

ВЛИЯНИЕ МИНЕРАЛЬНОГО СОСТАВА ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ НА ПОКАЗАТЕЛИ ВОДНО- СОЛЕВОГО ОБМЕНА ВСЕЛИВШЕЙСЯ В РЫБИНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ ДРЕЙССЕНЫ *DREISSENA POLYMORPHA PALLAS*

© 2011 Мартемьянов В.И.

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

Поступила в редакцию 12.01.2011

Пороговые уровни натрия, калия, кальция, магния в воде, определяющие границы ареала *D. polymorpha* в пресных водоемах, составляют 0.07; 0.0015; 0.3; 0.01 ммоль/л, соответственно. Уменьшение минерализации воды вызывает снижение концентрации натрия, калия, магния в гемолимфе и тканях, увеличение кальция в гемолимфе. Расселение дрейссены в пресные водоемы лимитируется содержанием кальция в воде. Верхние предельные уровни натрия, калия, кальция, магния в среде, определяющие границы ареала *D. polymorpha* в солоноватой воде, составляют 22; 0.9; 6.4; 2.7 ммоль/л, соответственно. При таких условиях у дрейссены увеличивается содержание натрия в гемолимфе и тканях, калия и магния в гемолимфе. По сравнению с аборигенными видами, *D. polymorpha* является менее устойчивой к уровню калия в воде. Проявление гипонатремии и гиперкальциемии у моллюсков в ответ на экстремальные воздействия является критерием для оценки влияния неблагоприятных факторов среды. Полученные данные указывают на вероятность пресноводного происхождения дрейссены Рыбинского водохранилища. Для решения этой проблемы предлагается осуществить комплекс конкретных исследований.

Ключевые слова: дрейссена, гемолимфа, мышцы, натрий, калий, кальций, магний.

Введение

Среди пресноводных двустворчатых моллюсков *D. polymorpha* и *D. bugensis* интенсивно заселяют новые водоемы. Исследования показали, что вселенцы, вступая в контакты с аборигенными видами, могут существенно преобразовывать структуру биоценозов, вызывая экологические и экономические последствия [Дгебуадзе, 2003; Алимов и др., 2004; Щербина, 2008]. В связи с этим изучению роли *D. polymorpha* в экосистемах, выявлению адаптивных возможностей, составлению прогнозов о возможном ее дальнейшем расселении, разработке экологически безвредных способов борьбы с ней на технических объектах уделяется

особое внимание [Дрейссена ..., 1994; Дрейссениды ..., 2008]. Тем не менее, эти проблемы остаются нерешенными.

Минеральный состав воды является важнейшим экологическим фактором, который существенно влияет на ареал, устойчивость, развитие, рост и физиологические процессы гидробионтов. Ионы натрия, калия, кальция, магния представляют элементы необходимые для осуществления жизнедеятельности организма животных и растений. Выживание какого-либо вида осуществляется в определенных диапазонах концентраций того или иного иона, растворенного в воде. Эта способность обуславливается наличием у вида специализированных структур и систем,

осуществляющих активный транспорт ионов из внешней среды в организм, поддерживая осмотический, ионный и кислотно-щелочной баланс.

Известно [Флерова и др., 1980; Запруднова, Мартемьянов, 1990; Мартемьянов, 1996; 2000; 2009; Запруднова, 1999; 2008; Виноградов, Мартемьянов, 2004; Мартемьянов, Борисовская, 2010], 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 настоящей работе исследовалось влияние минерального состава воды на показатели водно-солевого обмена *D. polymorpha* с целью определения ее устойчивости и способности адаптироваться к данному фактору среды.

Материал и методика

Дрейссены *Dreissena polymorpha* Pallas собрали в сентябре 2005 г. в месте слияния р. Сутка с р. Волга. Данный участок находится в зоне постоянного подпора со стороны Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Концентрация ионов натрия, калия, кальция, магния в воде составила 0.39, 0.08, 1.8, 0.49 ммоль/л, соответственно. Животных доставили в лабораторию и рассадили в пластиковые ванны, размером 2 x 2 м, наполненные пресной водой. Перед началом опытов небольшие друзы дрейссены помещали в 10 л аквариумы. В опытах с опреснением друза *D. polymorpha* была помещена в аквариум с дистиллированной водой. В последующем, ежедневно в течение 7 суток проводили дальнейшее опреснение за счет замены 2 л на новую дистиллированную воду. Затем опреснение прекращали, а животных в течение 2-х недель содержали при постоянных условиях. В контрольных аквариумах с пресной речной и артезианской водой дрейссен содержали в течение всего эксперимента.

В опытах с соленостью, в аквариумы с пресной водой в течение недели ежедневно в небольших количествах добавляли морскую соль. При достижении в одном из аквариумов концентрации 2.5 г/л морской соли дрейссена вскоре погибла. Перед гибелью, при прикосновении, животные не могли закрыть створки раковин. В другом аквариуме, при достижении концентрации 1.5 г/л морской соли, дрейссена оставалась живой до окончания эксперимента (последующие 14 суток). В конце эксперимента от индивидуальных особей брали пробы гемолимфы и мышц.

Известно [Dietz, Byrne, 1990; Виноградов, Мартемьянов, 2004], что пресноводные двустворчатые моллюски очень чувствительны к концентрации ионов калия в воде. В морской соли содержится значительное количество этого элемента. Чтобы определить отдельное действие этого иона, были проведены опыты по оценке влияния калия на показатели ионного обмена *D. polymorpha* и трех аборигенных видов двустворчатых моллюсков: обыкновенной перловицы *Unio pictorum* (L.), клиновидной перловицы *Unio tumidus* Philipsson и рыбеи беззубки *Anodonta piscinalis* Nilsson.

