

УДК 597.553.2 : 597—116 : 597—15

**О ВЗАИМОСВЯЗИ ФАКТОРОВ СРЕДЫ
И ОБМЕННЫХ ПРОЦЕССОВ В РАЗВИВАЮЩЕЙСЯ ИКРЕ
ЛОСОСЕЙ****А. А. Яржомбек, Л. Б. Кляшторин**

Лососевые рыбы, как известно, закапывают оплодотворенную икру в грунт. Развивающиеся эмбрионы получают кислород, растворенный в воде, питающей гнездо и омывающей икру. Существует два пути водного питания гнезд. Первый — подпитка гнезд русловой водой нерестовых рек (семга, горбуша, чавыча). Над кладкой икры воздвигается сооружение из гравия, имеющее некоторую высоту над окружающим грунтом и заставляющее русловую воду сочиться сквозь гнездо и омывать икру. Второй — подпитка гнезд родниковой водой. Производители закапывают икру на выходах водоносных слоев в ложе озер или специфических родниковых водоемов, так называемых лимнокренов, или «курчажин». Икра омывается водой, поступающей снизу, из грунта. Такие нерестилища характерны прежде всего для нерки и возможно, для кеты. Они встречаются на Камчатке и на Тихоокеанском побережье Северной Америки. На территории таких нерестилищ обязательны выходы грунтовых вод, богатых кислородом. Это довольно редкое явление природы нуждается в учете, изучении и охране. Распространение нерки, по-видимому, лимитируется распространением таких кислородных грунтовых вод. Все обследованные нами нерестилища нерки в бассейне оз. Азабачьего (Камчатка) подтверждают это предположение. Водоносы на нерестилищах горбуши Сахалина подавали воду, очень бедную кислородом (не выше 0,6 мг/л).

Анализ воды, протекающей сквозь грунт гнезда, еще не дает полного представления об условиях обитания икры. Если поместить живую икринку в узкую прозрачную кювету, наполненную раствором метиленовой сини, вокруг икринки образуется тонкий пограничный диффузионный слой воды, обедненной кислородом и обогащенной метаболитами (метиленовая синь бледнеет вокруг икринок). Условия развития определяются прежде всего составом этого тонкого слоя. В условиях проточности этот слой как бы сдувается с икринки. Однако в гнезде одновременно развивается несколько сот икринок. Естественно, одни икринки, расположенные «выше по течению», находятся в лучших условиях, другие — в худших, так как омываются водой, состав которой уже изменен жизнедеятельностью икры. Икра не только потребляет из воды кислород, но и выделяет в воду смесь веществ, обладающую буферными свойствами, что было обнаружено при исследовании пределов рН, допустимых для развития икры радужной форели.

Выдерживая икру в небольших объемах (2 мл на икринку) воды, подкисленной или подщелоченной (H_2SO_4 , KOH) до определенного зна-

чения рН, мы через сутки обнаруживали заметное смещение реакции среды в нейтральную сторону (рис. 1). Эту буферность создавали, по-видимому, метаболиты, выделяемые икрой: углекислота, аммиак, аминокислоты (Яржомбек и Грачев, 1964, Козлова и Яржомбек, 1965; Яржомбек и Масленникова, 1972; Яржомбек и Кляшторин, 1973). Количества потребляемого кислорода и выделяемых метаболитов сравнимы по величине (рис. 2). Поскольку икрой из воды практически не может быть извлечено более 10 мг O_2 /л, то и накопиться в воде в процессе жизнедеятельности икры в естественных условиях может примерно такое же количество аммиака и углекислоты. Концентрации углекислоты порядка 20—30 мг/л, по данным Олдердайс (Alderdice, 1958), и аммиака, по нашим данным, не влияют на потребление кислорода икрой ра-

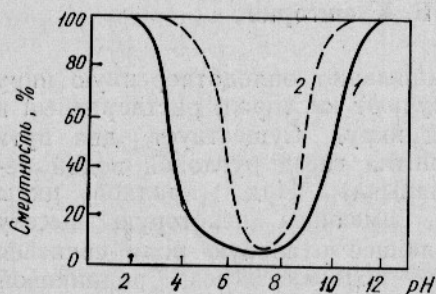


Рис. 1. Зависимость смертности икры форели от рН среды:
1 — рН при смене воды; 2 — через сутки, перед сменой воды.

