

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 574.24+597–111.11.05

ЭРИТРОЦИТАРНЫЕ КАТИОНЫ В АДАПТАЦИОННЫХ ПРОЦЕССАХ У ОКУНЯ *PERCA FLUVIATILIS* L. (PERCIDAE)

Р. А. Запруднова

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, Борок Ярославской обл.

Концентрацию ионов натрия и калия в эритроцитах окуня *Perca fluviatilis* L. сопоставляли с таковой у десяти других видов пресноводных рыб. Концентрацию катионов определяли методом пламенной фотометрии. Обосновано участие эритроцитарных катионов в буферных и дыхательных процессах, повышающих специфическую устойчивость окуня к неблагоприятным факторам. Среди исследуемых рыб самые высокие значения концентрации натрия в эритроцитах обнаружены у окуня и щуки, самых устойчивых к закислению воды рыб. Высокая концентрация натрия в красных кровяных клетках свидетельствует о высокой способности к защелачиванию внутриэритроцитарной среды и относится к одному из механизмов повышения устойчивости окуня к закислению воды. У окуня концентрация калия в эритроцитах находится у нижней границы диапазона, характерного для устойчивых к гипоксии рыб. Повышенный уровень калия в эритроцитах рассматривается в качестве одного из механизмов увеличения устойчивости окуня к гипоксии. Анализ литературного материала позволил выявить у морских рыб такое же, как и у пресноводных, участие эритроцитарного натрия в буферных процессах, а эритроцитарного калия – в дыхательных. При определении величины гематокрита обнаружены более высокие значения этого показателя у окуня в сравнении с представителями карповых и щукой. В работе проанализированы другие известные на настоящее время физиолого-биохимические механизмы повышения общей и специфической устойчивости окуня к неблагоприятным факторам.

Ключевые слова: натрий; калий; эритроциты; устойчивость к закислению, к гипоксии.

R. A. Zaprudnova. ERYTHROCYTE CATIONS IN THE ADAPTATION PROCESS IN PERCH *PERCA FLUVIATILIS* L. (PERCIDAE)

The concentration of sodium and potassium ions in erythrocytes in perch *Perca fluviatilis* L. was compared to that in ten other freshwater fish species. The cation concentration was determined by flame photometry. The participation of erythrocyte cations in the buffer and respiratory processes that promote the specific resistance of perch to unfavorable factors is substantiated. Among the investigated fish species, the highest sodium con-

centrations in red blood cells were found in perch and pike, who are the most resistant to water acidification. High sodium concentration in red blood cells indicates a high alkalization capacity of the erythrocytes' inner environment and is one of the mechanisms for enhanced resistance of perch to water acidification. In perch the potassium concentration in erythrocytes is at the lower limit of the range typical for fish resistant to hypoxia. A high potassium level in red blood cells is regarded as one of the mechanisms for promoting the tolerance of perch to hypoxia. Analysis of data from the literature revealed the same kind of participation of erythrocyte sodium in buffer processes and erythrocyte potassium in respiratory processes in marine fish as in freshwater fish. When determining the level of hematocrit, higher values of this parameter were found in perch as compared to other freshwater fish. Other known physiological and biochemical mechanisms for promoting total and specific resistance of perch to detrimental factors are also analyzed in the paper.

Key words: sodium; potassium; erythrocytes; resistance to acidification, hypoxia.

Введение

Окунь обладает высокой устойчивостью к закислению воды [Комов, 2007] и повышенной – к недостатку кислорода в воде [Лукьяненко, 1987]. В настоящее время известны некоторые физиолого-биохимические механизмы, повышающие специфическую устойчивость окуня к указанным неблагоприятным факторам: жаберные механизмы адаптации к низким рН воды [Виноградов, 2000; Evans et al., 2005] и эффективная гемоглобиновая буферная система, а также высокое сродство гемоглобина к кислороду, как и у других устойчивых к гипоксии рыб [Камшилов и др., 2014; Запруднова и др., 2015]. Однако роль ионного окружения гемоглобина в этих процессах изучена недостаточно.