Моллюсков собрали в канале, имеющем выход в Волжский плес Рыбинского водохранилища. Затем их доставили в лабораторию и рассадили в 300 л аквариумы, наполненные пресной водой. В каждый из трех аквариумов поместили по четыре небольших друзы *D. polymorpha* и по восемь особей *A. piscinalis*, *U. pictorum*, *U. tumidus*. В контрольном аквариуме моллюски в течение трех недель содержались в пресной воде.

В остальные аквариумы с пресной водой в течение недели ежедневно в небольших количествах добавляли хлористый калий. При достижении концентрации калия в воде 0.8 и 2.5 ммоль/л добавки соли прекратили. В последующие 2 недели моллюсков содержали при заданных постоянных условиях. Как и в предыдущих опытах,

в конце эксперимента от индивидуальных особей брали пробы гемолимфы и мышц. Эксперименты проводили при комнатной температуре (20 °C).

Способ взятия проб, их обработка и аналитические процедуры были аналогичны тем, которые описаны нами ранее [Мартемьянов, 1996]. Концентрация ионов в гемолимфе выражена в ммоль/л, в мышцах – в ммоль/кг сырой массы ткани, Содержание воды – 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

После посадки дрейссены в дистиллированную воду, в среде вначале наблюдалось увеличение концентрации каждого из катионов, свидетельствующее об их утечке из организма. В последующем, содержание катионов в дистиллированной воде стабилизировалось на определенных

уровнях, указывая на достижение ионного баланса (равенства между потерями и активным транспортом) между организмом и средой.

Состояние баланса ионов натрия между организмом дрейссены и средой наступило при достижении его уровня в дистиллированной воде 0.07 ммоль/л. При этом содержание ионов натрия достоверно снизилось в гемолимфе на 42.4%, а тканях на 53.5%, по сравнению с животными из пресной воды (табл. 1). При частичной замене воды в аквариуме на свежую дистиллированную, содержание ионов натрия в воде возвращалось через сутки к исходному значению. Это показывает, что при концентрации ионов натрия в среде ниже пороговой, ионный баланс между организмом и средой не может поддерживаться. Следовательно, данная величина уровня ионов натрия в воде является нижним пределом для выживания *D. polymorpha* в пресных водоемах.

Таблица 1. Концентрация ионов натрия, калия, кальция, магния в гемолимфе и мышцах, содержание воды в мышцах *D. polymorpha* в зависимости от их уровня в воде

Катион	Содержание катионов, ммоль/л				Вода, %
	Вода	n	Гемолимфа	Мышцы	Мышцы
Натрий	0.07	6	10.6±0.8*	7.4±1.4*	87.0±1.1
	0.24	14	18.4±0.5	15.3±0.5	86.9±0.5
	0.38	8	18.3±0.7	15.9±1.6	86.9±0.3
	1.0	7	17.6±0.5	15.4±1.4	86.3±0.2
	21.7	6	27.7±0.8*	23.3±0.8*	87.8±0.5
Калий	0.0015	6	0.24±0.02*	3.3±0.9*	87.0±1.1
	0.05	14	0.65±0.08	9.3±0.5	86.9±0.5
	0.05	8	0.6±0.07	7.3±0.8	86.9±0.3
	0.1	7	0.73±0.06	10.7±0.6	86.3±0.2
	0.88	6	0.97±0.09	9.5±0.7	87.8±0.5
Кальций	0.3	6	12.7±0.5*	35.8±7.5	87.0±1.1
	1.1	14	8.0±0.3	29.6±6.2	86.9±0.5
	1.6	8	9.7±0.4	19.9±4.4	86.9±0.3
	2.4	7	8.9±0.2	27.7±3.8	86.3±0.2
	6.4	6	8.2±0.4	54.2±12.4	87.8±0.5
Магний	0.01	6	0.07±0.01*	2.6±0.8*	87.0±1.1
	0.37	14	1.57±0.05	9.1±0.4	86.9±0.5
	0.44	8	1.18±0.06	7.5±0.7	86.9±0.3
	0.5	7	1.47±0.10	8.6±0.9	86.3±0.2
	2.7	6	2.96±0.10*	9.1±0.3	87.8±0.5

* – достоверные различия ($p < 0.05$)

Концентрация ионов натрия в воде, взятой в местах отлова дрейссены в сентябре, составила 0.39 ммоль/л. Эта величина в 5.6 раза выше по сравнению с пороговой величиной. Во время весеннего паводка уровень ионов натрия в воде, взятой из этого же участка, снижался до пороговых значений, составляя 0.06 ммоль/л. На основе этого можно предполагать, что сильные паводки могут сопровождаться гибелью наиболее ослабленных особей популяции.

В пресной воде с содержанием ионов натрия 0.24–1.0 ммоль/л в дрейссене поддерживалась концентрация этого иона на сходных уровнях, в среднем 18.1 ммоль/л в гемолимфе и 15.5 ммоль/кг сырой массы в тканях. У моллюсков, акклимированных к воде с концентрацией ионов натрия 22 ммоль/л, наблюдалось достоверное увеличение содержания этого элемента в гемолимфе на 51.4%, а в тканях на 50.3%, по сравнению с дрейссенами из пресной среды. Влияние ионов натрия на дрейссену проявилось в том случае, когда его концентрация в воде стала выше, чем в гемолимфе животных из пресной воды.

Такая реакция дрейссены на повышенные концентрации ионов натрия в воде связана с особенностями водного обмена. Содержание солей, особенно натрия и кальция, в гемолимфе существенно выше, чем в пресной воде. Вследствие этого между моллюсками 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 данных табл. 1, показывают, что разность концентраций ионов натрия между гемолимфой и средой снижается от 18.2 до 6 ммоль/л при повышении его уровня в среде от 0.24 до 21.7 ммоль/л. В соответствующей пропорции снижается осмотический градиент между организмом моллюсков 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 и средой до минимального уровня, скорость диуреза многократно снижалась [Lahlou et al., 1969; Norton, Davis, 1977], однако при этом не достигала нулевого значения. Это свидетельствует, что организм нуждается в поступлении определенного количества воды для формирования мочи, с которой выводятся продукты обмена.

