

УДК 594.1-115.2+577.118

ОЦЕНКА ГРАНИЦ ТОЛЕРАНТНОГО ДИАПАЗОНА, ОПТИМАЛЬНОЙ, КРИТИЧЕСКИ НИЗКОЙ И ВЫСОКОЙ ЗОН СОЛЕННОСТИ ПО ПОКАЗАТЕЛЯМ ОСМОТИЧЕСКОГО И ИОННОГО ГОМЕОСТАЗА *DREISSENA POLYMORPHA*

© 2023 г. В. И. Мартемьянов*

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Россия 152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

*e-mail: martem@ibiw.ru

Поступила в редакцию 31.03.2022 г.

После доработки 18.11.2022 г.

Принята к публикации 21.11.2022 г.

Соленость является одним из ведущих экологических факторов, влияющих на распределение *Dreissena polymorpha* в природных условиях. Данные по толерантному диапазону солености, полученные предшественниками как в полевых условиях, так и при экспериментальных исследованиях, существенно различаются. Это затрудняет оценку возможного ареала распространения дрейссены в природных условиях и прогнозирование возможности ее интродукции в новые водоемы. Используя показатели осмотического и ионного гомеостаза как метода исследования, мы попытались оценить толерантный диапазон, оптимальную, критически низкую и критически высокую зоны солености для *D. polymorpha*. Полученные результаты могут быть использованы для прогноза ареала распределения дрейссены в природе, а также для оценки физиологического состояния моллюсков в природных и лабораторных условиях.

Ключевые слова: толерантный диапазон, оптимальная, критически низкая и критически высокая зона солености, осмотический и ионный гомеостаз

DOI: 10.31857/S0367059723020087, **EDN:** MXTCOZ

Закон толерантности Шелфорда является базовым принципом экологии, согласно которому любой экологический фактор имеет определенный предел, внутри которого может осуществляться поддержание жизнедеятельности того или иного вида организмов. Зависимость какого-либо интегрального показателя от фактора среды графически отображают в виде куполообразной кривой. Внутри толерантного диапазона выделяют оптимальную зону, по обе стороны которой находятся зоны низкой плотности и выживаемости организмов. Изображаемые кривые представляют собой модели, формально отражающие взаимосвязь между фактором и тем или иным интегральным показателем в виде обобщенных представлений [1].

Соленость является одним из наиболее важных факторов окружающей среды, влияющим на распределение и плотность [2, 3], толерантность [4, 5], рост [6], способность к оплодотворению яйцеклеток [7], осмотическую и ионную регуляцию [8–11] популяций дрейссены. *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) обнаружена в эстуарных зонах рек и побережьях Северного Каспия, Север-

ного Приазовья, Северного Причерноморья [3], Финского залива Балтийского моря [12], Северного моря [13, 14], в эстуариях рек Святого Лаврентия [15, 16] и Гудзон [17] в Северной Америке.

В лабораторных условиях показано, что минимальная соленость, необходимая для жизнедеятельности *D. polymorpha*, различается на порядок — от 0.004 г/л [11] до 0.041 [8] и 0.045 г/л [18]. В опытах по выживанию верхняя граница толерантного диапазона солености для *D. polymorpha* представляет ряд 1.755 [8], 4 [4], 6.0 [14], 8.1 [18] и 10 г/л [6]. В природных условиях максимальная соленость, где она встречалась, составляла 0.6 [13], 4.5 [12], 5 [17] и 14–15 г/л [19]. В работе [3] обобщены данные различных исследователей, которые показали, что верхний предел солености для *D. polymorpha* находится между 4–6.2 г/л.

Таким образом, результаты по нижним и верхним границам толерантного диапазона солености для *D. polymorpha* существенно различаются между собой. Причина этих различий остается неясной. Данные по оптимальной и критическим (неблагоприятным) зонам солености отсутствуют в литературе. Необходимы физиологические кри-

терии, которые позволили бы разграничить толерантный диапазон, оптимальную и критические зоны солёности. Показано [20–22], что в определенной зоне солёности показатели водно-солевого гомеостаза рыб не зависят от фактора среды, поддерживаясь в узких пределах и отражая норму реакции. В критически низкой и высокой зонах солёности показатели водно-солевого гомеостаза резко отклоняются от нормы. Это свойство показателей гомеостаза позволяет использовать их в качестве критерия для разграничения границ толерантного диапазона, оптимума (норму) и критических зон.

