

На правах рукописи

Елобаев

Лобачёв Евгений Александрович

**ВЛИЯНИЕ КОЛЕБАНИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА
ЭМБРИОНАЛЬНО-ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ**

Специальность 03.00.16 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Саранск – 2008

Работа выполнена в
ГОУ ВПО «Мордовский государственный университет
имени Н. П. Огарёва»

Научный руководитель: доктор биологических наук, доцент
Кузнецов Вячеслав Александрович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Евгений Владимирович Завьялов

доктор биологических наук, профессор
Силаева Татьяна Борисовна

Ведущая организация:
Казанский государственный университет им. В.И. Ленина

Защита диссертации состоится 27 марта 2008 г. в 11.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.117.12 при ГОУ ВПО «Мордовский государственный университет имени Н. П. Огарёва» по адресу: 430023, Республика Мордовия, г. Саранск, ул. Ульянова, 26Б. E-mail: biotech@moris.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГОУ ВПО «Мордовский государственный университет имени Н. П. Огарёва»

Автореферат разослан 27 февраля 2008 г.

Ученый секретарь диссертационного совета



С.А. Ибрагимова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. В современной экологии под оптимумом понимается тот диапазон изменений фактора, при котором не наблюдается работа адаптационных механизмов. В этом случае, когда адаптивные механизмы отключены, энергия расходуется только на фундаментальные жизненные процессы, что обеспечивает наибольшую эффективность жизнедеятельности организма. Адаптация организма к какому-либо абиотическому фактору среды связана с затратами энергии, которые тем значительнее, чем больше фактор отклоняется от оптимального уровня (Шилов, 2001). Тем не менее, известно, что астатичность факторов среды – неотъемлемое свойство естественной среды обитания. С суточной периодикой изменяются многие параметры среды, и в первую очередь – освещенность, температура, химический состав воды и другие (Одум 1975, 1986, Дажо, 1975 Шилов, 2001). Мгновенные перепады внешних условий организмы испытывают при передвижении в пространстве, неоднородном по многим факторам. Следовательно, естественные условия, к которым организмы адаптированы эволюционно, вряд ли оказывают на них неблагоприятное воздействие. Таким образом, существующая концепция экологического оптимума требует уточнения. Это подтверждается и имеющимися в литературе данными, которые показывают, что наиболее оптимальными для живых организмов являются условия небольших периодических колебаний факторов среды, не выходящие по амплитуде за пределы толерантного диапазона и имеющие околосуточную цикличность. Проявление подобного эффекта при колебаниях факторов разной качественной природы указывает на неспецифическое действие астатичности. На основании этих исследований было высказано предположение, что именно астатичность среды в определенных пределах является для них экологическим оптимумом (Константинов, 1997; Кузнецов, 2005). Для подтверждения общебиологического характера оптимизации жизнедеятельности гидробионтов в условиях астатичности среды необходимы данные о влиянии колебаний экологических факторов по различным группам животных на разных этапах онтогенеза. Относительно земноводных известно, что колебания рН (Кузнецов, 1994), солёности (Кузнецов, 2005) и освещённости (Ручин, 2001) благоприятно влияют на развитие некоторых видов земноводных. Значительный теоретический интерес представляет также эмбрионально-личиночное развитие земноводных, так как на этом отрезке онтогенеза животные наиболее подвержены влиянию среды, что позволяет с большой точностью определить и оценить влияние внешних условий на жизнедеятельность организма. Именно на этих стадиях от икры до сеголетка наблюдается наиболее значительная смертность особей, что с практической точки зрения крайне важно при организации зоокультуры.

Цель и задачи. Целью данной работы являлось изучение влияния периодических колебаний абиотических факторов на эмбрионально-личиночное развитие земноводных. Для достижения указанной цели были поставлены следующие отдельные задачи:

1. Изучить влияние константных значений температуры, рН и солёности на эмбрионально-личиночное развитие земноводных различных видов.
2. Изучить влияние колебаний температуры на эмбрионально-личиночное развитие земноводных различных видов.
3. Изучить влияние колебаний концентрации ионов водорода на эмбрионально-личиночное развитие земноводных различных видов.
4. Изучить влияние колебаний солёности на эмбрионально-личиночное развитие земноводных различных видов.

Научная новизна. В работе впервые показано, что экологическим оптимумом для эмбрионально-личиночного развития земноводных являются не статичные значения абиотических факторов, а периодические колебания в определённых пределах, специфичных для данного вида. При таких астатичных условиях у подопытных особей наблюдается ускорение эмбрионального развития и личиночного роста. Подобный эффект носит общий характер для различных представителей класса земноводных и проявляется на разных этапах онтогенеза.

Впервые исследовано влияние колебаний температуры, водородного иона и солёности на эмбриональное развитие представителей двух отрядов земноводных. Полученные результаты могут быть полезны при разработках методик организации зоокультур амфибий.

На исследуемых видах показано, что при астатичности факторов среды снижается смертность особей при метаморфозе, а выращенные в таких условиях сеголетки имеют более высокие размерные характеристики и менее вариабельны по массе и линейному размеру.

Теоретическое значение. Изложенный в диссертации материал подтверждает предположение об общебиологических закономерностях эффекта астатичного оптимума. Выявлено, что для земноводных наиболее благоприятными условиями являются небольшие периодические колебания абиотических факторов в пределах определённого диапазона величин. Оптимизирующее действие астатичного оптимума заключается в ускорении и увеличении синхронности развития, укрупнении подопытных особей и снижении вариабельности их линейно-весовых характеристик. Благоприятный эффект наблюдается вне зависимости от природы экологического фактора и видовой принадлежности земноводного. Исследования влияния колебаний параметров среды на эмбрионально-личиночное развитие земноводных имеет значение для понимания общих закономерностей оптимизации жизнедеятельности организмов в астатичных условиях.

Практическое значение. Содержание особей в астатичных условиях способно заметно снизить смертность в эмбрионально-личиночный период и позволяет получить более крупную молодь, поэтому результаты исследований могут быть полезны при организации зоокультуры амфибий.

Реализация результатов исследования. Результаты исследований используются в курсах лекций «Экологическая физиология животных»,

«Общая экология», «Организм и среда», в практических спецкурсах на кафедре зоологии биологического факультета в Мордовском государственном университете.

Связь темы диссертации с плановыми исследованиями.

Представленные результаты были получены в ходе исследований, проведенных в рамках научного направления кафедры зоологии Мордовского государственного университета «Изучение структуры и продукционных процессов в природных экосистемах в связи с их оптимизацией в условиях Нечерноземья» (№ 47 ГБ 22192).

Апробация работы. Материалы диссертационного исследования были представлены и обсуждались на 12-м совещании Европейского Общества Герпетологов (С-Петербург, 2003), международной конференции «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов» (Петрозаводск, 2004), 8-ой международной Пущинской конференции молодых учёных (Пущино, 2004), ежегодных Огарёвских чтениях (Саранск, 2005-2007), ежегодных Конференциях молодых учёных, аспирантов и студентов МордГУ (Саранск, 2006-2007), IX Съезде Гидробиологического Общества РАН (Тольятти, 2006), ежегодных Любичевских чтениях (Ульяновск, 2007).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 17 работ (в том числе 2 работы в журналах рекомендованных ВАК)

Декларация личного участия автора. Автор лично принимал участие в постановке и проведении экспериментов, представленных в диссертации. Обработка полученных данных, их интерпретация и оформление и прочие работы, связанные с написанием текста диссертации, осуществлены автором по плану, согласованном с научным руководителем. Доля личного участия автора в написании и подготовке публикаций составляет 20-100%

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Экологическим оптимумом для земноводных являются не определенные константные условия, а периодические отклонения параметров среды в пределах толерантного диапазона данного вида.

