

Пороговые концентрации катионов во внешней среде, определяющие границы выживания нитчатой водоросли *Spirogyra* sp. в пресных водоемах

В. И. МАРТЕМЬЯНОВ, А. С. МАВРИН

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: martem@ibiw.yaroslavl.ru

АННОТАЦИЯ

Определяли пороговые концентрации элементов в пресной воде, необходимые для выживания *Spirogyra* sp.

Содержание натрия, калия, кальция, магния в водоросли поддерживалось на уровнях $(84,3 \pm 0,8)$, $(23,9 \pm 0,5)$, $(3,5 \pm 0,2)$, $(8,5 \pm 0,2)$ ммоль/кг сырой массы соответственно, воды $-(92,5 \pm 0,21)$ %. Показано, что пороговые концентрации натрия, калия, кальция, магния в воде, определяющие границы ареала *Spirogyra* sp. в пресных водоемах, составляют 0,003–0,007, 0,002–0,003, 0,0017–0,0022, 0,0012–0,0018 ммоль/л соответственно. Уменьшение минерализации воды сопровождалось существенным увеличением градиентов концентрации катионов между водорослью и средой, усиливая нагрузку на системы поддержания водно-солевого обмена. На основе сравнительного анализа показано, что *Spirogyra* sp., являющаяся первичным звеном трофической цепи, обладает более эффективной способностью извлекать ионы из воды по сравнению с пресноводными животными.

Ключевые слова: ареал, *Spirogyra* sp., натрий, калий, кальций, магний.

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 [1–4].

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 [5–7]. Магний оказывает влияние на транспортные процессы ионов водорода, калия и кальция через плазматические мембраны расти-

тельных клеток [8], принимает активное участие в функционировании многих ферментов, включая полимеразы РНК, АТФ-азы, протеинкиназы, фосфатазы, глутатион-синтетазы и карбоксилазы [9]. Показано важное значение ионов магния во многих других биохимических реакциях в клетках организма растений [1–3, 10–15].

Пресноводные гидробионты обладают специализированными структурами (ионные насосы), которые осуществляют активный транспорт ионов из внешней среды в организм, поддерживая осмотический, ионный и кислотно-щелочной баланс. При снижении уровня того или иного электролита в воде до определенных минимальных значений способность к поддержанию ионного гомеостаза нарушается. Вследствие этого границы ареала вида в низкоминерализованных водоемах опре-

деляются пороговыми концентрациями различных ионов в воде, при которых возможно поддержание ионного баланса между организмом и средой.

Метод определения пороговых концентраций основан на измерении кинетических характеристик трех параметров: скорости потери ионов из организма во внешнюю среду, скорости их активного транспорта из среды в организм и чистого (результатирующего) потока, представляющего разность между потерями и активным транспортом. При реализации этого способа гидробионты вначале акклимируются к широкому ряду различных концентраций изучаемых ионов. После этого животных перемещают на непродолжительное время (15–30 мин) вначале в дистиллированную, а затем в пресную воду. По изменению содержания электролита в экспериментальных средах рассчитывают скорости потери иона из гидробионтов в дистиллированную воду и его активного транспорта организмом из пресной воды. Находят такие концентрации иона в воде, при которых потери из организма выше, чем поступление, что свидетельствует о неспособности поддержания ионного баланса. Этот способ является очень трудоемким, из-за чего применяется редко. Полученные данные по пороговым концентрациям имеют отношение к небольшому ряду видов пресноводных животных [16–19].

Пресноводные животные наряду с поглощением жизненно важных ионов непосредственно из воды получают эти элементы и с пищей. Пресноводные водоросли, не имеющие корней, удовлетворяют свои потребности необходимых элементов полностью за счет их транспорта из воды. Следует ожидать, что водоросли обладают лучшей способностью извлекать необходимые ионы из воды по сравнению с животными.

Нами апробирован простой способ по выявлению предельно низких концентраций натрия, калия, кальция, магния во внешней среде, необходимых для поддержания жизнедеятельности двусторчатого моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas [20], речного рака *Astacus astacus* L. [21] и плотвы *Rutilus rutilus* (L.) [22]. Метод основан на содержании организмов в дистиллированной воде и отбора

проб воды во времени из экспериментальных емкостей для определения концентрации ионов.

