

# ПОРОГОВЫЕ КОНЦЕНТРАЦИИ КАТИОНОВ ВО ВНЕШНЕЙ СРЕДЕ, НЕОБХОДИМЫЕ ДЛЯ ПОДДЕРЖАНИЯ ИОННОГО БАЛАНСА МЕЖДУ ОРГАНИЗМОМ ВСЕЛЕНЦА *ELODEA CANADENSIS* MISNAUX И ПРЕСНОЙ ВОДОЙ

© 2014 Мартемьянов В.И.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,  
п. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия, [martem@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:martem@ibiw.yaroslavl.ru)

Поступила в редакцию 01.12.2012

Содержание натрия, калия, кальция, магния у вселенца *Elodea canadensis* в полевых условиях составило, соответственно,  $14.5 \pm 0.7$ ,  $56.2 \pm 0.9$ ,  $241.5 \pm 15.2$ ,  $26.4 \pm 0.2$  ммоль/кг сырой массы; различных фракций воды: общей  $80.3 \pm 0.7\%$ , свободной  $77.5 \pm 0.8\%$ , связанной  $2.73 \pm 0.14\%$ . Пороговые концентрации натрия, калия, кальция, магния в воде, необходимые для поддержания ионного баланса между организмом растения и средой составляют  $0.0014$ – $0.0021$ ,  $0.00013$ – $0.00024$ ,  $0.12$ – $0.16$ ,  $0.0056$ – $0.0075$  ммоль/л, соответственно. Уменьшение минерализации воды сопровождалось снижением уровня натрия, кальция, магния в растениях и увеличением градиентов концентрации катионов между организмом и средой, усиливая нагрузку на системы поддержания водно-солевого обмена. При этом доля сухого вещества в растениях снижалась, а воды – увеличивалась. При таких напряжённых условиях затраты внутренних ресурсов на поддержание жизнедеятельности организма преобладают над процессами накопления органических веществ. На основе данных по пороговым концентрациям катионов в среде для различных видов гидробионтов приводится сравнительный анализ их способности осваивать низко минерализованные пресноводные водоёмы.

**Ключевые слова:** вселенец, *Elodea canadensis*, натрий, калий, кальций, магний.

## Введение

Исходный ареал *Elodea canadensis* расположен в Северной Америке [Bowmer et al., 1995]. В работе [Базарова, Пронин, 2010] приведены этапы и скорость распространения элодеи канадской в пресноводные водоёмы Европы и Азии. В настоящее время этот вид натурализовался в водоёмах Ярославской области [Тремасова и др., 2012]. Вселение *Elodea canadensis* в новые места обитания приводит к перестройке структуры фитоценозов коренной высшей водной растительности, обеднению флористического состава фитоэпифитона, снижая видовое

разнообразие [Кравцова и др., 2010]. Элодея канадская в огромных количествах заполняет различные пресные водоёмы, из-за чего получила название «водная чума». Чтобы понять такую высокую приспособляемость растения и осуществить прогноз о возможностях дальнейшего расселения этого вида, необходимы сведения о предельных способностях элодеи адаптироваться к основным факторам среды.

Минеральный состав воды является важнейшим экологическим фактором, который существенно влияет на продуктивность, развитие, рост, устойчивость, физиологические и биохимические процессы гидробионтов.

Ионы натрия, калия, кальция, магния являются необходимыми элементами для осуществления различных сторон жизнедеятельности растений [Pottosin et al., 1997; Tikhonova, et al., 1997; Lavon, Goldschmidt, 1999; Shabala, Newman, 1999]. Для растений особое значение имеют ионы магния. Входя в структуру хлорофилла, он выполняет ключевую роль в процессах фотосинтеза. Дефицит этого иона в растениях существенно снижает скорость фотосинтеза [Fischer, 1997; Sun, Payn, 1999; Ridolfi, Garrec, 2000]. Магний оказывает влияние на транспортные процессы ионов водорода, калия и кальция через плазматические мембраны растительных клеток [Shabala, Hariadi, 2005], принимает активное участие в функционировании многих ферментов, включая полимеразы РНК, АТФ-азы, протеинкиназы, фосфатазы, глутатионсинтетазы, и карбоксилазы [Shaul, 2002]. Показано важное значение ионов магния во многих других биохимических реакциях в клетках организма растений [Cakmak, 1994; Cakmak et al., 1994; Allen, Sanders, 1997; Pottosin et al., 1997; Tikhonova, et al., 1997; Bruggemann et al., 1999; Lavon, Goldschmidt, 1999; Pei et al., 1999; Pottosin, Muniz, 2002].

Содержание ионов натрия, калия, кальция, магния в организме гидробионтов, включая водоросли, существенно выше, чем в пресной воде [Мартемьянов, Борисовская, 2012а,б; Мартемьянов, Маврин, 2012; 2013а]. Наличие ионных градиентов между гидробионтами и средой обуславливает диффузию электролитов из организма в пресную воду. Гидробионты имеют специализированные структуры, которые поглощают электролиты из внешней среды, полностью компенсируя их потери [Виноградов, 2000]. В результате содержание ионов в организме поддерживается на устойчивых уровнях. Минимальные концентрации тех или иных ионов в среде, при которых достигаются предельные возможности ионных

насосов полностью компенсировать потери электролитов из организма, являются пороговыми. При концентрации ионов в воде ниже пороговых значений, транспортные структуры не способны полностью компенсировать потери ионов из организма, вследствие чего он погибает из-за обессоливания. Поэтому границы ареала вида в низко минерализованных водоёмах определяются минимальным содержанием того или иного иона в воде, при котором возможно поддержание баланса между организмом и средой. Предельно низкие концентрации ионов в воде, характеризующие адаптивные способности и границы ареала элодеи канадской в пресных водоёмах, до сих пор не известны.

