

✓  
АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ  
ЖИВОТНЫХ имени А. Н. СЕВЕРЦОВА

---

*A 22947.*

*На правах рукописи*

**М. В. ГУЛНДОВ**

**МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ  
ЗАРОДЫШЕЙ РЫБ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ КИСЛОРОДНЫХ  
УСЛОВИЯХ ИНКУБАЦИИ**

(№ 097 — Зоология)

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научные руководители —  
доктор биологических наук Н. Н. Дислер  
и кандидат биологических наук  
П. Н. Резниченко

МОСКВА — 1970

Работы — срезка сошки

Работа выполнена в лаборатории морфологии низших позвоночных Института морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР (с 1967 г. — Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР). Директор института — доктор биологических наук профессор В. Е. Соколов. Заведующий лабораторией — доктор биологических наук Н. Н. Дислер.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук профессор С. Г. Сонин и доктор биологических наук профессор П. А. Коржув.

Ведущее предприятие — Всесоюзный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии.

Защита диссертации состоится в октябре-ноябре 1970 г. на заседании Ученого совета Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР.

Отзывы и замечания по автореферату направлять по адресу: Москва, В-71, Ленинский проспект, д. 33, ИЭМЭЖ им. А. Н. Северцова АН СССР, Ученому секретарю.

Автореферат разослан «25» августа 1970 г.

Икра рыб развивается в природе в местах, отличающихся по характеру кислородных условий. Среди рыб имеются виды, которые откладывают икру в воздушной среде, где содержание  $O_2$  постоянно и значительно выше, чем в воде (Sterba, 1955). В то же время у некоторых тропических рыб, выметывающих свою икру в п.л., зародыши в течение многих недель или даже месяцев живут при практически полном отсутствии кислорода (см. обзор литературы в работе Гулидова, 1968).

Большой теоретический и практический интерес представляет изучение морфо-физиологических особенностей зародышей рыб, откладывающих икру при различных кислородных условиях, и выяснение закономерностей их реагирования на изменение содержания кислорода в эксперименте. В теоретическом отношении эти исследования важны для расширения наших знаний о специфике развития видов, отличающихся по своей экологии, а также для углубления существующих представлений о биологически полноценном развитии рыб и выявления условий, необходимых для такого развития, в практическом отношении — для организации искусственного разведения ценных видов.

Исследования С. Г. Крыжановского и его учеников, проведенные в первом из названных направлений, привели к открытию в развитии рыб глубоких эколого-морфологических и эколого-физиологических корреляций. Было показано, например, что виды, икра которых развивается при различных кислородных условиях, существенно различаются по интенсивности и особенностям развития кровеносной системы, по характеру механизмов, регулирующих газообмен зародышей с внешней средой, по содержанию в икре каротиноидов, участвующих в процессах окислительного обмена (Крыжановский, 1933, 1949, 1956; Крыжановский, Смирнов, Соин, 1951; Крыжановский, Дилер, Смирнова, 1953; Пестова, 1954; Резниченко, 1959; Бузников, 1961; Соин, 1968 и др.).

Начало исследованиям во втором из указанных направлений было положено в конце прошлого века работами Рансона (Ransom, 1868) и Леба (Loeb, 1895). За прошедшее с тех пор время накопились многочисленные данные, характеризующие



также показатели эмбриогенеза рыб при различных кислородных условиях, как скорость развития, появление у зародышей патологических изменений, выживание (Johansen, Krogh, 1914; Stockard, 1921; Трифонова и Попов, 1937; Трифонова и Коновалов, 1937; Вернидуб, 1951; Devillers, 1953; Alderdice, Wickett, Brett, 1958; Юровицкий и Резниченко, 1960, 1963; Silver, Wargen, Doudoroff, 1963; Юровицкий, 1965; Остроумова, 1969 и др.); значительное количество работ было проведено по изучению и анализу причин изменения чувствительности к недостатку кислорода на различных стадиях развития (Трифонова, 1935, 1939; Трифонова, Вернидуб, Филиппов, 1939; Вернидуб, 1949, 1951 и др.); ценные материалы были получены по вопросу об интенсивности дыхания зародышей при различных кислородных условиях (Трифонова и Попов, 1937; Lindroth, 1942; Привольнев, 1947; Winnicki, 1968 и др.).

Как ни обогатили перечисленные экспериментальные исследования наши знания о закономерностях развития зародышей рыб при различных кислородных условиях, в этой области все еще остается ряд серьезных пробелов. Очень мало мы знаем, в частности, о тех различиях, которые имеют место в реакциях на изменение содержания кислорода у зародышей рыб разных видов и о корреляции этих различий с особенностями их экологии. Ни для одного вида не было получено данных о всем диапазоне концентраций кислорода, в пределах которого возможно развитие его икры. Практически не разработан вопрос о том, какие кислородные условия являются наиболее благоприятными для разных видов. Почти отсутствуют сведения о реакциях эмбрионов на перенасыщение воды кислородом.

В настоящей работе делается попытка подойти к разрешению поставленных вопросов на примере ряда представителей ихтиофауны средней полосы СССР.

В центре внимания автора были две задачи:

- 1) выяснить особенности эмбриогенеза рыб при изменении содержания кислорода в период инкубации в диапазоне величин содержания  $O_2$  от нижней до верхней летальной границы,
- 2) сопоставить особенности реакций на изменение содержания кислорода у видов, отличающихся по характеру кислородных условий, в которых протекает их развитие в природе.