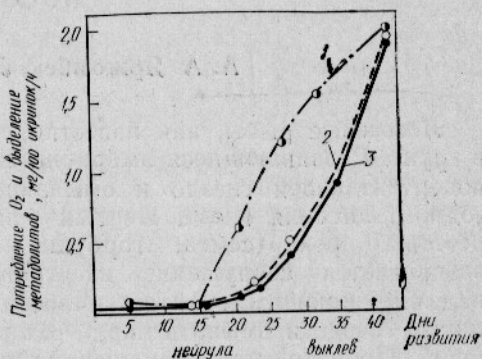


Рис. 2. Потребление кислорода и выделение метаболитов икрой форели в ходе развития:
1 — выделение аммиака; 2 — выделение CO_2 ; 3 — потребление O_2 .

дужной форели. Однако содержание кислорода в воде при концентрациях ниже 7 мг/л существенно влияет на его потребление икрой (Haues et al., 1951).

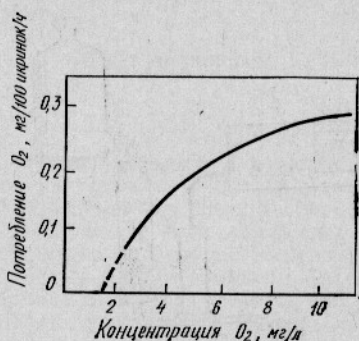
Уменьшение потребления кислорода должно изменить интенсивность понижения его концентрации в окружающей среде, что приведет к изменению условий дыхания порций икры, находящихся «ниже по течению». Налицо, таким образом, система с обратной связью: жизнедеятельность икринок изменяет свойства среды, а измененные свойства среды изменяют интенсивность обменных процессов, а значит и интенсивность влияния на среду.

Был поставлен модельный эксперимент главным образом для иллюстрации этого явления. Прежде всего требовалось определить зависимость потребления кислорода икрой от его содержания в воде. Это было выполнено при помощи установки, состоящей из круглого респирометра, кислородного электрода и мешалки (Кляшторин и Яржомбек, статья опубликована в настоящем сборнике). Полученные результаты (см. рис. 3) свидетельствуют о том, что кривая зависимости потребления кислорода икрой от его концентрации в воде подобна таким кривым для рыб с гемоглобиновым кровообращением. При концентрации кислорода ниже 8 мг/л кривая может быть с некоторым приближением аппроксимирована прямой, проходящей через начало координат. Это существенно упростило дальнейшие расчеты, так как потребление кислорода оказалось связанным с концентрацией кислорода только линейным коэффициентом.

Потребление O_2 (мг на 100 икринок в час) = 0,035 концентрация O_2 мг/л. (1)

Когда зависимость дыхания от содержания кислорода при равномерном и достаточном омывании икры круговым током воды была установлена, начали эксперимент с одновременным пребыванием икры в различных кислородных условиях. В вертикально расположенной делительной воронке (рис. 4) на слое песка, насыпанного на вату для

Рис. 3. Зависимость потребления кислорода икрой форели от содержания кислорода в воде (незадолго до выклева).



замедления протока, находилось 800 икринок, приблизительно по 100 в ряд. Вода, вытекающая из воронки, проходила сквозь прикатодную камеру кислородного электрода, где определялся кислород в оттекающей воде. Расход воды определяли по вытоку при помощи мензурки и секундомера. Насыщенная воздухом вода подавалась из бутылки с нижним тубусом самотеком. Проток естественным образом замедлялся по мере вытекания воды из бутылки. При такой постановке эксперимента расчет потребления кислорода уподобился расчету потребления газа из раствора адсорбентом, сорбция газа которым связана с содержанием газа в растворе. Легко показать, что концентрация кислорода на выходе из системы связана со скоростью подачи воды в систему формулой

$$c_n = c_0 \left(\frac{V - \alpha}{V} \right)^n, \quad (2)$$

где c_n и c_0 — концентрация кислорода на выходе из системы и на входе в нее, мг/л;
 V — подача воды в систему, л/ч;
 α — линейный коэффициент зависимости потребления кислорода от его концентрации в среде при расчете на 100 икринок в час;
 n — число сотен икринок в системе.

Среднее живое сечение промежутков между икринками было вычислено заранее, для чего количество воды, заполняющее промежутки между икринками в системе, было разделено на высоту цилиндрического объема, занимаемого икрой. Результаты измерений (рис. 4, 5) показали, что вплоть до скоростей протока 0,6 см/с потребление кислорода икрой находилось в соответствии с принятым линейным коэффициентом (1) и удовлетворительно описывалось формулой (2).