2. В условиях колебаний экологических факторов наблюдается ускорение эмбрионально-личиночного развития земноводных, увеличение темпов роста, выживаемости и снижение вариабельности линейно-весовых размеров личинок.

3. Оптимизация жизнедеятельности земноводных в астатичных условиях является неспецифической реакцией организма, не зависящей от природы фактора и проявляется на разных этапах онтогенеза у различных видов земноводных.

Объем и структура. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов и библиографического списка. Текст диссертации изложен на 146 страницах, включает 29 таблиц, 16 рисунков. Список цитированной литературы содержит 243 источника, в том числе 48 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает особую глубокую благодарность и искреннюю признательность своему научному руководителю, доктору биологических наук профессору ***В. А. Кузнецову*** за ценные советы и указания, пристальное внимание и всестороннюю помощь на всех этапах экспериментальных исследований, анализа полученного материала и подготовки диссертации. Отдельную благодарность автор выражает старшему научному сотруднику кафедры зоологии, кандидату биологических наук ***А. Б. Ручину*** за всяческую помощь и поддержку. Автор благодарит ***сотрудников кафедры зоологии*** Мордовского государственного университета имени Н. П. Огарёва за всяческое содействие и помощь, внимание и полезные замечания при выполнении данного диссертационного исследования.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ВЛИЯНИЕ КОЛЕБАНИЙ АБИОТИЧЕСКИХ ФАТОРОВ НА РАЗВИТИЕ И РОСТ ПОЙКИЛОТЕРМНЫХ ОРГАНИЗМОВ.

Одним из основных положений современной факториальной экологии является теория экологического оптимума. В настоящее время за экологический оптимум принимают такое количественное значение определённого фактора среды, которое полностью удовлетворяет требованиям какого-либо организма и является наиболее благоприятным условием для обеспечения жизнедеятельности данного организма (Федоров, Гильманов, 1980; Одум, 1986; Наумов, 1961; Дажо, 1975). Среди всех количественных значений фактора принято особо выделять оптимальную зону – диапазон величин, включающий количественные значения фактора, при действии которых организм не использует свои адаптационные механизмы. В случае, когда значение фактора лежит вне оптимальной зоны, организм стремится компенсировать влияние фактора за счёт работы адаптационных механизмов, действие которых приводит к дополнительным энергозатратам. При этом размер таких энергетических затрат организма возрастает пропорционально с удалением значений фактора от оптимального значения (Шилов, 2001).

Однако, естественная среда обитания не статична во времени, а динамична. Факторы среды изменчивы, и колеблются в тех или иных пределах, часто – с определённым ритмом и цикличностью (Алекин, 1953; Луканов и др. 1971; Максимов, 1989; Шестерин, 1987). Это значит, что предположение о негативном влиянии естественных условий, к которым в той или иной степени эволюционно адаптированы живые организмы, нельзя с уверенностью назвать правильным (Константинов, 1988). Таким образом, исходя из анализа научной литературы существует необходимость в продолжении исследований закономерностей эффекта благоприятного влияния колебаний абиотических факторов на различные группы животных.

Эффект благоприятного влияния периодических температурных колебаний был обнаружен на насекомых (Дажо, 1975; Мончадский, 1949; Лопатина, Кипятков, 1990; Kipyatkov, Lopatina, 1993; Peairs, 1927; Ludwig, Cable, 1934; Huffaker, 1944; Frye, 1969; Champlian, Butler, 1967; Messenger, 1969; Hagstrum, 1970; Одум, 1986; Danks, 1987). Исследованиям влияния колебаний факторов среды на различные водные организмы посвящены многочисленные работы А.С. Константинова с соавторами (Константинов, 1985, 1986, 1987, 1989, 1990, 1991, 1993, 1996) и его учеников (Зданович, 1984, 1990, 1997, 1999, 2001; Зданович и др., 2001; Мартынова, 2003). В этих работах описаны результаты экспериментов на различных рыбах, и во всех экспериментах получены результаты, согласно которым скорость роста рыб значительно выше в условиях переменных температур, чем при постоянных значениях этого фактора среды. Солёность – один из специфических факторов водной среды. Имеются данные (Константинов, Мартынова, 1987, 1988, 1990, 1992, 2000; Мартынова, 2002), согласно которым содержание

молоди различных видов рыб в условиях переменной солёности приводило к ускорению их роста. Аналогичные ускорение роста, оптимизация энергетики и улучшение физиологического состояния молоди рыб отмечено и в условиях колебания концентрации кислорода в воде (Константинов, 1988). В переменных кислородных режимах ускорялся рост молоди белого амура, мозамбикской тилпии и карпа. Ряд авторов (Вечканов, Ручин, Кузнецова, 1998; Вечканов и др., 1997, 2000; Ручин, 2000а; Константинов и др., 2002; Ручин и др., 2002; Ручин, Кузнецов, 2003) описывает эффект благоприятного воздействия колебаний интенсивности освещения на рост и развитие карпа, гуппи, ротана серебряного и золотого карася и отмечает ускорение. Имеются также данные о положительном влиянии на гидробионтов и колебаний водородного показателя – фактора, специфического для гидробионтов (Кузнецов, 1997, 2005)

Закономерности действия факторов среды на земноводных в литературе описаны явно недостаточно и ограничено по сравнению с другими группами позвоночных животных. Тем не менее, информация о действии абиотических факторов на амфибий представляет большой теоретический интерес, и имеет практическое значение в связи с освоением человеком этих животных как нового, перспективного объекта зоокультуры (Боркин, Флякс, 1990; Abdulali, 1985; Culley, 1976, 1981).

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исходя из поставленных задач в качестве объектов исследования были выбраны такие виды, как обыкновенный тритон, шпорцевая лягушка, а также два вида жаб – обыкновенная, или серая, и зелёная. Все вышеуказанные виды имеют существенные отличия, как в систематическом плане, так и с точки зрения образа жизни и экологической специализации, что явилось главной причиной выбора этих земноводных в качестве объектов исследования.

Весь объём полученного материала, основные направления проведенных исследований и видовая принадлежность объектов исследований приведены в таблице 1

Таблица 1
Объекты, направления и объём исследований

Объект исследования	Направление исследований	Количество особей	Число измерений
Обыкновенный тритон <i>Lissotriton vulgaris L.</i>	Эмбриональное развитие	900	4170
Шпорцевая лягушка <i>Xenopus laevis Daudin.</i>	Эмбрионально-личиночное развитие	1600	6080
Обыкновенная жаба <i>Bufo bufo L.</i>	Эмбрионально-личиночное развитие	1560	7820
Зелёная жаба <i>Bufo viridis Laurenti</i>	Эмбрионально-личиночное развитие	1920	10100