В настоящей работе определяли пороговые концентрации натрия, калия, кальция, магния в пресной воде, необходимые для поддержания ионного баланса между организмом *Elodea canadensis* и средой. Ставится задача на основе данных о содержании электролитов в пресных водоёмах разных регионов осуществить прогноз о ее дальнейшем распространении.

#### Материал и методика

Объектом исследования послужила *Elodea canadensis*, обитающая в пруду, расположенном около 50-го км шоссе Брейтово – Ярославль, GPS N 58°01'690", E 38°13'324". Растения осторожно выкопали 02.08.2012 г, слой грунта от корней удалили промыванием в воде, затем поместили в ёмкость с прудовой водой и доставили в лабораторию экспериментальной экологии ИБВВ РАН. Для определения концентрации катионов в растениях, верхние части основного побега длиной около 10 см отрезали от стебля, тщательно ополаскивали дистиллированной водой, промокали фильтровальной бумагой и быстро взвешивали на лабораторных весах ВЛР-200 с точностью до 0.05 мг. Всего было взято 10 проб от разных растений. В течение 2 суток пробы сушили при

комнатной температуре, а затем помещали на 2 суток в сушильный шкаф при температуре 105 °С. Индивидуальные пробы по очереди изымали из нагретого сушильного шкафа и быстро взвешивали в «горячем» состоянии. Разность между сырой и сухой массой представляет общую (тотальную) фракцию воды. После этого пробы не менее 3-х недель находились на воздухе при комнатной температуре 18–22 °С. Показано [Мартемьянов, 2014], что при хранении высушенные пробы впитывают определённое количество влаги. Эта часть воды оценивалась как связанная фракция. Разность между общей и связанной представляет свободную долю воды. Высушенные пробы помещали в пластиковые пробирки и добавляли 1 мл азотной кислоты для растворения проб. Затем добавляли дистиллированную воду до разведения в 100 раз, исходя из сырой массы навески.

Перед началом эксперимента индивидуальные растения 3 раза промывали в пределах 1 минуты в дистиллированной воде. Затем их помещали в 3-литровые банки (10 штук), заполненные дистиллированной водой. Ёмкости были выставлены на подоконник окна с южной стороны. Свежая дистиллированная вода имеет кислую реакцию. Нейтрализацию кислоты осуществляли за счёт пропускания через воду воздуха в течение 2–3 суток до начала эксперимента. Сразу после помещения растений в индивидуальные ёмкости, из них с суточными интервалами отбирали пробы воды для анализа в ней содержания натрия, калия, кальция, магния. Спустя 11 суток от начала эксперимента в каждую ёмкость добавили по 250 мл водопроводной воды. В последующие 15 суток продолжали отбор проб воды для анализа уровня катионов. По окончании эксперимента от каждого растения были взяты пробы, как описано выше, на определение катионов в элодее.

Концентрацию натрия и калия в растворённых пробах и экспериментальной воде определяли в воздушно-пропановом пламени на фотометре Flapho-4, фирмы CarlZeiss, Iena, Германия. Содержание кальция и магния определяли в воздушно-ацетиленовом пламени в абсорбционном режиме на атомно-абсорбционном спектрофотометре AAS-1, фирмы CarlZeiss, Iena, Германия. Концентрация катионов в элодее выражена в ммоль/кг сырой массы, в пробах воды в ммоль/л. Фракции воды в растениях – в %. Результаты обработаны статистически, используя пакет прикладных программ Excel. На рисунке и таблицах данные представлены средними значениями и их ошибками.

#### Результаты и их обсуждение

Весь пруд был полностью заполнен зарослями элодеи (рис. 1). Концентрация ионов натрия, калия, кальция, магния в элодее канадской существенно выше, чем в среде обитания (табл. 1). Это указывает на то, что элодея способна поглощать эти ионы из воды.

После помещения растений в дистиллированную воду, в течение 4 суток наблюдалось постепенное повышение концентрации натрия в среде до 0.0025 ммоль/л, свидетельствуя об утечке ионов из организма (рис. 2а). В последующие 2 суток содержание натрия в экспериментальной воде несколько снизилось и в дальнейшем стабилизировалось в узкой зоне концентраций 0.0014–0.0021 ммоль/л (на рис. 2а ограничены сплошными линиями, параллельными относительно оси абсцисс). Стабильное содержание натрия в воде во времени указывает на достижение баланса между организмом и средой. При пороговых концентрациях натрия в воде градиент между элодеей и средой существенно увеличился (табл. 2) по сравнению с таковым для растений из природных условий (табл. 1).



