

УДК 591.3:597.556

ВЛИЯНИЕ КОЛЕБАНИЙ pH НА ЭМБРИОНАЛЬНО-ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ ЩУКИ *Esox lucius*

© 2009 г. В. А. Кузнецов¹, А. С. Константинов², С. В. Лукиянов¹

¹Мордовский государственный университет, Саранск

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Показано, что колебания концентрации ионов водорода в воде, не выходящие за пределы экологической нормы, оказывают благоприятное воздействие на эмбрионально-личиночное развитие *Esox lucius*. Установлено, что в оптимальных переменных режимах pH происходит ускорение роста и развития, повышается выживаемость эмбрионов и личинок, особенно в критические периоды развития, наблюдается более дружный рост. Сделан вывод, что учитывая высокую гибель рыб и других пойкилотермных организмов в раннем онтогенезе, оптимизация условий их культивирования в переменных гидрион-режимах может быть одним из основных условий повышения эффективности искусственного воспроизводства.

Любой живой организм на протяжении жизненного цикла в разные периоды и этапы развития находится в тесном взаимодействии с окружающей его средой обитания. В местах естественных нерестилищ многих видов рыб развитие икры и последующее личиночное развитие протекает в условиях постоянного изменения температуры, pH, освещенности и других факторов среды. При инкубации икры и личинок рыб рекомендуются постоянные оптимальные параметры среды, что не соответствует природным условиям, где наблюдаются суточные и сезонные колебания абиотических факторов.

В ряде исследований отмечено положительное влияние колебания температуры на развитие и выживаемость эмбрионов рыб. В условиях переменных температур наблюдалось ускорение развития и повышение выживаемости эмбрионов тайменя *Hucho hucho* [32] и ряпушки *Coregonus albula* [34]. Суточные перепады температуры оказали стимулирующее влияние на скорость развития личинок карповых и сиговых рыб и повысили их выживаемость [24, 33]. При изучении эмбрионально-личиночного развития вьюна *Misgurnus fossilis* в условиях колебания температур Зданович с соавт. [9] показали, что при колебаниях температуры, не выходящей за пределы экологического оптимума, происходит увеличение длины тела предличинок, повышается выживаемость эмбрионов и личинок на разных стадиях развития, уменьшается частота встречаемости аномальных эмбрионов и наблюдается более дружное вылупление предличинок.

Периодические колебания pH оптимизируют личиночное развитие земноводных. При небольших ежесуточных перепадах концентрации ионов водорода в воде наблюдается ускорение личиноч-

ного развития и роста земноводных, повышается их выживаемость, уменьшается вариабельность линейно-весовых размеров [16, 20, 21]. В условиях колебаний pH отмечается ускорение роста, оптимизация энергетики и улучшение физиологического состояния молоди рыб [13–15].

Исследование влияний колебаний факторов среды на эмбрионально-личиночное развитие рыб имеет не только теоретическое, но и важное прикладное значение для повышения эффективности их искусственного воспроизводства. Оптимизация условий инкубации икры позволит увеличить выход продукции и повысить качество рыбопосадочного материала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования эмбрионально-личиночного развития рыб проводили на *Esox lucius* L. (Teleostei, Esociformes, Esocidae). Выбор объекта исследования обусловлен длительностью эмбрионально-личиночного развития этого вида, который составляет при нерестовых температурах (10°C) 36 суток. Производителей щуки отлавливали в оз. Затон и Длинное Симкинского лесничества Б.-Березниковского района Республики Мордовии в нерестовой период и доставляли в лабораторию, где в тот же день проводили осеменение икры. В каждой серии опытов использовали половые продукты от одной пары производителей.

Икру инкубировали в чашках Петри при постоянной температуре в $10.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$. Каждый вариант опытов проводили в двух-трехкратной повторности. В каждую чашку Петри помещали по 100 икринок, находящихся на этапе оплодотворения с развившимся перивителлиновым пространством и четко выраженным плазменным бугор-

ком на анимальном полюсе. В процессе инкубации постоянно отбирали погибшую икру и периодически на не менее чем 20 икринках отмечали этапы эмбрионального развития. После выклева личинки переносили в термостатированные бьюксы, где и проводили дальнейшие исследования личиночного развития. Линейные размеры предличинок измеряли через каждые 2–3 дня. Температура воды поддерживалась на уровне 10.0°C. При этой температуре наблюдается лучшая выживаемость зародышей, наибольшая длина и масса тела и наименьшие размеры желтка при выклеве [25, 29, 36].