При постановке экспериментов методики в целом заимствованы из описанных в литературных источниках методов исследования (Кузнецов, 1995, 2005; Константинов, Вечканов, Кузнецов, 1995, 1998; Константинов и др., 2000). Икра, на которой проводились исследования, была получена одним из ниже описанных способов. В первом случае, икра была получена естественным путём в лабораторных условиях от одной и той же пары производителей в рамках одной серии опыта. Исследования развития проводились по соответствующим методикам: обыкновенный тритон – Л. Д. Лиознер (1975), шпорцевая лягушка – по методике Детлаф, Руднева (1975), обыкновенная и зелёная жабы – Камбар, Джипо (Cambar, Girouloux, 1956). Размер особей после эмбриогенеза определяли на заключительных стадиях с помощью бинокля МБС-2, оснащённого градуированным окуляром (с точностью до 0,1 мм). Определение массы тела полученных личинок проводили на весах ВЛ-210 с точностью до 0,1 мг. Плотность посадки особей соответствовала оптимальной рекомендуемой и составляла в зависимости от вида 1-3 особи на 1 л. Головастики кормили свежеприготовленными ошпаренными листьями крапивы с избытком по рациону насыщения до начала метаморфоза. Остатки корма, фекалии и погибших особей удаляли при ежедневной смене воды. Температуру поддерживали на постоянном оптимальном уровне (кроме серий экспериментов по колебаниям температуры) с помощью терморегуляторов типа АНА. Головастики измеряли с помощью бинокля МБС-2, оснащённого градуированным окуляром (с точностью до 0.1 мм), от кончика морды до анального отверстия. При изучении влияния колебаний факторов использовали 12-часовой режим. Для этого через указанный интервал времени весь объём воды, в котором выращивалась икра или личинки меняли на аналогичный, но с изменённым, необходимым значением исследуемого фактора. Необходимые величины температуры достигались и поддерживались с помощью терморегуляторов типа АНА; солёности – путём добавления NaCl; pH – добавлением сильной неорганической кислоты (HCl) или щёлочи (KOH), уровень ионов водорода контролировали с помощью pH-метра «pH-340» с точностью 0.05 ед. Оптимальность условий определяли по совокупности характеристик, таких как скорость развития, синхронность роста, выживаемость, размер и масса тела особей и вариабельности особей. Статистическая обработка материала проводилась по стандартной схеме с использованием критерия Стьюдента (Лакин, 1990).

ГЛАВА 3. ВЛИЯНИЕ КОЛЕБАНИЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ

Температура – один из наиболее значимых факторов среды, особенно для пойкилотермных организмов, к которым относятся и земноводные. Как показали результаты исследований, проведенных на четырёх видах земноводных, колебания температуры в пределах толерантного диапазона благоприятно отразились на эмбрионах всех исследуемых видов. Из данных таблицы 2 видно, что при колебании температуры в пределах 16-20°C

скорость эмбриогенеза обыкновенного тритона увеличилась в 1.08 раза по сравнению с самым оптимальным константным терморежимом. В этом же режиме наблюдалась не только самая высокая синхронность развития, но и наименьшие сроки достижения отдельных стадий данного этапа онтогенеза (рис.1).

Таблица 2
Показатели развития и линейно-весовые характеристики личинок обыкновенного тритона после эмбриогенеза в условиях переменных температур

Режим, °С	Время от оплодотворения, ч	Cw	Масса, мг	Cw	Длина тела, мм	Cw	Выживаемость, %
18 (К)	230.2 ± 2.3	1.19	3.76 ± 0.08	4.08	9.6 ± 0.1	2.03	98
16-17	246.4 ± 3.0 ***	1.36	4.09 ± 0.09 **	4.67	10.4 ± 0.2 ***	2.11	96
16-18	226.5 ± 2.3 **	1.24	4.11 ± 0.1 **	3.89	10.6 ± 0.3 ***	1.94	98
16-19	220.5 ± 2.2 **	1.16	4.20 ± 0.1 ***	3.65	10.8 ± 0.4 ***	1.86	100
16-20	214.1 ± 2.8 ***	1.04	4.34 ± 0.2 *	3.72	10.8 ± 0.4 ***	1.73	100
16-21	243.3 ± 3.2 ***	1.60	3.91 ± 0.1 **	3.98	10.3 ± 0.4	1.98	90

Примечание (здесь и далее): К- контроль, * - различия достоверны при P<0,05, ** - различия достоверны при P<0,01, *** - различия достоверны при P<0,001

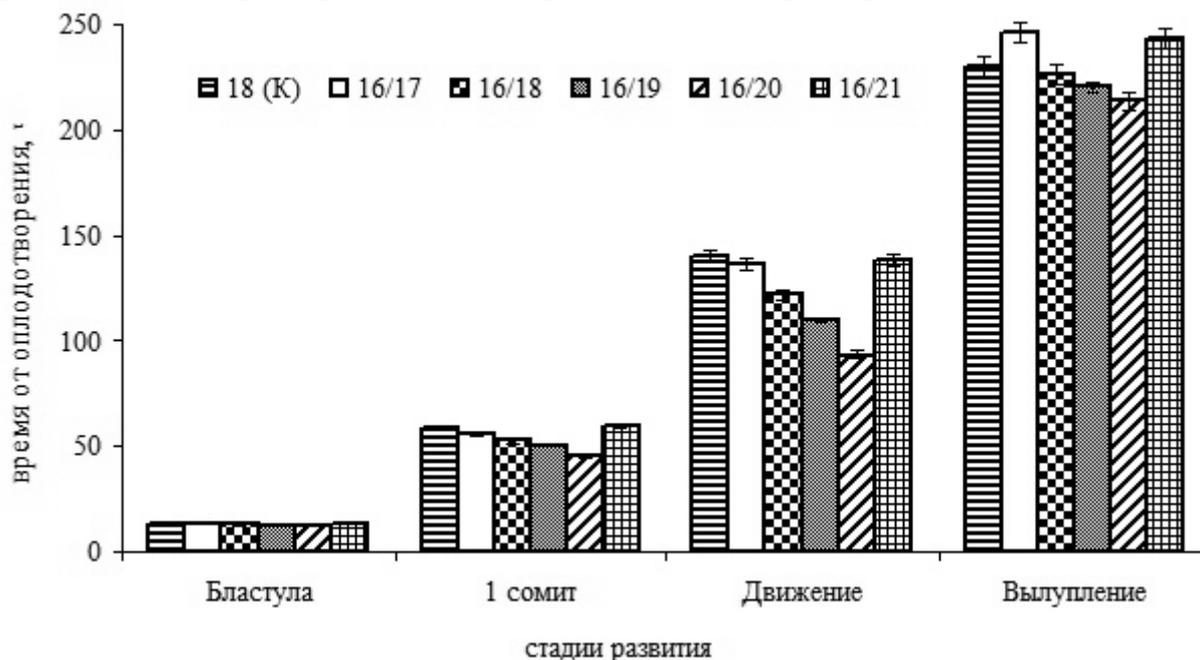


Рис. 1 – Время от оплодотворения до достижения отдельных стадий эмбрионального развития обыкновенного тритона при колебаниях температуры (°С)

При данном режиме колебаний отмечалось также максимальное увеличение массы и длины тела личинок сразу после выхода из икры.

Выживаемость эмбрионов – важный интегральный показатель развития особей и их физиологического состояния оказался наибольшим при термрежиме 16-20°C. Увеличение, как и уменьшение диапазона колебаний фактора приводило к постепенному снижению показателей развития, и при режимах 16-17 и 16-18°C таковые оказались ниже контрольных величин.

Аналогичные результаты были получены на обыкновенной и зелёной жабах и шпорцевой лягушке, оптимальным диапазоном колебаний температуры для них также оказался терморежим 16-20°C. Скорость эмбриогенеза возростала по сравнению со статичным контролем: у шпорцевой лягушки – в 1.14 раза, обыкновенной и зелёной жаб – в 1.10 раза. Также увеличилась и выживаемость: у шпорцевой лягушки – на 6%, обыкновенной жабы – на 5%, зелёной жабы – на 9%. Как и в описанном выше случае, показатели развития эмбрионов этих земноводных при колебаниях исследуемого фактора с большей или меньшей амплитудой снижались, и при некоторых терморежимах оказались ниже контрольных величин.