В настоящей работе концентрацию ионов натрия и калия в эритроцитах у окуня сопоставляли с таковой у других видов пресноводных рыб с разной устойчивостью к закислению воды и недостатку в ней кислорода. Целью данной работы было выявление участия указанных выше ионов в буферных и дыхательных процессах и, таким образом, в обеспечении устойчивости окуня к низким рН воды и гипоксии.

Материалы и методы

Исследовали окуня обыкновенного *Perca fluviatilis* L. (сем. окуневые Percidae) с середины июня до начала сентября, главным образом из Рыбинского водохранилища, реже – из Куйбышевского и Волгоградского. Результаты исследований ионных показателей рыб из разных мест отлова из-за отсутствия различий объединены. Изучали половозрелых визуально здоровых особей обоего пола, длиной тела 130–240 мм, весом 90–310 г. Кровь от рыб брали сразу после отлова кратковременным (не более 15 мин) неводом.

Результаты, полученные на окуне, сопоставляли с таковыми на других видах рыб близкого возраста, в одинаковых сезонных и температурных условиях, иногда из одних мест отлова. Концентрацию ионов натрия и калия в эритроцитах определяли кроме окуня еще у 10 видов рыб. Основную часть материала собирали в 2006–2007 гг. Пресноводные костистые рыбы: карась серебряный *Carassius auratus gibeio* (Bloch), линь *Tinca tinca* L., сазан *Cyprinus carpio* L., плотва *Rutilus rutilus* L., лещ *Abramis brama* L., язь *Leuciscus idus*, чехонь *Pelecus cultratus* L., синец *Abramis ballerus* L. – сем. карповые Cyprinidae; щука *Esox lucius* L. – сем. щуковые Esocidae. Пресноводные хрящекостные рыбы: стерлядь *Acipenser ruthenus* L. – сем. осетровые Acipenseridae.

Кровь после каудотомии собирали в пробирки, смоченные гепарином, и центрифугировали при 1800 г 30 мин. Всю плазму вместе с верхним слоем лейкоцитов и эритроцитов удаляли. Эритроциты разводили в 500 раз дистиллированной водой и выдерживали в холодильнике при 4 °С не менее 2 суток до полного гемолиза.

Концентрацию ионов натрия и калия анализировали на пламенном фотометре Flapho-4 фирмы Carl Zeiss (Jena, Германия) в воздушно-пропановом пламени.

У окуня, леща, плотвы и щуки определяли также величину гематокрита на микроцентрифуге МЦГ-8. Опыты проводили в октябре на рыбах весом 50–90 г, адаптированных к лабораторным условиям не менее двух недель (соотношение массы тела и воды в аквариумах 1:200 и более, 100% насыщение воды кислородом).

Статистическую обработку данных проводили по общепринятым методикам [Лакин, 1980]. В работе представлены средние значения концентрации ионов и гематокрита и ошибка средней. Проверку на нормальность распределения в выборках проводили с использованием критерия Шапиро – Уилка. Достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента.

Концентрация катионов в эритроцитах некоторых пресноводных рыб, ммоль/л

	Натрий	Калий	n
Окунь	54,3 ± 1,8	89,1 ± 2,1	16
Щука	65,6 ± 1,9	65,7 ± 2,2	15
Лещ	39,4 ± 1,0	86,0 ± 0,8	27
Сазан	39,8 ± 0,9	91,0 ± 0,9	6
Плотва	38,7 ± 1,1	85,1 ± 0,7	13
Синец	37,9 ± 1,3	84,2 ± 1,2	10
Карась	29,4 ± 1,4	92,7 ± 0,8	16
Линь	28,5 ± 1,6	94,8 ± 1,1	17
Чехонь	41,4 ± 2,0	85,6 ± 2,1	4
Язь	39,8 ± 1,9	83,9 ± 1,9	3
Стерлядь	18,2 ± 1,4	111 ± 2	12

Результаты и обсуждение

Концентрация натрия в эритроцитах.