**Рис. 1.** Внешний вид водоёма с мощными зарослями *Elodea canadensis*.

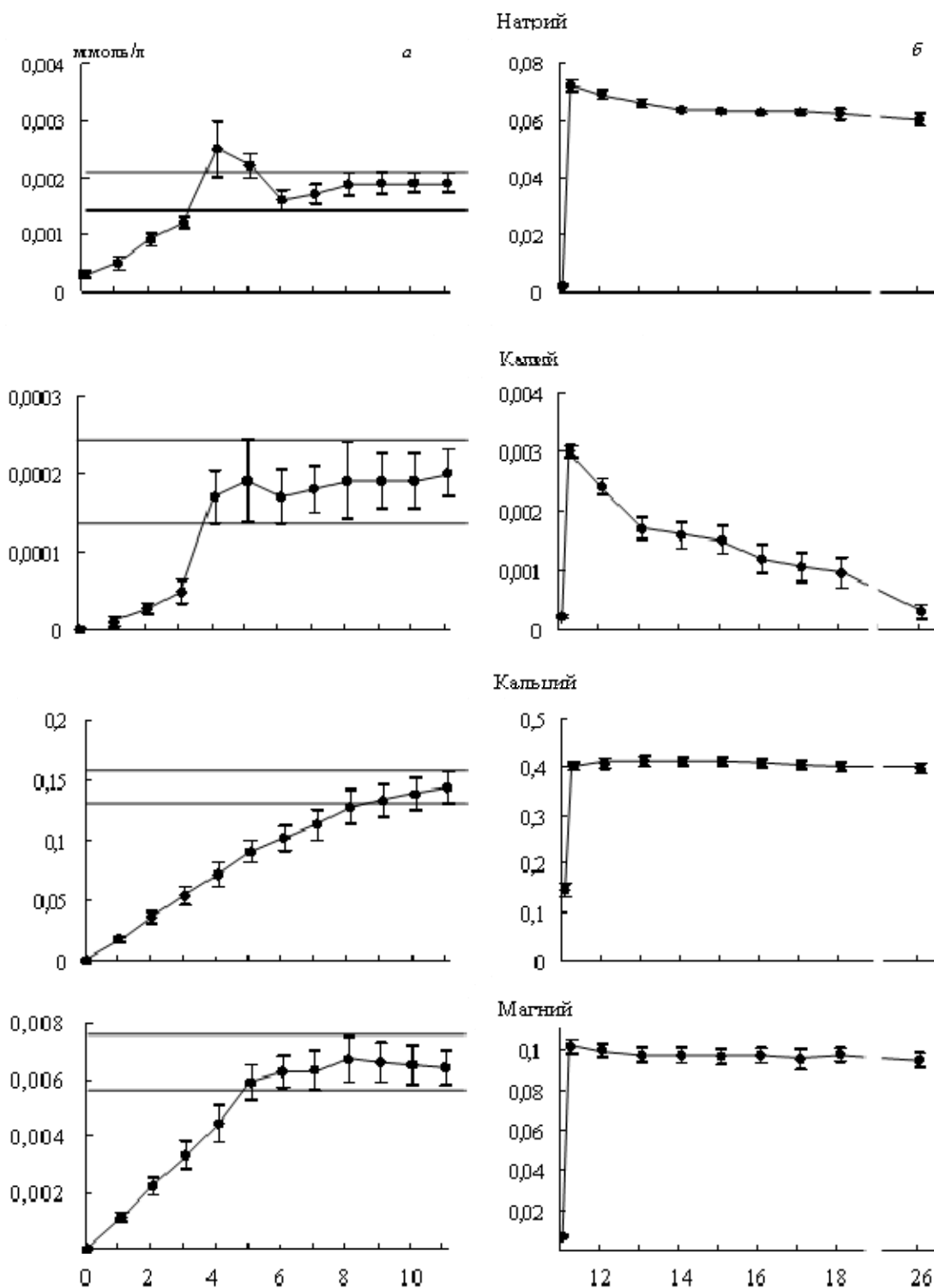
**Таблица 1.** Содержание катионов и воды в элодее канадской в природных условиях

Ион	Элодея, ммоль/кг сырой массы (C <sub>1</sub> )	Природная вода, ммоль/л (C <sub>2</sub> )	Градиент между организмом и средой C <sub>1</sub> /C <sub>2</sub>	Вода, %		
				Общая	Свободная	Связанная
Натрий	14.5±0.7	0.12	121	80.3±0.7	77.5±0.8	2.73±0.14
Калий	56.2±0.9	0.0017	33059			
Кальций	241.5±15.2	0.46	525			
Магний	26.4±0.2	0.26	101.5			

При добавке пресной воды на 11-е сутки эксперимента, содержание натрия в среде увеличилось в среднем до 0.072 ммоль/л (рис. 2б). В последующие 4 суток концентрация натрия в воде постепенно снизилась до 0.063 ммоль/л, указывая на поступление этого иона в организм. Полученные результаты показывают способность растений извлекать ионы натрия из воды и регулировать его уровень в организме в физиологических пределах.

В начальный период опыта концентрации калия в дистиллированной воде постепенно увеличивалась

в течение 4 суток до 0.00017 ммоль/л, свидетельствуя об утечке ионов из организма растений (рис. 2а). В дальнейшем, содержание калия в воде стабилизировалось в узкой зоне концентраций 0.00013–0.00024 ммоль/л (на рис. 2а ограничены сплошными линиями, параллельными относительно оси абсцисс). Стабильное содержание калия в воде во времени указывает на достижение равенства между его потерями из организма и обратным поглощением из воды. При пороговых концентрациях калия в воде градиент между элодеей и средой увеличился на



**Рис. 2а.** Динамика содержания катионов в дистиллированной воде после внесения растений в экспериментальные ёмкости. Сплошные линии, параллельные относительно оси абсцисс, ограничивают пороговые концентрации ионов во внешней среде.

**Рис. 2б.** Динамика содержания катионов после добавки в экспериментальные ёмкости пресной воды. По оси абсцисс: время, сутки; ординат – содержание ионов в дистиллированной воде.