Цель настоящей работы — оценить границы толерантного диапазона, оптимальную (норму), критически низкую и высокую зоны солёности посредством показателей осмотического и ионного гомеостаза *Dreissena polymorpha*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Моллюсков *D. polymorpha* собрали 08.09.2014 г. в месте слияния р. Сутка с р. Волга. Данный участок находится в зоне постоянного подпора со стороны Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Сразу после изъятия дружки дрейссены из воды у 8 особей были взяты пробы гемолимфы и помещены в пластиковые пробирки с плотно закрывающимися крышечками. Животных доставили в лабораторию и поместили в пластиковую ванну размером 2 × 2 м, наполненную прудовой водой. Моллюсков акклиматизировали к лабораторным условиям в течение 14 сут.

При проведении эксперимента использовали 12 аквариумов объемом по 12 л. После акклиматизации дрейссены к лабораторным условиям, перед началом эксперимента 23.09.2014 г., в один аквариум было налито 2 л воды и 3 л дистиллята, в остальные было добавлено по 10 л прудовой воды. Затем дружки извлекали из ванны, бритвой срезали биомассу в местах прикрепления моллюсков и помещали в каждый аквариум по 8 особей близкого размера (в среднем 22.5 мм). Через неделю (30.09.2014 г.) после посадки моллюсков в емкости в первый аквариум стали приливать 4 раза в сутки по 250 мл дистиллированной воды до достижения общего объема 10 л. В результате прудовая вода была разбавлена в 5 раз. Затем моллюсков акклиматизировали к разбавленной воде в течение 3 недель. Во втором аквариуме моллюсков в течение 3 недель содержали в прудовой воде. В другие 10 аквариумов через неделю после посадки животных в емкости стали добавлять по 100 мг хлористого натрия 5 раз в сутки. При достижении заданной солёности (см. табл. 1) добавку соли прекращали. При заданных постоянных условиях моллюсков содержали не менее 3 недель. Опыты были проведены в период с 23.09.2014 г. по

26.10.2014 г. Химические показатели воды и варианты опыта приведены в табл. 1.

После акклиматизации моллюсков к постоянным условиям их поочередно извлекали из аквариумов, каждую особь вскрывали, фильтровальной бумагой удаляли воду из мантийной полости. Затем пастеровской пипеткой частично отслаивали мантию от стенки раковины, образуя полость, в которой скапливалась гемолимфа. Ее отсасывали пастеровской пипеткой и помещали в пластиковые пробирки. Для определения ионов натрия, калия, магния гемолимфу разводили бидистиллированной водой в 100 раз, а для кальция — в 200 раз.

Воду в аквариумах аэрировали за счет подачи воздуха от компрессора. Температура воды в ходе экспериментов составила 14–15°C. Длина раковин моллюсков находилась в пределах 19–27 мм (22.5 ± 0.7 мм).

Осмолярность (общая концентрация ионов) растворов определяли кондуктометрическим методом [23] при использовании платиновых электродов (две пластины по 1 см² с расстоянием между ними 1 см), соединенных с реохордным мостом Р-38, питаемым переменным током. Этот метод особенно ценен при анализе очень слабых растворов. Концентрацию натрия и калия в пробах определяли, используя пропан, на пламенном спектрофотометре Flapho-4, кальция и магния измеряли в воздушно-ацетиленовом пламени в абсорбционном режиме на атомно-абсорбционном спектрофотометре ААС-1 (фирма Carl Zeiss, Jena, Германия). Осмолярность гемолимфы выражали в мОсм/л, концентрацию ионов — в ммоль/л.

Данные обрабатывали статистически. Средние значения и их стандартные ошибки рассчитывали с помощью программы Microsoft Excel 10. Связь между солёностью среды и изучаемыми показателями гемолимфы дрейссены оценивали по величине коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r_s), а для выборок менее 5 для определения значимости различий с вероятностью $p \leq 0.05$ применяли t-критерий Стьюдента с поправкой Бонферрони, используя программу STATISTICA 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ

При концентрации натрия в воде 43 ммоль/л (2.5 г/л NaCl) в конце эксперимента выжили только 2 особи. В остальных вариантах опыта гибели моллюсков не наблюдалось.

