

А. И. ЗОТИН

**ПОТРЕБЛЕНИЕ ВОДЫ ИЗ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ РАЗВИВАЮЩИМИСЯ
ЯЙЦАМИ ОСЕТРОВЫХ РЫБ**

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 20 I 1953)

Настоящая работа посвящена изучению потребления воды развивающимися яйцами белуги (*Huso huso*), черноморско-азовского осетра (*Acipenser güldenstädti colchicus*) и севрюги (*A. stellatus*) от стадии оплодотворения до момента выхода зародыша из оболочек.

Работа проводилась в низовьях Дона на Рогожкинском рыбозаводском пункте Аздоррыбвода в апреле — июне 1952 г. Икру оплодотворяли сухим способом и инкубировали в реке в аппаратах Сес-Грина. Для изучения поступления воды в яйцо учитывалось изменение плотности яйца во время развития (так как сухой вес яиц осетровых рыб не меняется во время развития ⁽¹⁾, то изменение плотности может происходить только за счет поступления воды). Плотность яиц определялась по скорости падения в вязкой жидкости. В эмбриологии впервые этот метод был применен Ягль ⁽²⁾ для изучения проницаемости яиц *Fundulus*. Однако она не обратила достаточного внимания на разработку математической стороны метода.

При изучении падения шарообразных тел в вязкой жидкости обычно применяется формула Стокса. Формула Стокса справедлива только в том случае, если число Рейнольдса Re не превышает 0,5. В данной работе скорость падения яиц осетровых рыб измерялась в трубке с 0,27 M сахарозой. Вычисление показывает, что в этом случае $Re = 40 - 80$. Следовательно, для количественного описания падения яиц осетровых рыб формула Стокса непригодна*.

Известно ⁽³⁾, что

$$P = C_x \frac{\rho u_0^2}{2} \frac{\pi d_0^2}{4}, \quad (1)$$

где P — сопротивление движущемуся шару ($г \cdot см \cdot сек^{-2}$); C_x — коэффициент сопротивления; ρ — плотность среды ($г \cdot см^{-3}$); u_0 — скорость падения шара ($см \cdot сек^{-1}$); d_0 — диаметр шара ($см$).

C_x связан через Re с u_0 и d_0 . Для установления зависимости C_x от Re можно воспользоваться эмпирической кривой зависимости $\lg C_x$ от $\lg Re$ ⁽³⁾. Считая, что в пределах $Re = 40 - 80$ $\lg C_x$ пропорционален $\lg Re$, можно показать, что

$$C_x = 18,32 Re^{-0,631}.$$

Так как $Re = \rho u_0 d_0 / \eta$, где η — вязкость среды ($г \cdot см^{-1} \cdot сек^{-1}$), то

$$C_x = 18,32 \left[\frac{\eta}{\rho u_0 d_0} \right]^{0,631}. \quad (2)$$

* Пользуюсь случаем принести А. А. Детлафу искреннюю благодарность за помощь в выводе формул и в расчетах скорости падения.

Подставляя значение C_x в (1), получим:

$$P = 2,29\pi\rho^{0,369}\eta^{0,631}d_0^{1,369}u_0^{1,369}. \quad (3)$$

При описании медленного падения шарообразных тел сопротивление падающего тела P приравнивается к кажущемуся весу тела, так как принимается, что движение тела равномерно. Падение яйца в 0,27 М сахарозе идет с ускорением, поэтому нужно было бы внести поправку на ускорение. Однако, как показывают расчеты (по формуле, приводимой в (4), стр. 168), этой поправкой можно пренебречь. Пренебрегая поправкой на ускорение и приравнявая сопротивление падающего тела его кажущемуся весу, получаем:

$$P = 2,29\pi\rho^{0,369}\eta^{0,631}d_0^{1,369}u_0^{1,369} = gV_0(\sigma - \rho),$$

где σ — плотность яйца ($\text{г}\cdot\text{см}^{-3}$), и

$$u_0^{1,369} = \frac{gV_0(\sigma - \rho)}{2,29\pi\rho^{0,369}\eta^{0,631}d_0^{1,369}}. \quad (4)$$