**Таблица 2.** Содержание катионов и воды в элодее канадской в экспериментальных условиях

Ион	Элодея, ммоль/кг сырой массы (C <sub>1</sub> )	Пороговые концентрации, ммоль/л (C <sub>2</sub> )	Градиент между организмом и средой C <sub>1</sub> /C <sub>2</sub>	Вода, %		
				Общая	Свободная	Связанная
Натрий	8.1±1.2	0.0014–0.0021	4765	88.9±0.4	87.3±0.5	1.59±0.09
Калий	55.6±1.7	0.00013–	308889			
Кальций	67.6±3.6	0.00024	483			
Магний	4.6±0.2	0.12–0.16	708			
		0.0056–0.0075				

порядок (табл. 2) по сравнению с таковым для растений из природных условий (табл. 1). Поддержание градиента ионов калия между организмом и водой возможно только при наличии структур, компенсирующих диффузию этого иона из растений. В случае отсутствия такого механизма, содержание калия в растениях и воде выровнялось бы между собой за счёт диффузии ионов из организма. Пороговая концентрация калия в воде на порядок ниже, чем для натрия. Это показывает, что способность элодеи извлекать ионы калия из среды выше по отношению к натрию.

При добавке пресной воды в экспериментальные ёмкости, содержание калия в среде увеличилось в среднем до 0.003 ммоль/л (рис. 2б). В последующий период опыта концентрация калия в воде постепенно снижалась, достигнув пороговых значений к концу эксперимента. Уменьшение уровня калия в воде указывает на поглощение ионов в организм.

Элодея накапливает большие количества кальция. Высокие концентрации свободных ионов кальция в жидкостях являются токсичными для организма. Поэтому основная масса кальция связана в растениях, возможно, «цементируя» клеточные стенки для придания им прочности. Небольшое количество кальция находится в элодее в свободной форме. Помещение растений в дистиллированную воду сопровождалось в течение 11 суток

утечкой свободных ионов кальция из организма до пороговых значений 0.12–0.16 ммоль/л (рис. 2а). Концентрация ионов кальция в цитоплазме растений составляет около 0.0001 ммоль/л [Демидчик, 2012], что на три порядка ниже пороговых значений. Поэтому накопление ионов кальция в воде не могло осуществляться за счёт его поступления из цитоплазмы клеток. Концентрация ионов кальция в межклеточной жидкости организма животных и растений поддерживается на более высоком уровне. Вследствие этого диффузия ионов кальция из межклеточной жидкости происходит не только в цитоплазму, но и во внешнюю среду. Наблюдаемое в ходе эксперимента увеличение содержания кальция в дистиллированной воде происходит за счёт диффузии ионов из внеклеточного пространства элодеи. Установление стабильного содержания ионов кальция в воде указывает на достижение ионного баланса между организмом и средой. Элодея не сможет выживать в водоёмах, где содержание ионов кальция ниже пороговых значений из-за отсутствия возможности достаточного поступления этого иона в организм. Повышение содержания кальция в среде не усиливало поступление этого иона в организм (рис. 2б).

Помещение элодеи в дистиллированную воду сопровождалось в течение 6 суток увеличением концентрации ионов магния в среде до среднего значения 0.006 ммоль/л, свидетельствуя

об утечке этого иона из организма (рис. 2а). В последующий период эксперимента содержание ионов магния в воде стабилизировалось в пределах 0.0056–0.0075 ммоль/л, указывая на достижение баланса между организмом и средой. Большая часть магния в растениях связана с хлорофиллом. Наличие диффузии ионов магния из организма в среду свидетельствует о том, что определённая часть магния в растениях находится в свободной форме. В ответ на повышение содержания магния в среде элодея не усиливала поступление этого иона в организм (рис. 2б).

При снижении концентрации катионов в воде до пороговых значений градиенты между элодеей и средой для натрия, и особенно для калия, существенно увеличиваются (табл. 2) по сравнению с таковыми для растений из природных условий (табл. 1). Эта ситуация усиливает нагрузку на системы обеспечения осмотического и ионного баланса организма, требуя на это дополнительных энергетических затрат. Показано, что с уменьшением минерализации воды энергетические затраты на осмотическую и ионную регуляцию у пресноводных животных увеличиваются на 20–40% [Furspan et al., 1984]. Визуально чётко было видно отделение с поверхности листьев элодеи пузырьков кислорода. Этот факт указывает на то, что при пороговых концентрациях ионов в среде, несмотря на снижение уровня ионов в растениях, в элодее осуществлялись процессы фотосинтеза. Однако, по сравнению с элодеей в природных условиях содержание общей воды в растениях после эксперимента увеличилось от 80.3 до 88.9%, показывая уменьшение на соответствующую величину доли сухого вещества. При таких напряжённых условиях, несмотря на фотосинтез, затраты внутренних ресурсов организма на поддержание жизнедеятельности преобладали над процессами накопления органических веществ. Полученные результаты

свидетельствуют о том, что при пороговых концентрациях катионов в среде элодея не способна наращивать биомассу.

Вероятно у элодеи существенную роль в поглощении катионов из среды выполняет корневая система. В ходе экспериментов у 8 растений из 10 в зоне ответвления побегов выросло по одному длинному корню (рис. 3). Известно, что у пресноводных животных структуры, ответственные за транспорт ионов натрия, калия, кальция, магния из воды, расположены главным образом в жаберном эпителии [Виноградов, 2000]. Возможно, у элодеи наиболее существенную роль в поглощении ионов из воды выполняют корни. Поэтому отрастание корня может быть адаптивной реакцией на снижение минерализации воды с целью увеличения возможностей для обеспечения баланса ионов между организмом и средой. Для выяснения роли корней в регуляции водно-солевого обмена у водных растений требуется проведение дополнительных исследований.