Осмолярность. В диапазоне солёности 0.014–1.287 г/л осмолярность гемолимфы у *D. polymorpha* не зависела от фактора среды ($r_s = -0.143$), поддерживаясь в узкой зоне 59.1–67.1 (в среднем 62.3 ± 0.6) мОсм/л (табл. 2). Уменьшение солёности от 0.014 до предельно низкой величины 0.004 г/л сопровождалось достоверным снижением осмоляр-

Таблица 1. Соленость и содержание Na, K, Ca, Mg в экспериментальных средах

Условия	Соленость, г/л	Содержание, ммоль/л			
		Na	K	Ca	Mg
Дв*	0.004	0.071	0.0015	0.3	0.01
A1(Пв + Дв)	0.005	0.086	0.02	0.31	0.12
устье р. Сутка	0.014	0.24	0.05	1.1	0.37
устье р. Сутка**	0.016	0.28	0.05	1.24	0.37
Артв*	0.022	0.38	0.05	1.6	0.44
A2Пв	0.022	0.38	0.09	1.48	0.62
A3(Пв + NaCl)	0.058	1	0.09	1.48	0.62
A4(Пв + NaCl)	0.234	4	0.09	1.48	0.62
A5(Пв + NaCl)	0.468	8	0.09	1.48	0.62
A6(Пв + NaCl)	0.702	12	0.09	1.48	0.62
A7(Пв + NaCl)	0.936	16	0.09	1.48	0.62
Артв + Мс*	1.269	21.7	0.88	6.4	2.7
A8(Пв + NaCl)	1.287	22	0.09	1.48	0.62
A9(Пв + NaCl)	1.579	27	0.09	1.48	0.62
A10(Пв + NaCl)	1.813	31	0.09	1.48	0.62
A11(Пв + NaCl)	2.281	39	0.09	1.48	0.62
A12(Пв + NaCl)	2.515	43	0.09	1.48	0.62

Примечание. Ранее полученные данные: * [11]; ** [28]; Дв — дистиллированная вода; Пв — прудовая вода; Артв — артезианская вода; Мс — морская соль; A1 — A12 — № аквариумов.

ности гемолимфы до минимальной величины (см. табл. 2). В интервале 1.287–2.281 г/л у *D. polymorpha* наблюдалось достоверное увеличение осмолярности гемолимфы до 115.8 мОсм/л, а при солености выше 2.281 г/л она не изменялась.

Натрий. У дрейссены в зоне солености 0.014–1.287 г/л содержание натрия в гемолимфе поддерживалось в узких пределах — 18.5–26.8 ммоль/л (см. табл. 2). Снижение солености от 0.014 до предельно низкой величины 0.004 г/л сопровождалось достоверным уменьшением концентрации натрия в гемолимфе до минимальной величины. В диапазоне солености 1.287–2.281 г/л концентрация натрия в гемолимфе дрейссены достоверно повышалась ($r_s = 1$) до 46.4 ммоль/л (см. табл. 2), а при более высокой солености (2.515 г/л) не изменялась.

Градиент концентрации натрия между гемолимфой и средой. Расчеты показали, что у дрейссен, акклимированных в интервале 0.014–1.287 г/л, наблюдалось снижение градиента концентрации натрия между гемолимфой и средой от 18–22 до 4–7 ммоль/л. Этот градиент сохранялся на стабильном уровне у моллюсков, акклимированных в интервале солености 1.287–2.281 г/л. При солености среды выше 2.281 г/л градиент натрия приближался к достижению равенства между гемолимфой и средой.

Калий. Моллюски, акклимированные к солености 0.004 г/л, поддерживали наиболее низкую концентрацию калия в гемолимфе (см. табл. 2). В интервале солености 0.005–0.936 г/л концентрация калия в гемолимфе дрейссены не зависела от фактора среды и поддерживалась в пределах 0.58–0.75 ммоль/л. В зоне солености 1.287–2.281 г/л концентрация калия в гемолимфе также не зависела от фактора среды, однако поддерживалась на достоверно более низких значениях — 0.40–0.53 ммоль/л.