Согласно выше приведенной формуле, при равенстве концентраций ионов в гемолимфе и воде, осмотический градиент между организмом и средой будет отсутствовать. В таком случае дополнительного поступления воды в организм, необходимого для формирования мочи, не будет происходить. Такая ситуация является несовместимой с жизнедеятельностью организма. Поэтому при приближении концентрации ионов натрия в воде к таковой гемолимфы, *D. polymorpha* начинает повышать уровень этого иона во внутренней среде, чтобы обеспечить определенный осмотический градиент для притока воды в организм.

В воде с концентрацией ионов натрия 21.7 ммоль/л разность содержания этого иона между гемолимфой дрейссены и средой составила 6 ммоль/л. При этом уровень воды в организме *D. polymorpha*, акклимированной к солоноватой среде, не отличался от таковых, полученных для моллюсков из пресной воды. Поэтому, наличие такого градиента

по содержанию ионов натрия между гемолимфой и средой является достаточным для обеспечения нормального водного обмена. Следовательно, повышение концентрации ионов натрия в среде до 22 ммоль/л является совместимым для жизнедеятельности *D. polymorpha*. Постепенная добавка морской соли в пресную воду до достижения концентрации ионов натрия около 42 ммоль/л сопровождалась гибелью дрейссены.

В экспериментах продолжительностью 4 суток, *D. polymorpha*, акклимированная к прудовой воде и с добавками хлористого натрия 15, 30, 45 ммоль/л, поддерживала уровень натрия в гемолимфе, соответственно, 10.9 ± 0.8 , 22.7 ± 1.7 , 32.3 ± 0.7 , 41.5 ± 1.7 ммоль/л [Ногонов et al., 1992]. Видно, что в этих опытах концентрация ионов натрия в гемолимфе повысилась при его содержании в воде 15 ммоль/л и выше. Причем, при уровне натрия в воде 45 ммоль/л, градиент концентрации этого иона между организмом и средой отсутствовал, приводя к гибели животных после 4 суток.

В воде с содержанием натрия 30 ммоль/л, градиент концентрации этого иона между организмом и средой составил 2.3 ммоль/л. При этом часть животных погибла на 2-е сутки. Поскольку продолжительность опытов была короткой (4 суток), невозможно сказать: будет ли *D. polymorpha* выживать в такой среде более длительное время. На основе этих и наших данных можно сделать вывод, что верхним пределом для распространения дрейссены в солоноватых водах является концентрация ионов натрия в воде между 22–30 ммоль/л.

D. polymorpha обладает чрезвычайно высокой способностью извлекать ионы калия из внешней среды. У моллюсков, помещенных в дистиллированную воду, состояние баланса ионов калия между организмом и средой наступало при достижении его уровня в среде 0.0015 ммоль/л. Эта концентрация является предельной для выживания дрейссены.

При пороговых значениях, содержание калия в гемолимфе и тканях достоверно снижалось по сравнению с животными из пресной воды. Многолетние данные, полученные нами, показывают, что содержание ионов калия в воде различных участков Рыбинского водохранилища, где обитает дрейссена, не бывает ниже 0.02 ммоль/л. Эта величина в 13 раз больше порогового значения. Кроме того, анализируя собственные и литературные данные по содержанию ионов в различных пресноводных водоемах Земли, мы не обнаружили таковых, где содержание калия в воде было бы ниже пороговых значений, полученных для дрейссены.

У трех выборок *D. polymorpha* в пресной воде с содержанием калия 0.05–0.1 ммоль/л, уровни этого иона не различались между собой, соответственно, в гемолимфе и тканях. Дрейссена, акклимированная к среде с содержанием ионов калия 0.9 ммоль/л, его концентрация в гемолимфе была сходной с таковой в воде. Это указывает на то, что у дрейссены нет структур, которые выводили бы избытки ионов калия из организма при повышении его уровня в наружной среде выше, чем в гемолимфе.

У *D. polymorpha*, помещенной в дистиллированную воду, равенство между потерями и транспортом ионов кальция установилось при достижении его уровня в среде 0.3 ммоль/л. Полученное значение на 0.05 ммоль/л ниже такового, зарегистрированного другим более сложным способом [Виноградов, Биочино, 2005]. Это связано с тем, что метод, основанный на определении пороговых концентраций ионов в дистиллированной воде, дает более точные результаты. Наши и выше цитируемые данные показывают, что дрейссена не может осваивать пресноводные водоемы с концентрацией кальция в среде менее 0.3–0.35 ммоль/л.

У дрейссены, помещенной в дистиллированную воду, накопление ионов натрия и калия во внешней среде до достижения ионного баланса

происходило за счет их потери из гемолимфы и мягких тканей тела. Иная картина наблюдалась в отношении ионов кальция. Дрейссена, акклимированная к дистиллированной воде, имела более высокие уровни кальция в гемолимфе и мягких тканях тела по сравнению с животными из пресной среды. Этот факт указывает на то, что у *D. polymorpha* в дистиллированной воде происходила мобилизация ионов кальция из раковины, позволяя повышать его уровни во внешней среде и тканях тела.

В среде с концентрацией ионов кальция 6.4 ммоль/л, у дрейссены проявлялась высокая вариабельность содержания этого иона в мягких тканях тела. Вероятно, данная концентрация кальция в воде существенно сказывается на кальциевом метаболизме и возможно близка к верхнему пределу для выживания дрейссены. Чтобы сделать окончательный вывод, необходимы дополнительные исследования.