На ранних стадиях (от дробления до начала сомитогенеза) наблюдения проводили под микроскопом МБА-1 (увеличение 7×8), с начала сомитогенеза до перехода на активное питание – при помощи бинокля МБС-2 с окуляр-микрометром при увеличении $2 \times$ или $4 \times$. Для определения этапов развития *Esox lucius* L. использовали периодизацию эмбрионально-личиночного развития, разработанную Городиловым [4]. На разных стадиях развития также оценивали выживаемость зародышей и предличинок, скорость развития и число аномальных эмбрионов.

Кроме абсолютных показателей скорости эмбрионально-личиночного развития щуки использовали относительные единицы: τ_0 – тау-ноль [5] и τ_s – тау-сомит-интервал [3]. Определение τ_0 при различных константных pH проводили в серии предварительных экспериментов на 10 партиях икры, полученных от разных производителей. После осеменения брали 20 оплодотворенных икринок и до этапа 4–6 борозды дробления непрерывно с интервалом $0.02\text{--}0.05 \tau_0$ наблюдали за их развитием под микроскопом МБА-1. Фиксировали интервалы между появлением борозд последующих делений дробления у трех-четырех продвинутых икринок. Расчет τ_0 проводили по формуле, предложенной Рудневой [26]:

$$\tau_0 = (И2 - И4)/2,$$

где И2 и И4 – интервал между появлением борозд 2–4 делений (в мин). Тау-сомит-интервал (τ_s) определяли непосредственно в период инкубации икринок в различных постоянных и переменных гидрион-режимах по методике, описанной Городиловым [4].

Исследования эмбрионально-личиночного развития щуки проводили при постоянных значениях концентрации ионов водорода от 6.0 до 9.0 ед. (толерантный диапазон большинства гидробионтов) с градацией 0.5 ед., а также в переменных гидрион-режимах 6.0–9.0, 6.5–8.5 и 7.0–8.0 ед. Смена альтернирующей концентрации ионов водорода в воде осуществлялась одномоментно два раза в сутки. Во избежание эффекта вмешательства сходная операция производилась и в постоян-

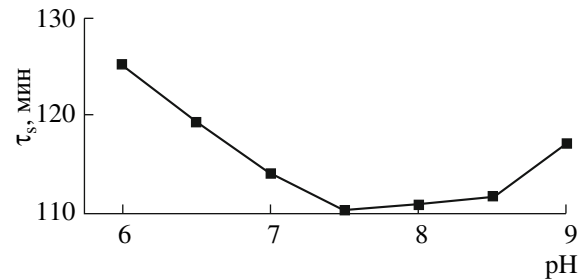


Рис. 1. Зависимость времени образования одной пары сомитов τ_s от pH инкубации у *Esox lucius*.

ных pH-режимах. За контроль принимали значение концентрации ионов водорода 7.5 ед., которая отмечалась в местах естественных нерестилищ (среднесуточная) и при которой наблюдалось наиболее благоприятное развитие икринок и предличинок щуки. Необходимый уровень pH воды создавали добавлением определенного количества растворов H_2SO_4 и $NaOH$. Измерения концентрации ионов водорода в воде осуществляли pH-метром “pH-340” с точностью 0.05 ед.

Статистическая обработка цифрового материала проведена при помощи компьютерной программы Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Как показали результаты наших исследований, продолжительность одного цикла первых синхронных делений дробления (τ_0) в пределах толерантного диапазона исследованного фактора (6.0–9.0) не проявляла гидрионзависимость. До стадий 32–64 бластомера во всех исследованных режимах pH дробление происходило синхронно, и разница появления последовательных борозд дробления не превышала интервала между наблюдениями, т.е. находилась в пределах точности метода наблюдений. Влияние концентрации ионов водорода в воде на эмбриональное развитие щуки начало проявляться после этапа бластуляции с началом эпиболлии.

Как следствие, скорость прироста числа пар сомитов в период сегментации осевого комплекса имела четко выраженную гидрионзависимость (рис. 1). Наибольший темп образования пар сомитов отмечался при концентрации ионов водорода 7.5 ед. Отклонение pH на 0.5 ед. как в сторону повышения, так и в сторону понижения достоверно не влияло на исследуемый показатель. Дальнейшее подкисление или подщелачивание воды снижало скорость сомитогенеза эмбрионов щуки, и при 6.0 и 9.0 ед. τ_s был выше соответственно в 1.13 и 1.06 раза по сравнению с таковым у зародышей, культивировавшихся при pH 7.5.