Диссертация содержит 268 страниц текста и состоит из следующих разделов: введение, обзор литературы, материал и методы исследования, результаты исследования (описание развития 8 видов рыб при различных кислородных условиях), обсуждение, выводы, список литературы (342 названия — 172 русских, 170 иностранных). Рукопись иллюстрирована 48 таблицами и 23 рисунками.

## Материал и методы исследования

Объектами настоящей работы были 8 видов рыб: щука *Esox lucius* L., судак *Lucioperca lucioperca* L., вьюн *Misgurnus fossilis* (L.), карп *Cyprinus carpio* L., карась *Carassius carassius* (L.), плотва *Rutilus rutilus* (L.), линь *Tinca tinca* (L.) и верховка *Leucaspis delineatus* (Heck). Половые продукты у щуки, плотвы и линя были получены от текущих производителей, отловленных в период их естественного нереста, у вьюна, карпа и карася — от предварительно гипофизированных производителей; икру осеменяли искусственно по сухому способу. Икра верховки и судака взята с нерестилищ после естественного икротетания рыб. Количество серий опытов, проведенных с разными видами, было следующим: щука и вьюн — по 5, плотва — 3, судак и верховка — по 2, карп, карась и линь — по 1.

Для инкубации икры служили сосуды емкостью около 300 мл, размещенные в водном термостате. Вода в сосудах непрерывно обновлялась (1—2 л/сут) и перемешивалась. Для снижения содержания  $O_2$  через воду непрерывно пропускали азот, для повышения содержания  $O_2$  — кислород. Газы поступали из баллонов через редукторы. Различной степени снижения и повышения содержания  $O_2$  можно было добиться, регулируя скорость подачи газов и степень закрытия водной поверхности в сосудах. В каждой серии опытов икра развивалась также при концентрации  $O_2$ , равной естественному насыщению при данной температуре. Содержание кислорода определяли по методу Винклера 2—3 раза в сутки. Инкубацию икры начинали с ранних стадий (морула — начало формирования тела) и заканчивали после вылупления всех зародышей. В каждый сосуд помещали по 100—250 икринок.

При выборе температур инкубации икры были учтены литературные данные о выживании зародышей при различных постоянных температурах, полученные для щуки (Резниченко, Котляревская, Гулидов, 1967), плотвы (Резниченко, Котляревская, Гулидов, 1962), линя (Резниченко, Гулидов, Котляревская, 1968) и судака (Мунтян, Резниченко, 1967), а также данные неопубликованных работ этих авторов для других видов рыб. Инкубация икры производилась при тех температурах, при которых, как это следует из названных исследований, наблюдается вылупление наибольшего количества нормальных зародышей (щука —  $10,5$ — $12,5^\circ$ , судак —  $12^\circ$ , вьюн —  $15,4$ — $22,1^\circ$ , карп —  $19^\circ$ , карась —  $23^\circ$ , плотва —  $16^\circ$ , линь —  $23^\circ$ , верховка —  $21^\circ \pm 0,5^\circ C$ )\*.

\* У щуки и вьюна указанные различия температур имели место в разных сериях опытов.

Во время инкубации регулярно проводили осмотр икры для определения степени развития зародышей и характера возникающих у них дефектов в строении, учитывали погибшую икру, отмечали сроки начала и конца вылупления, описывали и измеряли эмбрионов, освободившихся от оболочек. В ряде опытов часть зародышей на различных стадиях развития фиксировали в формалине для последующего более детального изучения и фотографирования.

В опытах со щукой, судаком и карпом проводились определения интенсивности потребления зародышами кислорода. Метод определен был разработан нами совместно с Л. Г. Соловьевым (Гулидов, Соловьев, 1965). Он был основан на установлении концентраций кислорода в закрытых сосудах, наполненных водой с известным содержанием  $O_2$  после нахождения в них икры в течение известного промежутка времени. Вода в сосудах в течение опыта непрерывно перемешивалась с помощью остеклованного магнита, приводившегося во вращение магнитной мешалкой. Забор проб воды из сосудов для измерения содержания  $O_2$  проводили с помощью модифицированной шприцевой пипетки Ван Дамма (Van Dam, 1935). Потребление кислорода зародышами определяли при естественном содержании  $O_2$  в респираторных сосудах.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### Влияние различных кислородных условий инкубации на скорость развития зародышей

У всех изученных видов наиболее ранние отличия в развитии зародышей, инкубируемых при различных кислородных условиях, проявлялись в изменении скорости эмбриогенеза. В определенном для каждого вида диапазоне концентраций развитие зародышей происходило тем быстрее, чем при большем содержании кислорода инкубировалась икра. При этом в зоне концентраций, меньших естественного насыщения, повышение скорости развития с увеличением содержания  $O_2$  было более быстрым, чем в зоне концентраций, превышающих естественное насыщение.

На рис. 1 приведены данные о количестве сегментов у зародышей щуки трех возрастов, развивавшихся при 3,1; 8,0\* (естественное содержание) и 39,3 мг  $O_2$ /л. Из рисунка видно, что увеличение количества сегментов у зародышей в зоне концентраций от 3,1 до 8,0\* мг/л происходило быстрее, чем в зоне концентраций от 8,0\* до 39,3 мг/л.

\* Величины естественного содержания  $O_2$  далее везде помечены значком (\*).