Наряду с калием, дрейссена эффективно поглощает из внешней среды ионы магния. У животных, помещенных в дистиллированную воду, баланс между потерями и транспортом ионов магния наступал при достижении его уровня в среде 0.01 ммоль/л. При этом содержание магния в гемолимфе и тканях достоверно снизилось, соответственно, в 20.1 и 3.2 раз по сравнению с животными из пресной воды.

Дрейссена, акклимированная к среде с концентрацией магния 2.7 ммоль/л, имела такой же уровень этого иона в гемолимфе, который был в среднем в два раза выше по сравнению с животными из пресной воды. Дрейссена не обладает структурами и системами, которые выводили бы из организма избытки ионов магния при достижении его концентраций во внешней среде выше, чем в гемолимфе пресноводных животных. Вероятно, данный уровень магния в среде является близким к верхнему пределу для выживания дрейссены. Для окончательного вывода, необходимы дополнительные исследования.

Дрейссена очень чувствительна к ионам калия в воде. При добавках морской соли в пресную воду, неясно, оказывают ли ионы калия влияние на моллюсков в первую очередь. Для выяснения этого вопроса, нами были проведены опыты по изучению влияния хлористого калия на показатели водно-солевого обмена *D. polymorpha* и трех видов аборигенных двустворчатых моллюсков. Полученные результаты представлены в таблице 2. Показатели водно-солевого обмена у аборигенных видов двустворчатых моллюсков в пресной воде не различались между собой. По отношению к аборигенным видам, у дрейссены в пресной воде наблюдалась пониженная концентрация натрия в гемолимфе, калия, кальция, магния в мышцах и более высокий уровень воды в тканях.

У всех четырех видов двустворчатых моллюсков, акклимированных к воде с содержанием калия 0.9 ммоль/л, уровень этого иона в гемолимфе достоверно повысился в 1.8–2.2 раза. При этом содержание калия в гемолимфе и во внешней среде не различалось между собой. Остальные параметры водно-солевого обмена аборигенных моллюсков не отличались от таковых, зарегистрированных у пресноводных животных, тогда как у *D. polymorpha* наблюдалась пониженная концентрация натрия в гемолимфе и кальция в мышцах. Следовательно, уровень калия в воде 0.9 ммоль/л сказывается на дрейссене в большей степени по сравнению с аборигенными видами моллюсков.

В среде с концентрацией калия 2.2 ммоль/л все особи *D. polymorpha* погибли. Из аборигенных видов погибли три особи *U. tumidus* и одна особь *A. piscinalis*. Выжившие моллюски находились в угнетенном состоянии. Раковины были постоянно приоткрыты. При механическом воздействии моллюски не могли втянуть ногу в раковину и захлопнуть створки.

Таблица 2. Концентрация ионов натрия, калия, кальция, магния в гемолимфе (ммоль/л) и мышцах (ммоль/кг сырой массы), содержание воды в мышцах (%) *D. polymorpha* и трех видов аборигенных моллюсков в зависимости от концентрации иона калия в воде

Калий	Вид	n	Натрий		Калий		Кальций		Магний		Вода
			гемолимфа	мышца	гемолимфа	мышца	гемолимфа	мышца	гемолимфа	мышца	мышца
0.13	<i>D. polymorpha</i>	8	17.6±0.5	18.0±0.5	0.52±0.06	10.2±1.2	5.2±0.3	7.6±1.1	1.79±0.11	6.1±0.5	89.4±0.7*
	<i>A. piscinalis</i>	8	24.5±0.7	17.0±0.9	0.66±0.09	17.0±0.7	5.2±0.2	13.8±1.2	1.73±0.03	8.1±0.2	84.1±1.2
	<i>U. tumidus</i>	8	20.5±0.8	13.1±1.2	0.62±0.04	16.7±0.7	5.6±0.2	31.9±3.7	1.54±0.03	8.6±0.4	81.4±0.5
	<i>U. pictorum</i>	8	21.2±0.5	12.8±0.9	0.59±0.07	16.2±1.0	5.2±0.3	28.9±8.4	1.71±0.06	8.8±0.4	82.3±0.8
0.9	<i>D. polymorpha</i>	8	14.0±0.9	14.7±0.8	1.14±0.09*	10.7±0.6	6.9±0.3	4.2±0.9*	1.38±0.12	5.8±0.2	90.0±0.4*
	<i>A. piscinalis</i>	8	25.2±0.5	17.9±1.0	1.17±0.11*	17.4±0.4	6.6±0.5	21.7±5.9	1.49±0.05	8.5±1.0	84.4±0.9
	<i>U. tumidus</i>	8	23.0±0.2	14.3±2.0	1.11±0.12*	20.3±1.4	7.6±0.4	22.2±6.2	1.39±0.01	11.2±2.2	82.5±1.0
	<i>U. pictorum</i>	8	23.5±0.4	16.8±1.8	1.17±0.03*	17.6±1.6	5.9±0.2	53.5±11.9	1.53±0.04	8.0±0.3	81.9±0.7
2.2	<i>D. polymorpha</i>		погибла								
	<i>A. piscinalis</i>	7	12.4±1.5*	13.9±0.4	2.22±0.13*	12.1±0.6	14.5±1.8*	20.6±3.3	1.44±0.10	5.0±0.6	89.7±0.8*
	<i>U. tumidus</i>	5	10.9±1.4*	18.3±4.0	2.20±0.34*	11.0±2.2	13.2±1.5*	40.7±9.5	1.55±0.11	6.0±0.8	88.7±1.5*
	<i>U. pictorum</i>	8	12.6±0.9*	12.1±1.8	2.17±0.14*	18.5±0.9	15.7±1.2*	26.3±4.0	1.43±0.04	7.3±0.7	83.4±1.3