Окунь отличается высокой устойчивостью к закислению воды: может обитать при pH 3,5 [Комов, 2007]. В литературе достаточно хорошо освещены жаберные механизмы адаптации окуня к низким pH воды, состоящие в низкой чувствительности Na^+/H^+ обмена через жабры к закислению воды [Виноградов, 2000; Evans et al., 2005]. Окунь обладает также эффективной гемоглобиновой буферной системой в адаптации к низким значениям pH среды, предохраняющей внутреннюю среду от закисления [Камшилов и др., 2014; Запруднова и др., 2015].

Известно [Солдатов, 2003], что основным способом регуляции pH среды внутри красных кровяных клеток является Na^+/H^+ обмен через мембрану эритроцитов. Об интенсивности Na^+/H^+ обмена через мембрану красных кровяных клеток в настоящей работе косвенно судили по концентрации натрия в эритроцитах. Наиболее сильной способностью к повышению pH среды внутри эритроцитов обладали окунь и щука (табл.), т. е. виды, наиболее устойчивые к закислению воды. У стерляди, представителя неустойчивых к закислению воды осетровых [Строганов, 1962, 1968], – минимальная концентрация натрия в эритроцитах. У остальных исследуемых нами пресноводных рыб, относящихся к среднеустойчивым к низким pH воды (леща, сазана, плотвы, синца, карася, линя, язя, чехони), – промежуточные значения концентрации натрия в красных кровяных клетках (различия статистически значимы $p \leq 0,01$), что указывает на среднюю интенсивность обмена Na^+/H^+ в эритроцитах в сравнении с вышеописанными видами.

Анализ литературного материала позволяет заключить, что у морских рыб имеет место такая же связь уровня натрия в эритроцитах с кислотоустойчивостью, что и у пресноводных.

Известно, например, что акулы неустойчивы к закислению воды [Строганов, 1962]. Концентрация натрия в эритроцитах морской лисицы (*Raja clavata*), морского кота (*Dasyatis pastinaca*) и катрана (*Squalus acanthias*) находится в диапазоне 11,4–15,5 ммоль/л. У морских костистых рыб, более устойчивых к закислению, чем акулы, концентрация натрия в красных кровяных клетках в 2–3 раза выше [Силкин, Солюс, 1987].

Необходимо также указать на такие свойства окуня, как каннибализм и факультативное хищничество, которые в значительной степени позволяют ему быть единственным представителем ихтиофауны в кислых озерах.

Концентрация калия в эритроцитах.

Окунь относительно устойчив к недостатку кислорода в воде: нормальная жизнедеятельность его возможна при содержании кислорода в воде до 3 мг/л. Кроме того, у этого вида сравнительно большой разрыв между критическим и пороговым содержанием кислорода, что делает его менее уязвимым к изменениям кислородного режима. Кислородные потребности окуня существенно зависят от температуры воды: при низких температурах пороговое содержание кислорода у окуня примерно такое же, как и у карася, а при высоких – как у плотвы и щуки [Лукьяненко, 1987].

Известно [Jensen, 1992], что существует обратная зависимость между концентрацией калия в эритроцитах и содержанием кислорода в крови и концентрацией оксигемоглобина, а также прямая зависимость между концентрацией калия и дезоксигемоглобина в эритроцитах. Самый низкий уровень калия в эритроцитах – у щуки (табл.), в связи с гипероксией крови из-за большой поверхности жабр для обмена газами [Матей, 1996]. Самый высокий уровень калия в эритроцитах – у стерляди, которая, как и другие осетровые, может находиться без воды в течение нескольких часов [Строганов,