ГЛАВА 4. ВЛИЯНИЕ КОЛЕБАНИЙ КОНЦЕНТРАЦИИ ИОНОВ ВОДОРОДА НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ

Концентрация ионов водорода является специфическим фактором среды обитания гидробионтов, и при этом – одной из наиболее важных и лабильных характеристик естественных водоёмов. Как видно из данных таблицы 3, наиболее благоприятным режимом данного фактора оказались периодические колебания в условиях гидрион-режима с диапазоном колебаний 7.5-8.5 ед., при котором скорость эмбриогенеза шпорцевой лягушки была максимальной при переменном гидрион-режиме 7.5-8.5 ед, где в 1.2 раза была выше, чем при самом оптимальном константном режиме исследуемого фактора. При указанном режиме колебаний отмечалось наибольшие значения синхронности эмбриогенеза и линейно-весовых характеристик личинок после выхода из икры. Наряду с этим, выживаемость также была максимальной при данном гидрион-режиме и достигала 96%. В случае увеличения диапазона колебаний благоприятное действие проявлялось в меньшей степени.

Колебания данного фактора в пределах толерантного диапазона вызвали практически одинаковую реакцию у всех четырёх видов земноводных. Для всех четырёх исследуемых видов наиболее оптимальным оказался переменный гидрион-режим, с диапазоном колебаний 7.5-8.5 ед., при котором эмбриогенез ускорялся по сравнению с оптимальным константным режимом фактора: у обыкновенного тритона – в 1.11 раза, у обыкновенной жабы в 1.13 раза, у зелёной жабы – в 1.15 раза. Также увеличивалась, как у эмбрионов шпорцевой лягушки, и выживаемость: у обыкновенного тритона – на 7%, у обыкновенной жабы – на 14%, у зелёной жабы – на 15%.

Таблица 3

Показатели развития и линейно-весовые характеристики личинок шпорцевой лягушки после эмбриогенеза в условиях колебаний рН

рН, ед.	Время от оплодотворения, ч	Cw	Масса, мг	Cw	Длина тела, мм	Cw	Выживаемость, %
8.0 (К)	80.1±1.8	9.7	4.8±0.1	2.1	7.4±0.1	7.4	88
7.5-8.5	66.8±2.3***	6.3	6.1±0.4***	2.3	9.2±0.1***	5.9	96
7.0-9.0	70.2±1.7***	7.4	5.7±0.4*	2.8	8.8±0.2***	6.5	92
7.0-9.5	73.6±1.4**	9.2	5.5±0.3*	2.9	8.7±0.2***	6.8	90

Как показали дальнейшие исследования, периодические колебания водородного показателя благоприятно влияют и на личиночное развитие земноводных. На рисунках 2 и 3 видно, что при гидрион-режиме 7.5-8.5 головастики зелёной жабы оказывались наиболее крупными на всех отдельных стадиях данного этапа онтогенеза.

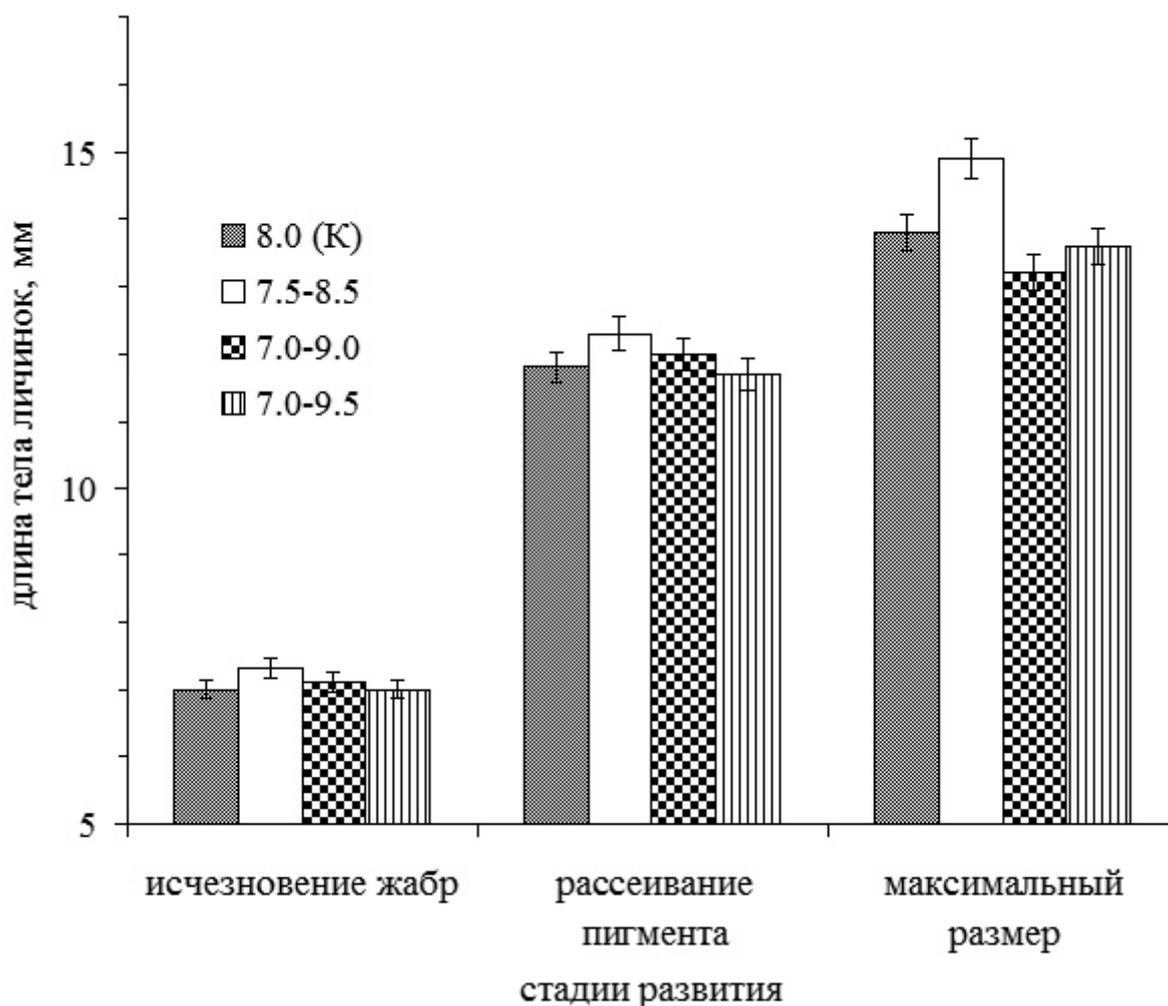


Рис. 2 – Длина тела головастика зелёной жабы на отдельных стадиях личиночного развития при колебаниях рН (ед.)