Кальций. Максимальная концентрация кальция в гемолимфе поддерживалась при предельно низкой солености 0.004 г/л (см. табл. 2). В природной воде соленостью 0.014–0.022 г/л *D. polymorpha* регулировала содержание кальция в гемолимфе на постоянном уровне 8.2 ± 0.32 ммоль/л. У дрейссены, акклимированной к разбавленной природной воде соленостью 0.005 г/л, концентрация кальция в гемолимфе поддерживалась на достоверно более низком уровне. В природной воде с добавками хлористого натрия в диапазоне 0.058–1.813 г/л концентрация кальция в гемолимфе дрейссены не зависела от солености воды и находилась на низком стабильном уровне 4.5 ± 0.12 ммоль/л (см. табл. 2). На верхней границе толерантного диапазона солености 2.281 г/л концентрация

Таблица 2. Осмолярность и содержание катионов в гемолимфе *Dreissena polymorpha* в зависимости от солености воды

Среда		Осмолярность, мОсм/л	Гемолимфа, ммоль/л			
Соленость, NaCl			Na	K	Ca	Mg
г/л	ммоль/л					
0.004*	0.071	47.5 ± 1 ^d	10.6 ± 0.8 ^d	0.24 ± 0.02 ^d	12.7 ± 0.5 ^d	0.07 ± 0.01 ^d
0.005	0.086	52.8 ± 2 ^d	11.8 ± 0.8 ^d	0.63 ± 0.04	5.8 ± 0.2	0.32 ± 0.02 ^d
0.014	0.24	59.7 ± 2	19.1 ± 0.7	0.89 ± 0.12	8.0 ± 0.5	1.64 ± 0.09
0.016**	0.28	59.2 ± 1	19.1 ± 0.3	0.81 ± 0.06	8.0 ± 0.3	1.57 ± 0.05
0.022*	0.38	—	18.3 ± 0.7	0.6 ± 0.07	9.7 ± 0.4	1.18 ± 0.06
0.022	0.38	65.8 ± 1	22.5 ± 0.6	0.63 ± 0.03	8.4 ± 0.7	1.53 ± 0.08
0.058	1	63.2 ± 3	19.9 ± 0.4	0.63 ± 0.04	4.6 ± 0.2	1.58 ± 0.08
0.234	4	62.3 ± 1	20.6 ± 0.6	0.70 ± 0.03	4.2 ± 0.1	1.77 ± 0.06
0.468	8	63.4 ± 2	21.6 ± 0.6	0.67 ± 0.05	4.5 ± 0.3	1.62 ± 0.05
0.702	12	63.6 ± 2	23.8 ± 0.7	0.70 ± 0.05	4.8 ± 0.2	1.81 ± 0.06
0.936	16	60.3 ± 1	25.6 ± 0.4	0.63 ± 0.05	4.7 ± 0.2	1.61 ± 0.07
1.269*	21.7	—	27.7 ± 0.8	0.97 ± 0.09	8.2 ± 0.4	2.96 ± 0.10
1.287	22	65.1 ± 1	26.3 ± 0.5	0.46 ± 0.02	3.4 ± 0.2	1.49 ± 0.08
1.579	27	75.5 ± 1 ^d	34.0 ± 0.8 ^d	0.44 ± 0.04	3.9 ± 0.2	1.45 ± 0.08
1.813	31	81.1 ± 2 ^d	35.4 ± 0.5 ^d	0.51 ± 0.02	3.9 ± 0.3	1.41 ± 0.09
2.281	39	114.0 ± 2 ^d	45.8 ± 0.6 ^d	0.49 ± 0.03	7.2 ± 0.5	1.34 ± 0.07
2.515	43	118.9 ± 5 ^d	45.6 ± 0.4 ^d	0.51	7.2 ± 0.3	1.57 ± 0.06

Примечание. Ранее полученные данные: * [11]; ** [28]; ^d — достоверные различия ($p < 0.05$) по отношению к норме (оптимуму).

кальция в гемолимфе дрейссены поддерживалась на достоверно более высоком уровне.

Магний. В интервале солености 0.014–2.281 г/л содержание магния в гемолимфе *D. polymorpha* поддерживалось в пределах 1.27–1.87 ммоль/л (см. табл. 2). Снижение солености от 0.014 г/л до предельно низкой величины 0.004 г/л сопровождалось существенным уменьшением концентрации магния в гемолимфе — до предельного значения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Оптимальная зона солености. Основой жизнедеятельности любого организма является способность поддерживать параметры осмотического и ионного гомеостаза внутренней среды на стабильном уровне в широких диапазонах того или иного фактора среды. Это создает оптимальные условия для функционирования клеток различных тканей и органов организма независимо от внешних условий [20–22, 24, 25]. Полученные результаты (табл. 2) свидетельствуют о том, что в интервале солености 0.014–1.287 г/л показатели осмотического и ионного гомеостаза гемолимфы дрейссены не зависят от солености среды и поддерживаются в узких пределах, отражая норму ре-

акции. Следовательно, данный интервал солености является оптимальным для дрейссены.