* – достоверные различия (p<0.05)

Таблица 3. Пороговые концентрации катионов в среде для различных видов гидробионтов

Вид	Пороговые концентрации катионов в среде, ммоль/л				Ссылка
	Натрий	Калий	Кальций	Магний	
<i>D. polymorpha</i>	0.07	0.0015	0.30	0.01	Табл. 1
<i>Sphaerium sueticum</i>	0.10	0.0049	0.05	-	Виноградов и др., 1987
<i>Astacus astacus</i>	0.0087–0.0174	0.0046–0.0087	0.0105–0.0222	0.0012–0.0033	Мартемьянов, Маврин, 2010а
<i>Rutilus rutilus</i>	0.015–0.019	0.012–0.015	0.006–0.009	0.002–0.003	Мартемьянов, Маврин, 2010б
<i>Carassius auratus</i>	0.02–0.03	0.008–0.015	0.05–0.06	0.05	Виноградов, Комов, 1988
<i>Spirogyra</i>	0.003–0.007	0.002–0.003	0.0017–0.0022	0.0012–0.0018	Мартемьянов, Маврин, 2010в

Эти изменения сопровождались сдвигами многих показателей водно-солевого обмена. Концентрация натрия в гемолимфе моллюсков была достоверно снижена в среднем в два раза по сравнению с животными из среды с более низким содержанием калия. У пресноводных рыб перед гибелью при суровом стрессе содержание натрия в плазме крови также снижалось в два раза [Флерова и др., 1980]. Полученные результаты свидетельствуют, что высокие сублетальные концентрации калия в воде вызывают выраженную гипонатремию у пресноводных двустворчатых моллюсков.

Ранее было показано проявление гипонатремии у *D. polymorpha* в ответ на изъятие из природных условий [Мартемьянов, 2000] и перепад температуры [Виноградов и др., 2004]. Установлено [Мартемьянов, 2008], что неблагоприятные ситуации сопровождаются гипонатремией у человека и пресноводных рыб. Уменьшение уровня ионов натрия вызывает падение осмоляльности внутренней среды. В результате этого между внеклеточной и внутриклеточной жидкостью организма создается перепад осмотического давления, способствующий перемещению воды в клетки, вызывая разбухание тканей. Аналогичный процесс происходит у двустворчатых моллюсков. У животных с проявлением гипонатремии уровень воды в тканях был наиболее высоким.

Видно, что гипонатремия проявляется у *D. polymorpha* в ответ на разные по качеству экстремальные воздействия. Ранее нами [Мартемьянов, 2008] было предложено использовать проявление гипонатремии у водных и наземных позвоночных животных как критерий неблагополучного физиологического состояния организмов при действии неблагоприятных факторов среды. Это же можно применить относительно дрейссены.

По отношению к аборигенным животным, акклимированным к воде с

содержанием ионов калия 0.13 и 0.9 ммоль/л, у моллюсков в среде с концентрацией калия 2.2 ммоль/л уровень этого иона в гемолимфе достоверно повысился, соответственно, в 3.4–3.7 и 1.8–2.0 раза. При этом концентрация ионов калия в гемолимфе и воде не различалась между собой. Следовательно, при повышении содержания ионов калия в воде до сходного с гемолимфой уровня, происходит выравнивание концентраций этого иона между внутренней и внешней средой.

Неспособность моллюсков втягивать ногу и закрывать створки раковин в условиях высокой концентрации калия в среде, вероятно, обусловлена снижением мембранного потенциала мышечных клеток до критических значений из-за увеличения уровня калия в гемолимфе. Показано [Adrian, 1956; Герасимов, 1964; Dean, Matthews, 1970], что увеличение концентрации калия в межклеточной жидкости сопровождается уменьшением мембранного потенциала на клеточных мембранах.

Сходные, как и в наших исследованиях, реакции, такие как обводнение тканей, неспособность отдергивать ногу и закрывать створки раковины при механическом воздействии, зарегистрированы у других видов пресноводных двустворчатых моллюсков в пределах 12–24 ч экспозиции к концентрации калия в воде между 0.6–1.0 ммоль/л [Daum et al., 1979]. Видно, что при резком повышении содержания калия в воде, отрицательный эффект этого иона на пресноводные двустворчатые моллюски проявился даже при 0.6 ммоль/л. В наших опытах, постепенное увеличение концентрации калия в воде до 0.9 ммоль/л не оказало каких-либо отрицательных последствий на изученные виды моллюсков. Более высокие концентрации калия в воде вызывали нарушение ряда показателей водно-солевого обмена и гибель животных. Концентрация калия в воде 0.9 ммоль/л является верхним пределом для выживания *D. polymorpha* и других

видов пресноводных двустворчатых моллюсков. Такие и более высокие концентрации калия, как правило, наблюдаются в эстуариях рек, где пресная и морская вода перемешиваются между собой. Следовательно, основным лимитирующим фактором распространения *D. polymorpha* и других видов пресноводных двустворчатых моллюсков в эстуарной зоне рек является содержание калия в воде.

По отношению к животным, акклимированным к воде с содержанием калия 0.13 и 0.9 ммоль/л, у аборигенных моллюсков в среде с концентрацией калия 2.2 ммоль/л уровень кальция в гемолимфе достоверно повысился, соответственно, в 2.4–3.0 и 1.7–2.7 раза. Вероятно, эта реакция направлена на снижение проницаемости жаберного эпителия моллюсков изнутри для уменьшения проникновения ионов калия из внешней среды в гемолимфу. Известно [Виноградов, 2000], что ионы кальция снижают проницаемость клеточных мембран и межклеточных контактов в жабрах пресноводных животных, уменьшая тем самым диффузию различных ионов и воды между организмом и средой.

