

УДК 577.152.421+577.175.534:597.2/.5(98)

УРОВЕНЬ КОРТИЗОЛА И АКТИВНОСТЬ Na^+/K^+ -АТФАЗЫ В ПРОЦЕССЕ РОСТА И РАЗВИТИЯ МОЛОДИ ЛЕПТОКЛИНА ПЯТНИСТОГО *LEPTOCLINUS MACULATUS* (FRIES, 1838) В АРКТИКЕ

© 2023 г. Н. Л. Рендаков^{1,*}, Е. И. Кяйвярайнен¹, С. Н. Пеккоева¹,
С. А. Мурзина¹, К. М. Никерова²

Представлено академиком РАН Н.Н. Немовой

Поступило 01.09.2022 г.

После доработки 20.09.2022 г.

Принято к публикации 22.09.2022 г.

Исследована динамика уровня кортизола и активности Na^+/K^+ -АТФазы (НКА), связанных с поддержанием ионного гомеостаза клеток, в скелетных мышцах молоди циркумполярной рыбы лептоклина пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838), экологически значимого представителя ихтиофауны арктического архипелага Шпицберген. Установлено, что уровень кортизола и активность НКА снижаются в процессе развития молоди лептоклина от пелагической молоди стадии L2 к стадии L5, ведущей в основном придонный образ жизни. Полученные результаты позволяют предположить, что кортизол может участвовать в регуляции активности одного из основных осморегуляторных факторов — НКА. Это может иметь значение для роста и адаптации пелагической молоди лептоклина пятнистого к придонной среде обитания в процессе постэмбрионального развития в Арктике.

Ключевые слова: кортизол, Na^+/K^+ -АТФаза, *Leptoclinus maculatus*, онтогенез, Арктика

DOI: 10.31857/S2686738922600698, **EDN:** MONCJB

ВВЕДЕНИЕ

Лептоклин пятнистый (*Leptoclinus maculatus* Fries, 1838, семейство Стихеевые), встречается на глубинах от 2 до 488 м и является представителем костистых рыб, предпочитающим биотопы с повышенной соленостью [1]. Он широко распространен в морских экосистемах Арктики и Северной Атлантики [2, 3]. В постэмбриональном развитии *L. maculatus* выделяют несколько последовательно сменяющих друг друга стадий развития — от стадии L1 до L5 (ранняя ювенильная стадия). Зимний количественный учет в акватории Конгсфьорда (арх. Шпицберген) позволил выявить пелагическую (стадии L2 и L3) и придон-

ную (стадия L5) экологические группы молоди *L. maculatus* [4]. В процессе длительного развития лептоклина происходит ряд морфологических и физиолого-биохимических изменений, и к стадии L5 (2–5 лет) *L. maculatus* начинает вести преимущественно придонный образ жизни [2, 4, 5].

В регуляции широкого спектра физиологических процессов (промежуточный метаболизм, рост, осморегуляция) и поведения принимает участие стероидный гормон кортизол [6]. В организме костистых рыб, в отличие от наземных позвоночных, кортизол выполняет не только глюкокортикоидные, но и минералокортикоидные функции [7].

Na^+/K^+ -АТФаза (НКА) — мембранный фермент, осуществляющий активный транспорт ионов и экспрессирующийся во всех органах, в том числе в осморегуляторных [8] и в мышцах [9]. Имеется достаточно много работ о влиянии кортизола на активность НКА в жабрах взрослых костистых рыб [10]. При этом проблема регуляции ионного обмена в тканях рыб на ранних стадиях развития изучена недостаточно [11]. S. Varsamos и соавт. [12] показали, что активность НКА в тканях лаврака обыкновенного (*Dicentrarchus labrax*) наблюдается на ранних стадиях постэмбрионального развития.