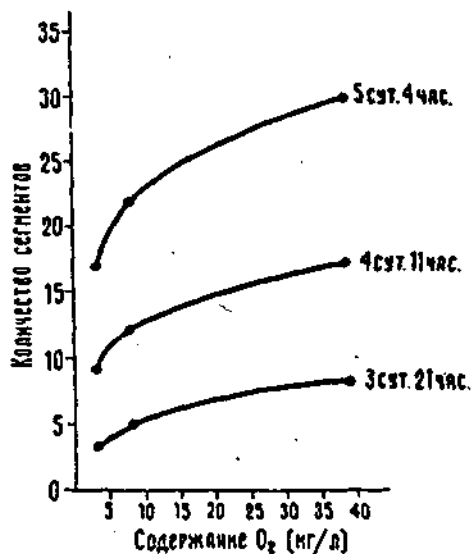


Рис. 1

Соотношение количества сегментов у зародышей щуки трех возрастов, инкубируемых при различных концентрациях O<sub>2</sub> / возраст в начале инкубации 8,5 час./

Ускорение развития зародышей при повышении содержания кислорода имело место только до определенного предела перенасыщения. Более высокие концентрации, напротив, вызывали замедление эмбриогенеза. В одной из серий опытов с вьюном, икра которого инкубировалась при концентрациях  $O_2$  1,6; 3,9; 8,9\* и 32,0 мг/л, через различные промежутки времени после начала инкубации были проведены измерения величины обрастания бластодермой желточного мешка зародышей (расстояния от анимального полюса до края обрастания бластодермы). Как видно из табл. 1, в возрасте 21 час. бластодерма покрывала тем большую поверхность желточного мешка, чем выше было содержание  $O_2$  при инкубации; однако уже в возрасте 1 сут. 4 час. соотношение величин обрастания при 8,9\* и 32,0 мг  $O_2$ /л изменилось на обратное; замедление развития эмбрионов при перенасыщении воды кислородом до 32,0 мг/л по сравнению с эмбрионами, инкубируемыми при 8,9\* мг/л, отчетливо выявилось и в последующем по количеству образующихся у них сегментов.

Таблица 1  
Величины обрастания бластодермой желточного мешка (ед. окуляр микром.) и количество сегментов у зародышей вьюна, развивавшихся при различных концентрациях кислорода

Конц. $O_2$ 1,6 3,9 8,9* 32,0 мг./л.	1,6	3,9	8,9*	32,0
Возраст				
21 час	11,2	14,4	16,4	17,2
1 сут. 4 час.	14,7	—	26,6; у 33,3% икринок об- растание за- кончилось	26,3; у 4,8% икринок обрастание закончилось
1 сут. 21 час	23,4	4—6 сегм.	13—14 сегм.	12—13 сегм.
2 сут. 5 час.	Обрастание закончилось; сегментов еще нет	9—14 сегм.	18—22 сегм.	17—18 сегм.

Примечание. Различия статистически достоверны. Величина полного обрастания — 28,0 ед.

Еще более резкое замедление развития зародышей вьюна было отмечено в другой серии опытов при инкубации икры в сосудах с концентрациями  $O_2$  37,0 и 44,8 мг/л. Помимо этих



двух концентраций развитие зародышей в этой серии проходило также при 1,4; 3,7 и 8,1 \* мг  $O_2$ /л. На рисунке 2 представлены данные об изменении количества сегментов в ходе развития зародышей. Как видно из рисунка, зародыши из сосудов с содержанием  $O_2$  37,0 и 44,8 мг/л значительно отставали в развитии не только по сравнению с эмбрионами, инкубируемыми при 8,1 \* мг  $O_2$ /л, но и по сравнению с эмбрионами, находившимися при пониженных концентрациях  $O_2$ .

У зародышей, инкубируемых при различных концентрациях кислорода, отчетливо различался также характер изменения интенсивности их дыхания в ходе развития. На рис. 3 представлены данные о потреблении кислорода зародышами щуки, развивавшимися при 3,1; 8,0 \* и 39,3 мг  $O_2$ /л. Из рисунка видно, что во всех трех случаях по мере развития происходило постепенное нарастание интенсивности потребления зародышами кислорода. При 3,1 мг  $O_2$ /л это нарастание происходило наиболее медленно, при 8,0 мг  $O_2$ /л — несколько быстрее, при 39,3 мг  $O_2$ /л — наиболее быстро.

#### **Выживание и особенности патологических изменений в развитии зародышей в зависимости от кислородных условий инкубации**

Содержание кислорода существенно влияло на выживание зародышей. Показателем выживания в настоящей работе служило количество вылупившихся эмбрионов. В качестве примера в табл. 2 представлены данные о выживании зародышей щуки в разных сериях опытов. Сопоставление этих данных показывает, что при увеличении содержания  $O_2$  от 1,8 (1-я серия) до 34,1 мг/л (4-я серия) наблюдается закономерное увеличение количества зародышей, освободившихся от оболочек. Эта закономерность отчетливо выявляется в серии 1 в ряду концентраций 1,8; 4,0; 8,7 \* и 25,4 мг/л, в серии 3б в ряду концентраций 4,0; 8,5 \*; 32,2 мг/л, в серии 4 в ряду концентраций 3,4; 9,0 \*; 34,1 мг/л. При повышении содержания  $O_2$  до 36,4 мг/л, как показывают данные серии 3а, количество зародышей, погибших за время инкубации, оказалось больше, а количество вылупившихся эмбрионов — меньше, чем при 8,1 \* мг  $O_2$ /л. Наконец, при повышении содержания  $O_2$  до 42,2 мг/л (2-я серия) и 45,3 мг/л (1-я серия) все зародыши погибли в оболочках.