В результате инкубирования зародышей щуки при различной постоянной концентрации ионов

Таблица 1. Продолжительность некоторых стадий развития щуки, выраженная в часах и в эквивалентах τ_0 и τ_s , при различных значениях pH

pH	Продолжительность развития от осеменения до стадии									
	2 пары сомитов		43 пары сомитов		56 пар сомитов		начало вылупления		конец вылупления	
	час	$\tau_0 + \tau_s$	час	$\tau_0 + \tau_s$	час	$\tau_0 + \tau_s$	час	$\tau_0 + \tau_s$	час	$\tau_0 + \tau_s$
6.0	74.0 ± 0.3	12.0 + 26.8	157.6 ± 0.8**	12.0 + 66.9	191.6 ± 0.8***	12.0 + 83.2	—	—	—	—
6.5	73.4 ± 0.2	12.0 + 27.8	153.0 ± 0.5*	12.0 + 67.9	182.3 ± 0.9*	12.0 + 82.6	319.1 ± 1.2***	12.0 + 151.4	359.5 ± 1.4**	12.0 + 171.7
7.0	72.4 ± 0.2	12.0 + 29.4	148.1 ± 0.5	12.0 + 68.4	173.8 ± 0.8	12.0 + 81.9	307.4 ± 1.1**	12.0 + 152.1	343.7 ± 1.4*	12.0 + 171.5
7.5	72.2 ± 0.2	12.0 + 29.4	144.8 ± 0.4	12.0 + 68.9	170.7 ± 0.8	12.0 + 83.0	290.5 ± 0.9	12.0 + 148.1	331.6 ± 1.2	12.0 + 170.4
8.0	72.3 ± 0.2	12.0 + 29.3	146.2 ± 0.5	12.0 + 69.3	171.7 ± 0.8	12.0 + 83.1	292.6 ± 1.1	12.0 + 148.5	335.5 ± 1.2	12.0 + 171.7
8.5	72.4 ± 0.2	12.0 + 29.2	146.9 ± 0.4	12.0 + 69.2	172.4 ± 0.9	12.0 + 82.9	295.4 ± 1.1	12.0 + 149.0	339.9 ± 1.0	12.0 + 172.9
9.0	73.9 ± 0.3	12.0 + 28.6	152.1 ± 0.5*	12.0 + 68.6	180.8 ± 0.8*	12.0 + 83.3	310.7 ± 1.1**	12.0 + 148.9	356.0 ± 1.4**	12.0 + 172.0

Примечание. Разница статистически достоверна при * – $P < 0.05$, ** – $P < 0.01$, *** – $P < 0.001$.

водорода в воде получено, что оптимальной зоной для их развития является уровень pH от 7.0 до 8.5 (табл. 1). Разница в темпе развития икринок в пределах этого диапазона практически не наблюдалась (статистически недостоверна), хотя чуть быстрее зародыши развивались при pH 7.5. Смещение показателя ионов водорода до 6.5 и ниже, а также до 9.0 статистически достоверно ($P < 0.05$) снизило скорость эмбрионального развития щуки. Не совсем понятна гибель икринок в период вылупления при pH 6.0, так как вид является наиболее устойчивым к кислотному загрязнению (может жить при 4.75) и на нерест заходит даже в болота. До периода вылупления икринки развивались вполне нормально, хотя наблюдалась большая гибель и аномалии развития, по сравнению с другими режимами.

Таким образом, наибольшая скорость развития и лучшая выживаемость икры щуки наблюдалась при концентрации ионов водорода 7.5 ед. Кроме того, наши исследования гидрион-режима (pH) в местах естественных нерестилищ вида, показали, что вода здесь имела слабощелочную реакцию и среднесуточные значения фактора почти полностью совпали с постоянной оптимальной для эмбрионального развития исследованного вида величиной pH [19, 21]. В связи с этим в опытах, где исследовали особенности эмбрионального развития *Esox lucius* L. при колебаниях концентрации ионов водорода за оптимум принимали pH 7.5.

Как видно из табл. 2, периодическое изменение pH среды инкубации эмбрионов щуки оказало положительное влияние на их развитие. Наи-

более благоприятными оказались колебания фактора в пределах 2 единиц около константного оптимума, где темп эмбрионального развития возрос в 1.24 раза, по сравнению с таковым при постоянной оптимальной концентрации ионов водорода в воде ($P < 0.001$). Выклев зародышей в этом переменном гидрион-режиме произошел раньше на 2.5 суток, чем при pH 7.5.