Концентрация ионов кальция в гемолимфе увеличилась у *D. polymorpha*, акклимированной к дистиллированной воде. Видно, что повышенная концентрация кальция в гемолимфе пресноводных двустворчатых моллюсков проявляется в ответ на разные по качеству экстремальные воздействия. Следовательно, данный признак, как и гипонатремию, можно использовать как критерий для оценки физиологического состояния организма при действии неблагоприятных факторов среды.

При содержании калия в воде 2.2 ммоль/л, *D. polymorpha* погибла, тогда как аборигенные виды остались живыми в течение всего периода исследований. Эти результаты свидетельствуют, что *D. polymorpha* менее устойчива к содержанию ионов калия

в воде, по сравнению с аборигенными видами двустворчатых моллюсков.

Относительно происхождения и путей распространения *D. polymorpha* в верховьях Волги, да и других регионах, единой точки зрения нет. На основе наличия у дрейссены планктонных личинок, считают, что этот вид исходно является морским по происхождению [Старобогатов, 1970]. Ряд авторов [Карпевич, 1947; Mackie et al., 1989; Deaton, Greenberg, 1991; Horohov et al., 1992] полагают, что *D. polymorpha* имеет солоноватоводное происхождение эстуарного типа.

Результаты, полученные по показателям водно-солевого обмена дрейссены, указывают на пресноводное происхождение этого вида. Сравнительный анализ показывает, что пороговые концентрации различных ионов для нитчатой водоросли *Spirogyra* ниже по сравнению с пресноводными животными (табл. 3). Это обусловлено тем, что потребности водоросли в жизненно важных ионах полностью обеспечиваются за счет их транспорта из воды, тогда как животные могут получать эти элементы дополнительно с пищей. Растения, являющиеся начальным звеном трофической цепи, обладают лучшей способностью поглощать минеральные вещества из внешней среды.

Несмотря на возможность получать ионы с пищей, для дрейссены пороговая концентрация ионов калия в воде несколько меньше, чем для *Spirogyra* и существенно ниже таковых аборигенных видов беспозвоночных и рыб. Это свидетельствует, что такая высокая адаптационная способность извлекать ионы калия из среды могла сформироваться только в воде с очень низкой концентрацией этого элемента.

В эстуарных зонах рек, где происходит перемешивание пресной и морской воды, уровень ионов калия более высокий по сравнению с пресной водой. В таких условиях не может формироваться механизм, направленный на улучшение способности

извлекать ионы калия из воды. Наоборот, в такой среде естественный отбор сохраняет особей более устойчивых к повышенным концентрациям ионов калия в воде. Если *D. polymorpha* по происхождению была бы из эстуарной зоны, она должна была бы быть по отношению к аборигенным видам более устойчивой к содержанию ионов калия в воде и иметь более высокие пороговые концентрации.

Морские и пресноводные беспозвоночные, включая двустворчатых моллюсков, существенным образом отличаются типом осмотической регуляции. Морские виды находятся в осмотическом равновесии со средой. Пресноводные беспозвоночные являются гиперосмотическими по отношению к среде. Именно этот признак служит критерием пресноводного образа жизни. Если предположить, что предок дрейссен был морским видом, тогда чисто спекулятивно следует признать скачкообразный переход с морского на пресноводный тип осморегуляции. Такое событие является невероятным, поскольку для осуществления этого необходимо каким-то образом сразу приобрести специальные структуры и системы поддержания пресноводного типа осморегуляции.

Кроме того, как было показано, при равенстве содержания различных ионов в гемолимфе и в воде, обуславливающих осмотическое равновесие организма дрейссены со средой, происходит гибель животных. То есть, осмотическое равновесие со средой является смертельным для дрейссены, тогда как для морских видов позвоночных это нормальное состояние. Если предок дрейссен был морским видом, умозрительно следует признать, что при переходе на пресноводный образ жизни произошло исчезновение или изменение генов, контролирующих морской тип осморегуляции. Если эстуарные популяции дрейссены представляют морской вид, то они должны иметь морской тип осморегуляции,

а их генотип существенно отличаться от пресноводного вида.

Для пресноводного образа жизни также характерен определенный тип ионной регуляции. В результате его функционирования всегда соблюдается следующее правило: содержание различных жизненно важных ионов в гемолимфе моллюсков поддерживается несколько выше, чем в наружной среде. Полученные данные показывают, что в толерантном диапазоне солености ионная регуляция у дрейссены осуществляется по пресноводному способу. При летальной солености содержание ионов в гемолимфе моллюсков и внешней среде выравнивается, приводя к их гибели. Постановка вопроса о солоноватоводном происхождении какого-либо вида не имеет научной основы, поскольку нет каких-либо объективных критериев, отражающих специфику солоноватоводного образа жизни, на которые можно было бы опираться.

На основе результатов анализа распределения частот гаплотипов локуса COI мтДНК различных популяций дрейссены было сделано заключение, что расселение вида шло, по всей видимости, из средней Волги, где существовали реликтовые поселения, сохранившиеся после похолодания и эрозионных процессов в плейстоцене [Ворошилова, Артамонова, 2008]. Таким образом, генетические и физиологические данные указывают на вероятность того, что дрейссена исходно является пресноводным видом. Чтобы сделать окончательный вывод, необходимо оценить диапазоны регуляции содержания натрия, калия, кальция, магния в гемолимфе (норму реакции) и интервалы этих ионов во внешней среде, определяющие границы выживания популяций дрейссены, обитающих в солоноватой воде и пресноводных водоемах разных континентов. Кроме того, чтобы лучше разобраться с вопросом о происхождении дрейссенид и их способностях адаптироваться к ионному

составу внешней среды, следует провести такие же исследования на *D. bugensis* и аборигенных видах двустворчатых моллюсков.