У исследованных рыб характер изменения выживания зародышей в зависимости от кислородных условий инкубации существенно различался. Эти различия четко выявились, в частности, при сравнении положения на шкале концентраций кислорода нижней и верхней кислородных границ развития разных видов. Сводные данные по этому вопросу представлены на рис. 4. Заштрихованные прямоугольники на рисунке схематически изо-

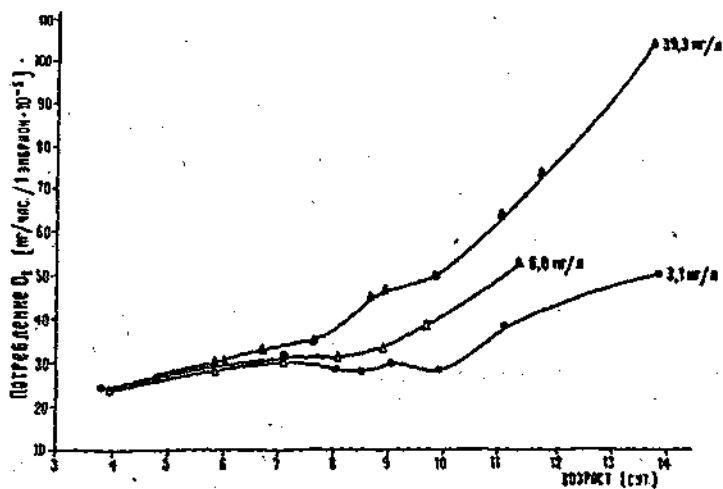


Рис. 3

Потребление кислорода нирой щуки, развивавшейся при различных концентрациях  $O_2$ .

бражают два диапазона концентраций кислорода, в пределах которых было возможно выживание зародышей. Сплошные линии, ограничивающие некоторые прямоугольники слева и справа, соответствуют нижним и верхним кислородным границам развития. В тех случаях, когда эти границы не были установлены, прямоугольники ограничены вертикальными пунктирными линиями, которые соответствуют на шкале концентраций  $O_2$  минимальным и максимальным величинам содержания кислорода в опытах. Из рисунка видно, что нижние кислородные границы развития четко различались у щуки, судака, вьюна, карпа, карася и леща, с одной стороны, и плотвы и верховки, — с другой. У всех рыб первой группы освобожденные зародыши от оболочки оказались возможным при концентрациях  $O_2$ , меньших 2,5 мг/л. В то же время у плотвы и верховки эти концентрации оказались выше 3,0 мг  $O_2$ /л.

Таблица 2

Количество погибших и вылупившихся зародышей щуки и количество имеющихся среди последних нормальных и уродливых особей при различных концентрациях  $O_2$  (%)

№ серии	Конц. $O_2$ , мг/л	Количество погибших зародышей	Количество вылупившихся зародышей	Количество имеющихся среди вылупившихся зародышей особей		
				нормальных	уродливых	
1	1,8	99,1	0,9	—	100,0	
	4,0	87,1	12,9	5,6	94,4	
	8,7*	65,5	31,5	12,5	87,5	
	25,4	26,7	73,3	6,1	93,9	
	45,3	100,0	—	—	—	
2	3,7	50,7	49,3	5,4	94,6	
	8,1*	16,7	83,3	46,0	54,0	
	42,2	100,0	—	—	—	
3	а	4,1	17,5	82,5	81,4	18,6
		8,1*	4,3	95,7	89,3	10,7
		36,4	9,6	90,4	49,4	50,6
	б	4,0	6,1	93,9	89,2	10,8
		8,5*	6,0	94,0	91,5	8,5
		32,2	4,2	95,8	51,1	48,9
4	3,4	98,0	2,0	—	100,0	
	9,0*	28,3	71,7	37,8	62,2	
	34,1	23,2	76,8	35,5	64,5	

Верхняя кислородная граница развития была установлена только у двух видов: щуки и вьюна. У первого вида она составляет 40,0 мг/л, у второго — 34,0 мг/л. Данные, представленные на рисунке, позволяют однако утверждать, что у таких рыб как карп и судак, верхние кислородные границы имеют боль-

шую величину, чем у щуки, а у верховки, линя, плотвы, карася, карпа и судака — большую величину, чем у вьюна: выступление зародышей верховки, линя, плотвы, карася, карпа и судака наблюдалось при концентрациях кислорода, превышавших 34,0 мг/л, а у карпа и судака — при концентрациях кислорода, превышавших 40,0 мг/л.

Нарушения в развитии, приводившие зародышей к гибели, при пониженных концентрациях  $O_2$  выражались в деформациях тела, образовании раковин на желточном мешке (углублений, лишенных желтка), оводнении перикардальной полости, уменьшении количества эритроцитов в кровеносном русле, образовании кровонзлияний на теле и желточном мешке; при наиболее низких концентрациях нередко очень уродливо протекала сегментация тела, значительно замедлялась или даже полностью прекращалась мышечная моторика. Перечисленные нарушения встречались у зародышей как разрозненно, так и в различных сочетаниях. Сходные дефекты в развитии имели место и у эмбрионов, развивавшихся при естественных концентрациях  $O_2$ , однако обычно они были менее тяжелыми и менее комплексными. Наиболее характерным нарушением, возникшим у зародышей при перенасыщении воды кислородом, было резкое ослабление или даже полное подавление эритроцитарного кроветворения. Так, у зародышей щуки, развивавшихся при 39,3; 42,2 и 45,3 мг  $O_2$ /л, а также у некоторых зародышей судака, инкубируемых при 42,7 мг  $O_2$ /л, к концу эмбриогенеза эритроциты из кровеносного русла исчезли полностью. У зародышей щуки из сосудов с концентрациями  $O_2$  42,2 и 45,3 мг/л происходило также подавление мышечной моторики: они оставались неподвижными при прикосновении иглой к различным участкам тела и желточного мешка и при погружении в формалин. Такие же аномалии появлялись вскоре после вылупления у эмбрионов судака при 42,7 мг  $O_2$ /л. Значительные нарушения были обнаружены у эмбрионов вьюна, развивавшихся при концентрациях кислорода 37,0 и 44,8 мг/л. Как уже было отмечено, развитие зародышей в этих условиях резко замедлялось. Кроме того, у них наблюдались различные деформации тела, желточный мешок приобретал неправильную форму, в нем образовывались раковины, сегменты имели неправильные очертания; при 44,8 мг  $O_2$ /л у зародышей были очень плохо различимы границы между сегментами и появлялись огромные водянки на теле и желточном мешке.