¹ Институт биологии — обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”, Петрозаводск, Россия

² Институт леса — обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”, Петрозаводск, Россия

*e-mail: nlrend@mail.ru

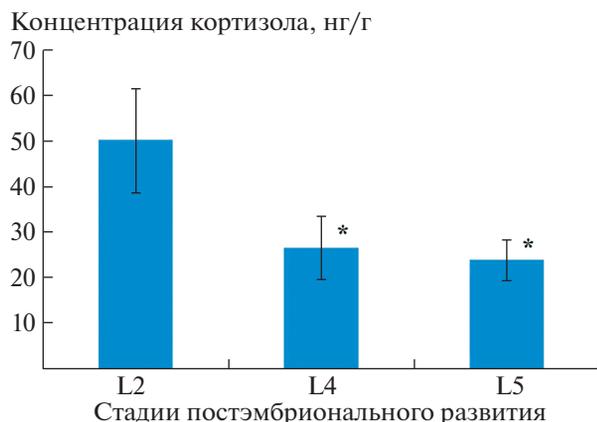


Рис. 1. Концентрация кортизола у молоди *L. maculatus*.

Примечание: * – различия достоверны по сравнению со стадией L2 при $p < 0.05$.

В данной работе впервые исследовали динамику уровня кортизола и активности НКА в скелетных мышцах *L. maculatus* в онтогенезе (от пелагической стадии развития L2 до придонной стадии L5).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Молодь *L. maculatus* была собрана в ходе экспедиции на судне “Helmer Hanssen” (Норвегия, UiT) в акватории о. Западный Шпицберген в заливе Исфьорд. Как только биоматериал был извлечен из орудия лова, его подвергали глубокой заморозке (-80°C) и транспортировали для анализа в лабораторию. Стадии развития молоди определяли по классификации С. Meyer Ottesen и соавт. [2, 4]. Биохимические показатели определяли в дорсальной области больших продольных мышц.

Концентрацию кортизола определяли методом масс-спектрометрии по методике, описанной нами ранее [13]. Активность НКА определяли спектрофотометрически [13, 14]. Анализ уровня кортизола проведен на стадиях развития L2, L4, L5, активность НКА измеряли на стадиях L2–L5. Исследовали по 5–6 особей каждой стадии. Различия между стадиями развития по исследуемым биохимическим показателям оценивали с использованием непараметрического критерия Уилкоксона–Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание кортизола в мышцах *L. maculatus* на стадии L2 составило 50.14 ± 10.20 нг/г и было вдвое выше ($p < 0.05$), чем у особей на стадиях L4 и L5 (рис. 1). Активность НКА в мышцах по мере

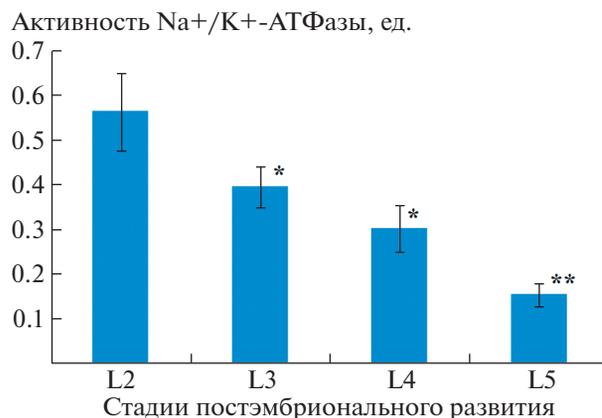


Рис. 2. Активность НКА в мышцах *L. maculatus* на стадиях развития L2–L5.

Примечание: * – различия достоверны по сравнению со стадией L2 при уровне значимости $p < 0.05$, ** – при уровне значимости $p < 0.01$.

развития от пелагических особей (L2–L4) к особям стадии L5 значительно снижается (рис. 2).

Высокие значения уровня кортизола в мышцах *L. maculatus* на стадии L2 (относительно последующих стадий развития) могут свидетельствовать о повышенной активности интерренальной ткани в возрасте 1–2 лет. У японской камбалы (*Paralichthys olivaceus*) на личиночной стадии развития уровень кортизола достигает пика во время метаморфоза – примерно через месяц после вылупления [15].