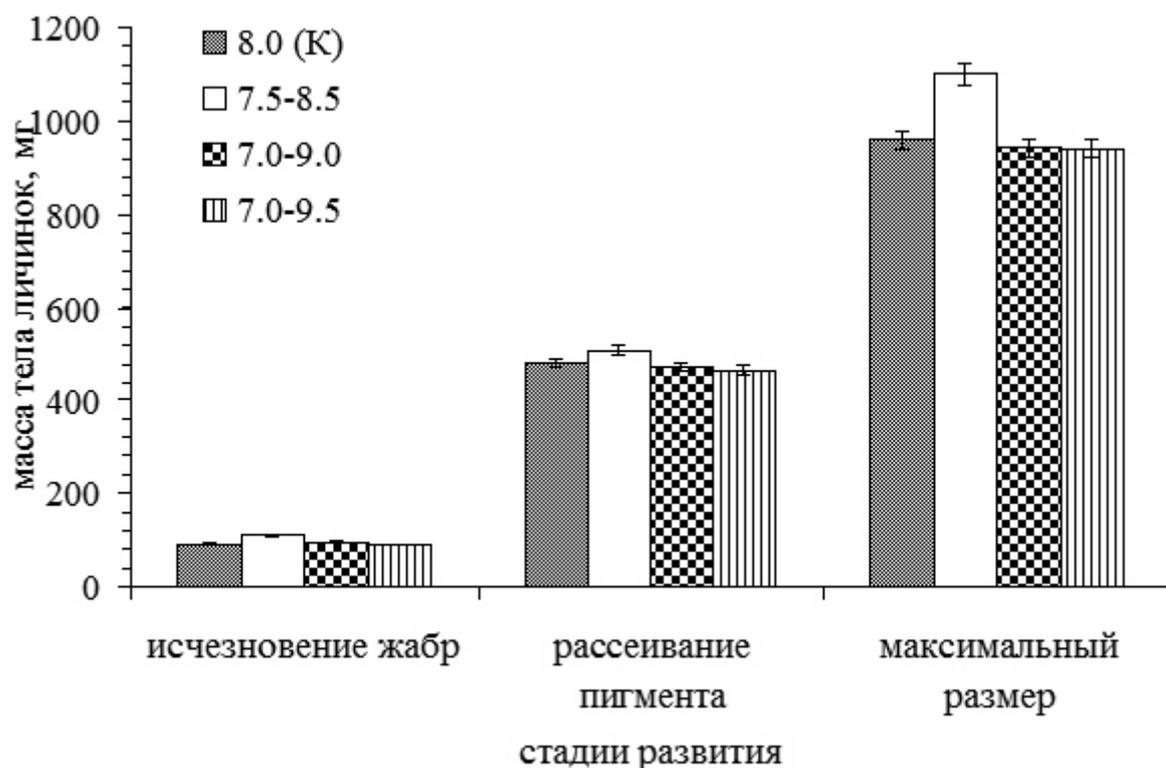


Рис. 3— Масса тела головастиков зелёной жабы (*Bufo viridis*) на отдельных стадиях личиночного развития при колебаниях pH (ед.)

Это указывает на максимальное увеличение темпов роста при данном режиме колебаний. При этом же гидрион-режиме отмечаются наибольшие показатели роста при наименьшей вариабельности. В случае увеличения диапазона колебаний pH также наблюдаются более высокие показатели роста, чем при статичном оптимальном значении данного фактора, но уже в меньшей степени. Размерные показатели сеголеток и их выживаемость после метаморфоза достигали наибольших значений при том же гидрион-режиме 7.5-8.5 (табл. 4). При больших колебаниях pH исследуемые характеристики особей снижались, но также были выше контрольных.

Таблица 4.
Линейно-весовые характеристики сеголеток зелёной жабы, выращенных в различных условиях pH

pH, ед.	Кол-во, шт	Длина, мм	Cw	Масса, мг	Cw
7.0	18	14.5±0.4***	6.8	404.4±5.3***	15.2
7.5	18	16.2±0.1***	6.6	436.7±3.0***	12.6
8.0 (К)	19	18.6±0.5	4.5	486.7±4.6	11.6
8.5	17	16.2±0.5***	4.9	422.6±6.1***	13.1
9.0	16	16.0±0.3***	6.3	380.8±2.5***	15.0
9.5	16	16.0±0.4***	7.1	371.3±8.2***	16.8
7.5-8.5	23	20.3±0.3*	2.2	522.3±6.9***	9.2
7.0-9.0	21	19.1±0.3	3.0	498.1±1.1*	10.3
7.0-9.5	20	17.8±0.3	4.1	459.1±2.1***	10.9

ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ КОЛЕБАНИЙ СОЛЁНОСТИ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ

Солёность, также как и рН является специфическим фактором водной среды. Практически все земноводные являются обитателями пресных вод, поэтому данный фактор для них не является естественным. Для подтверждения неспецифического характера благоприятного эффекта астатичности среды было необходимо изучить действий колебаний солёности в пределах толерантного диапазона на эмбрионально-личиночное развитие земноводных.

Как показали наши исследования, небольшие периодические колебания солёности в пределах толерантного диапазона благоприятно влияют на исследуемые показатели эмбрионально-личиночного развития исследуемых видов. Как видно из данных таблицы 5, наилучшие показатели развития отмечались при галорегиме с диапазоном 0-1‰, где скорость эмбриогенеза по сравнению с контролем увеличилась в 1.11 раза, выживаемость была больше на 7%. При этом же режиме колебаний наблюдались максимальные значения линейно-весовых размеров особей после эмбриогенеза и наиболее значительное снижение вариабельности этих величин. При увеличении диапазона колебаний данного фактора исследуемые характеристики подопытных особей снижались, и при галорегимах с 0-4 и 0-5‰ их значения оказались ниже контрольного уровня.

Таблица 5

Показатели развития и линейно-весовые характеристики личинок обыкновенного тритона после эмбриогенеза в условиях переменной солёности

Режим ‰	Время от оплодо- творения, ч	Cw	Масса, мг	Cw	Длина тела, мм	Cw	Выж ивае мость %
1(К)	253.11±0.96	1.36	3.76± 0.03***	1.98	10.5 ± 0.02***	4.30	90
0-1	227.91±1.34***	1.09	4.22± 0.01***	1.96	11.0 ± 0.01***	3.71	97
0-2	234.51±1.24***	1.19	4.02±0.03***	2.66	10.5 ± 0.02	3.97	93
0-3	242.09±1.18***	1.27	3.65±0.08	2.75	10.0 ± 0.01***	4.07	83
0-4	256.15±1.43	1.69	3.59± 0.07*	2.95	9.0 ± 0.02***	4.22	74
0-5	266.00±1.19***	1.88	3.49±0.05***	2.90	9.0 ± 0.03***	4.30	60

Тот же результат, но при иных величинах фактора был получен при исследовании влияния колебаний солёности на эмбрионально-личиночное развитие представителей отряда бесхвостых. В целом периодические колебания данного фактора также оказали благоприятное влияние на их развитие, но в отличие от обыкновенного тритона, шпорцевая лягушка, обыкновенная и зелёная жабы достигали наилучших исследуемых показателей при галорегиме с диапазоном колебаний 0-2‰. Как видно на

рисунке 5, при указанном переменном режиме эмбрионы шпорцевой лягушки достигали отдельных стадий достоверно раньше остальных особей.