Эмбрионы, развивавшиеся при перенасыщении воды кислородом, даже в том случае, если они имели значительно более сильные дефекты, чем эмбрионы, развивавшиеся при недостатке кислорода, погибали намного позже последних. Так, основная масса эмбрионов вьюна, развивавшихся при 1,4 мг  $O_2$ /л, отмирала на стадии начала мышечной моторики (27—28 сег-

ментов), в возрасте около 4 сут. В то же время почти все зародыши, развивавшиеся при 44,8 мг  $O_2$ /л, несмотря на то, что течение нормальных морфогенетических процессов у них полностью прекратилось еще в середине 3 суток развития (стадия 6—7 сегментов), оставались живыми и в возрасте 5 суток.

Существенные различия между исследованными видами были выявлены также при сопоставлении характерных для них величин концентраций кислорода, при которых происходило выдупление наибольшего количества нормальных зародышей. Так, у щуки во всех сериях опытов наибольшее количество нормальных эмбрионов вылуплялось при естественном содержании кислорода (8,0—9,0 мг/л), в то время как у верховки, линя и карася — при максимальных концентрациях, имевших место в опытах (соответственно 35,9; 38,3 и 36,8 мг/л).

### Сроки выдупления зародышей в зависимости от кислородных условий инкубации

У большинства видов в исследованных для них диапазонах концентраций с повышением содержания кислорода выдупление зародышей смещалось на более поздние стадии и этапы развития. В табл. 3 представлены данные, показывающие, на каких этапах происходило выдупление у вьюна и карповых рыб. В основу деления развития этих рыб на этапы была положена морфологическая характеристика некоторых карповых рыб на разных этапах эмбриогенеза, приводимая в работе Е. Н. Смирновой (1957). Как видно из таблицы, повышение содержания кислорода не вызывало смещения акта выдупления на более поздние этапы развития только у верховки (с повышением содержания  $O_2$  зародыши верховки вылуплялись на более поздних стадиях в пределах одного этапа). У линя смещение акта выдупления происходило в пределах двух этапов, у вьюна, карпа, карася и плотвы — в пределах трех этапов. Сходные данные были получены также для щуки и судака. У щуки акт выдупления смещался в пределах двух этапов (1-го и 2-го этапов по Н. П. Шамардиной, 1957): при пониженных концентрациях  $O_2$  выход зародышей из оболочек происходил на ранних, а при естественном содержании  $O_2$  на более поздних стадиях 1-го этапа, при перенасыщении воды кислородом — на последних стадиях 1-го этапа и в начале 2-го этапа. У судака выдупление происходило на трех этапах: так, при 2,6 мг  $O_2$ /л зародыши вылуплялись на 6-м и 7-м, а при 6,5\* мг  $O_2$ /л — на 7-м и 8-м этапах (по С. Г. Крыжановскому, Н. П. Дислеру и Е. Н. Смирновой, 1953).

В опытах с плотвой, линем и судаком было установлено, однако, что выдупление более развитых зародышей происходит лишь до определенной степени перенасыщения воды кисло-

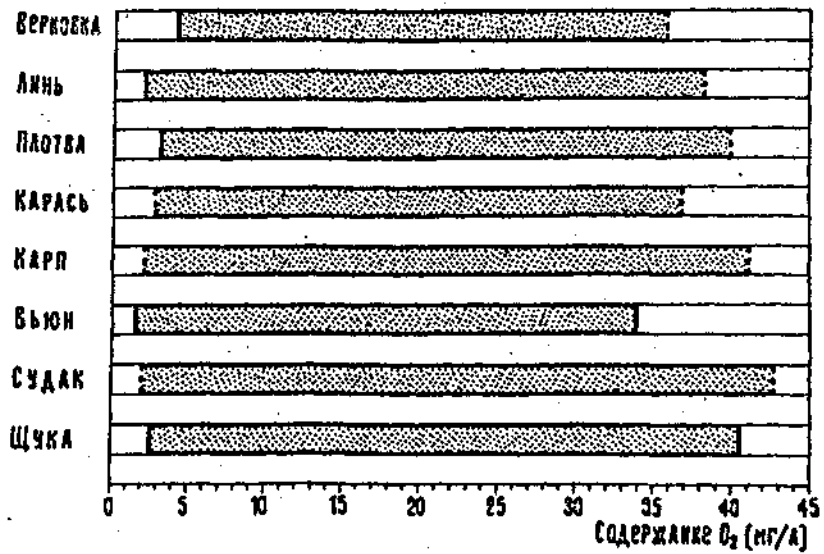


Рис. 4. Диапазоны концентраций  $O_2$ , в пределах которых возможно выживание зародышей разных видов рыб / объяснение см. в тексте /.