Критически низкая зона солености. Ранее было показано [11], что после посадки *D. polymorpha* в дистиллированную воду в ходе эксперимента наблюдалось повышение концентрации ионов натрия, калия, кальция, магния в воде за счет их потери из организма. При достижении определенных значений концентрации ионов в воде (натрия — 0.07, калия — 0.0015, кальция — 0.3 и магния — 0.01 ммоль/л) потери электролитов прекращались, указывая на установление ионного баланса между организмом и средой. Эти предельно низкие концентрации ионов в среде определяют нижнюю границу толерантного диапазона солености для *D. polymorpha* в пресноводных водоемах. В лабораторных условиях выявлено, что нижняя граница солености, необходимая для жизнедеятельности *D. polymorpha*, составляет 0.041 [8] и 0.045 г/л [18]. Наши данные показывают, что минимальная соленость, необходимая для поддержания ионного баланса между организмом дрейссены и внешней средой, на порядок ниже — 0.004 г/л. Разведение прудовой воды в 5 раз приводит к снижению концентрации ионов в воде и, как следствие, солености фактически до предельных значений (см. табл. 2).

Нижняя граница оптимального интервала солености составляет 0.014 г/л (см. табл. 2). Интервал солености между нижними границами толерантного и оптимального диапазонов 0.004–0.014 г/л представляет собой критически низкую зону. По отношению к оптимальной солености в критически низкой зоне происходит снижение осмолярности, содержания натрия, калия и магния в гемолимфе дрейссены до критически низких значений на нижней границе толерантного диапазона (см. табл. 2). В природных водоемах, где соленость воды соответствует критическим значениям, следует ожидать появление неустойчивых популяций дрейссены низкой плотности. Такие популяции уязвимы к разведению воды во время сильных паводков.

Критически высокая зона солености. Верхняя граница оптимального интервала солености составляет 1.287 г/л (см. табл. 2). Интервал солености между верхними границами оптимального и толерантного диапазонов (1.287–2.281 г/л) представляет собой критически высокую зону. По отношению к оптимальной солености в критически высокой зоне происходит увеличение осмолярности и содержания натрия в гемолимфе дрейссены до критически высоких значений на верхней границе толерантного диапазона (см. табл. 2). Такая реакция дрейссены на повышение солености обусловлена особенностями водного обмена. Содержание солей, особенно натрия, хлора 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 градиенту осмотической концентрации (осмолярности) между внутренней и внешней средой [25]. Увеличение солености воды в оптимальном интервале 0.014–1.287 г/л сопровождается снижением градиента концентрации ионов натрия между гемолимфой дрейссены и средой до определенной минимальной величины. В соответствующей пропорции падает осмотический градиент между организмом моллюсков и средой. Такая ситуация ведет к уменьшению диффузии воды в организм.

Повышение солености в критически высокой зоне (1.287–2.281 г/л) сопровождается пропорциональным увеличением осмолярности и концентрации натрия в гемолимфе дрейссены до предельной величины (см. табл. 2). Этот процесс позволяет поддерживать между организмом и средой осмотический градиент, который способствует поступлению определенного количества воды, необходимой для формирования мочи, с которой выводятся продукты обмена. Минимальный градиент концентрации натрия между организмом и сре-

дой регулируется у дрейссены в зоне критически высокой солености в пределах 3.8–7.8 ммоль/л.

При более высокой солености (2.515 г/л) повышения осмолярности и уровня натрия в гемолимфе дрейссены не наблюдалось (см. табл. 2). Это указывает на то, что дальнейшее увеличение осмолярности и содержания натрия в гемолимфе является несовместимым с жизнедеятельностью клеток организма. Отсутствие повышения осмолярности и содержания натрия в гемолимфе приводит к осмотическому равновесию между организмом и средой. В таком состоянии приток воды в организм отсутствует, что препятствует почкам формировать мочу и выводить с ней продукты обмена.

Следовательно, верхняя граница толерантного диапазона солености 2.281 г/л (39 ммоль/л Na), с одной стороны, определяется предельными значениями осмолярности (115.8 мОсм/л) и концентрации натрия (46.4 ммоль/л) в гемолимфе дрейссены, при которых возможно функционирование клеток различных органов и тканей, с другой стороны — необходимостью наличия осмотического градиента между организмом и средой (в среднем 6 ммоль/л натрия), чтобы обеспечить приток воды в организм, необходимой для формирования мочи.