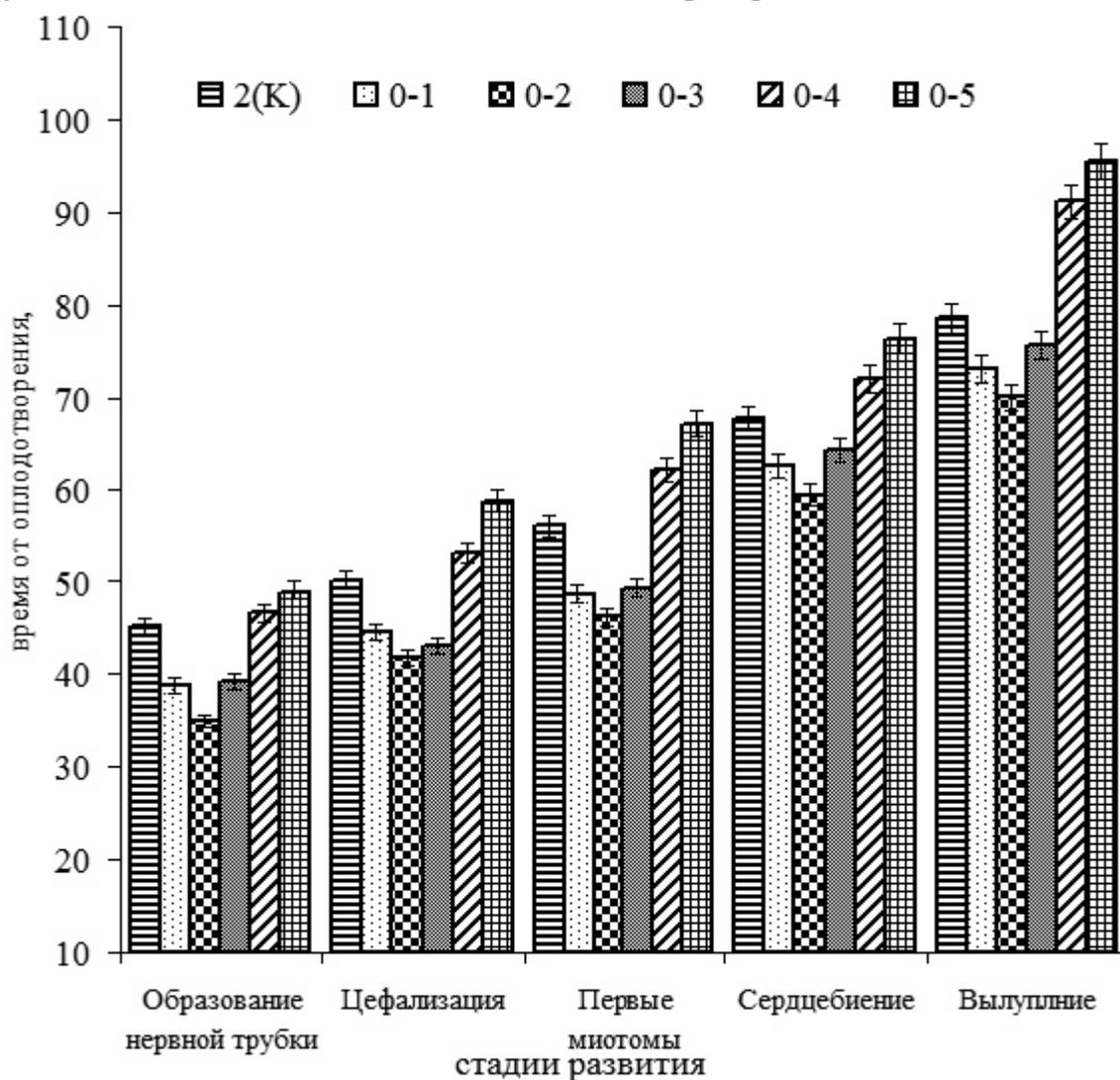


Рисунок 4 – Время от оплодотворения до достижения отдельных стадий эмбрионального развития шпорцевой лягушки при колебаниях солёности (‰)

Как при уменьшении, так и при увеличении диапазона колебаний скорость развития, выживаемость, размеры и длина тела личинок после эмбриогенеза снижалась, и при галорезимах с диапазонами 0-4 и 0-5‰ эти показатели оказались меньшими, чем в контроле. Скорость эмбриогенеза при диапазоне колебаний 0-2‰ была максимальной и превышала контроль в 1.12 раза. Выживаемость при этом галорезиме также была наибольшей (на 10% выше, чем в контроле).

Колебания солёности в пределах толерантного диапазона также оказали благоприятное влияние на рост и развитие личинок земноводных. Результаты исследований показали, что наиболее благоприятным режимом солёности для головастиков двух видов жаб оказался галорезим с диапазоном колебаний 0-2‰. Как видно из данных таблицы 6, при этом

режиме колебаний солёности отмечались наилучшие показатели роста и развития головастиков.

Таблица 6
Показатели развития и линейно-весовые характеристики личинок зелёной жабы в условиях колебаний солёности

Солёность, ‰	Время от вылупления, сут.	Кол-во, шт	Длина тела, мм	Cw	Масса, мг	Cw	Стадии развития
2 (К)	10	30	7.0+0.1	6.8	90.4+3.1	23.2	34
	20	28	11.7+0.2	3.9	478.6+2.1	17.8	37-38
	30	27	13.6+0.2	3.1	940.6+11.2	9.1	41-42
0-1	10	30	7.1+0.1	6.4	95.5+3.4	22.6	35
	20	28	12.0+0.3	3.6	482.8+2.2	16.7	38
	30	27	13.2+0.3	2.7	953.9+9.4	8.5	42
0-2	10	30	7.3+0.2	5.1	109.1+4.1***	18.3	35-36
	20	29	12.3+0.2*	2.6	512.0+0.3***	12.3	38-39
	30	28	14.9+0.2***	2.0	1098.5+10.1***	6.1	43
0-3	10	29	7.1+0.2	6.2	98.2+2.3*	21.0	35
	20	28	11.9+0.2	3.8	486.2+2.8*	17.2	38
	30	26	13.4+0.3	2.9	976.1+10.8*	8.8	41-42
0-4	10	28	6.7+0.1*	10.1	76.8+0.4***	28.8	33-34
	20	26	10.6+0.2***	5.6	466.2+4.1***	22.1	37
	30	25	12.0+0.2***	4.4	849.3+9.1***	14.2	40

Увеличение, как и уменьшение диапазона колебаний солёности оказывало негативное действие на исследуемые характеристики особей (при галорегиме 0-4‰ они оказались ниже контроля). Схожие результаты были получены и на головастиках обыкновенной жабы. Так, при режиме колебаний в диапазоне 0-2‰ головастики обыкновенной жабы были наиболее крупными из всех на отдельных стадиях развития, как это видно на рисунках 5 и 6. После метаморфоза длина, масса тела и выживаемость сеголеток обоих видов жаб достигали максимальных величин также при галорегиме 0-2‰, и снижали эти показатели роста и развития в случае увеличения или уменьшения диапазона колебаний.