родом. Так, все зародыши плотвы, инкубируемые при 40,0 и 16,3 мг  $O_2$ /л, и все зародыши линя, инкубируемые при 38,3 и 22,7 мг  $O_2$ /л, освободились от оболочек, имея сходное морфологическое состояние: в первом случае на 9-м, во втором—на 8-м этапе развития. У зародышей судака, инкубация которых проходила в воде, перенасыщенной кислородом до 42,7 мг  $O_2$ /л, вылупление происходило раньше (на 6-м и 7-м этапах), чем у зародышей, развивавшихся при содержании  $O_2$  6,5\* мг/л (на 7-м и 8-м этапах). Характерно, что при указанных максимальных концентрациях кислорода развитие зародышей на стадиях, предшествующих вылуплению, затормаживалось, а количество вылупившихся нормальных особей снижалось.

Кислородные условия, при которых проходила инкубация,

Таблица 3

Этапы развития, на которых происходило вылупление у вьюна и карповых рыб

Вид	Серия	Конц. $O_2$ , мг/л	Этапы			
			6	7	8	9
Вьюн	1	3,7 8,1*	++	+		
	2	4,4 7,8* 20,6	+	++	+	+++
Карп	1	2,1 7,2* 41,2		++	+	+++
Карась	1	2,7 6,2*		++	+	+
		36,8			+	++
Плотва	1	7,9* 16,3 40,0		++	+	+
						+++ +++
	2	3,2 8,1* 36,6		+++ +	++	+
						+++
Линь	1	2,4 5,2* 22,7 38,3		+	++	
				+	++ +++ +++	
Верховка	1	8,0* 35,9				+++ +++
		2	4,9 7,7* 32,3			

Примечание. Этапы приведены по Е. П. Смирновой (1957). Один «плюс» означает, что на данном этапе вылутились единичные зародыши, два — основная масса зародышей, три — все зародыши.

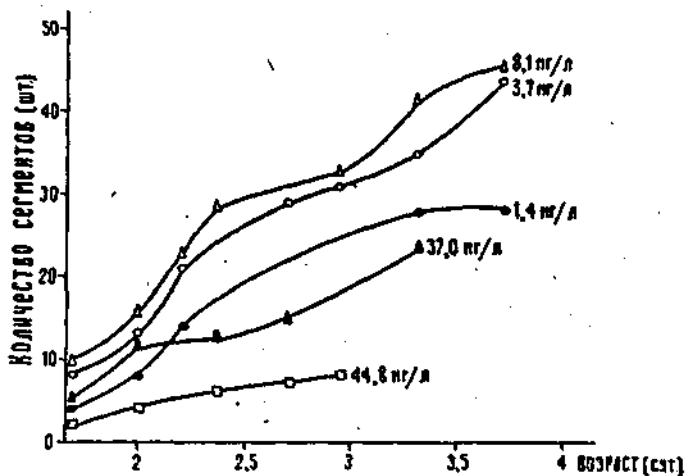


Рис. 2.

Изменение количества сегментов в ходе развития зародышей вьона, инкубируемых при различных концентрациях кислорода.



оказывали влияние также на жизнеспособность вылупившихся нормальных зародышей. У щуки среди нормальных эмбрионов, развивавшихся как при пониженных, так и при повышенных концентрациях  $O_2$ , в период от вылупления до перехода на внешнее питание наблюдался больший отход, чем у эмбрионов, развитие которых проходило при естественном содержании кислорода.

### Обсуждение полученных данных

Как видно из представленных данных, диапазоны концентраций кислорода, в пределах которых возможно выживание зародышей исследованных видов рыб, существенно различались. Анализ этих различий показывает, что они находятся в корреляции с особенностями экологических условий, в которых протекает развитие их икры.

Так, характерно, что величины содержания  $O_2$ , соответствующие нижним кислородным границам, оказались наиболее высокими у верховки и плотвы. В природе зародыши этих рыб, по-видимому, лишь в редких случаях подвергаются действию концентраций кислорода, меньших 100% насыщения: икра верховки развивается в самых верхних слоях воды на различных плавающих у поверхности предметах и листьях водных растений; плотва мечет икру у уреза воды на корнях прибрежных растений, где благодаря волнобою она все время омывается свежими порциями воды и периодически оказывается непосредственно на воздухе (Крыжановский, 1949). Другие виды исследованных нами карповых рыб (каarp, карась, линь) откладывают икру в зарослях водных растений, где содержание кислорода в течение суток резко колеблется, значительно снижаясь в ночное время (Ledebur, 1939).

Характерно также, что нормальное развитие карповых рыб оказалось возможным при значительно более высоких концентрациях кислорода, чем у щуки. Известно, что щука мечет икру на прошлогодние, порой загнивающие растения, причем в связи с тем, что ее икринки обладают слабой клейкостью, их развитие в прикрепленном состоянии происходит недолго: уже на ранних стадиях развития они отклеиваются и падают на дно, где нередко подвергаются заплыванию (Домрачев и Правдин, 1926; Захарова, 1956; Резниченко, Котляревская, Гулидов, 1967). Таким образом, икра щуки в природе развивается, по-видимому, преимущественно при концентрациях кислорода, меньших величины 100% насыщения. У большинства же карповых рыб зародыши всегда развиваются на зеленых растениях, выделяющих кислород при фотосинтезе, и поэтому в дневное время они должны подвергаться действию повышенных концентраций  $O_2$ . По данным Олсена (Olsen, 1932), даже в толще

воды в прибрежных растительных зарослях содержание кислорода может достигать 300% насыщения.