Формула (4) дает нам зависимость между скоростью падения яйца u_0 и плотностью яйца σ при известном объеме V_0 . Покажем теперь, что если в яйцо поступает вода из внешней среды, то, зная изменение скорости падения, можно вычислить объем вошедшей в яйцо воды. В равенстве (4) числитель правой части характеризует силу тяжести, действующую на яйцо: $gV_0\sigma$ — вес яйца, $gV_0\rho$ — выталкивающая сила. Если в яйцо поступит объем воды ΔV , то вес яйца сделается равным $(V_0\sigma + \Delta V)g$ (так как плотность входящей воды равна 1), а выталкивающая сила будет равна $(V_0\rho + \Delta V\rho)g$. Отсюда

$$u_1^{1,369} = \frac{g[V_0(\sigma - \rho) - \Delta V(\rho - 1)]}{2,29\pi\rho^{0,369}\eta^{0,631}d_1^{1,369}}. \quad (5)$$

Для вычисления ΔV по u_1 из формулы (5) нужно знать изменение диаметра d . Изменение диаметра связано с изменением объема следующим соотношением*:

$$d_1 = 2r_1 = 2\sqrt[3]{r_0^3 + \frac{3}{4\pi}\Delta V}.$$

Отсюда

$$u_1^{1,369} = \frac{g[V_0(\sigma - \rho) - \Delta V(\rho - 1)]}{2,29\pi\rho^{0,369}\eta^{0,631}2^{1,369}\left(\sqrt[3]{r_0^3 + \frac{3}{4\pi}\Delta V}\right)^{1,369}}. \quad (6)$$

Следовательно, из формулы (6) можно по скорости падения яйца в 0,27 М сахарозе вычислять объем поступающей в яйцо воды ΔV .

В табл. 1 приведены формулы, по которым производился расчет количества поступающей воды.

Измерение скорости падения яиц проводилось на расстоянии 20 см в трубке диаметром 2 см.

* Допускается, что при вхождении в яйцо объема воды ΔV объем яйца $V_1 = V_0 + \Delta V$. Поскольку часть воды может связываться яйцом, не изменяя его объема, действительный объем входящей воды может быть несколько выше, чем тот, который получается по формуле (6).

Яйца осетровых рыб имеют три яичевых оболочки. Наружная слизистая оболочка и тесно с ней связанная внешняя желточная оболочка отделены узким пространством от внутренней желточной оболочки. Для изучения потребления воды яйцами осетровых рыб у них удалялись обе наружные оболочки и оставлялась внутренняя желточная оболочка, которая придает яйцу шарообразную форму. Таким образом, в опыте исключалась вода, захватываемая наружными оболочками при разбухании, и измерялась (суммарно) вода, поступающая внутрь яйца и в перивителлиновое пространство.

Ниже приводятся полученные материалы. Была исследована икра от 5 самок белуги, 6 самок осетра и 5 самок севрюги. Измерения проводились на икре, взятой непосредственно из реки, так как выяснилось, что даже непродолжительное (4—8 час.) пребывание икры в лаборатории резко сказывается на водном обмене, что по видимому, связано с неблагоприятными условиями развития в лаборатории (более высокая температура, дефицит кислорода и т. д.).

На рис. 1 приводятся кривые захвата воды яйцами белуги, осетра и севрюги во время развития. Яйца белуги, осетра и севрюги имеют раз-

Таблица 1

Начальные константы яйца (стадия начала гаструляции)	$n1,369$
Белуга	
$r_0 = 0,1676$ см	$0,3517 - 29,74\Delta V$
$\sigma = 1,056$ г/см ³	$(0,004707 + 0,2388\Delta V)^{0,4563}$
Осетр	
$r_0 = 0,1577$ см	$0,3346 - 29,74\Delta V$
$\sigma = 1,059$ г/см ³	$(0,003921 + 0,2388\Delta V)^{0,4563}$
Севрюга	
$r_0 = 0,1316$ см	$0,1864 - 29,74\Delta V$
$\sigma = 1,058$ г/см ³	$(0,002279 + 0,2388\Delta V)^{0,4563}$