Выявленные нами изменения уровня кортизола (рис. 1) могут быть связаны с различной скоростью роста *L. maculatus* и соответствующими метаболическими изменениями. От стадии L2 до стадии L4 у молоди лептоклина наблюдается усиленный рост [2, 4]. Известно, что личинки лептоклина со стадии L2 начинают питаться высококалорийным зоопланктоном рода *Calanus* [4, 5] и могут использовать продукты расщепления полученных с пищей липидов на процессы роста и развития. Показано, что запуск биосинтеза кортизола при переходе рыб на экзогенное питание может иметь большое значение для ассимиляции белков и углеводов пищи с целью обеспечения энергетических и ростовых процессов [16]. Известно, что повышенный уровень кортизола приводит к торможению роста рыб, что позволяет предположить наличие обратной зависимости между скоростью роста и уровнем кортизола [17].

Максимальная активность НКА на стадии L2 и последующее снижение ее уровня свидетельствуют о сходстве динамики этого показателя с таковой кортизола при развитии лептоклина до стадии L5. Возможно, что влияние кортизола на рост опосредуется его воздействием на активность НКА. Известно, что высокие дозы глюко-

кортикоидов стимулируют синтез НКА в скелетных мышцах [18]. Кроме того, кортизол участвует в осморегуляторных процессах при изменении солености среды и вызывает увеличение активности НКА в органах и тканях рыб [10, 12, 13]. Снижение активности НКА у рыб может приводить к сокращению энергетических расходов на процессы осморегуляции, что в свою очередь способствует ускорению роста [19].

Таким образом, установлена динамика понижения уровня глюкокортикоидного гормона кортизола и активности НКА в процессе развития лептокллина от стадии L2 к стадии L5. По-видимому, снижение уровня кортизола и активности НКА может способствовать усилению роста молоди *L. maculatus* и, в дальнейшем, адаптации к придонному образу жизни в условиях Арктики.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено на оборудовании Центра коллективного пользования КарНЦ РАН.