Пороговые концентрации отражают условия среды, в которой формировались способности к поддержанию ионного гомеостаза у исходной материнской популяции *Eloдея canadensis*. Низкие пороговые уровни натрия, калия, магния в среде, указывают на то, что такая высокая способность поглощать эти ионы из воды могла сформироваться у элодеи в водоёмах, имеющих такие же пониженные концентрации. Более высокая пороговая концентрация для кальция свидетельствует, что исходная материнская популяция элодеи канадской обитала в среде, имеющей повышенные уровни этого иона. Соответствующие способности закреплены генетически и передаются последующим поколениям.

По окончании экспериментов от каждого растения были взяты пробы на определение катионов в элодее. Содержание натрия, кальция, магния



**Рис. 3.** Отрастание корня у элодеи канадской в ходе эксперимента.

в элодее было ниже (табл. 2), соответственно, в 1.8, 3.6, 5.7 раза по отношению к растениям из пруда (табл. 1). Поскольку при добавке водопроводной воды элодея поглощала ионы калия из среды до пороговых значений (рис. 2б), уровни этого катиона у растений из пруда и после эксперимента не отличались между собой. Результаты свидетельствуют, что при уменьшении минерализации среды элодея снижает концентрацию натрия, кальция, магния в организме, тогда как содержание ионов калия стремится поддерживать на постоянном уровне.

Сравнительный анализ показывает, что содержание ионов натрия в организме элодеи (табл. 1) и пресноводного рачка бокоплава (табл. 3) не различаются между собой. Концентрация натрия в организме рыб в 2 и более раз выше, чем у элодеи и рачка. Наиболее высокий уровень натрия зарегистрирован в организме нитчатой водоросли *Spirogyra* sp., который более чем в 5 раз выше такового элодеи и рачка и более 2 раз, чем у рыб. Концентрация калия в

организме элодеи более чем в 2 раза выше, чем у спирогиры и рачка и приближается к таковой рыб. При этом, у элодеи и рыб концентрация калия в организме преобладает над содержанием натрия, у рачка является сходной, а у нитчатой водоросли наблюдается обратная закономерность. Результаты показывают, что ионы натрия, наряду с калием, также являются необходимым элементом для жизнедеятельности растений.

Концентрация кальция в элодее близка к таковой ракообразных и позвоночных животных, у которых этот ион находится в связанной форме в панцире и скелете. Содержание магния в организме разных видов различается между собой (табл. 1, 3). Концентрация магния в организме элодеи приближается к таковой плотвы. Содержание воды в организме различных видов различается между собой. Доля веществ в организме способных связывать воду также имеет межвидовые различия.

Следует отметить, что по ионному составу и содержанию воды элодеи



близка к позвоночным животным (табл. 3), особенно к сеголеткам плотвы *Rutilus rutilus*. По содержанию ионов и воды в организме, элодея в большей степени отличается от нитчатой водоросли *Spirogyra* sp. Просматривается тенденция, что по содержанию электролитов в организме наибольшие различия наблюдаются между позвоночными и беспозвоночными животными, а у растений между высшими и низшими видами. Поскольку элодея обладает высокой продуктивностью и содержит в себе значительные количества жизненно важных катионов, особенно кальция, возникает необходимость рационального использования этого растения в виде пищевых добавок и в качестве удобрения, особенно для кислых почв. Включать элодею в пищевой рацион рекомендуют при выращивании раков [D'agaro et al., 2004]. Возможно использование элодеи окажется важным в виде биодобавок в медицинской практике и ветеринарии. В этом плане необходимо проведение дополнительных исследований.

Данных по пороговым концентрациям ионов во внешней среде для других видов гидробионтов мало. По убыванию эффективности ионной регуляции (возрастанию пороговых концентраций) изученные виды (табл. 4) располагаются в следующей последовательности. По отношению к ионам натрия: *Elodea canadensis* → *Lithoglyphus naticoides* → *Spirogyra* sp. → *Perca fluviatilis* → *Astacus astacus* → *Rutilus rutilus* → *Carassius auratus* → *Dreissena polymorpha* → *Sphaerium sueticum*. Видно, что *E. canadensis* способна извлекать ионы натрия при более низких его концентрациях в воде по сравнению с другими гидробионтами.

Изученные виды по убыванию способности поглощать ионы калия из воды располагаются в следующей последовательности: *Elodea canadensis* → *Lithoglyphus naticoides* → *Dreissena polymorpha* → *Spirogyra* →

*Sphaerium sueticum* → *Astacus astacus* → *Carassius auratus* → *Perca fluviatilis* → *Rutilus rutilus*. Сравнение показывает, что способность поглощать ионы калия из воды у *E. canadensis* на порядок и более выше, по сравнению с другими видами гидробионтов. У речного рака и шаровки эта способность является сходной. Хуже всех способны извлекать из внешней среды ионы калия рыбы: карась, окунь и плотва. Поскольку, как было показано выше, элодея снижает в замкнутых водоёмах концентрацию калия в воде до чрезмерно низких уровней, то это может создавать неблагоприятные условия для рыб, которым требуется более высокое содержание калия в среде. Следует отметить, что до вселения элодеи данный водоём посещался рыбаками-любителями для ловли карася. После массового развития элодеи, рыбаков у водоёма не замечено. При визуальном осмотре нами также не было обнаружено присутствие рыбы.

