

УДК 597.828:591.343

**ВЛИЯНИЕ КОЛЕБАНИЙ pH НА РАЗВИТИЕ, РОСТ  
И ПЛОДОВИТОСТЬ БОЛЬШОГО ПРУДОВИКА *LYMNAEA STAGNALIS* L.  
(LYMNAEIDAE, GASTROPODA)**

**А. С. Константинов<sup>1</sup>, В. А. Кузнецов<sup>2</sup>, Т. Н. Костоева<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова  
Россия, 119234, Москва, Ленинские горы*

<sup>2</sup> *Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарева  
Россия, 430005, Саранск, Ульянова, 26 б  
E-mail: zoomordovia@gmail.com*

Поступила в редакцию 22.02.13 г.

**Влияние колебаний pH на развитие, рост и плодовитость большого прудовика *Lymnaea stagnalis* L. (Lymnaeidae, Gastropoda).** – Константинов А. С., Кузнецов В. А., Костоева Т. Н. – Показано, что под влиянием перепадов pH в диапазоне 6.5 – 8.5 значительно ускоряется темп эмбрионального развития моллюска *Lymnaea stagnalis*, заметно снижается смертность зародышей. После выклева моллюсков возрастает их линейный и весовой рост, снижается вариабельность особей по длине и массе, уменьшается смертность особей. В оптимальных переменных режимах pH существенно возрастает плодовитость моллюсков.

*Ключевые слова:* *Lymnaea stagnalis*, смертность, темп роста, плодовитость, размер яиц, частота кладки яиц, устойчивость к стрессам.

**pH fluctuation influence on the embryo development, growth and egg production of *Lymnaea stagnalis* L. (Lymnaeidae, Gastropoda).** – Konstantinov A. S., Kuznetsov V. A., and Kostoeva T. N. – It is shown that the rate of embryonic development of *Lymnaea stagnalis* is considerably accelerated and the germ death rate is perceptibly reduced under the influence of pH differences within 6.5 – 8.5. The linear and weight growth of hatched mollusks sharply grow, the variability of individuals by length and weight reduces, and the death rate of individuals decreases. The egg production of the mollusks essentially grows in optimal varying pH regimes.

*Key words:* *Lymnaea stagnalis*, death rate, growth rate, egg production, egg size, egg laying frequency, stability to stress.

## **ВВЕДЕНИЕ**

В ряде работ было установлено, что периодическое отклонение температуры, pH, солёности и других факторов среды от оптимальных стационарных значений положительно отражается на морфофункциональных характеристиках коловраток (Константинов и др., 1995 а), ракообразных и моллюсков (Константинов и др., 2007), рыб (Константинов, 1988; Константинов, Мартынова, 1990; Константинов и др., 1995 б; Ruchin et al., 2002) и личинок амфибий (Константинов и др., 2000; Кузнецов, Ручин, 2001). Эти данные касались только постэмбрионального периода. В данной работе наблюдения проводились в более широком диапазоне онтогенеза – с начала эмбрионального развития до наступления половозрелости и отрождения нового поколения. В более обширном плане имелось в виду на новом материале проверить справедливость современных положений концепции экологического

оптимума (Константинов, 1993; Кузнецов, 2005). Несмотря на большой объем экспериментальных исследований, свидетельствующих о положительном влиянии колебаний факторов среды на жизнедеятельность организмов, в современной экологии превалирует концепция стационарного экологического оптимума. Согласно последней, для организмов оптимальны некоторые константные режимы, дестабилизация которых пессимизирует условия существования, поскольку требуются дополнительные энергозатраты на работу включающихся адаптивных механизмов (Шилов, 1985, 2001; Одум, 1986). Этот подход принимается и в учебной литературе. В современных учебниках по экологии в качестве оптимума рассматривается определенный диапазон значений экологических факторов, оказывающий наиболее благоприятное воздействие на организм. За пределами зоны оптимума лежат зоны угнетения, переходящие в критические точки, за которыми существование невозможно (Шилов, 2001). Мы подходим к представлению экологического оптимума с позиции, что живое исторически возникло из неживого не приспособительно, а применительно к нему – к среде, которая всегда астатична. Поэтому любая статичность – нарушение экологической нормы организмов, в частности, гидробионтов, ухудшающая условия их существования.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследования использовался большой прудовик *Lymnaea stagnalis* Linneus, 1758 (Gastropoda, Pulmonata, Basommatophora, Lymnaeidae), распространенный на всей территории России, обитатель прибрежной зоны стоячих или медленно текущих вод. Приступает к размножению при длине около 3 см и массе 1 г. Большой прудовик легко культивируется и поэтому часто служит объектом экологических, физиологических и биохимических исследований (Мещеряков, 1975; Plesch et al., 1970).

Нормальное развитие прудовика достаточно хорошо изучено, и в литературе приводится подробное описание различных стадий, их отличительных признаков (Ubbels, 1968; Verdonk, 1968; Cumin, 1972). Обобщающей работой в этой области является сводка В. Н. Мещерякова (1975).