При меньшей амплитуде колебаний фактора (7.0–8.0) также наблюдался эффект ускорения развития эмбрионов, однако степень его проявления была чуть меньшей по сравнению с предыдущим режимом ($P < 0.01$, 0.001). Как отмечалось ранее, в условиях постоянной концентрации ионов водорода 6.0 ед. наблюдалась полная гибель икринок в период выклева. В то же время в переменном гидрион-режиме (pH 6.0–9.0) зародыши развивались вполне нормально и даже вышли из оболочек раньше, чем в условиях постоянного оптимума. Более дружное вылупление предличинки из оболочек отмечено во всех переменных гидрион-режимах.

Повышение скорости эмбриогенеза возможно на фоне резкого снижения выживаемости зародышей, а также увеличения аномалий развития, что, например, наблюдается при высоких температурах. Наши данные показывают, что более высокий темп развития щуки в оптимальных переменных гидрион-режимах сопровождается снижением смертности в эмбриональный период. Так, при колебаниях pH в пределах 6.5–8.5 выживаемость икры оказалась в 1.6 раза выше ($P < 0.001$), чем при постоянном оптимальном

Таблица 2. Темп эмбрионального развития *Esox lucius* L. при постоянном оптимальном pH 7.5 и при переменных гидрион-режимах (12 : 12)

Стадия	Стадии развития	Продолжительность инкубации после оплодотворения в гидрион-режимах							
		pH 7.5		pH 7.0–8.0		pH 6.5–8.5		pH 6.0–9.0	
		час	$\tau_0 + \tau_s$	час	$\tau_0 + \tau_s$	час	$\tau_0 + \tau_s$	час	$\tau_0 + \tau_s$
I	Подготовка к дроблению	00.0	–	00.0	–	00.0	–	00.0	–
II	Дробление	03.0	2.0 + 0.0	03.0	2.0 + 0.0	03.0	2.0 + 0.0	03.0	2.0 + 0.0
III	Бластула	18.0	12.0 + 0.0	18.0	12.0 + 0.0	18.0	12.0 + 0.0	18.0	12.0 + 0.0
IV	Гаструла	35.0	12.0 + 9.0	35.0	12.0 + 9.0	35.0	12.0 + 9.0	35.0	12.0 + 9.0
V	Начало сомитогенеза (2–3 пары сомитов)	72.2 ± 0.2	12.0 + 29.4	66.3 ± 0.2***	12.0 + 30.0	64.2 ± 0.2***	12.0 + 29.6	73.0 ± 0.3	12.0 + 30.2
VI	Формирование 1-ой жаберной дуги (27 пар сомитов)	117.6 ± 0.3	12.0 + 54.1	106.3 ± 0.3***	12.0 + 54.9	104.0 ± 0.3***	12.0 + 55.1	118.5 ± 0.3	12.0 + 55.1
VII	Пигментация глаз (43 пары сомитов)	144.8 ± 0.4	12.0 + 68.9	128.2 ± 0.4***	12.0 + 68.6	124.9 ± 0.4***	12.0 + 68.5	145.6 ± 0.3	12.0 + 70.0
VIII	Формирование зачатков грудных плавников (56 пар сомитов)	170.7 ± 0.8	12.0 + 83.0	150.7 ± 0.6***	12.0 + 82.6	145.9 ± 0.5***	12.0 + 81.9	168.4 ± 0.6	12.0 + 82.5
IX	Предвыупление	200.0 ± 1.4	12.0 + 98.9	177.3 ± 0.5**	12.0 + 99.2	171.3 ± 0.5***	12.0 + 98.2	198.0 ± 0.7	12.0 + 98.7
X	Начало выупления	290.5 ± 0.9	12.0 + 148.1	249.2 ± 0.6***	12.0 + 138.1	243.3 ± 0.7***	12.0 + 144.4	287.9 ± 0.9	12.0 + 148.0
XI	Массовое выупление	311.8 ± 1.0	12.0 + 159.7	266.3 ± 0.9***	12.0 + 154.7	260.3 ± 0.9***	12.0 + 155.3	304.3 ± 1.8	12.0 + 157.0
XII	Конец выупления	331.6 ± 1.2	12.0 + 170.4	277.0 ± 1.2***	12.0 + 161.3	266.5 ± 0.9***	12.0 + 159.3	324.5 ± 1.1	12.0 + 168.1

Примечание. Разница статистически достоверна при: ** – $P < 0.01$, *** – $P < 0.001$.