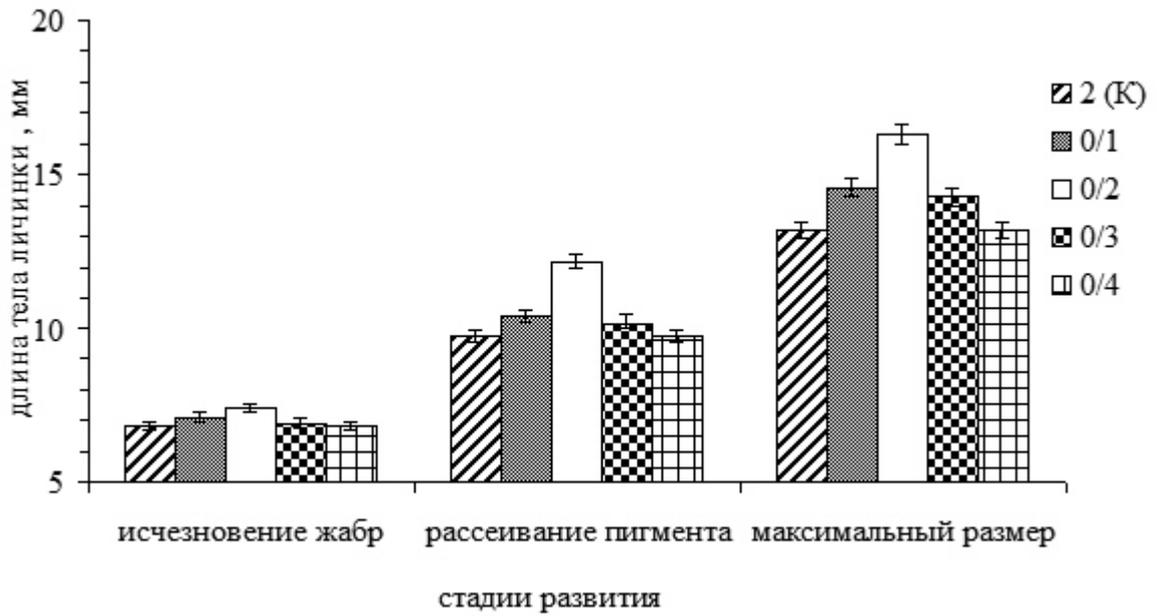


Рисунок 5 – Длина тела головастиков обыкновенной жабы на отдельных стадиях личиночного развития при колебаниях солёности (‰)

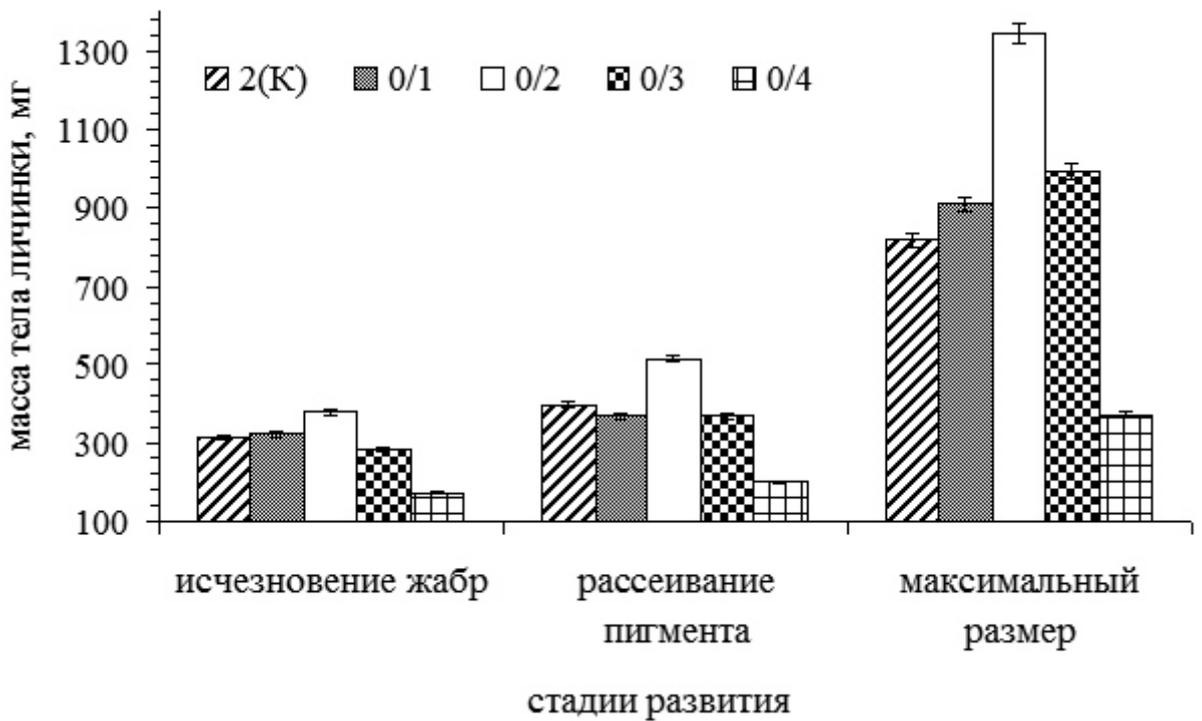


Рисунок 6 – Масса тела головастиков обыкновенной жабы на отдельных стадиях личиночного развития при колебаниях солёности (‰)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К настоящему времени накоплен достаточно обширный теоретический и экспериментальный материал, позволяющий с иной позиции подойти к проблеме экологического оптимума. Общепринятая концепция экологического оптимума может трактовать воздействие на организмы определённых константных условий среды, при которых наблюдаются наиболее благоприятные для жизнедеятельности организма значения того или иного фактора. Этот подход нашёл своё подтверждение во многих экспериментальных исследованиях, проведённых по самым различным факторам среды. При этом, по выражению академика И.А. Шилова (2005), экологический оптимум – есть диапазон значений фактора, при которых адаптационные механизмы организма отключены и энергия расходуется организмом только на фундаментальные жизненные процессы. С другой стороны, в условиях колебаний факторов среды, выходящих за пределы зоны оптимума, активируют адаптационные механизмы. Любая адаптация организма связана с затратами энергии, тем большими, чем значительнее фактор отклоняется от оптимальных условий. Однако известно, что необходимость установления нового уровня стационарного равновесия, наблюдающаяся вследствие адаптационных процессов, требует от организма дополнительной работы, которая обеспечивает избыточность анаболических процессов и повышает устойчивость организма (Запруднова, 2001, 2003).

Как следует из данных ряда исследований, периодическое включение компенсаторных механизмов оптимизирует энергетические процессы в организме и оказывает стимулирующее воздействие на все процессы жизнедеятельности организма. Следовательно, за экологический оптимум следует принимать не диапазон конкретных величин оптимальной зоны, а некоторые периодические отклонения фактора за пределы этой зоны. Именно в этих условиях, обеспечивается непрерывная физиологическая работа организма, приводящая к общему эффекту оптимизации жизнедеятельности. С этих позиций мы и рассматриваем все имеющиеся в литературе и полученные нами данные об ускорении развития и темпов роста различных групп животных.

Полученные нами результаты хорошо укладываются в эту схему представлений о благоприятном воздействии периодических колебаний факторов среды. Достаточно подробно исследована в этом плане ещё одна группа пойкилотермных гидробионтов – амфибии. Показано, что периодические небольшие изменения таких важнейших экологических факторов, как температура, солёность, водородный показатель приводят к ускорению эмбрионального и личиночного развития, роста головастиков и увеличению их выживаемости.

Механизм данного явления, по-видимому, заключается в ответной реакции организма на колебания среды, протекающей по типу общего адаптационного синдрома (Селье, 1960, 1972, 1982). Именно колебания, не выходящие за пределы толерантного диапазона, обеспечивают ту физиологическую работу организма, которая приводит к перестройке

метаболизма и за счёт гиперкомпенсации энергозатрат на адаптационные процессы смещает его в сторону анаболизма (Бауэр, 1935, Аршавский, 1976).

Результаты собственных исследований и литературные данные показывают, что оптимизационный эффект наблюдается при колебаниях абиотических факторов вне зависимости от их качественной природы и от эволюционного уровня организма – от простейших до позвоночных животных. Наши исследования подтверждают предположение об общебиологическом характере благоприятного воздействия колебаний параметров среды на жизнедеятельность организмов и вносят свой вклад являются в дальнейшее развития *парадигмы оптимальности*.