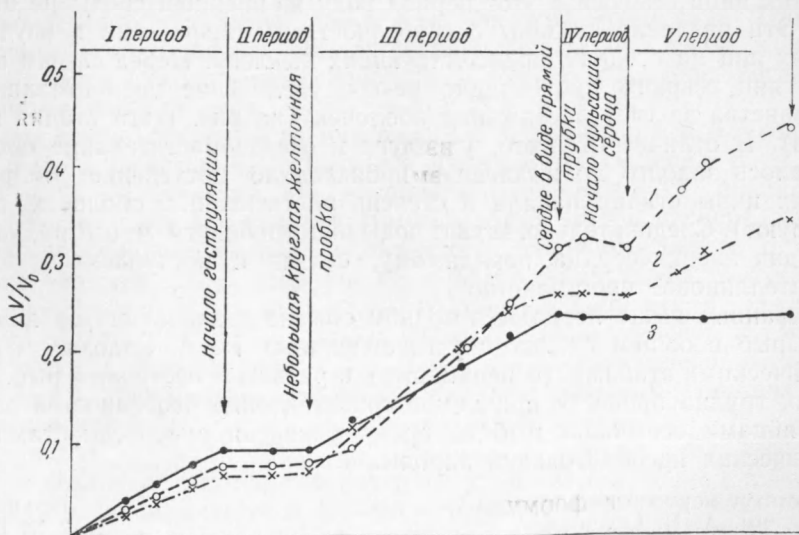


Рис. 1. Потребление воды на единицу объема яйцами осетра (1), белуги (2) и севрюги (3) во время развития. Каждая точка — среднее из данных для 5 партий икры (в каждой партии среднее из 10 измерений)

ный объем, поэтому для сравнимости результатов приводятся данные поступления воды на единицу исходного объема яиц. Известно, что яйца костистых рыб после образования перивителлинового пространства не потребляют воду из внешней среды (5). В отличие от этого (рис. 1), яйца осетровых рыб во время развития потребляют воду из внешней сре-

ды, что сближает их с яйцами амфибий, которые во время развития тоже захватывают воду из внешней среды (⁶). У всех трех изученных видов осетровых рыб (рис. 1) имеется много сходного в характере поступления воды в яйца. Можно установить пять периодов в водном обмене развивающихся яиц, характеризующихся сходной скоростью потребления воды яйцом из внешней среды на протяжении всего периода и резким изменением скорости поступления воды при переходе в другой период.

I период. От оплодотворения до стадии начала гастрюляции. На этих стадиях яйца всех трех видов интенсивно захватывают воду из внешней среды.

II период. От стадии начала гастрюляции до стадии перед замыканием blastopora (blastopora еще круглый). В начале второго периода скорость поступления воды в яйцо падает почти до нуля. На протяжении всего периода яйца потребляют воду из внешней среды в незначительном количестве по сравнению с предыдущим периодом.

III период. От стадии замыкания blastopora до стадии закладки сердца (сердце в виде прямой трубки). В этот период у осетра и белуги происходит наиболее интенсивный захват воды. Скорость потребления воды яйцами севрюги несколько меньше и сходна со скоростью поступления воды в первом периоде.

IV период. От стадии, когда сердце представлено прямой трубкой, до стадии, следующей за началом пульсации сердца. У всех трех видов на стадии закладки сердца происходит резкий переход от максимальной скорости поступления воды к прекращению поступления воды. На всем протяжении периода поступления воды в яйцо не происходит.

V период. От стадии пульсации сердца до выклева зародышей из оболочек. После начала пульсации сердца яйца белуги и осетра снова начинают интенсивно захватывать воду из внешней среды. Изучавшиеся в опытах яйца севрюги в этот период воду из внешней среды не потребляли. Эти различия связаны с особенностями морфологии в изученных партиях яиц на стадиях, предшествующих выклеву. Перед самым выклевом у яиц севрюги происходило резкое увеличение перивителлинового пространства за счет растяжения оболочек (на рис. 1 эта стадия не показана). В отличие от этого, у белуги и осетра растягивание оболочек начиналось задолго до выклева и происходило постепенно (в разных партиях икры стадия начала и степень растягивания оболочек сильно варьируют). Следовательно, захват воды яйцами белуги и осетра, начиная со стадии биения сердца, повидимому, связан с поступлением воды в перивителлиновое пространство.

Указанные выше периоды в водном обмене развивающихся яиц осетровых рыб в общем сходны с установленными И. А. Садовым (⁷) морфологическими этапами (и периодами) в развитии осетровых рыб. Пока, однако, трудно провести причинное сопоставление особенностей захвата воды яйцами осетровых рыб во время развития с особенностями морфологических преобразований зародыша.

Институт морфологии животных
им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР

Поступило
12 XI 1952

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Р. И. Мухина, Окислительные процессы на ранних стадиях развития рыб и чувствительность этих стадий к механическим факторам среды, Автореферат, М., 1949.
² E. Yagle, *Protoplasma*, 9 (1930). ³ Современное состояние гидроаэродинамики вязкой жидкости, 2, 1948. ⁴ Г. Барр, Вискозиметрия, 1938. ⁵ F. Hayes, F. Armstrong, *Canad. J. Res.*, 20 (1942). ⁶ W. Dempster, *J. Exp. Zool.*, 64 (3) (1933). ⁷ И. А. Садов, Рыбн. хоз., № 5, 23 (1951).