Пороговые концентрации ионов кальция в воде для изученных видов возрастают в следующей последовательности: *Perca fluviatilis* → *Spirogyra* → *Rutilus rutilus* → *Astacus astacus* → *Lithoglyphus naticoides* → *Sphaerium sueticum* → *Carassius auratus* → *Elodea canadensis* → *Dreissena polymorpha*. Способность извлекать ионы кальция из внешней среды наиболее высокая у окуня и *Spirogyra* и несколько ниже у плотвы и рака (табл. 4). Пороговые концентрации ионов кальция в воде для карася и шаровки не различаются, но существенно выше, чем у плотвы и рака. Элодея и особенно дрейссена хуже всех способны поглощать ионы кальция из воды. Пороговая концентрация ионов кальция в среде для элодеи и дрейссены существенно выше по сравнению с другими видами.

Результаты свидетельствуют, что изученные виды имеют эффективные структуры, позволяющие извлекать ионы магния при низких его концентрациях в воде. Пороговые

**Таблица 3.** Концентрация ионов натрия, калия, кальция, магния и воды в организме различных видов гидробионтов

Вид	Содержание ионов в организме, ммоль/кг сырой массы					Вода, %			Ссылка
	Na	K	Ca	Mg		Общая	Свобод.	Связан.	
<i>Gmelinoides fasciatus</i>	15.4±0.6	14.8±0.8	376±19	43±3		72.2±0.8	69.2±0.9	3.01±0.15	Мартемьянов, Борисовская, 2012а
<i>Proterorhinus marmoratus</i>	38.8±1.2	74.3±1.1	161±14	5.9±0.3		79.7±0.3	77.7±0.3	2.05±0.06	Мартемьянов, Борисовская, 2012б
<i>Rutilus rutilus</i>	31.1±0.4	66.5±0.3	241±4	21.2±0.2		81.9±0.1	81.4±0.1	0.38±0.01	Маврин, Мартемьянов, 2011
<i>Spirogyra</i> sp.	84.3±0.8	23.9±0.5	3.5±0.2	8.5±0.2		92.5±0.2	92.3±0.2	0.18±0.01	Мартемьянов, Маврин, 2012

**Таблица 4.** Пороговые концентрации катионов в среде для различных видов гидробионтов

Вид	Пороговые концентрации катионов в среде, ммоль/л					Ссылка
	Натрий	Калий	Кальций	Магний		
<i>Elodea canadensis</i>	0.0014–0.0021	0.00013–0.00024	0.12–0.16	0.0056–0.0075		Таблица 3 Мартемьянов, Маврин, 2012 Мартемьянов, 2011 Виноградов и др., 1987 Мартемьянов, 2012 Мартемьянов, Маврин, 2013а Martemjanov, Mavrin, 2012 Мартемьянов, Маврин, 2013б Виноградов, Комов, 1988
<i>Spirogyra</i>	0.003–0.007	0.002–0.003	0.0017–0.0022	0.0012–0.0018		
<i>Dreissena polymorpha</i>	0.07	0.0015	0.30	0.01		
<i>Sphaerium suecicum</i>	0.10	0.0049	0.05	–		
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	0.0024–0.0047	0.0014–0.0025	0.025–0.038	0.0023–0.0032		
<i>Astacus astacus</i>	0.0087–0.0174	0.0046–0.0087	0.0105–0.0222	0.0012–0.0033		
<i>Rutilus rutilus</i>	0.015–0.019	0.012–0.015	0.006–0.009	0.002–0.003		
<i>Perca fluviatilis</i>	0.0045–0.0051	0.0099–0.0112	0.0005–0.0007	0.0004–0.0005		
<i>Carassius auratus</i>	0.02–0.03	0.008–0.015	0.05–0.06	0.05		

концентрации для магния располагаются по возрастанию в следующем порядке: *Perca fluviatilis* → *Spirogyra* → *Astacus astacus* → *Rutilus rutilus* → *Lithoglyphus naticoides* → *Carassius auratus* → *Elodea canadensis* → *Dreissena polymorpha*. Как и в случае с кальцием, элодея и дрейссена хуже всех изученных видов способны извлекать из воды ионы магния. Сравнение показывает, что последовательность расположения видов по эффективности транспорта кальция и магния является сходной. Это указывает на то, что способность гидробионтов поглощать из воды ионы кальция и магния связана между собой. Вид, обладающий лучшей способностью извлекать из воды ионы кальция, также лучше поглощает и ионы магния.

Данные по пороговым концентрациям ионов в воде позволяют прогнозировать границы ареала, а также те водоёмы, которые тот или иной вид гидробионтов может осваивать. Ранее нами [Мартемьянов, 2012] представлены данные по содержанию катионов в ряде пресноводных водоёмов различных континентов и стран. Сопоставление результатов показывает, что нет водоёмов, где содержание натрия, калия, магния было бы ниже пороговых, полученных для элодеи. Это указывает на то, что по этим ионам для данного вида нет ограничений для расселения по пресным водоёмам Земли. Во многих пресных водоёмах северо-запада России, Камчатки, Сахалина, Вьетнама, рек Южной Америки (Амазонка, Парана, Ориноко) концентрация кальция в воде ниже пороговых, полученных для элодеи. В таких водоёмах этот вид в свободном от грунта состоянии не сможет жить. Выживание элодеи канадской в такой воде возможно только за счёт пополнения кальция корневой системой из грунта. Для определения такой возможности необходимы дополнительные исследования.