В работе определяли пороговые концентрации натрия, калия, кальция, магния в пресной воде, необходимые для выживания нитчатой водоросли *Spirogyra*. Предельно низкие концентрации ионов в воде, характеризующие адаптивные способности и границы ареала того или иного вида водных растений в пресных водоемах, до сих пор не известны.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования послужила нитчатая водоросль *Spirogyra* sp., обитающая в массовом количестве в обводненном карьере около пос. Пречистое Первомайского района Ярославской области. Водоросли доставили в лабораторию экспериментальной экологии ИБВВ РАН. Для определения концентрации катионов в водорослях навески массой 100–120 мг ополаскивали дистиллированной водой, промокали фильтровальной бумагой и быстро взвешивали на лабораторных весах ВЛР-200 с точностью до 0,05 мг. В течение 2 сут пробы сушили при комнатной температуре, а затем 2 сут в сушильном шкафу при температуре 105 °С. Содержание воды в растениях определяли по разности между сырой и сухой массой и выражали в процентах. Высушенные пробы помещали в тефлоновые стаканчики и добавляли 1 мл азотной кислоты для растворения проб. Затем добавляли дистиллированную воду с таким расчетом, чтобы получить разведение в 100 раз, исходя из сырой массы навески.

Другую часть растений перед началом эксперимента промывали дистиллированной водой в течение 1 мин. Затем навески средней массой около 250 мг помещали в 3-литровые банки, наполовину заполненные дистиллированной водой. Свежая дистиллированная вода имеет кислую реакцию. Снятие кислотности осуществляли за счет пропускания через воду воздуха в течение 2–3 сут до начала эксперимента. Сразу после помещения растений в индивидуальные емкости из них через определенные интервалы времени отбирали пробы воды для анализа в ней содержания на-

трия, калия, кальция, магния методом пламенной спектрофотометрии.

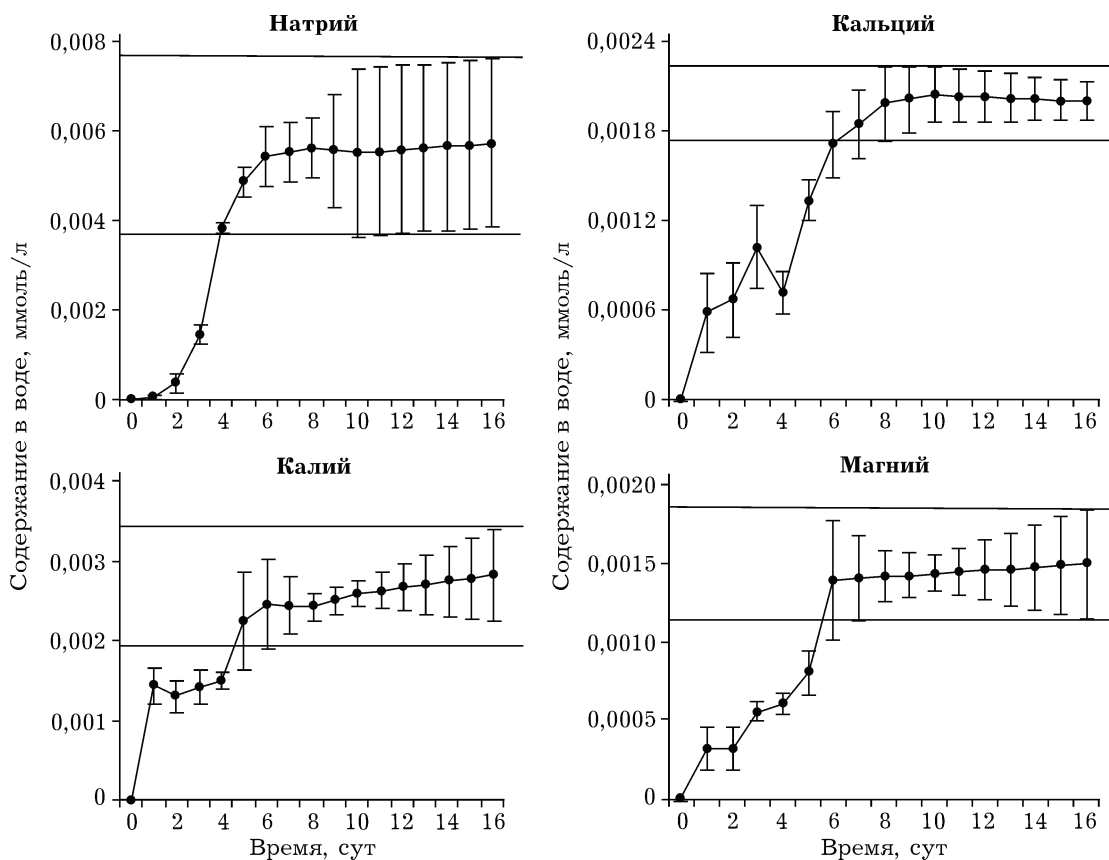
Концентрацию натрия и калия в пробах определяли в воздушно-пропановом пламени на спектрофотометре Flapho-4 фирмы Carl-Zeiss, Iena, Германия, кальция и магния – в воздушно-ацетиленовом пламени на атомно-абсорбционном спектрофотометре AAS-1 фирмы CarlZeiss, Iena, Германия. Концентрация катионов в *Spirogyra* sp. выражена в ммоль/кг сырой массы, в пробах воды – в ммоль/л.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