Показано, что пороговая концентрация ионов кальция в среде для дрейссены существенно выше по сравнению с другими видами (табл. 3). Это указывает на то, что такой признак сформировался в среде с высоким содержанием кальция. У другого двустворчатого моллюска шаровки, обитающей в оз. Кривое (Карелия) с содержанием ионов кальция в воде 0.15 ммоль/л, пороговая концентрация этого иона составила 0.05 ммоль/л. Это значение в 6 раз ниже такового, полученного для дрейссены. Видно, что чем ниже концентрация ионов кальция в среде обитания, тем меньше пороговые значения для аборигенных видов моллюсков. В связи с этим, становится понятным, что дрейссена Шекснинского из Белоусовского водохранилища не может освоить через Волго-Балтийский канал многие водоемы северо-западной части России (Ленинградской обл., Карелии, Мурманской обл.) из-за содержания ионов кальция в воде ниже пороговых значений, характерных для этого вида (0.3 ммоль/л).

Заключение

Пороговые концентрации натрия, калия, кальция, магния в воде, определяющие границы ареала дрейссены *D. polymorpha* в пресных водоемах, составляют 0.07, 0.0015, 0.3, 0.01 ммоль/л, соответственно. Расселение дрейссены в пресноводные водоемы лимитируется главным образом содержанием ионов кальция в воде. Уменьшение минерализации воды сопровождается существенным снижением концентрации натрия, калия, магния в гемолимфе и тканях моллюска и увеличением уровня ионов кальция в гемолимфе.

Верхние предельные концентрации натрия, калия, кальция, магния в среде, ограничивающие ареал *D. polymorpha* в солоноватой воде, составляют

22, 0.9, 6.4, 2.7 ммоль/л, соответственно. При таких условиях у дрейссены увеличивается содержание натрия в гемолимфе и тканях, калия и магния в гемолимфе. Установлено, что дрейссена не обладает структурами и системами, которые позволяли бы ей эффективно изгонять из организма избытки различных ионов, при повышении их концентрации во внешней среде выше, чем в гемолимфе пресноводных животных. По сравнению с аборигенными видами двустворчатых моллюсков, *D. polymorpha* менее устойчива к содержанию ионов калия в воде. Расселение дрейссены в эстуарных зонах рек, где происходит перемешивание пресной и морской воды, ограничивается главным образом содержанием ионов калия в воде. Проявление гипонатремии и гиперкальциемии у пресноводных двустворчатых моллюсков в экстремальных условиях позволяет оценивать неблагоприятные факторы среды.

Данные по пороговым значениям уровня ионов в среде обитания необходимы для составления прогноза о границах распространения различных видов, включая вселенцев, в слабоминерализованные водоемы, а также оценить степень влияния на гидробионты снижения концентрации электролитов в воде вследствие паводков и ряда других причин.

Литература

Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., Орлова М.И. и др. Антропогенное распространение видов животных и растений за пределами их исторического ареала: процесс и результат // В сб.: Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Ред. А.Ф. Алимов, Н.Г. Богуцкая. М.; Спб.: Товарищество научных изданий КМК; ЗИН РАН, 2004. С. 16–43.

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

- Виноградов Г.А., Биочино Г.И. Физиологические особенности моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *Dreissena bugensis* (Andr.), обитающих в Рыбинском водохранилище // Биол. внутренних вод. 2005. № 3. С. 74–78.
- Виноградов Г.А., Клерман А.К., Комов В.Т. Особенности ионного обмена пресноводных моллюсков в условиях высокой концентрации ионов водорода и низкой минерализации внешней среды // Экология. 1987. № 3. С. 81–84.
- Виноградов Г.А., Комов В.Т. Ионный обмен у золотого карася и карпа при акклимации к воде низкой минерализации // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, № 1. С. 124–131.
- Виноградов Г.А., Мартемьянов В.И. Влияние экологических факторов на показатели водно-солевого обмена дрейссены *Dreissena polymorpha*: Эффект изменения рН и концентрации калия в воде // Биол. внутренних вод. 2004. № 3. С. 82–85.
- Виноградов Г.А., Мартемьянов В.И., Щеглова Н.Б. Влияние экологических факторов на показатели водно-солевого обмена дрейссены *Dreissena polymorpha*: Эффект изменения температуры воды // Биол. внутренних вод. 2004. № 1. С. 48–52.
- Ворошилова И.С., Артамонова В.С. Пути расселения *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в северо-восточной части ареала // В сб.: Дрейссениды: эволюция, систематика, экология / Ред. А.А. Протасов, Г.Х. Щербина, А.В. Крылов, Е.Г. Пряничникова. Ярославль: Принтхаус, 2008. С. 65–67.
- Герасимов В.Д. Влияние изменений ионного состава среды на процессы возбуждения гигантских нервных клеток улитки // Физиол. журн. 1964. Т. 50, № 4. С. 457–463.
- 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.
- Дрейссена: систематика, экология, практическое значение / Я.И. Ред. Старобогатов. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Дрейссениды: эволюция, систематика, экология / Ред. А.А. Протасов, Г.Х. Щербина, А.В. Крылов, Е.Г. Пряничникова. Ярославль: Принтхаус, 2008. 164 с.
- Запруднова Р.А. Изменения поведения и ионной регуляции у пресноводных рыб при стрессе // Успехи совр. биологии. 1999. Т. 119, № 3. С. 265–270.
- Запруднова Р.А. Оценка стрессоустойчивости леща *Abramis brama* по обмену ионами натрия и калия между организмом и водой // Вопр. рыболовства. 2008. Т. 9, № 3. С. 697–710.
- Запруднова Р.А., Мартемьянов В.И. Использование параметров ионного обмена для оценки внутривидовой разнокачественности и устойчивости рыб к внешним воздействиям // В сб.: Структура локальной популяции у пресноводных рыб / Ред. А.Г. Поддубный. Рыбинск: ИБВВ РАН, 1990. С. 170–186.
- Карпевич А.Ф. Влияние солевых условий на выживание дрейссен Северного Каспия // Докл. АН СССР. 1947. Т. 56, № 3. С. 305–308.
- Мартемьянов В.И. Содержание воды и катионов в различных тканях двустворчатых моллюсков, обитающих в Волжском плесе Рыбинского водохранилища // Журн. эвол. биохим. и физиол. 1996. Т. 32, № 2. С. 151–155.
- Мартемьянов В.И. Динамика содержания натрия, калия, кальция, магния у пресноводного моллюска дрейссены *Dreissena polymorpha* при стрессе // Журн. эвол. биохим. и физиол. 2000. Т. 36, № 1. С. 33–36.
- Мартемьянов В.И. Проявление гипонатремии у водных и наземных позвоночных животных как критерий неблагоприятного физиологического состояния организмов при действии неблагоприятных факторов среды //