Исследование финансировалось из средств государственного бюджета по ГЗ КарНЦ РАН FMEN-2022-0006.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Мурзина С.А. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в эколого-биохимических адаптациях рыб северных морей. Дис. ... докт. биол. наук. Москва, 2019. Специальности 03.02.06 – “ихтиология” и 03.01.04. – “биохимия”. Дата защиты: 23.10.2019, дата утверждения: 27.02.2020. 376 с.
2. Meyer Ottesen C.A., Hop H., Christiansen J.S., et al. Early life history of the daubed shanny (Teleostei: *Leptoclinius maculatus*) in Svalbard waters // Mar. Biodivers. 2011. Vol. 41. № 3. P. 383–394.
3. Андрияшев А.П. Рыбы северных морей СССР. Москва, Ленинград: Издательство Академии наук СССР, 1954. 566 с.
4. Pekkoeva S.N., Murzina S.A., Ieshko E.P., et al. Ecological groups of the daubed shanny *Leptoclinius maculatus* (Fries, 1838), an Arcto-boreal species, regarding growth and early development // Russ. J. Ecol. 2018. V. 49. № 3. P. 253–259.
5. Murzina S.A., Pekkoeva S.N., Kondakova E.A., et al. Tiny but fatty: lipids and fatty acids in the daubed shanny (*Leptoclinius maculatus*), a small fish in Svalbard waters // Biomolecules. 2020. V. 10. № 3. P. 368.
6. Das C., Thraya M., Vijayan M.M. Nongenomic cortisol signaling in fish // Gen. Comp. Endocrinol. 2018. V. 265. P. 121–127.
7. Рендаков Н.Л. Некоторые аспекты стероидной регуляции у костистых рыб // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2018. № 6. P. 3–21.
8. Zhu H., Liu Z., Gao F., et al. Characterization and expression of Na^+/K^+ -ATPase in gills and kidneys of the Teleost fish *Oreochromis mossambicus*, *Oreochromis urolepis hornorum* and their hybrids in response to salinity challenge // Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol. 2018. V. 224. P. 1–10.
9. Doğanlı C., Kjaer-Sorensen K., Knoeckel C., et al. The $\alpha 2\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase is critical for skeletal and heart muscle function in zebrafish // J. Cell Sci. 2012. V. 125. № Pt 24. P. 6166–6175.
10. Takei Y., McCormick S.D. Hormonal control of fish euryhalinity // Euryhaline Fishes. Elsevier: Academic Press, 2013. P. 69–123.
11. Schreiber A.M. Metamorphosis and early larval development of the flatfishes (Pleuronectiformes): an osmoregulatory perspective // Comp. Biochem. Physiol. Part B Biochem. Mol. Biol. 2001. V. 129. № 2–3. P. 587–595.
12. Varsamos S., Nebel C., Charmantier G. Ontogeny of osmoregulation in postembryonic fish: A review // Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol. 2005. V. 141. № 4. P. 401–429.
13. Nemova N.N., Kaivarainen E.I., Rendakov N.L., et al. Cortisol content and Na^+/K^+ -ATPase activity under adaptation of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) to salinity changes // J. Ichthyol. 2021. V. 61. № 5. P. 771–778.
14. Елаев Н.Р., Семенов Е.В. Изменение активности мембранных АТФаз мозга при воздействии холино- и адреномиметических веществ // Биохимия. 1974. V. 39. № 3. P. 636–640.
15. de Jesus E.G., Hirano T., Inui Y. Changes in cortisol and thyroid hormone concentrations during early development and metamorphosis in the Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus* // Gen. Comp. Endocrinol. 1991. V. 82. № 3. P. 369–376.
16. Pavlidis M., Karantzali E., Fanouraki E., et al. Onset of the primary stress in European sea bass *Dicentrarchus labrax*, as indicated by whole body cortisol in relation to glucocorticoid receptor during early development // Aquaculture. 2011. V. 315. № 1–2. P. 125–130.
17. DiBattista J.D., Levesque H.M., Moon T.W., et al. Growth depression in socially subordinate rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: more than a fasting effect // Physiol. Biochem. Zool. 2006. V. 79. № 4. P. 675–687.
18. Pirkmajer S., Chibalin A.V. Na^+/K^+ -ATPase regulation in skeletal muscle // Am. J. Physiol. Metab. 2016. V. 311. № 1. P. E1–E31.
19. Imsland A.K., Gunnarsson S., Foss A., et al. Gill Na^+/K^+ -ATPase activity, plasma chloride and osmolality in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*) reared at different temperatures and salinities // Aquaculture. 2003. V. 218. № 1–4. P. 671–683.

CORTISOL LEVEL AND Na⁺/K⁺-ATPASE ACTIVITY DURING GROWTH AND DEVELOPMENT OF JUVENILE DAUBED SHANNY *LEPTOCLINUS MACULATUS* (FRIES, 1838) IN THE ARCTIC

N. L. Rendakov^{a,#}, E. I. Kaivarainen^a, S. N. Pekkoeva^a, S. A. Murzina^a, and K. M. Nikerova^b

^a *Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russian Federation*

^b *Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russian Federation*

[#]*e-mail: nltrend@mail.ru*

The dynamics of cortisol level and Na⁺/K⁺-ATPase (NKA) activity that are associated with the maintenance of cell ion homeostasis was studied in skeletal muscles of juvenile circumpolar fish daubed shanny *Leptoclinius maculatus* (Fries, 1838), an ecologically significant representative of the ichthyofauna of the Arctic Svalbard archipelago. It has been established that the level of cortisol and NKA activity decrease during the development of daubed shanny juveniles from L2 stage pelagic juveniles of L5 stage, which are mainly demersal. The results obtained suggest that cortisol may be involved in the regulation of the activity of one of the main osmoregulatory factors, NKA. This may be important for the growth and adaptation of pelagic juveniles of daubed shanny to the demersal habitat during postembryonic development in the Arctic.

Keywords: cortisol, Na⁺-K⁺-ATPase, *Leptoclinius maculatus*, ontogeny, Arctic