После помещения водоросли в дистиллированную воду наблюдалось постепенное повышение с определенной скоростью концентрации различных ионов в воде в течение первых 5 сут (см. рисунок), что свидетельствует об их утечке из *Spirogyra* sp.

В дальнейшем содержание катионов в воде стабилизировалось на очень низких уровнях, указывая на достижение ионного баланса между растениями и средой. Скорости потерь ионов из организма и их обратный транспорт были уравновешены между собой. Минимальные концентрации ионов в воде, при которых достигается ионный баланс между организмом и средой, являются пороговыми (предельными) для выживания *Spirogyra* sp.

Пороговые уровни ионов в воде для разных видов гидробионтов часто представляют в виде среднего значения. Эксперименты показывают, что в реальности имеются индивидуальные различия пороговых значений содержания ионов в среде. Мы предлагаем выражать пороговые концентрации в виде диапазонов (см. рисунок), которые регистрировали в стабильный период на 6–16-е сут опытов.



Динамика содержания катионов в среде после помещения водоросли в дистиллированную воду. Диапазоны пороговых концентраций электролитов в воде, при которых достигается ионный баланс между водорослью и средой, отмечены горизонтальными линиями относительно оси абсцисс

Т а б л и ц а 1

Содержание катионов в водоросли, природной и экспериментальной воде при пороговых значениях

Ион	<i>Spirogyra</i> , ммоль/кг сырой массы (C ₁)	Природная вода, ммоль/л (C ₂)	Градиент между организмом и средой (C ₁ /C ₂)	Пороговые концентрации, ммоль/л (C ₃)	Градиент между организмом и средой при поро- вых концентрациях (C ₁ /C ₃)
Натрий	84,3 ± 0,8	0,87	97	0,003–0,007	16 860
Калий	23,9 ± 0,5	0,04	598	0,002–0,003	9560
Кальций	3,5 ± 0,2	3,45	1	0,0017–0,0022	1795
Магний	8,5 ± 0,2	0,59	14	0,0012–0,0018	5151

Концентрация ионов натрия, калия, магния в водоросли существенно выше, чем в среде обитания (табл. 1). Это свидетельствует о том, что для поддержания жизнедеятельности, развития и роста *Spirogyra* sp. поглощает большие количества разных ионов из пресной воды против концентрационных градиентов. Содержание ионов кальция в водоросли и воде было равным, что указывает на равновесное состояние между организмом и средой.

Как правило, внутриклеточная концентрация ионов калия у животных и растений существенно выше, чем натрия. Иная зависимость обнаружена у *Spirogyra* sp. Содержание ионов натрия в водоросли было в 3,5 раза выше по сравнению с калием. Полученные результаты указывают на важное значение ионов натрия в обеспечении жизнедеятельности этого гидробионта. Известно, что электрохимический градиент натрия обеспечивает регулирование объема клеток, вторичный активный транспорт ионов, сахаров, витаминов, желчных кислот и других растворенных веществ через клеточные мем-

браны. Натрий принимает участие в регуляции активности различных ферментов и генетического аппарата. Как указывалось выше, у растений ионы магния выполняют важную роль в процессах фотосинтеза.