Процессы, происходящие в естественных гнездах лососей, а не в модельных системах, разумеется, сложнее. Там кислород потребляется не только икрой, но и самим грунтом. В грунте существуют неравномерности протока. Икра может располагаться не компактной массой, а прослаиваться грунтом. Но и в природе положение икринки в кладке может повлиять на интенсивность ее обмена. Это должно вести к разноточности выклевающих личинок, а также к растянутости выклева, так как условия дыхания влияют через механизм интенсивности обмена как на ход, так и на скорость эмбриогенеза.

Явление взаимного влияния экологических факторов и жизнедеятельности организмов распространено повсеместно. Особенно хорошо оно изучено на системах потребитель — пища, популяция хищников — популяция жертв.

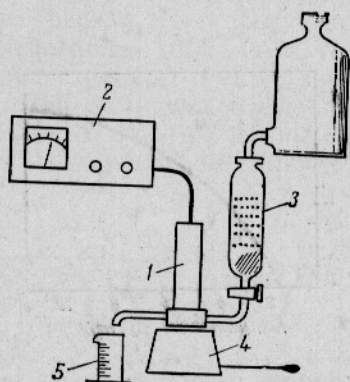


Рис. 4. Система для исследования зависимости потребления кислорода от скорости вододачи:

1 — кислородный электрод; 2 — регистрирующая схема электрода; 3 — икра; 4 — магнитная мешалка; 5 — мензурка.

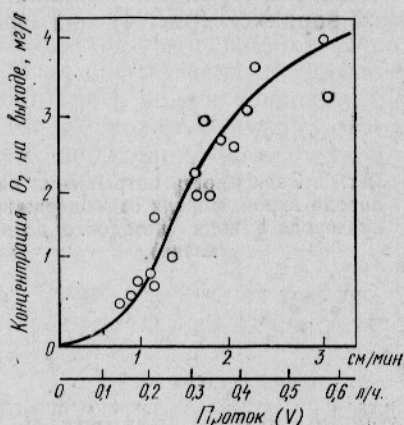


Рис. 5. Динамика концентрации кислорода в системе в зависимости от скорости вододачи и линейной скорости омыwania водой икры.

Настоящей работой мы попытались привлечь внимание исследователей к взаимному влиянию экологических условий и физиологических процессов при развитии икры лососевых.

Выводы

1. Развивающаяся икра рыб в результате своей жизнедеятельности может существенно изменять состав растворенных в окружающей воде веществ. В воду выделяется ряд метаболитов. Из воды изымается кислород.
2. Преобразованная таким образом среда может изменить меру своего влияния на жизнедеятельность развивающейся икры.
3. Модельным экспериментом продемонстрировано взаимное влияние содержания в воде кислорода и потребления кислорода икрой радужной форели при различной скорости вододачи в проточной системе.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Козлова Л. Л. и Яржомбек А. А. Аммиак — ядовитый продукт жизнедеятельности икры лососей. — «Сборник научно-технической информации ВНИРО», 1966, № 1, с. 33.

Яржомбек А. А. и Грачев Л. Е. К познанию функционального значения каротиноидных пигментов лососевых рыб. — «Вопросы ихтиологии», 1964, т. 4, вып. 3, с. 606—610.

Яржомбек А. А. и Кляшторин Л. Б. Выделение углекислоты и аммиака икрой форели. — «Рыбное хозяйство», 1973, № 1, с. 21.

Яржомбек А. А. и Масленникова Н. В. Азотистые метаболиты эмбрионально-личиночных стадий некоторых рыб. — «Вопросы ихтиологии», 1972, т. 11, вып. 2, с. 349—353.

Alderdice, D. F., W. P. Wickett. A note on the response of developing chum salmon egg to free carbon dioxide in solution. J. Fish. Res. Bd. Canada, 1958, v. 15, p. 797—799.

Hayes, F. R., J. R. Wilmot, D. A. Livingston. The oxygen consumption of the salmon eggs in relation to development and activity. J. Exp. Zool. 1951, v. 116, p. 377—395.

On the interaction of environmental factors and metabolic processes in developing eggs of salmon

A. A. Yarzombek, L. B. Klashtorin

SUMMARY

The eggs of salmon are developed in the ground characterized by very weak convection processes. Thus, of importance is the composition of a thin layer of water round the eggs rather than general characteristics of water flowing through the ground. It has been found that eggs of trout increase buffering in the environment. A curve showing a relationship between the consumption of oxygen and oxygen content is plotted for a case when the water exchange on the surface of eggs is sufficient. An experiment made for this purpose indicates that relationship ascertained between the consumption of oxygen and oxygen content is only valid for a case when the eggs are washed with water at velocities of not less than 0.6 cm/sec. Therefore developmental conditions and internal processes of embryogenesis are inversely related.