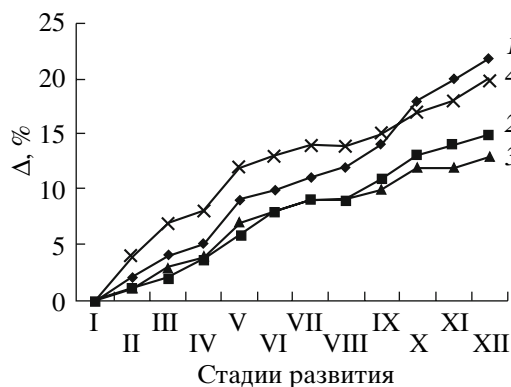


Рис. 2. Смертность икры *Esox lucius* (Δ , %) на разных стадиях эмбриогенеза при постоянном pH и при переменных гидрион-режимах (стадии развития соответствуют таковым в табл. 2); pH 7.5 (1), 7.0–8.0 (2), 6.5–8.5 (3), 6.0–9.0 (4).

значении фактора (рис. 2). Еще большая разница этого показателя отмечалась в сравнении с постоянными уровнями концентрации ионов водорода в 6.5 и 8.5 ед. соответственно в 2.1 и 1.7 раза. Близкий уровень выживаемости эмбрионов был в диапазоне изменений фактора 7.0–8.0 ед. Периодическое отклонение pH от 6.0 до 9.0 ед. в начале развития икринок приводило к их значительной гибели, но на более поздних стадиях развития смертность уменьшилась, и к моменту выклева отход здесь в среднем оказался ниже, чем при константном оптимуме.

Что касается аномалий развития, то, как в стабильных оптимальных условиях концентрации ионов водорода в воде, так и в переменных гидрион-режимах частота встречаемости эмбрионов с различными уродствами была незначительна. Только при pH 6.0 наблюдались зародыши с укороченными и искривленными осевыми структурами, водянкой перикарда и другими менее серьезными нарушениями.

Оптимальной зоной для роста и развития предличинки являлись значения pH в пределах 7.0–8.5. Как и при эмбриональном развитии вида, разница в скорости роста подопытных особей в этом диапазоне фактора достоверно не проявлялась, хотя чуть лучше они росли при pH 7.5. Лишь при крайних значениях показателя ионов водорода в воде – 6.5 и 9.0 ед. наблюдалось ингибирование ($P < 0.01$) роста и развития предличинки (рис. 3).

Инкубирование предличинки щуки в переменных гидрион-режимах вызвало эффект ускорения их роста и развития (табл. 3). При этом в отличие от эмбрионального развития, наиболее положительное действие колебаний условий выращивания отмечалось при изменении концентрации ионов водорода в пределах 7.0–8.0 ед. По сравнению с постоянным оптимальным уровнем

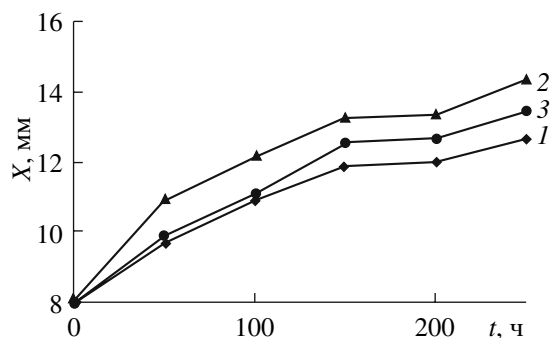


Рис. 3. Скорость роста предличинки *Esox lucius* при различных значениях pH: 6.5 (1), 7.5 (2), 9 (3); X – длина тела, t – время от вылупления.

pH предличинки росли лучше в 1.09 раза, а развитие ускорилося в 1.18 раза ($P < 0.001$). При увеличении диапазона колебаний фактора до 2.0 ед. вокруг постоянного оптимума отмеченный эффект сохранялся, но проявлялся в меньшей степени ($P < 0.01, 0.001$).

Сужение оптимального диапазона изменений концентрации ионов водорода по мере эмбрионально-личиночного развития, по-видимому, связано с тем, что эмбрионы защищены оболочкой, которая обладает селективной проницаемостью. По мере выхода из оболочек предличинки более чутко реагируют на изменения химизма среды, в том числе и на повышение, или, наоборот, понижение концентрации ионов водорода в воде. Расширение перепадов фактора до 6.0–9.0 ед. практически не оказывало влияния на скорость личиночного развития щуки. Как время наступления очередных стадий развития, так и линейные размеры предличинки оказались практически одинаковыми с таковыми из стационарного оптимума.

Более высокий темп личиночного развития и линейного роста в оптимальных переменных гидрион-режимах сопровождался повышением выживаемости подопытных особей. Известно, что при развитии рыб и других гидрионтонов наблюдаются критические стадии, когда происходит значительная гибель особей. Например, большой отход икры наблюдается при оплодотворении. Еще более чувствительны стадии гаструляции и выклева, когда элиминация может достигать 40%. Как видно из табл. 3, отход предличинки в инкубационный период был наименьшим при колебаниях pH в диапазоне 7.0–8.0. По сравнению с контрольной группой этот показатель снизился на 12% ($P < 0.001$).