Таким образом, дрейссена не может осуществлять жизнедеятельность в условиях осмотического равновесия со средой. Поэтому моллюски могут выживать только в том диапазоне солености, в котором они способны поддерживать осмолярность и концентрацию натрия во внутренней среде выше по отношению к внешней солености. Такой тип осмотической и ионной регуляции представляет собой критерий пресноводного образа жизни и происхождения вида. Сходный тип осмотической и ионной регуляции проявляется в толерантном диапазоне солености у пресноводных рыб [21, 26].

В лабораторных условиях при проведении экспериментов с соленостью в качестве среды используют пресную воду с добавками хлористого натрия [8, 9, наше исследование] либо морской соли [10, 11]. При использовании хлористого натрия концентрация калия, кальция и магния в воде остается на стабильных уровнях. Повышение солености среды за счет добавок хлористого натрия не вызывает каких-либо изменений концентрации калия, кальция и магния в гемолимфе дрейссены (см. табл. 2). В морской соли содержатся калий, кальций и магний. Повышение солености воды за счет добавок морской соли вызывает увеличение концентрации калия, кальция, магния в среде и, как следствие, в гемолимфе [10, 11]. Например, при близкой солености (1.269 и 1.287 г/л; табл. 2) содержание натрия в гемолимфе не зависит от типа используемой соли, тогда как концентрация калия, кальция и магния выше во

внутренней среде дрейссены в воде с морской солью. Сравнение результатов показывает, что влияние хлористого натрия на организм дрейссены проявляется отдельно от других ионов.

Популяции *D. polymorpha* встречаются в эстуарных зонах рек и прибрежьях ряда морей [3, 12–17], где происходит смешивание пресных и солоноватых вод, образуя определенные градиенты солёности. Мы предполагаем, что при сходной солёности осмолярность и концентрация натрия в гемолимфе разных популяций дрейссены, обитающей в солоноватой воде, будет сходной с полученной в нашем исследовании (см. табл. 2), тогда как калия, кальция и магния может быть несколько выше из-за более высокого их содержания в солоноватой воде. Для выяснения этого предположения необходимо изучить осмолярность и концентрации различных ионов в гемолимфе *D. polymorpha*, обитающей в солоноватой воде эстуарных зон рек и прибрежьях морей.

Показатели осмотического и ионного гомеостаза *D. polymorpha* интенсивно изучались группой американских исследователей [8–10, 30, 31]. В экспериментах авторы в качестве контроля всегда использовали прудовую воду сходного ионного состава солёностью 0.04 г/л, которая по нашей классификации входит в оптимальный интервал. Осмолярность, а также концентрация натрия и магния в гемолимфе в ряде случаев поддерживалась на уровнях, характерных для критически низкой зоны солёности. Обычно аналогичные значения характерны для животных в состоянии стресса [27–29].

Толерантные диапазоны солёности, полученные разными исследователями [3, 4, 6, 8, 11–14, 17–19], существенно различаются между собой. Основа таких различий остается неясной. Обращает на себя внимание использование разных методик, приемов и показателей. При этом неотъемлемой частью в ходе проведения экспериментов являются отлов животных в природных условиях, а также различные манипуляции в лаборатории, связанные с изъятием животных из одной емкости и перемещением их в другие, отличающиеся по солёности среды. Подобные процедуры и резкие перепады используемого фактора среды вызывают стресс, который сопровождается в пределах недели и более достоверными изменениями содержания натрия, калия, кальция и магния во внутренней среде и тканях организма [27–29]. В опытах продолжительностью не более недели регистрируемые показатели определяются, как правило, на фоне стресса, когда изучаемые параметры еще не достигают стабильных значений. Такие данные существенно различаются между собой [27].

Во избежание ошибок, связанных со стрессом, необходима стандартизация методов. При исследовании