При анализе действия пониженных концентраций кислорода на эмбриогенез рыб рядом авторов было высказано предположение, что изменения в развитии зародышей должны проявляться лишь в том случае, если содержание  $O_2$  в среде упало ниже некоторой критической величины, характерной для той стадии, на которой зародыши подвергнуты действию гипоксии, т. е. величины, при которой начинается снижение интенсивности их дыхания. Алдердайс, Викетт и Бретт (Alderdice, Wickett, Brett, 1958), а вслед за ними Гарсайд (Garside, 1959, 1966), Сильвер, Варрен, Дудоров (Silver, Warren, Doudoroff, 1963) и Готвальд (Gottwald, 1965) попытались сопоставить величины концентраций кислорода, при которых в их опытах наступало отставание в развитии зародышей, с расчетными величинами критических концентраций, вычисленными на основании данных о размерах изучаемой ими икры и количестве потребляемого ею кислорода. При проведении расчетов они исходили из допущения, что на ранних стадиях развития икринка представляет собой шар, концентрация кислорода в центре которого равна нулю, а на поздних стадиях — систему двух сфер, вложенных одна в другую (внутренняя сфера соответствует поверхности тела зародыша, наружная — оболочке) с нулевой концентрацией  $O_2$  на внутренней сфере. Взаимосвязь между размерами этих систем, интенсивностью поступления в них кислорода и внешней критической концентрацией кислорода, при которой еще обеспечивается необходимая диффузия последнего внутрь системы, описывается уравнениями, выведенными для первого случая Гарвеем (Harvey, 1928), а для второго — Крогом (Krogh, 1941). Проведенное перечисленными выше авторами сопоставление показало, однако, что расчетные величины критических концентраций значительно отличаются от фактических величин содержания кислорода, при которых обнаруживаются изменения в скорости развития зародышей. Отмечая расхождение между расчетными и экспериментальными величинами концентраций, эти исследователи не связывают его, однако, с тем, что изменения в развитии зародышей могут наступать при концентрациях  $O_2$ , превышающих величину критической концентрации, а объясняют лишь недостаточной адекватностью уравнений Гарвеля—Крога реальным условиям поступления кислорода в икринку.

Материалы, представленные в настоящей работе, показывают, однако, что рассматриваемое предположение не отражает реальных закономерностей. Если бы скорость развития зародышей зависела от содержания в среде кислорода только в диапазоне концентраций, меньших критической величины, то при перенасыщении воды кислородом, когда его содержание

заведомо превышает критический уровень, развитие зародышей должно было бы протекать с такой же скоростью, как и при естественном содержании  $O_2$ . Однако полученные данные показывают, что как скорость, так и качественные особенности развития зародышей изменяются в зависимости от содержания кислорода в пределах всего возможного для их жизни диапазона концентраций. В этом отношении результаты настоящей работы находят подтверждение также в работах ряда других исследователей (Привольнев, 1935; Трифонова и Коловалов, 1937; Киппе О., Киппе Е., 1962; Остроумова, 1962, 1969), наблюдавших значительные изменения в характере эмбриогенеза рыб при повышении содержания кислорода.

Из приведенных данных следует, что перенасыщение воды кислородом при инкубации икры рыб до величины, не превышающей некоторых определенных уровней, вызывает повышение выживаемости икры (количества вылупившихся зародышей). Однако у нас нет оснований считать, что концентрации кислорода, при которых имело место наибольшее выживание, являются оптимальными для развития зародышей. Данные, полученные на щуке, показали, что, несмотря на общее увеличение количества вылупившихся зародышей при перенасыщении воды кислородом (до 34,1 мг/л), процент нормальных особей среди них снижается; при этом жизнеспособность этих нормальных особей оказывается пониженной. В связи с последним уместно отметить, что по данным некоторых авторов постоянное нахождение рыб в воде даже с естественным содержанием  $O_2$  снижает их устойчивость к гипоксии по сравнению с рыбами, которые подвергались действию пониженных концентраций  $O_2$  (Никифоров, 1953; Schepard, 1955).

Учитывая сказанное, можно утверждать, что биологически полноценное развитие икры рыб, по-видимому, возможно лишь при меняющемся в ходе инкубации кислородном режиме, отражающем кислородные условия развития данного вида в природе.

Аналогичная точка зрения в отношении температурных условий инкубации икры рыб уже была высказана в литературе (Резниченко, Котляревская, Гулидов, 1967).

### Выводы

На основании опытов по инкубации икры щуки, судака, вьюна, карпа, карася, линя, плотвы и верховки при различных кислородных условиях можно сделать следующие основные выводы:

1) Наиболее ранние различия в развитии зародышей рыб, инкубируемых при неодинаковых кислородных условиях, выявляются в изменении скорости эмбриогенеза. В определенном

для каждого вида диапазоне концентраций с повышенным содержанием  $O_2$  происходит ускорение развития. В зоне величин концентраций, меньших 100% насыщения, скорость развития с повышенным содержанием  $O_2$  возрастает быстрее, чем в зоне концентраций, превышающих 100%-ное насыщение. При значительных перенасыщениях воды кислородом вслед за первоначальным ускорением наступает замедление развития.

2) У зародышей, инкубируемых при различных концентрациях  $O_2$ , интенсивность потребления кислорода (мг  $O_2$ /зародыш/час), определяемая при естественном содержании  $O_2$ , по мере развития возрастает неодинаково: у зародышей, инкубируемых при повышенных концентрациях  $O_2$ , быстрее, чем у зародышей, инкубируемых при естественном содержании  $O_2$ , а в последнем случае — быстрее, чем у зародышей, инкубируемых при пониженных концентрациях  $O_2$ .

3) Снижение содержания кислорода в период эмбриогенеза у вьюна до 1,5 мг/л, у линя до 2,0 мг/л, у щуки до 2,0—3,0 мг/л, у плотвы до 3,0 мг/л, у верховки до 4,0 мг/л вызывает гибель всех зародышей до начала вылупления. При наименьших концентрациях кислорода, имевших место в опытах по инкубации икры судака, карпа и карася (соответственно 2,0; 2,1 и 2,7 мг/л), часть зародышей освободилась от оболочек.