ВЫВОДЫ

1. Для исследованных видов земноводных характерны постоянные значения температуры, водородного показателя и солёности среды, при которых наблюдаются наибольшая скорость эмбрионально-личиночного развития, темпов роста головастиков и минимальный отход особей. При отклонении каждого из этих факторов среды от оптимальных стационарных значений, отмечается ухудшение исследуемых показателей эмбрионально-личиночного развития.

2. Небольшие околосуточные колебания каждого из исследованных факторов среды от оптимальных стационарных значений оказывают положительное влияние на эмбрионально-личиночное развитие исследованных видов земноводных. В наиболее оптимальных переменных режимах температуры, водородного показателя и солёности наблюдается ускорение эмбрионально-личиночного развития амфибий в 1.10-1.25 раза, увеличение темпов роста в 1.15-1.25 раза, снижение вариабельности ростовых характеристик в 1.20-2.50 раза и уменьшение смертности особей на 20-25% по сравнению с наиболее оптимальными константными значениями того же фактора.

3. Степень проявления оптимизирующего эффекта зависит от диапазона колебаний фактора. При уменьшении или расширении диапазона колебаний от оптимального эффект ослабевает, а в некоторых случаях наблюдается ингибирующее воздействие на эмбрионально-личиночное развитие подопытных земноводных.

4. Оптимизация эмбрионально-личиночного развития земноводных в астатичных условиях является неспецифической реакцией организма, не зависящей от природы фактора и проявляется на разных этапах онтогенеза у исследованных видов амфибий.

5. Экологическим оптимумом для земноводных являются не определенные константные условия, а периодические отклонения параметров среды в пределах толерантного диапазона какого-либо фактора для данного вида.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

Полученные результаты могут быть рекомендованы для практического применения в области культивирования земноводных, как в лабораторных условиях, так и при организации промышленной зоокультуры амфибий. Использование астатичных режимов температуры, водородного показателя или солёности на практике позволяет увеличить эффективности выращивания животных за счёт снижения смертности особей на эмбрионально-личиночном этапе развития и улучшения ростовых показателей личинок и сеголеток. Установлено, что наиболее благоприятными астатичными режимами исследуемых факторов оказались полусуточные колебания: температуры – в пределах 5°C от стационарного оптимума (+16 – +21°C); рН – в пределах диапазона от 7.5 до 8.5 ед.; солёности – в пределах диапазона на 1-2‰ от 0‰. Это обстоятельство следует учитывать при выборе оптимального диапазона колебаний каждого фактора для каждого вида земноводных.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Кузнецов В. А. Влияние солёности на эмбриональное развитие шпорцевой лягушки *Xenopus Laevis* Daudin. / В. А. Кузнецов, **Е.А.Лобачёв** // Новые подходы в естественных исследованиях: Межвузов. Сб. научн. Трудов. Вып.2. Саранск: Ковылкинская типогр., 2002. С. 55-58.
2. Kuznetsov V. A. Effect of abiotic oscillations on growth rate development of anura larvae / V. A. Kuznetsov, A. B. Ruchin, **E. A. Lobachev**, M. K. Ryzhov // 12-th Ordinary Meeting Societas Europaea Herpetologica (SEH). Saint-Petersburg, 2003. – P. 94.
3. **Лобачёв Е.А** Влияние постоянства и непостоянства экологических факторов на личиночное развитие озерной лягушки. / А.Б. Ручин, Е.А. Лобачёв // Биология - наука 21 века. Тез. 8 межд. Пушинской конф. мол. ученых. Пушино, 2004. С. 213.
4. Кузнецов В. А. Рост и развитие личинок бесхвостых амфибий при колебаниях фак-торов среды / В. А. Кузнецов, **Е. А. Лобачев** // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: материалы междунар. конф. Петрозаводск, 2004. – С. 72.
5. Ручин А. Б. Влияние абиотических факторов среды на скорость роста ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877/ А. Б. Ручин, М.К Рыжов., **Е. А. Лобачёв** // Биология внутренних вод. 2004. № 4. С. 79-83.
6. Ruchin A.B. Optimization of embrional developments fresh-water hydrobionts at astaticism of factors of envirointment. / A.B. Ruchin, V. A. Kuznecov, **E. A. Lobachev** // Aquatic Ecology at the Dawn of XXI Century. Professor G.G. Winberg 100th Anniversary/ Zoological Institute St. Petersburg. Russia. St.-Petersburg, 2005. P. 54.
7. Кузнецов В. А. Влияние солёности на эмбрионально-личиночное развитие щуки *Esox lucius* L. / В. А. Кузнецов, **Е. А. Лобачёв** // Актуальные проблемы экологической физио-логии, биохимии и генетики животных: Матер. междунар. конф. Саранск, ИМУ, 2005. С.115-119
8. Кузнецов В. А. Влияние концентрации водородных ионов на рост и развитие личинок шпорцевой лягушки (*XENOPUS LAEVIS*) / В. А. Кузнецов, **Е. А. Лобачев** // Зоол. журн., 2005. Т. 84, № 5. – С. 611–617.
9. Ручин А.Б. Влияние монохроматического света на рост и развитие личинок озёрной лягушки, *Rana ridibunda* / А.Б. Ручин, **Е.А. Лобачёв** // Современные наукоёмкие технологии, №8, 2005, с. 13-16.

10. **Лобачёв Е. А.** Влияние астатичной солёности на рост и развитие эмбрионов тритона обыкновенного // XXXIV Огарёвские чтения: материалы научной конференции ИМУ, 2006, С. 64-66.
11. **Лобачёв Е. А.** Влияние астатичной солёности на эмбриональное развитие и рост тритона обыкновенного и африканской шпорцевой лягушки // Материалы XI конференции молодых ученых, аспирантов и студентов МГУ им. Н.П. Огарева. – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2006, С. 52-53.
12. Ruchin A.V. Influence of light intensity on the development and growth rates in marsh frog *Rana ridibunda* / A. V. Ruchin, **E. A. Lobachev** // Journal of Natural History, Vol.1, No.2 Delhi, India, 2006. p.2-7
13. **Лобачёв Е. А.** Влияние астатичной солености на рост и развитие эмбрионов тритона обыкновенного /В.А. Кузнецов, Е.А. Лобачёв //Тезисы докладов IX Съезда Гидробиологического общества РАН. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. Т. 1.С.276.
14. **Лобачёв Е. А.** Астатичность факторов среды как экологический оптимум для земноводных. / Е. А. Лобачёв, В. А. Кузнецов. //Современные проблемы эволюции (сборник докладов). Ульяновск: Ульян. гос. пед. ун-т, 2007. С. 397-401.
15. **Лобачёв Е. А.** Эмбриональное развитие обыкновенного тритона при переменных температурах // Материалы XII конференции молодых ученых, аспирантов и студентов МГУ им. Н.П. Огарева. – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2007. С.34-36
16. Кузнецов В. А. Влияние колебаний солености на рост и развитие личинок озерной лягушки *Rana ridibunda*. /В. А. Кузнецов, **Е. А. Лобачёв** //Гидробиологический журнал, 2007, №1. – С.74-84.
17. Кузнецов В.А. Влияние колебаний солености на рост и развитие личинок двух видов жаб / В. А. Кузнецов, **Е.А. Лобачёв**, Л. В. Ширшикова, Е. И. Наумкина, Е. С. Сугоняева //XXXV Огаревские чтения: материалы научной конференции. Ч.2. Естест. и техн. науки. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2007. С. 13-14.