 с.
- [7] Дгебуадзе Ю.Ю. Национальная стратегия, состояние, тенденции, исследования, управление и приоритеты в отношении инвазий чужеродных видов на территории России // *Материалы российско-американского симпозиума по инвазийным видам*. Борок: ИБВВ, ИПЭЭ РАН, 2003. С. 26–34.
- [8] Дгебуадзе Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов. Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов // *Сборник материалов Круглого стола Всероссийской конференции по экологической безопасности*. М.: ИПЭЭ РАН, МСОП, 2002. С. 13–16.
- [9] Дорофеева Е.А. *Clupeonella cultriventris* (Normann, 1840) – черноморско-каспийская тюлька // *Атлас пресноводных рыб России*. М.: Наука, 2002. Т. 1. С. 71–73.
- [10] Запруднова Р.А. Изменения поведения и ионной регуляции у пресноводных рыб при стрессе // *Успехи современной биологии*. 1999. Т. 119. № 3. С. 265–270.
- [11] Запруднова Р.А. Концентрация ионов в плазме крови и мышцах у пресноводных рыб перед гибелью // *Вопр. ихтиологии*. 1991. Т. 31. № 3. С. 520–524.
- [12] Запруднова Р.А. Оценка стрессоустойчивости леща *Abramis brama* по обмену ионами натрия и калия между организмом и водой // *Вопросы рыболовства*. 2008. Т. 9. № 3. С. 697–710.
- [13] Запруднова Р.А., Мартемьянов В.И. Использование параметров ионного обмена для оценки внутривидовой разнокачественности и устойчивости рыб к внешним воздействиям //

- Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск, 1990. С. 170–186.
- [14] Казанчеев Е.Н. Рыбы Каспийского моря. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1981. 168 с.
- [15] 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.
- [16] Каспийское море: Гидрология и Гидрохимия. М: Наука, 1986. 262 с.
- [17] Кияшко В.И., Слынько Ю.В. Структура пелагических скоплений рыб и современная трофологическая ситуация в открытых плесах Рыбинского водохранилища после вселения черноморско-каспийской тюльки // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Материалы российско-американского симпозиума по инвазийным видам. Борок, Ярославской обл., Россия, 27–31 августа 2001 г., 2003 г. С. 247–258.
- [18] Косарев А.Н., Леонтьев О.К. Основные физико-географические сведения // Каспийское море. М.: Изд-во МГУ, 1969. С. 5–17.
- [19] Лав М. Химическая биология рыб. М.: Пищ. пром-ть, 1976. 150 с.
- [20] Лаврова Е.А., Наточин Ю.В. Изучение роли почек керчака *Muohocerphalus scorpius* (L.) (Cottidae) в регуляции ионного состава и объема жидкостей внутренней среды // Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25. № 3. С. 505–512.
- [21] Лаврова Е.А., Наточин Ю.В. Концентрация натрия и магния в среде обитания и водно-солевой обмен рыб // Экология. 1978. № 2. С. 49–54.
- [22] Логвинович Д.Н., Семячко Г.Я. Выживание и рост молоди рыба в воде различной солености // Тр. АзНИОРХ. М.: Пищепромиздат, 1962. Т. 5. С. 60–64.
- [23] Мартемьянов В.И. Влияние солености на пресноводных рыб // Зоологический журнал. 1989. Т. 68. № 5. С. 72–81.
- [24] Мартемьянов В.И. Динамика концентрации электролитов у пресноводных рыб при стрессе // Пресноводные гидробионты и их биология. Л.: Наука, 1983. С. 237–248.
- [25] Мартемьянов В.И. Закономерности изменений уровня ионов натрия в эритроцитах рыб при адаптации к температуре // Известия РАН. 2009. № 4. С. 491–495.
- [26] Мартемьянов В.И. Показатели водно-солевого обмена у леща, плотвы и их гибридов // Ж. эвол. биохим. и физиол. 1994б. Т. 30. № 4. С. 614–616.
- [27] Мартемьянов В.И. Содержание воды в организме, мышцах и печени карпа в зависимости от солености среды // Информ. бюл.: Биология внутренних вод. 1990. № 87. С. 62–64.
- [28] Мартемьянов В.И. Содержание катионов в плазме, эритроцитах и мышечной ткани рыб Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Ж. эвол. биохим. и физиол. 1992. Т. 28. № 5. С. 576–581.
- [29] Мартемьянов В.И. Содержание катионов в плазме, эритроцитах и мышцах леща *Abramis brama*, отловленного в различных участках Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1994а. Т. 34. № 5. С. 727–731.
- [30] Мартемьянов В.И. Стресс как источник ошибок при эколого-физиологических и биохимических исследованиях рыб // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982. С. 124–134.
- [31] Мартемьянов В.И., Запруднова Р.А. Динамика концентрации электролитов в плазме крови, эритроцитах и мышечной ткани пресноводных рыб при стрессе // Биол. науки. 1982. № 10. С. 44–49.
- [32] Световидов А.Н. Рыбы Черного моря. М.; Л.: Наука, 1964. 552 с.
- [33] Стерлигова О.П., Ильмаст Н. В. Виды-вселенцы в водных экосистемах Карелии // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49. № 3. С. 372–379.
- [34] Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 236 с.