Полученные результаты показывают (см. рисунок), что для *Spirogyra* sp. пороговые концентрации ионов в пресной воде составляют 0,003–0,007, 0,002–0,003, 0,0017–0,0022, 0,0012–0,0018 ммоль/л для натрия, калия, кальция и магния соответственно. При снижении концентрации катионов в воде до пороговых значений градиенты между водорослью и средой увеличиваются до неимоверно больших значений (см. табл. 1). Эта ситуация усиливает нагрузку на системы обеспечения осмотического и ионного баланса организма, требуя на это дополнительных энергетических затрат. В результате снижается доля ресурсов, идущая на рост организма. Кроме того, при снижении уровня катионов в воде будет снижаться накопление биомассы водоросли.

Данных по пороговым концентрациям ионов во внешней среде для других видов

Т а б л и ц а 2

Пороговые концентрации катионов в среде для различных видов гидробионтов

Вид	Пороговые концентрации катионов в среде, ммоль/л				Ссылка
	Натрий	Калий	Кальций	Магний	
<i>Spirogyra</i>	0,003–0,007	0,002–0,003	0,0017–0,0022	0,0012–0,0018	Табл. 1
Шаровка	0,10	0,0049	0,05	–	[18]
Карась	0,02–0,03	0,008–0,015	0,05–0,06	0,05	[19]
Дрейссена	0,07	0,0015	0,30	0,01	[20]
Речной рак	0,011–0,013	0,006–0,007	0,014–0,017	0,0015–0,0017	[21]
Плотва	0,015–0,019	0,012–0,015	0,006–0,009	0,002–0,003	[22]

гидробионтов мало. Сравнительный анализ показывает, что пороговые концентрации катионов для водоросли ниже, чем для животных (табл. 2). Это указывает на то, что *Spirogyra* sp. обладает более эффективной способностью извлекать ионы из внешней среды. Вероятно, это обусловлено тем, что потребности водоросли в жизненно важных катионах полностью обеспечиваются за счет их транспорта из воды, тогда как животные могут получать эти элементы дополнительно с пищей. Возможно, что растения, являющиеся начальным звеном трофической цепи, обладают лучшей способностью поглощать минеральные вещества из внешней среды по сравнению с пресноводными животными. Для выяснения этого необходимо проводить дополнительные исследования на различных видах животных и растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пресноводная водоросль *Spirogyra* sp. эффективно осуществляет транспорт различных необходимых для жизнедеятельности ионов из внешней среды против концентрационных градиентов между организмом и средой. Содержание натрия, калия, кальция, магния в водоросли поддерживалось на уровнях ($84,3 \pm 0,8$), ($23,9 \pm 0,5$), ($3,5 \pm 0,2$), ($8,5 \pm 0,2$) ммоль/кг сырой массы соответственно, воды – на уровне ($92,5 \pm 0,21$) %. Пороговые концентрации натрия, калия, кальция, магния в воде, определяющие границы ареала *Spirogyra* sp. в пресных водоемах, составили 0,003–0,007, 0,002–0,003, 0,0017–0,0022, 0,0012–0,0018 ммоль/л соответственно. Уменьшение минерализации воды сопровождалось увеличением градиентов концентрации катионов между водорослью и средой, усиливая нагрузку на системы поддержания водно-солевого обмена. Сравнительный анализ показывает, что *Spirogyra* sp. обладает более эффективной способностью извлекать ионы из воды, чем пресноводные животные. Пороговые значения уровня ионов в среде обитания позволяют составить прогноз границ распространения различных видов, включая вселенцев, в слабоминерализованных водоемах, а также оценить степень влияния на гидробионтов снижения концентрации электролитов в воде вследствие различных причин.