### Заключение

Элодея канадская поддерживает концентрацию ионов натрия, калия, кальция, магния в организме выше, чем в среде. Пороговые концентрации натрия, калия, кальция, магния в воде, необходимые для поддержания ионного баланса между организмом растения и средой составляют 0.0014–0.0021, 0.00013–0.00024, 0.12–0.16, 0.0056–0.0075 ммоль/л, соответственно. Уменьшение минерализации воды сопровождается существенным увеличением градиентов ионов натрия и калия между растениями и средой, усиливая нагрузку на системы поддержания водно-солевого обмена. При этом доля сухого вещества в растениях снижалась, а воды увеличивалась. Это указывает на то, что при таких напряжённых условиях затраты внутренних ресурсов на поддержание жизнедеятельности организма преобладают над процессами накопления органических веществ. По сравнению с другими изученными видами гидробионтов, элодея обладает наилучшей способностью извлекать из воды ионы натрия и, особенно, калия. За исключением дрейссены, элодея хуже остальных видов поглощает ионы кальция и магния. Имеются водоёмы, где содержание кальция в воде ниже пороговых значений, полученных для элодеи. Такие водоёмы элодея канадская не сможет осваивать.

### Литература

- Базарова Б.Б., Пронин Н.М. *Elodea canadensis* Michaux на границе мирового водораздела Ледовитого и Тихого океанов // Росс. журн. биол. инвазий. 2010. № 3. С. 2–8.
- Виноградов Г.А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. М.: Наука, 2000. 216 с.
- 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.
- Демидчик В.В. Мембранные механизмы регуляции активности ионов кальция в цитоплазме клеток высших растений // Труды БГУ. 2012. Т. 7. Ч. 1. С. 99–105.
- Кравцова Л.С., Ижболдина Л.А., Механикова И.В., Помазкина Г.В., Белых О.И. Натурализация *Elodea canadensis* Mich. в озере Байкал // Росс. журн. биол. инвазий. 2010. № 2. С. 2–17.
- Маврин А.С., Мартемьянов В.И. Связь размерно-массовых показателей сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* (L.) с содержанием катионов в теле рыб // В кн.: Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов / Ред. В.К. Голованов, Ю.В. Герасимов, М.И. Шатуновский. М.: АКВАРОС, 2011. Т. 2. С. 481–488.
- Мартемьянов В.И. Влияние минерального состава внешней среды на показатели водно-солевого обмена вселившейся в Рыбинское водохранилище дрейссены *Dreissena polymorpha* Pallas // Росс. журн. биол. инвазий. 2011. № 2. С. 120–134.
- Мартемьянов В.И. Пороговые концентрации катионов в воде, определяющие границы ареала вселившегося в Рыбинское водохранилище брюхоногого моллюска *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) // Росс. журн. биол. инвазий. 2012. № 4. С. 67–79.
- Мартемьянов В.И. Методы определения общей, свободной и связанной фракций воды в организме и тканях гидробионтов // Вода: химия и экология. 2014. № 2. С. 86–91.
- Мартемьянов В.И., Борисовская Е.В. Показатели водно-солевого обмена у вселившегося в Рыбинское водохранилище *Gmelinoides fasciatus* Stebbing в зависимости от солёности среды // В сб.: Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод / Ред. Н.М. Коровчинский, С.М. Жданова, А.В. Крылов. Кострома: Костромской печатный дом, 2012а. С. 224–226.
- Мартемьянов В.И., Борисовская Е.В. Показатели водно-солевого обмена у вселившегося в Рыбинское водохранилище бычка-цуцика *Proterorhinus marmoratus* Pallas и аборигенного карпа *Cyprinus carpio* L. в зависимости от солёности среды // Росс. журн. биол. инвазий. 2012б. № 1. С. 46–57.
- Мартемьянов В.И., Маврин А.С. Пороговые концентрации катионов во внешней среде, определяющие границы выживания нитчатой водоросли *Spirogyra* в пресных водоёмах // Сибирский экологический журнал. 2012. № 3. С. 345–350.
- Мартемьянов В.И., Маврин А.С. Пороговые концентрации катионов во внешней среде, определяющие границы распространения речного рака *Astacus astacus* в пресных водоёмах // Сибирский экологический журнал. 2013а. № 6. С. 877–884.
- Мартемьянов В.И., Маврин А.С. Влияние меди на ионный обмен у окуня *Perca fluviatilis* L. при пороговых концентрациях катионов в пресной воде // Вода: химия и экология. 2013б. № 10. С. 63–67.
- Тремасова Н.А., Борисова М.А., Борисова Е.А. Инвазионные виды растений Ярославской области // Ярославский педагогический вестник. 2012. Т. 3 (естественные науки). № 1. С. 103–111.
- Allen G.J., Sanders D. Vacuolar ion channels of higher plants // Adv. Bot. Res. 1997. V. 25. P. 218–252.
- Bowmer K.H., Jacobs S.W.L., Sainty G.R. Identification, biology and management of *Elodea canadensis*, Hydrocharitaceae // J. Aquat. Plant Manage. 1995. V. 33. P. 13–19.