4) Максимальная концентрация кислорода, при которой происходит гибель всех зародышей до вылупления, составляет у вьюна 34,0 мг/л, а у щуки — 40,0 мг/л. При наибольших концентрациях  $O_2$ , имевших место в опытах по инкубации икры верховки, линя, плотвы, карася, карпа и судака (соответственно 35,9; 38,3; 40,0; 36,8; 41,2 и 42,7 мг/л), большая часть зародышей освободилась от оболочек.

5) Наибольшее количество нормальных зародышей у щуки вылупляется при концентрациях  $O_2$ , близких к 100%-ному насыщению, у карася, линя, плотвы и верховки — при концентрациях  $O_2$ , значительно превышающих 100%-ное насыщение.

6) Характер и глубина патологических изменений, возникающих у зародышей при недостатке и перенасыщении воды кислородом, различаются. При пониженных концентрациях кислорода дефекты в развитии зародышей выражались в деформациях тела, образовании раковин на желточном мешке, оводнении перикардальной полости, уменьшении количества эритроцитов в кровеносном русле, образовании кровонезлияний на теле и желточном мешке. Наиболее характерным нарушением, возникавшим у зародышей при повышенных концентрациях кислорода, было резкое ослабление эритропоэза. У эмбрионов щуки, развивавшихся при концентрациях  $O_2$ , превышавших 40,0 мг/л, а также у зародышей судака, развивавшихся при 42,7 мг  $O_2$ /л, к концу эмбриогенеза эритроциты в крови исчезали. У них, кроме того, подавлялась мышечная моторика и утра-

чивалась способность реагировать на внешние раздражения. У вьюна при перенасыщении воды кислородом, достигавшем 44,8 мг/л, происходила полная остановка эмбриогенеза.

7) С повышенным содержанием кислорода, вызывающим ускорение развития зародышей, их вылупление из оболочек смещается на более поздние стадии и этапы развития. При увеличении содержания  $O_2$  до величин, при которых после первоначального ускорения наступает торможение развития, зародыши вылупляются на таких же или более ранних стадиях, как и зародыши, инкубируемые при более низких концентрациях  $O_2$ .

8) Особенности реакций на изменение содержания кислорода у разных видов находятся в корреляции с особенностями экологических условий, в которых развивается их икра.

**По материалам диссертации опубликованы и сданы в печать следующие работы:**

1) Гулидов М. В., Соловьев Л. Г., 1965. Использование микрометода Ван Дамма для определения интенсивности потребления кислорода зародышами рыб. *Океанология*, т. 5, вып. 5.

2) Резниченко П. Н., Гулидов М. В., 1967. Приспособительные изменения у зародышей костистых рыб, развивающихся при различном содержании кислорода в воде. В сб. «Видовые и природно-климатические адаптации организмов животных». Реф. докл. на 3-м Всесоюзном совещании по экологии, физиологии, биохимии и морфологии. Новосибирск.

3) Гулидов М. В., 1968. Выживание зародышей щуки (*Esox lucius* L.), развивающихся при повышенных концентрациях кислорода в воде. Тезисы докл. молодеж. науч. конф. И-та эвол. морфол. и экол. животных им. А. Н. Северцова АН СССР, М.

4) Гулидов М. В., 1968. Некоторые особенности эмбрионального развития рыб временно пересыхающих тропических водоемов. В сб. «Морфо-экол. исслед. развития рыб», М.

5) Гулидов М. В., 1969. Выживание и некоторые особенности развития зародышей щуки (*Esox lucius* L.) при различных кислородных условиях инкубации. *ДАН СССР*, т. 189, № 4.

6) Гулидов М. В., 1969. Эмбриональное развитие щуки (*Esox lucius* L.) при различных кислородных условиях инкубации. *Вопр. ихтиол.*, т. 9, вып. 6 (59).

7) Гулидов М. В., 1969.

а) Эмбриогенез рыб при недостатке и избытке кислорода и экология их развития. Демонстрации на 9-й международ. эмбриол. конф., из-во «Наука», М.

б) Embryogenesis of fish at the oxygen deficiency and

excess and ecology of their development. Demonstrations presented at the 9 internat. embryol. confer. Moscow.

8) Гулидов М. В., 1970. Влияние кислородных условий инкубации на некоторые морфо-физиологические особенности развития щуки (*Esox lucius* L.) в эмбриональный период жизни. Тезисы докл. молодеж. науч. конф. II-та эвол. морфол. и экол. животных им. А. Н. Северцова АН СССР, посвящ. 100-летию со дня рождения В. И. Ленина.

9) Гулидов М. В., 1970. К характеристике выживания зародышей судака (*Lucioperca lucioperca* L.) в зависимости от кислородных условий инкубации. Тезисы докл. молодеж. науч. конф. II-та эвол. морфол. и экол. животных им. А. Н. Северцова АН СССР, посвящ. 100-летию со дня рождения В. И. Ленина.

10) Гулидов М. В. (в печати). Влияние различных кислородных условий инкубации на выживание зародышей некоторых карповых рыб. Бюлл. Московск. общ. испыт. природы.

11) Резниченко П. Н., Гулидов М. В. (в печати). Изменение скорости развития зародышей вьюна в зависимости от кислородных условий инкубации. Бюлл. Московск. общ. испыт. природы.

12) Гулидов М. В. (в печати). К характеристике эмбрионального развития некоторых карповых рыб в зависимости от кислородных условий инкубации. ДАН СССР.