В других переменных гидрион-режимах рассматриваемый показатель также превышал таковой в условиях константной оптимальной концентрации ионов водорода. В благоприятных гидрион-режимах существенно снижается и вариабельность линейных размеров предличинки. Так, при посто-

Таблица 3. Рост и развитие предличинок *Esox lucius* L. при оптимальном значении pH 7.5 и при переменных гидрион-режимах

Стадии развития	pH	a, %	Время развития от оплодотворения		$\bar{X} \pm s_x$, мм	C_v
			час	τ_n/τ_0		
Выупление	7.5	78	331.6 ± 1.2	180.3	8.09 ± 0.01	0.25
	7.0–8.0	85	$277.0 \pm 1.2^{***}$	172.6	$8.14 \pm 0.01^*$	0.25
	6.5–8.5	87	$266.5 \pm 0.9^{***}$	170.8	$8.16 \pm 0.01^*$	0.25
	6.0–9.0	80	324.5 ± 1.1	178.0	8.09 ± 0.01	0.37
Закладка жаберных лепестков с капиллярами	7.5	76	366.9 ± 0.7	199.4	10.89 ± 0.03	2.66
	7.0–8.0	83	$301.7 \pm 0.6^{***}$	188.0	$11.50 \pm 0.03^*$	2.26
	6.5–8.5	82	$308.2 \pm 0.6^{***}$	197.6	11.13 ± 0.03	2.52
	6.0–9.0	74	369.5 ± 0.7	202.5	10.79 ± 0.03	2.32
Рост жаберных лепестков	7.5	74	442.3 ± 0.7	240.4	12.20 ± 0.03	2.43
	7.0–8.0	81	$364.1 \pm 0.6^{***}$	226.9	$13.01 \pm 0.03^*$	2.15
	6.5–8.5	82	$370.9 \pm 0.6^{***}$	237.8	12.53 ± 0.03	2.25
	6.0–9.0	73	444.3 ± 0.7	243.7	11.90 ± 0.03	2.86
Закладка дорзального и анального плавников	7.5	70	479.3 ± 0.8	260.5	13.29 ± 0.03	2.11
	7.0–8.0	79	$397.9 \pm 0.6^{***}$	236.7	$14.29 \pm 0.02^{**}$	1.36
	6.5–8.5	78	$405.2 \pm 0.6^{***}$	259.7	$14.02 \pm 0.03^*$	1.94
	6.0–9.0	69	480.9 ± 0.7	263.8	13.10 ± 0.03	2.02
Закладка брюшных плавников	7.5	67	501.2 ± 0.9	272.4	13.41 ± 0.03	1.72
	7.0–8.0	77	$418.2 \pm 0.8^{***}$	260.6	$14.47 \pm 0.02^{***}$	1.17
	6.5–8.5	76	$426.5 \pm 0.8^{***}$	273.4	$14.19 \pm 0.03^*$	1.69
	6.0–9.0	68	504.7 ± 0.9	276.9	13.24 ± 0.03	1.89
Рост брюшных плавников	7.5	65	580.3 ± 1.0	315.4	14.38 ± 0.04	1.95
	7.0–8.0	77	$490.3 \pm 0.8^{***}$	305.5	$15.69 \pm 0.03^{***}$	1.78
	6.5–8.5	73	$494.1 \pm 0.8^{***}$	316.7	$15.35 \pm 0.04^*$	1.93
	6.0–9.0	66	589.6 ± 0.9	323.5	14.10 ± 0.04	2.12

Примечание. Разница статистически достоверна при: * – $P < 0.05$, ** – $P < 0.01$, *** – $P < 0.001$; a – выживаемость, $\bar{X} \pm s_x$ – длина тела, C_v – коэффициент вариации.

янной концентрации ионов водорода в воде (7.5) коэффициент вариации длины тела предличинок оказался в 1.10 раза выше, чем при колебаниях pH в пределах одной единицы вокруг постоянного оптимума. Более дружный рост предличинок свидетельствует об улучшении условий культивирования при колебаниях концентрации ионов водорода в воде.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты наших исследований показывают, что τ_0 может служить надежным эквивалентом длительности стадий эмбриогенеза, поскольку этот показатель в пределах толерантного диапазона исследованного фактора не зависит от уровня концентрации ионов водорода в воде. Подтверждением относительной независимости τ_0 от уровня pH в пределах толерантного диапазона

может служить и положение, выдвинутое Детлаф [6]: “ядерный цикл характеризуется рядом общих всем им особенностей: ядра делятся в течение нескольких циклов синхронно и с максимальной скоростью” (С. 45). Поэтому при использовании τ_0 в качестве “эталонного времени” для измерения относительной продолжительности периода дробления в переменных гидрион-режимах, мы принимали значение показателя при температуре 10°C (~90 мин).