1962, 1968; Запруднова, Камшилов, 2010]. Остальные исследуемые виды рыб по концентрации калия в эритроцитах (диапазон колебания 83,9–94,8 ммоль/л) находятся в промежуточном положении между щукой и стерлядью, достоверно от них отличаясь ($p \leq 0,01$). У рыб, устойчивых к гипоксии, – стерляди, карася, линя, сазана (табл.), а также сома *Silurus glanis* (90 ммоль/л) и угря *Anguilla anguilla* (105 ммоль/л) [Мартемьянов, 1992] – уровень калия в эритроцитах превышал таковой у рыб со средней и низкой устойчивостью к недостатку кислорода в воде (чехони, язя, синца, плотвы, леща) и колебался в пределах 90–111 ммоль/л. У окуня концентрация калия в эритроцитах находится возле нижней границы диапазона, характерного для устойчивых к гипоксии рыб, при этом различия с синцом и плотвой статистически значимы ($p \leq 0,05$). Из устойчивых к гипоксии рыб концентрация калия в эритроцитах достоверно отличается от окуневой только у линя и стерляди, а также, при сравнении с литературными данными [Мартемьянов, 1992], у угря. Повышенная концентрация калия в эритроцитах связывается с оптимальной работой гемоглобина в гипоксических условиях, характерных для рыб, устойчивых к недостатку кислорода в воде.

Анализ литературного материала позволяет заключить, что у морских рыб такая же связь концентрации калия в эритроцитах с дыхательными свойствами, что и у пресноводных. Так, у акул, устойчивых к гипоксии, высокий уровень калия в эритроцитах: 94–117 ммоль/л [Силкин, Солюс, 1987]. Среди костистых рыб, различающихся уровнем потребления кислорода, тоже существуют различия в концентрации калия в эритроцитах, например, у малоподвижной донной рыбы скорпены *Scorpaena porcus* – 103 ммоль/л, а у активной пелагической ставриды *Trachurus mediterraneus* – 80–94 ммоль/л [Силкин, Силкина, 2005].

При измерении величины гематокрита у некоторых пресноводных рыб обнаружено, что у окуня – более высокий гематокрит ($44 \pm 1,3 \%$), чем у плотвы ($34 \pm 1,7 \%$), леща ($36 \pm 1,4 \%$) и щуки ($35 \pm 1,9 \%$). Различия статистически значимы, $p \leq 0,01$. Это позволяет предполагать более высокое содержание гемоглобина в крови у этого вида рыб в сравнении с представителями карповых и щукой и, следовательно, лучшее обеспечение организма окуня кислородом.

У окуня, так же как и у устойчивых к гипоксии угря, карася, сома, линя, высокое сродство гемоглобина к кислороду, вплоть до неполной дезоксигенации в щелочном буферном растворе [Камшилов и др., 2014; Запруднова и др.,

2015]. Эта особенность гемоглобиновой системы является важным молекулярным механизмом адаптации к гипоксии, обеспечивающим уменьшение потребления кислорода организмом. Диапазон окси-, дезоксигенации гемоглобина при изменении кислотности и концентрации буферного раствора у окуня самый большой среди известных нам рыб. Так, самое высокое сродство гемоглобина к кислороду отличается от самого низкого у окуня в 122 раза, у других костистых рыб – в 16–24 раза, а у осетровых – в 2–3 раза.

Окунь обладает также и другими физиолого-биохимическими особенностями, обеспечивающими ему высокую выживаемость в неблагоприятных условиях. В частности, известно [Романенко и др., 2011], что у окуня повышенная способность к утилизации и ресинтезу макроэргических веществ, превосходящая ее у других пресноводных рыб и сопоставимая с таковой у агрессивных инвазионных видов. На высокий энергетический потенциал окуня указывает также высокий уровень натриемии, превосходящий этот показатель у других пресноводных рыб [Запруднова, Мартемьянов, 1988]. Высокий уровень энергетики окуня можно рассматривать в качестве неспецифического механизма повышения общей жизнеспособности и устойчивости к разного рода неблагоприятным факторам. С большим энергетическим потенциалом у окуня может быть связана повышенная скорость различных метаболических процессов. В частности, у окуня быстрее, чем у представителей карповых рыб и щуки, выводятся продукты распада введенных бактерий [Балабанова, 1979], что, в свою очередь, может указывать на большую устойчивость окуня к болезням. Кроме того, у окуня выявлена более высокая, чем у других видов рыб, устойчивость пищеварительных ферментов к гербицидам [Голованова, Аминов, 2013], что является одним из механизмов большей устойчивости к антропогенным загрязнителям.