в природной среде пробы гемолимфы от дрейссены необходимо брать сразу после быстрого изъятия дразны из воды, когда изучаемые показатели не успевают существенно измениться. Данные, полученные таким способом с 20-летним интервалом, для популяции дрейссены, обитающей в устье р. Сутка, идентичны между собой (см. табл. 2, строки 3, 4). В случае невозможности взятия проб сразу после отлова животных следует транспортировать в лабораторию и акклиматизировать к постоянным условиям не менее 2–3 недель. При проведении опытов в лабораторных условиях в начальный период осуществляют добавки в экспериментальные емкости морской соли или хлористого натрия до определенных концентраций. После достижения требуемой солёности животных необходимо акклиматизировать к постоянным значениям фактора среды не менее 2–3 недель, чтобы изучаемые показатели стабилизировались на постоянных уровнях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что в интервале солёности 0.004–2.281 г/л показатели осмотического и ионного гомеостаза дрейссены поддерживаются в определенных пределах, совместимых с жизнедеятельностью организма, характеризуя толерантный диапазон. В интервале солёности 0.014–1.287 г/л показатели осмотического и ионного гомеостаза гемолимфы дрейссены независимо от фактора среды регулируются в узких пределах, отражая оптимальную зону. В интервале солёности 0.004–0.014 г/л происходит существенное снижение осмолярности, содержания натрия, калия и магния в гемолимфе дрейссены до предельно низких значений, представляя критически низкую зону. В интервале солёности 1.287–2.281 г/л наблюдается пропорциональное увеличение осмолярности и содержания натрия в гемолимфе дрейссены до предельно высоких значений, характеризуя критически высокую зону. Используя полученные результаты и имея данные о солёности воды в различных водоемах, можно представить возможный географический ареал изучаемого вида, а также осуществлять прогноз о дальнейшем расселении популяций. Результаты можно использовать для оценки физиологического состояния дрейссены и качества среды в природных и лабораторных условиях.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме № 121051100109-1.

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Davis A., Clegg C.J. Biology for the IB Diploma Study and Revision Guide. London: Hachette UK, 2017. 320 p.
2. Некрасова М.Я. Эколого-биологическая характеристика доминирующих видов зообентоса в Таганрогском заливе Азовского моря // Гидробиол. журн. 1971. Т. 7. № 6. С. 49–55.
3. Karatayev A., Burlakova L., Padilla D. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.) // J. Shellfish Res. 1998. V. 17. № 4. P. 1219–1235.
4. Kilgour B.W., Mackie G.L., Baker M.A. Effects of salinity on the condition and survival of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) // Estuaries. 1994. V. 17. № 2. P. 385–393.
<https://doi.org/10.2307/1352671>
5. McMahon R.F. The Physiological ecology of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in North America and Europe // Amer. Zool. 1996. V. 36. P. 339–363.
<https://doi.org/10.1093/icb/36.3.339>
6. Карневич А.Ф. Особенности размножения и роста двустворчатых моллюсков солоноватоводных морей СССР // Экология беспозвоночных южных морей СССР. М.: Наука, 1964. С. 3–60.
7. Fong P.P., Kyojuka K., Duncan J. et al. The effect of salinity and temperature on spawning and fertilization in the zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas) from North America // Biol. Bull. 1995. V. 189. № 3. P. 320–329.
<https://doi.org/10.2307/1542149>
8. Horohov J., Silverman H., Lynn J. W., Dietz T. H. Ion Transport in the freshwater zebra mussel, *Dreissena polymorpha* // Biol. Bull. 1992. V. 183. № 2. P. 297–303.
<https://doi.org/10.2307/1542216>
9. Dietz T.H., Wilcox S.J., Silverman H., Byrne R.A. Effects of hyperosmotic challenge on the freshwater bivalve *Dreissena polymorpha*: importance of K⁺ // Can. J. Zool. 1997. V. 75. № 5. P. 697–705.
<https://doi.org/10.1139/z97-090>
10. Byrne R.A., Dietz T.H. Ionic and acid-base consequences of exposure to increased salinity in the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* // Biol. Bull. 2006. V. 211. P. 66–75.
11. 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. [Martemyanov V.I. Influence of environmental mineral composition on the indices of water – salt metabolism in *Dreissena polymorpha* Pallas introduced in the Rybinsk reservoir // Russ. J. Biol. Invasions. 2011. V. 2. P. 213–222. <http://dx.doi.org/10.1134/S207511171103009X>]
12. Antsulevich A.E., Valipakka P., Vaittinen J. How are the zebra mussels doing in the Gulf of Finland? // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol. 2003. V. 52. № 3. P. 268–283.
13. Wolff W.J. The mollusca of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area. II. The Dreissenidae // Basteria. 1969. V. 33. № 5–6. P. 93–103.
14. van der Gaag M., van der Velde G., Wijnhoven S. et al. Salinity as a barrier for ship hull-related dispersal and invasiveness of dreissenid and mytilid bivalves // Mar. Biol. 2016. V. 163: 147.
<https://doi.org/10.1007/s00227-016-2926-7>
15. Mellina E., Rasmussen J.B. Patterns in the distribution and abundance of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in rivers and lakes in relation to substrate and other physicochemical factors // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. V. 51. № 5. P. 1024–1036.
<https://doi.org/10.1139/f94-102>
16. Strayer D.L., Smith L.C. Distribution of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in estuaries and brackish waters // Zebra mussels: Biology, impacts, and control. Eds. Nalepa T.F. and Schloesser D.W. Lewis Publishers, CRC Press, Boca Raton, Florida, 1993. P. 715–727.
17. Walton W.C. Occurrence of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the oligohaline Hudson River, New York // Estuaries. 1996. V. 19. № 3. P. 612–618.
<https://doi.org/10.2307/1352521>
18. Berezina N.A. Tolerance of freshwater invertebrates to changes in water salinity // Russ. J. Ecol. 2003. V. 34. P. 261–266.
<https://doi.org/10.1023/A:1024597832095>
19. Orlova M., Khlebovich V.V., Komendantov A.Y. Potential euryhalinity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andr.) // Russ. J. Aquat. Ecol. 1998. № 7. P. 17–28.
20. Мартемьянов В.И. Механизмы регуляции клеточного объема эритроцитов карпа *Cyprinus carpio* (Cyprinidae) при повышении осмотической концентрации плазмы крови у рыб в зоне критической солености // Вопр. ихтиол. 2017. Т. 57. № 2. С. 223–229. [Martemyanov V.I. Mechanisms of regulation of erythrocyte volume in common carp *Cyprinus carpio* (Cyprinidae) at increase in the osmotic concentration of blood plasma within the zone of critical water salinity // J. Ichthyol. 2017. V. 57. № 2. P. 306–312. <https://doi.org/10.1134/S0032945217020114>
<https://doi.org/10.7868/S004287521702014X>
21. 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 солености среды // Росс. журн. биол. инвазий. 2012. № 1. С. 46–57. [Martemyanov V.I., Borisovskaya E.V. Indices of salt and water metabolism in tubenose goby *Proterorhinus marmoratus* Pallas, introduced into Rybinsk reservoir, and in indigenus carp *Cyprinus carpio* L. depending on environmental salinity // Russ. J. Biol. Invasions. 2012. V. 3. № 2. P. 110–117. <https://doi.org/10.1134/S2075111712020075>
<https://doi.org/10.13140/2.1.2316.5442>
22. Martemyanov V.I., Poddubnaya N.Y. Volume regulation of muscle cells in the carp *Cyprinus carpio* in response to hypernatremia // Bratisl. Med. J. 2019. V. 120. № 1. P. 52–57.
https://doi.org/10.4149/BLL_2019_008
23. Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 236 с.
24. Somero G.N. Protons, osmolytes, and fitness of internal milieu for protein function // Am. J. Physiol. 1986.