- Организмы, популяции, экосистемы: проблемы и пути сохранения биоразнообразия. Материалы Всероссийской конф., 24–28 ноября 2008 г. Вологда, 2008. С. 67–71.
- Мартемьянов В.И. Закономерности изменений уровня ионов натрия в эритроцитах рыб при адаптации к температуре // Известия РАН. 2009. № 4. С. 491–495.
- 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 во внешней среде, определяющие границы ареала речного рака в пресных водоемах // В сб.: Экология водных беспозвоночных / Ред. А.В. Крылов, И.К. Ривьер, Г.Х. Щербина. Ярославль: Принтхаус, 2010а. С. 195–198.
- 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, 2010б. С. 146–150.
- Мартемьянов В.И., Маврин А.С. Пороговые концентрации катионов во внешней среде, определяющие границы ареала *Spirogyra* в пресноводных водоемах // В сб.: Гидробиотика 2010 / Ред. В.Г. Папченко. Ярославль: Принтхаус, 2010в. С. 212–214.
- Проссер Л. Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1977. Т. 1. 608 с.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Флерова Г.И., Мартемьянов В.И., Запруднова Р.А. Содержание электролитов в сыворотке крови пресноводных рыб // Биол. науки. 1980. № 3. С. 46–51.
- Щербина Г.Х. Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоемах северо-запада России и значение моллюсков в питании рыб-бентофагов // В сб.: Дрейссениды: эволюция, систематика, экология / Ред. А.А. Протасов, Г.Х. Щербина, А.В. Крылов, Е.Г. Пряничникова. Ярославль: Принтхаус, 2008. С. 23–43.
- Adrian R.H. The effect of internal and external potassium concentration on the membrane potential of frog muscle // J. Physiol. 1956. 133. P. 631–658.
- Daum K.A., Newland L.W., Britton J.C., et al. Responses of Corbicula to potassium // In: Proceedings, first International Corbicula Symposium / Ed. J.C. Britton. Fort Worth: Texas Christian University Research Foundation, 1979. P. 215–225.
- Dean P.M., Matthews E.K. Electrical activity in pancreatic islet cells: effect of ions // J. Physiol. 1970. 210. P. 265–275.
- Deaton L.E., Greenberg M.J. The adaptation of bivalve mollusks to oligohaline and freshwater: Phylogenetic and physiological aspects // Malacol. Rev. 1991. 24. P. 1–18.
- Dietz T.H., Byrne R.A. Potassium and rubidium uptake in freshwater bivalves // J. Exp. Biol. 1990. 150. P. 395–405.
- Horohov J., Silverman H., Lynn J.W., Dietz T. Ion transport in the freshwater Zebra mussel, *Dreissena polymorpha* // Biol. Bull. 1992. 183. P. 297–303.
- 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.
- Mackie G.L., Gibbons W.N., Muncaster B.W. et al. The zebra mussel, *Dreissena polymorpha*: A synthesis of European experiences and a preview for North

America // In: Water resources Branch Great Lakes. Ontario: Ontario Ministry of the Environment, 1989. P. 1–76.

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.

INFLUENCE OF ENVIRONMENT MINERAL COMPOSITION ON THE INDICES OF WATER-SALT METABOLISM IN ESTABLISHED IN RYBINSK RESERVOIR *DREISSENA POLYMORPHA PALLAS*

© 2011 Martemyanov V.I.

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

Threshold levels of sodium, potassium, calcium, magnesium in the water, determining the borders of the range of *D. polymorpha* in fresh reservoirs, make 0.07; 0.0015; 0.3; 0.01 mmol/l, accordingly. Reduction of mineralization of water causes a decrease in concentrations of sodium, potassium, magnesium in hemolymph and tissues, and an increase in calcium in hemolymph. Moving of zebra mussel into freshwater reservoirs is limited by the content of calcium in water. The upper marginal levels of sodium, potassium, calcium, magnesium in the environment, determining the borders of the range of *D. polymorpha* in saltish water, constitute 22; 0.9; 6.4; 2.7 mmol/l, accordingly. Under such conditions, the content of sodium in hemolymph and muscles, potassium and magnesium in hemolymph increases in zebra mussel. In comparison with native species, *D. polymorpha* is less steady to a level of potassium in water. Display of hyponatremia and hypercalcemia in bivalves in reply to extreme actions is a criterion for estimation of effect of environmental adverse factors. The data received specify a probability of freshwater origin of zebra mussel of the Rybinsk reservoir. For this problem solution, a complex of concrete studies is suggested to be carried out.

Key words: zebra mussel, hemolymph, muscles, sodium, potassium, calcium, magnesium.