Выводы

Среди исследуемых рыб самые высокие значения концентрации натрия в эритроцитах обнаружены у окуня и щуки, самых устойчивых к закислению воды рыб. Высокая концентрация натрия в красных кровяных клетках свидетельствует о высокой способности к повышению величины pH внутри эритроцитов и относится к одному из механизмов увеличения устойчивости рыб к закислению воды.

У окуня концентрация калия в эритроцитах находится у нижней границы диапазона,

характерного для устойчивых к гипоксии рыб. Повышенный уровень калия в эритроцитах рассматривается в качестве одного из механизмов увеличения устойчивости рыб к гипоксии.

Величина гематокрита у окуня выше, чем у представителей карповых и щуки, что позволяет предполагать более высокое содержание гемоглобина в крови у этого вида рыб и, следовательно, лучшее обеспечение организма кислородом.

Литература

Балабанова Л. В. Судьба парентерально введенных бактерий в организме рыб // Труды ИБВВ АН СССР. Физиология и паразитология пресноводных животных. Л.: Наука, 1979. Вып. 38 (41). С. 88–104.

Виноградов Г. А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб. М.: Наука, 2000. 216 с.

Голованова И. Л., Аминов А. И. Влияние гербицида Раундап на активность гликозидаз молоди рыб и их кормовых объектов при различных значениях температуры и pH // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2013. № 1. С. 129–134.

Запруднова Р. А., Камшилов И. М. Буферные и дыхательные свойства и ионное окружение гемоглобина стерляди *Acipenser ruthenus* // Журнал эвол. биохим. и физиол. 2010. Т. 46, № 3. С. 242–244.

Запруднова Р. А., Камшилов И. М., Чалов Ю. П. Функциональные свойства гемоглобина в адаптации рыб к низким значениям pH среды // Биол. внутр. вод. 2015. № 2. С. 91–98.

Запруднова Р. А., Мартемьянов В. И. Сезонные изменения концентрации катионов в плазме крови пресноводных рыб // Вопросы ихтиологии. 1988. Т. 28, № 4. С. 671–676.

Камшилов И. М., Запруднова Р. А., Чалов Ю. П. Функциональные свойства гемоглобина окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Биология внутренних вод. 2014. № 4. С. 83–85.

Комов В. Т. Причины и последствия антропогенного закисления озер. Нижний Новгород: Вектор-Тис, 2007. 112 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.

Лукияненко В. И. Экологические аспекты ихтиотоксикологии. М.: Агропромиздат, 1987. 240 с.

Матей В. Е. Жабры пресноводных костистых рыб. СПб.: Наука, 1996. 204 с.

Мартемьянов В. И. Содержание катионов в плазме, эритроцитах и мышечной ткани рыб Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Журнал эвол. биохим. и физиол. 1992. Т. 28, № 5. С. 576–581.

Романенко В. Д., Потрохов А. С., Зинковский О. Г. Влияние условий обитания некоторых инвазионных и аборигенных видов рыб на активность ферментов их энергетического обмена // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. I Всерос. конф. (Борок, 12–16 сент. 2011 г.). М.: АКВАРОС, 2011. Т. 2. С. 666–673.

Силкин Ю. А., Силкина Е. Н. Влияние гипоксии на физиолого-биохимические показатели крови некоторых морских рыб // Журнал эвол. биохим. и физиол. 2005. Т. 41, № 5. С. 421–425.

Силкин Ю. А., Солюс А. А. Неорганические катионы в эритроцитах пластиножаберных и костистых рыб Черного моря // Журнал эвол. биохим. и физиол. 1987. Т. 23, № 2. С. 263–266.