- V. 251. № 2. R197–R213.
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.1986.251.2.R197>
25. *Проссер Л.* Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1977. Т. 1. 608 с.
26. *Мартемьянов В.И.* Оценка статуса рыб по отношению к солёности среды на основе типов осмотической и ионной регуляции // Труды Зоол. ин-та РАН. Приложение № 3. 2013. С. 175–181.
27. *Мартемьянов В.И.* Стресс как источник ошибок при эколого-физиологических и биохимических исследованиях рыб // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск: ИБВВ РАН, 1982. С. 124–134.
28. *Martemyanov V.I.* The dynamics of the sodium, potassium, calcium, magnesium contents in the fresh water mollusc zebra mussel *Dreissena polymorpha* during stress // J. Evol. Biochem. Physiol. 2000. V. 36. № 1. P. 41–46.
<https://doi.org/10.1007/BF02890664>
29. *Виноградов Г.А., Мартемьянов В.И., Щеглова Н.Б.* Влияние экологических факторов на показатели водно-солевого обмена дрейссены *Dreissena polymorpha*. Эффект изменения температуры воды // Биология внутренних вод. 2004. № 1. С. 48–52.
30. *Dietz T.H., Lessard D., Silverman H., Lynn J.W.* Osmoregulation in *Dreissena polymorpha*: the importance of Na, Cl, K, and particularly Mg // Biol. Bull. 1994. V. 187. P. 76–83.
<https://doi.org/10.2307/1542167>
31. *Wilcox S., Dietz T.* Potassium transport in the freshwater bivalve *Dreissena polymorpha* // J. Exp. Biol. 1995. V. 198. P. 861–868.
<https://doi.org/10.1242/jeb.198.4.861>