ЛИТЕРАТУРА

1. Pottosin I. I., Tikhonova L. I., Hedrich R., Schonknecht G. Slowly activating vacuolar ion channel cannot mediate Ca^{2+} -induced Ca^{2+} release // *Plant. J.* 1997. Vol. 12. P. 1387–1398.
2. Tikhonova L. I., Pottosin I. I., Dietz K.-J., Schonknecht G. Fast-activating cation channel in barley mesophyll vacuoles. Inhibition by calcium // *Ibid.* Vol. 11. P. 1059–1070.
3. 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. Vol. 124. P. 158–162.
4. 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. Vol. 119. P. 1115–1124.
5. Fischer E. S. Photosynthetic irradiance curves of *Phaseolus vulgaris* under moderate or severe magnesium deficiency // *Photosynthetica.* 1997. Vol. 33. P. 385–390.
6. Sun O. J., Payn T. W. Magnesium nutrition and photosynthesis in *Pinus radiata*: clonal variation and influence of potassium // *Tree Physiol.* 1999. Vol. 19. P. 535–540.
7. 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. Vol. 57. P. 209–218.
8. 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. Vol. 221. P. 56–65.
9. Shaul O. Magnesium transport and function in plants: the tip of the iceberg // *BioMetals.* 2002. Vol. 15. P. 309–323.
10. Cakmak I. Activity of ascorbate-dependent H_2O_2 -scavenging enzymes and leaf chlorosis are enhanced in magnesium- and potassium-deficient leaves, but not in phosphorus-deficient leaves // *J. Exp. Bot.* 1994. Vol. 278. P. 1259–1266.
11. 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 // *Ibid.* Vol. 278. P. 1251–1257.
12. Allen G. J., Sanders D. Vacuolar ion channels of higher plants // *Adv. Bot. Res.* 1997. Vol. 25. P. 218–252.
13. Bruggemann L. I., Pottosin I. I., Schonknecht G. Cytoplasmic magnesium regulates the fast activating cation channel // *J. Exp. Bot.* 1999. Vol. 50. P. 1547–1552.
14. 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. Vol. 121. P. 977–986.
15. Pottosin I. I., Muniz J. Higher plant vacuolar ionic transport in the cellular context // *Acta Bot. Mex.* 2002. Vol. 60. P. 37–77.
16. Виноградов Г. А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. М., 2000. 216 с.

17. Виноградов Г. А., Биочино Г. И. Физиологические особенности моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *Dreissena bugensis* (Andr.), обитающих в Рыбинском водохранилище // Биол. внутр. вод. 2005. № 3. С. 74–78.
18. 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.
19. 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.
20. Мартемьянов В. И. Роль систем ионного транспорта в распространении дрейссены // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: лекции и мат-лы докл. I Междунар. школы-конференции. Борок, 2008. С. 93–97.
21. Мартемьянов В. И., Маврин А. С. Пороговые концентрации катионов во внешней среде, определяющие границы ареала речного рака в пресных водоемах // Экология водных беспозвоночных: сб. мат-лов Междунар. конф., посвященной 100-летию со дня рождения Ф. Д. Мордухай-Болтовского. Ярославль: Принтхаус, 2010а. С. 195–198.
22. Мартемьянов В. И., Маврин А. С. Пороговые концентрации катионов в пресной воде, необходимые для поддержания ионного баланса между организмом гидробионтов и внешней средой // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Экологическая физиология и биохимия водных организмов. Петрозаводск, 2010б. Т. 1. С. 146–150.

Threshold Environmental Concentrations of Cations Determining the Boundaries of Survival of Filamentous Algae *Spirogyra* sp. in Fresh Water Reservoirs

V. I. MARTEMYANOV, A. S. MAVRIN

*I. D. Papanin Institute of Biology of Internal Waters RAS
152742, Yaroslavl Region, Nekouz District, Borok
E-mail: martem@ibiw.yaroslavl.ru*

Threshold concentrations of elements in fresh water necessary for the survival of *Spirogyra* sp. were determined.

The concentrations of sodium, potassium, calcium, magnesium in the algae was maintained at a level of $(84,3 \pm 0,8)$, $(23,9 \pm 0,5)$, $(3,5 \pm 0,2)$, $(8,5 \pm 0,2)$ mmol/kg of dry mass, respectively, and water $(92,5 \pm 0,21)$ %. It was shown that the threshold concentrations of sodium, potassium, calcium, magnesium in water, determining the boundaries of the range of *Spirogyra* sp. in fresh water reservoirs are equal to 0,003–0,007, 0,002–0,003, 0,0017–0,0022, 0,0012–0,0018 mmol/l, respectively. A decrease in water mineralization was accompanied by a substantial increase in the gradient of cation concentration between the algae and the environment, thus enhancing the load on the systems maintaining water-salt metabolism. It was shown on the basis of comparative analysis that *Spirogyra* sp., being the primary link of the trophic chain, possesses a more efficient ability to extract ions from water in comparison with freshwater animals.

Key words: range, *Spirogyra* sp., sodium, potassium, calcium, magnesium.