- Bruggemann L.I., Pottosin I.I., Schonknecht G. Cytoplasmic magnesium regulates the fast activating cation channel // *J. Exp. Bot.* 1999. V. 50. P. 1547–1552.
- Cakmak I. Activity of ascorbate-dependent H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-scavenging enzymes and leaf chlorosis are enhanced in magnesium- and potassium-deficient leaves, but not in phosphorus-deficient leaves // *J. Exp. Bot.* 1994. V. 278. P. 1259–1266.
- Cakmak I., Hengeler C., Marschner H. Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants // *J. Exp. Bot.* 1994. V. 278. P. 1251–1257.
- D'agaro E., Renai B., Gherardi F. Evaluation of the American waterweed (*Elodea canadensis* Michx.) as supplemental food for the noble crayfish, *Astacus astacus* // *Bull. Fr. Peche Piscic.* 2004. № 372–373. P. 439–445.
- Fischer E.S. Photosynthetic irradiance curves of *Phaseolus vulgaris* under moderate or severe magnesium deficiency // *Photosynthetica.* 1997. V. 33. P. 385–390.
- Furspan P., Prange H.D., Greenwald L. Energetic and osmoregulation in the catfish *Ictalurus nebulosus* and *I. punctatus* // *Comp. Biochem. Physiol.* 1984. V. 77A. № 4. P. 773–778.
- Lavon R., Goldschmidt E.E. Effect of potassium, magnesium, and calcium deficiencies on nitrogen constituents and chloroplast components in Citrus leaves // *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 1999. V. 124. P. 158–162.
- Martemyanov V.I., Mavrin A.S. Threshold environmental concentrations of cations defining the range of roach *Rutilus rutilus* L. in freshwater reservoirs // *Inland Water Biology.* 2012. V. 5. № 1. P. 91–95.
- Pei Z.M., Ward J.M., Schroeder J.I. Magnesium sensitizes slow vacuolar channels to physiological cytosolic calcium and inhibits fast vacuolar channels in Fava bean guard cell vacuoles // *Plant Physiol.* 1999. V. 121. P. 977–986.
- Pottosin I.I., Muniz J. Higher plant vacuolar ionic transport in the cellular context // *Acta Bot. Mex.* 2002. V. 60. P. 37–77.
- Pottosin I.I., Tikhonova L.I., Hedrich R., Schonknecht G. Slowly activating vacuolar ion channel cannot mediate Ca<sup>2+</sup>-induced Ca<sup>2+</sup> release // *Plant. J.* 1997. V. 12. P. 1387–1398.
- Ridolfi M., Garrec J-P. Consequences of an excess Al and a deficiency in Ca and Mg for stomatal functioning and net carbon assimilation of beech leaves // *Ann. For. Sci.* 2000. V. 57. P. 209–218.
- Shabala S., Hariadi Y. Effects of magnesium availability on the activity of plasma membrane ion transporters and light-induced responses from broad bean leaf mesophyll // *Planta.* 2005. V. 221. P. 56–65.
- Shabala S.N., Newman I.A. Light-induced transient changes in hydrogen, calcium, potassium, and chloride ion fluxes and concentrations from the mesophyll and epidermal tissues of bean leaves. Understanding the ionic basis of light-induced bioelectrogenesis // *Plant Physiol.* 1999. V. 119. P. 1115–1124.
- Shaul O. Magnesium transport and function in plants: the tip of the iceberg // *BioMetals.* 2002. V. 15. P. 309–323.
- Sun O.J., Payn T.W. Magnesium nutrition and photosynthesis in *Pinus radiata*: clonal variation and influence of potassium // *Tree Physiol.* 1999. V. 19. P. 535–540.
- Tikhonova L.I., Pottosin I.I., Dietz K-J., Schonknecht G. Fast-activating cation channel in barley mesophyll vacuoles. Inhibition by calcium // *Plant. J.* 1997. V. 11. P. 1059–1070.

# THRESHOLD CONCENTRATIONS OF CATIONS IN EXTERNAL ENVIRONMENT REQUIRED FOR IONIC BALANCE MAINTENANCE BETWEEN ORGANISM OF INVADER *ELODEA CANADENSIS* MICHAUX AND FRESH WATER

© 2014 Martemyanov V.I.

I.D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters,  
Borok, Nekouzsky district, Yaroslavl oblast, Russia, [martem@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:martem@ibiw.yaroslavl.ru)

The content of sodium, potassium, calcium, magnesium in invader pondweed *Elodea canadensis* in field conditions constituted  $14.5 \pm 0.7$ ,  $56.2 \pm 0.9$ ,  $241.5 \pm 15.2$ ,  $26.4 \pm 0.2$  mmol/kg wet mass, respectively; and content of various fractions of water was as followed: general  $80.3 \pm 0.7\%$ , free  $77.5 \pm 0.8\%$ , connected  $2.73 \pm 0.14\%$ . Threshold concentrations of sodium, potassium, calcium, magnesium in the water, necessary for maintenance of ionic balance between organism of plants and medium were 0.0014–0.0021, 0.00014–0.00024, 0.11–0.16, 0.0056–0.0075 mmol/l, respectively. Reduction of water mineralization was accompanied by essential drop of levels of sodium, calcium, magnesium in plants and augmentation of concentration gradients of cations between organism and medium, enhancing load on systems for maintenance of water-salt exchange. At that, the portion of dry substance in plants lowered, and the portion of water increased. Under such intense conditions the power expenses for maintenance of vital activity of organism prevail above the processes of accumulation of organic substances. On the basis of the data of threshold cation concentrations in the medium, the comparative analysis for ability of various species of aquatic organisms to master low mineralized freshwater reservoirs is given.

**Key words:** invader, *Elodea canadensis*, sodium, potassium, calcium, magnesium.