- [35] Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
- [36] Bernard G.R., Wynn R.A., Wynn G.G. Chemical anatomy of the pericardial and perivisceral fluids of the stingray, *Dasyatis americana* // *Biol. Bull.* 1966. V. 130. № 1. P. 18–27.
- [37] Borgese F., Garcia-Romeu F., Motais R. Catecholamine-induced transport systems in trout erythrocyte. Na^+/H^+ countertransport or NaCl cotransport? // *J. Gen. Physiol.* 1986. V. 87. № 4. P. 551–566.
- [38] Borgese F., Garcia-Romeu F., Motais R. Ion movements and volume changes induced by catecholamines in erythrocytes of rainbow trout: effect of pH // *J. Physiol.* 1987. V. 382. P. 145–157.
- [39] Bunn H.F., Ransil E.J., Chao A. The interaction between erythrocyte organic phosphates, magnesium ion, and hemoglobin // *J. Biol. Chem.* 1971. V. 246. P. 5273–5279.
- [40] Bygrave F.L. The ionic environment and metabolic control // *Nature.* 1967. V. 214. № 5089. P. 667–671.
- [41] Cossins A.R., Richardson P. Adrenaline-induced Na^+/H^+ exchange in trout erythrocytes and its effects upon oxygen carrying capacity // *J. Exp. Biol.* 1985. V. 118. P. 229–246.
- [42] Haux C., Sjobeck M-L., Larsson A. Physiological stress responses in a wild fish population of perch (*Perca fluviatilis*) after capture and during subsequent recovery // *Mar. Environ. Res.* 1985. V. 15. № 2. P. 77–95.
- [43] Hegab S., Hanke W. Electrolyte changes and volume regulatory processes in the carp (*Cyprinus carpio*) during osmotic stress // *Comp. Biochem. Physiol.* 1982. V. 71A. № 2. P. 157–164.
- [44] 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. V. 28. № 3. P. 1427–1433.
- [45] Lutz P.L. Ionic and body compartment responses to increasing salinity in the perch *Perca fluviatilis* // *Comp. Biochem. Physiol.* 1972. V. 42A. № 3. P. 711–717.
- [46] Meyer D.K. Physiological adjustments in chloride balance of goldfish // *Science.* 1948. V. 108. № 2803. P. 305–307.
- [47] 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. V. 56A. № 3. P. 425–431.
- [48] Oikari A. Hydromineral balance in some brackish-water teleosts after thermal acclimation, particularly at temperatures near zero // *Ann. Zool. Fennici.* 1975a. V. 12. № 3. P. 215–229.
- [49] Oikari A. Seasonal changes in plasma and muscle hydromineral balance in three Baltic teleosts, with special reference to thermal response // *Ann. Zool. Fennici.* 1975b. V. 12. № 3. P. 230–236.
- [50] Postlethwaite E.K., McDonald D.G. Mechanisms of Na^+ and Cl^- regulation in freshwater adapted rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) during exercise and stress // *J. Exp. Biol.* 1995. V. 198. № 2. P. 295–304.
- [51] Stanley J.G., Colby P.J. Effect of temperature on electrolyte balance and osmoregulation in the alewife (*Alosa pseudoharengus*) in fresh and seawater // *Trans. Am. Fish. Soc.* 1971. V. 100. P. 624–638.
- [52] Sutton A.H. The relationship between ion and water contents of cod (*Gadus morhua* L.) muscle // *Comp. Biochem. Physiol.* 1968. V. 24. № 1. P. 149–161.
- [53] Wang T., Cossins A.R., Nielsen O.B. Metabolism of trout red blood cells: correlation between cation transport and oxygen uptake following adrenergic stimulation // *Aquaculture.* 1999. V. 177. P. 267–275.
- [54] Weber R.E. Functional interaction between fish hemoglobin, erythrocyte nucleoside triphosphates and magnesium // *Scand. J. Physiol.* 1978. V. 102. P. 20A–21A.

**INDICES OF WATER-SALT METABOLISM IN
INTRODUCED INTO RYBINSK WATERBODY
SARDELLE *CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS*
(CLUPEIFORMES, CLUPEIDAE) COMPARED TO
INDIGINOUS AND MARINE FISH SPECIES**

© 2010 Martemyanov V.I., Borisovskaya E.A.

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the RAS
Borok Settlement, Yaroslavl Region, Russia; martem@ibiw.yaroslavl.ru

Parameters of water-salt exchange and upper bound of salinity of allocation tyulka naturally correspond to those which are characteristic for freshwater fishes. These results specify probability of freshwater origin tyulka. Installed in Rybinsk reservoir tyulka differs from indigenous species more high level of potassium in plasma, low water content and potassium in muscles, calcium in erythrocytes, magnesium in plasma, erythrocytes and muscular tissue. High levels of sodium in erythrocytes tyulka reflect increased oxygen – carrying capacity of blood, testifying about enlarged requirements of this species for oxygen. The content of magnesium in erythrocytes tyulka in 2–3.7 times is lower, than at indigenous species, specifying lower affinity of haemoglobin to oxygen. It fixed, that sharp influences are very quickly accompanied by essential desalting of blood tyulka, causing the raised vulnerability to unfavorable factors.

Key words: tyulka, plasma, erythrocytes, muscles, liver, sodium, potassium, calcium, magnesium.