Другой эквивалент длительности стадий эмбриогенеза – τ_s , как показано выше, проявлял четкую гидрионзависимость, что, учитывая неустойчивость среды культивирования (pH), безусловно, приводило к неравномерности скорости вычленения сомитов. Однако считаем вполне допустимым использование этого показателя в качестве “эталона” в экспериментах при колебаниях факторов среды. Так, согласно методике Горо-

Таблица 4. Длительность интервала τ_s (мин) разных партий икры щуки (I–III) при переменных гидрион-режимах

pH	I	II	III	τ_s , мин
7.5	110.02	112.03	109.10	110.38 ± 0.87
7.0–8.0	93.40	96.20	99.30	$96.30 \pm 1.70^{**}$
6.5–8.5	91.20	94.30	95.30	$93.60 \pm 1.23^{***}$
6.0–9.0	106.40	112.10	109.60	109.37 ± 1.65

Примечание. Разница статистически достоверна при: $^{**} - P < 0.01$, $^{***} - P < 0.001$; τ_s – среднее значение.

дилова [4], определение интервала τ_s мы проводили на разных партиях икры в период равномерного сомитогенеза от 2–3 до 55–57 пар сомитов. В связи с этим за этот период длительность междусомитного интервала усредняется, и его отличия в каждом из повторных опытов оказались незначительны (табл. 4), что дает право использовать его в качестве “эталонного времени” путем сопоставления с длительностью стадий эмбриогенеза после гастрюляции.

Полученные нами результаты укладываются в общую схему представлений о влиянии колебаний факторов среды на развитие пойкилотермных животных. Ряд исследователей отметили, что при колеблющихся температурах происходит ускорение развития насекомых по сравнению с константными оптимальными температурами [22, 30, 35]. Положительное влияние колебаний температуры и других факторов среды установлено и для различных групп беспозвоночных гидробионтов: инфузорий [7, 8], ракообразных [2, 23] и коловраток [18, 31]. В условиях колебаний температуры, pH, солености, освещенности, содержания кислорода в воде значительно ускоряется рост, оптимизируется энергетика, улучшается физиологическое состояние рыб и некоторых беспозвоночных гидробионтов [2, 10, 11, 17, 27, 30]. При этом отмеченные эффекты наблюдаются при воздействии разных по своей природе экологических факторов, что указывает на неспецифический характер ответной реакции организма. Таким образом, можно предположить, что любые колебания факторов среды в пределах экологической нормы вида оказывают благоприятное воздействие на организмы, и именно изменчивость среды в определенных пределах является для них экологически оптимальным [12].

Колебания параметров среды вызывают ответную реакцию организма, протекающую по схеме “общего адаптационного синдрома”, который в данном случае не ухудшает, а, наоборот, улучшает физиологическое состояние организма. Как известно, Селье [28] различал две формы “общего адаптационного синдрома” – эустресс и дистресс (соответственно положительное и негативное влияние на организм физиологических на-