Солдатов А. А. Влияние температуры, pH и органических фосфатов на гемоглобины рыб // Журнал эвол. биохим. и физиол. 2003. Т. 39, № 2. С. 121–127.

Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. М.: МГУ, 1962. 444 с.

Строганов Н. С. Акклиматизация и выращивание осетровых рыб в прудах. М.: МГУ, 1968. 377 с.

Evans D. H., Piermarini P. M., Choe K. P. The multifunctional fish gill: dominant site of gas exchange, osmoregulation, acidbase regulation, and excretion of nitrogenous waste // *Physiol. Rev.* 2005. Vol. 85. P. 97–177.

Jensen F. B. Influence of hemoglobin conformation, nitrite and eicosanoids on K transport across the carp red blood cell membrane // *J. Exp. Biol.* 1992. Vol. 171. P. 349–371.

Поступила в редакцию 10.02.2017

References

Balabanova L. V. Sud'ba parenteral'no vvedennykh bakterii v organizme ryb. Fiziologiya i parazitologiya presnovodnykh zhivotnykh [Future of bacteria introduced parenterally in fish. Physiology and parasitology of freshwater animals]. *Trudy IBVV AN SSSR [Proceed. of the Inst. for Biol. of Inland Waters, USSR Acad. of Sci.]*. Leningrad: Nauka, 1979. Iss. 38 (41). P. 88–104.

Golovanova I. L., Aminov A. I. Vliyanie gerbitsida Raundap na aktivnost' glikozidaz molodi ryb i ikh kormovykh ob'ektov pri razlichnykh znacheniyakh temperatury i pH [The influence of the herbicide Roundup on the activity of glycosidases of juvenile fish and their prey

at different temperatures and pH]. *Vestnik AGTU. Seriya: Rybnoe khozyaystvo [Vestnik of ASTU. Series: Fishing Industry]*. 2013. No. 1. P. 129–134.

Kamshilov I. M., Zaprudnova R. A., Chalov Yu. P. Funktsional'nye svoistva gemoglobina okunya (*Perca fluviatilis* L.) [Functional properties of hemoglobin in the perch (*Perca fluviatilis* L.)]. *Biologiya vnutr. vod [Inland Water Biology]*. 2014. Vol. 7, no. 4. P. 394–396. doi: 10.1134/S1995082914040051

Komov V. T. Prichiny i posledstviya antropogennogo zakisleniya ozer [Causes and consequences of anthropogenic acidification of lakes]. *Nizhniy Novgorod: Vektor-Tis*, 2007. 112 p.

Lakin G. F. Biometriya [Biometrics]. Moscow: Vysshaya shkola, 1980. 293 p.

Luk'yanenko V. I. Ekologicheskie aspekty ikhtiotoksikologii [Ecological aspects of ichthyotoxicology]. Moscow: Agropromizdat, 1987. 240 p.

Matey V. E. Zhabry presnovodnykh kostistyxh ryb [Gills of freshwater teleost fish]. St. Petersburg: Nauka, 1996. 204 p.

Martem'yanov V. I. Soderzhanie kationov v plazme, eritrotsitakh i myshechnoy tkani ryb Volzhskogo plesa Rybinskogo vodokhranilishcha [Content of cations in plasma, red blood cells and muscle tissue of fish in the Volga reach of the Rybinsk Reservoir]. *Zhurnal evol. biokhim. i fiziol.* [Journal of Evol. Biochemistry and Physiology]. 1992. Vol. 28, no. 5. P. 576–581.

Romanenko V. D., Potrokhov A. S., Zin'kovskiy O. G. Vliyanie usloviy obitaniya nekotorykh invazionnykh i aborigennykh vidov ryb na aktivnost' fermentov ikh energeticheskogo obmena [Impact of habitat conditions of some invasive and native species of fish on the activity of their energy metabolism enzymes]. Sovremennoe sostoyanie bioresursov vnutrennikh vodoemov. I Vseros. konf. (Borok, 12–16 sent. 2011 g.) [The Current State of Inland Water Biological Resources (Borok, September 12–16, 2011)]. Moscow: AKVAROS, 2011. Vol. 2. P. 666–673.