пряжений). Небольшие периодические отклонения экологических факторов, вызывающие положительный, или “физиологический”, стресс [1], требуют от организма дополнительной работы, которая приводит к перестройке метаболизма и за счет гиперкомпенсации энергетических затрат смещает его в сторону усиления анаболизма. Это, в свою очередь, ведет к ускорению роста и развития, к повышению устойчивости организма к действию неблагоприятных факторов и увеличению выживаемости. Именно в этом плане возможна трактовка результатов наших исследований и литературных данных, касающихся влияния колебания факторов среды на живые организмы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ариавский И.А.* Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития. М.: Наука, 1982. 270 с.
2. *Галковская Г.А., Сущенко Л.М.* Рост водных животных при переменных температурах. Минск: Наука и техника, 1978. 128 с.
3. *Городилов Ю.Н.* // Докл. АН СССР. 1980. Т. 251. № 2. С. 469.
4. *Городилов Ю.Н.* // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1985. Вып. 235. С. 31.
5. *Детлаф Т.А., Детлаф А.А.* // Докл. АН СССР. 1960. Т. 134. С. 199.
6. *Детлаф Т.А.* Температурно-временные закономерности развития пойкилотермных животных. М.: Наука, 2001. 211 с.
7. *Заар Э.И.* // Цитология. 1969. Т. 11. № 6. С. 778.
8. *Заар Э.И., Тополовский В.А.* // Проблемы космической биологии. М.: Наука. 1976. Т. 32. С. 126.
9. *Зданович В.В., Аверьянова О.В., Пушкар В.Я.* // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 2001. № 2. С. 41.
10. *Константинов А.С.* // Вести МГУ. 1988. Сер. 16. С. 3.
11. *Константинов А.С.* // Изв. РАН. Сер. биол. 1993. Вып. 1. С. 55.
12. *Константинов А.С.* // Тез. докл. I Конгресса ихтиологов России. М.: Изд-во ВНИРО, 1997. С. 221.
13. *Константинов А.С., Вечканов В.С., Кузнецов В.А.* // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. № 1. С. 120.
14. *Константинов А.С., Вечканов В.С., Кузнецов В.А.* // Вопросы ихтиологии. 1998. Т. 38. № 4. С. 530.
15. *Константинов А.С., Вечканов В.С., Кузнецов В.А.* // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1995. № 4. С. 28.
16. *Константинов А.С., Вечканов В.С., Кузнецов В.А., Ручин А.Б.* // Докл. АН. 2000. Т. 371. № 4. С. 559.
17. *Константинов А.С., Мартынова В.В.* // Вопросы ихтиологии. 1990. Т. 30. Вып. 6. С. 1004.
18. *Константинов А.С., Тагирова Н.А., Степаненко В.М., Соловьева Е.А.* // Гидробиол. журн. 1995. № 6. С. 25.

19. Кузнецов В.А., Вечканов В.С., Демидов М.В. // Мордов. ун-т. Саранск. 1993. 8 с. / Деп. в ВИНТИ. 17.06.93. № 9–292.
20. Кузнецов В.А., Лобачев Е.А. // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 5. С. 611.
21. Кузнецов В.А., Ручин А.Б. // Зоол. журн. 2001. Т. 80. № 10. С. 1246.
22. Лозина-Лозинский Л.К. Экология хлопковой совки. Опыт экологической монографии вида. Л.: Естественно-научный институт им. П.Ф. Лесгафта, 1941. 750 с.
23. Митянина И.Ф. Рост и развитие дафний и колостраток в онтогенезе и последовательных партеногенетических генерациях в зависимости от температуры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1983. 24 с.
24. Продан С.Е. // Воспроизводство и выращивание рыб в водоемах Молдовы. Кишинев, 1991. С. 80.
25. Резниченко П.Н., Котляревская Н.В., Гулидов М.В. // Морфо-экологический анализ развития рыб. М., 1967. С. 200.
26. Руднева Т.Б. // Онтогенез. 1972. Т. 6. № 3. С. 622.
27. Ручин А.Б. Влияние астатичности светового фактора на рост и энергетику молоди рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск: Изд-во Мордовск. ун-та, 2000. 22 с.
28. Селье Г. Стресс без дистресса. М.: Прогресс, 1982. 122 с.
29. Bonislawski M., Winnicki A. // Acta. Sci. Pol. Pisc. 2003. 1. № 2. P. 5.
30. Hagstrum D.W., Hagstrum W.R. // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1970. V. 63. P. 1385.
31. Halbach U. // Effect of Temperature on Ectothermic Organisms. Berlin. 1973. P. 120.
32. Kokurewicz B., Witkowski A., Kowalewski M. // Zool. Pol. 1988. № 1–4. P. 79.
33. Korwin-Kossakowski M., Jezierska B. // Zool. Pol. 1984. 31. № 1–4. P. 43.
34. Luczynski M. // Hydrobiologia. 1985. 121. № 1. P. 51.
35. Parker J.R. // Bull. Univ. Mont. Agr. Exptl. Sta. 1930. № 223. P. 1.
36. Swift D.R. // Nature. 1965. 206. P. 498.

The Influence of pH Fluctuations on Embryonal and Larval Development of the Pike *Exos lucius*

V. A. Kuznetsov¹, A. S. Konstantinov², S. V. Lukiyanov¹

¹Mordovian State University, Saransk, Russia

²Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

The fluctuation in the concentration of hydrogen ions in water, not being scope of the ecological rate, is shown to have a favorite effect on the embryonal and larval development of pikes *Exos lucius*. Under the optimal variable pH conditions, the growth and development of larvae accelerates, and the survival of embryos and larvae increases, in critical developmental periods, in particular. Considering the high mortality of fish and other poikilothermal organisms at the early stage of ontogenesis, optimization of their cultivations under variable pH contents may be one of the main conditions for raising the efficiency of artificial reproduction.