Silkin Y. A., Silkina E. N. Vliyanie gipoksii na fiziologo-biokhimicheskie pokazateli krovi nekotorykh morskikh ryb [Effect of hypoxia on physiological and biochemical indices of some marine fish blood]. *Zhurnal evol. biokhim. i fiziol.* [Journal of Evol. Biochemistry and Physiology]. 2005. Vol. 41, no. 5. P. 421–425.

Silkin Y. A., Solyus A. A. Neorganicheskie kationy v eritrotsitakh plastinozhabernykh i kostistyxh ryb Chernogo morya [Inorganic cations in erythrocytes of elasmobranch and teleost fish of the Black Sea]. *Zhurnal evol. biokhim. i fiziol.* [Journal of Evol. Biochemistry and Physiology]. 1987. Vol. 23, no. 2. P. 263–266.

Soldatov A. A. Vliyanie temperatury, pH i organicheskikh fosfatov na gemoglobiny ryb [Impact of temperature, pH and organic phosphates on fish hemoglobin].

Zhurnal evol. biokhim. i fiziol. [Journal of Evol. Biochemistry and Physiology]. 2003. Vol. 39, no. 2. P. 121–127.

Stroganov N. S. Ekologicheskaya fiziologiya ryb [Ecological physiology of fish]. Moscow: MGU, 1962. 444 p.

Stroganov N. S. Akklimatizatsiya i vyrashchivanie osetrovnykh ryb v prudakh [Sturgeons acclimatization and breeding in ponds]. Moscow: MGU, 1968. 377 p.

Vinogradov G. A. Protsessy ionnoy regulyatsii u presnovodnykh ryb [Processes of ion regulation in freshwater fish]. Moscow: Nauka, 2000. 216 p.

Zaprudnova R. A., Kamshilov I. M. Bufernye i dykhatel'nye svoistva i ionnoe okruzhenie gemoglobina sterlyadi *Acipenser ruthenus* [Buffer and respiratory properties and ion surrounding of hemoglobin of the sterlet *Acipenser ruthenus*]. *Zhurnal evol. biokhim. i fiziol.* [Journal of Evol. Biochemistry and Physiology]. 2010. Vol. 46, no. 3. P. 242–244.

Zaprudnova R. A., Kamshilov I. M., Chalov Yu. P. Funktsional'nye svoistva gemoglobina v adaptatsii ryb k nizkim znacheniyam pH sredy [Functional properties of hemoglobin during fish adaptation to low environmental pH]. *Biolog. vnutren. vod* [Inland Water Biology]. 2015. Vol. 8, no. 2. P. 188–194. doi: 10.1134/S1995082915020157

Zaprudnova R. A., Martem'yanov V. I. Sezonnnye izmeneniya kontsentratsii kationov v plazme krovi presnovodnykh ryb [Seasonal changes in cation concentration in blood plasma of freshwater fish]. *Voprosy ikhtiologii* [Journal of Ichthyology]. 1988. Vol. 28, no. 4. P. 671–676.

Evans D. H., Piermarini P. M., Choe K. P. The multifunctional fish gill: dominant site of gas exchange, osmoregulation, acidbase regulation, and excretion of nitrogenous waste. *Physiol. Rev.* 2005. Vol. 85. P. 97–177.

Jensen F. B. Influence of hemoglobin conformation, nitrite and eicosanoids on K transport across the carp red blood cell membrane. *J. Exp. Biol.* 1992. Vol. 171. P. 349–371.

Received February 10, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Запруднава Римма Анатольевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия 152742
эл. почта: rimma@ibiw.yaroslavl.ru
тел.: (48547) 24339

CONTRIBUTOR:

Zaprudnova, Rimma

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS
(IBW RAS)
Borok, Nekouzsky District, Yaroslavl Region, Russia 152742
e-mail: rimma@ibiw.yaroslavl.ru
tel.: (48547) 24339