Исследовалось влияние на развитие, рост и размножение *L. stagnalis* L. периодических отклонений рН воды от оптимальных стационарных значений. Исследование эмбрионального развития прудовика велось по методике В. Н. Мещерякова (1975). Прудовиков выращивали в небольших аквариумах на протяжении 90 суток с момента выклева из яиц. В одном из аквариумов моллюски содержались при оптимальном значении рН = 7.5 воды, установленном в предварительных опытах. В других аквариумах моллюски испытывали перепады кислотности воды в пределах 7.0 – 8.0, 6.5 – 8.5, 6.0 – 9.0 и 5.5 – 9.5 (ежесуточная одномоментная смена ее во всех аквариумах). Температура воды в аквариумах поддерживалась на уровне 25°C при помощи терморегуляторов типа «АНА» с точностью 0.1°C. Освещение создавали люминесцентными лампами белого света (ЛБ-20, ЛБ-40), равноудаленными от аквариумов. Фотопериод составлял 12С:12Т. Молодь помещали в 10-литровые аквариумы при плотности посадки не более 0.5 особей на 1 литр воды. Кормили измельченной сушеной крапивой, морковью, капустой, листьями салата и в каче-

стве минеральных частиц добавляли небольшое количество песка (Storey, 1970). Все факторы, кроме исследуемых, в каждой серии опытов были идентичны.

Измерения длины и массы подопытных особей проводили каждые 15 дней с начала опыта. Мелких моллюсков измеряли под биноклем МБС-2 (точность 0.01 мм), крупных – с помощью штангенциркуля (точность 0.1 мм). Для взвешивания использовали торсионные весы типа ВТ-5000 (точность 0.1 мг). За массу моллюсков принимали общий (тотальный) вес, включающий вес мягкого тела, раковины и воды в мантийной полости.

Параллельно с ростовыми экспериментами проводили исследования по плодовитости моллюска. Определяли время наступления половой зрелости, частоту откладки синкапсул, их общее количество в течение опытов, размеры синкапсул, число в них яиц, размеры последних (длина, ширина). Измерения синкапсул и яиц проводили под биноклем МБС-1. Размер яиц определяли по внутренней оболочке.

Статистическая обработка цифрового материала проведена по стандартной схеме с использованием критерия Стьюдента (Лакин, 1990).

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные данные (табл. 1) показали, что ежесуточные перепады pH на 0.5, 1.0 и 1.5 статистически достоверно ускоряют темп эмбрионального развития *L. stagnalis* L. В режиме 7.0 – 8.0 pH он возрастал примерно на 8.8% по сравнению с константным оптимальным значением pH = 7.5. Приблизительно на столько же он возрастал при увеличении амплитуды колебаний до 1.0 и 1.5 pH. Когда амплитуда колебаний pH достигала 2.0 единиц, темп развития становился несколько меньшим, чем при оптимальном стационарном оптимуме.

Таблица 1

Темп эмбрионального развития *Lymnaea stagnalis* L. в оптимальном стационарном (7.5) и переменных режимах pH

Стадии развития		Величина pH, ед.				
Номер	Стадия, по Мещерякову (1975)	7.5	7.0:8.0	6.5:8.5	6.0:9.0	5.5:9.5
		Время достижения стадии, ч				
1	2	3	4	5	6	7
2	2 бластомера	00	00	00	00	00
18	Поздняя гастрולה	36.10±0.31	35.65±0.42	35.90±0.43	37.30±0.84	44.10±1.04***
19	Ранняя трохофора	42.20±0.66	41.10±0.75	41.90±0.92	43.10±0.97	50.50±1.04***
20	Средняя трохофора	54.10±0.92	51.20±0.98*	52.20±0.96	55.40±1.31	72.80±1.26***
21	Поздняя трохофора	71.70±0.79	66.60±0.56***	67.20±0.73***	72.40±1.00	91.10±1.19***
22	Ранний велигер	75.70±0.72	69.80±0.61***	69.70±0.90***	75.20±0.90	99.30±1.55***
23/1	Средний велигер	80.50±0.72	73.50±0.85***	72.70±0.72***	79.10±0.80	110.60±1.41***
23/2		84.10±0.80	77.20±0.71***	76.30±0.94***	83.10±0.92	116.30±0.97***
24/1	Поздний велигер	104.80±1.99	91.60±1.45***	91.00±1.26***	99.60±2.14	135.30±1.81***
24/2		111.00±1.55	99.20±1.74***	97.90±1.64***	107.30±2.75	142.10±1.80***
25	Великонха	167.20±1.45	140.70±1.54***	132.80±1.08***	158.10±1.78***	182.90±1.59***
26	Переход на ножное движение	186.80±2.33	159.20±1.62***	153.90±1.88***	167.90±2.25***	204.00±2.14***
27		211.60±3.40	188.50±1.53***	180.00±2.33***	195.20±2.63***	231.20±2.97***
28		234.10±1.25	214.30±1.76***	210.20±1.87***	218.00±1.72***	250.90±1.80***

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
29	Стадия выплупления	260.80±1.81	237.90±1.59***	233.30±1.25***	238.10±1.72***	281.40±3.56***
Ускорение по отношению к контролю в конце опыта, %		–	8.8	10.7	8.8	-7.7

Примечание. Разница статистически достоверна между контролем (рН = 7.5) и опытом при: \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ .

Ускорение эмбриогенеза становится заметным в режиме 7.0 – 8.0 рН через двое суток после начала опыта – со стадии средней трохофоры (20-я стадия). До стадии раннего велигера (22-я стадия) этот режим был наиболее благоприятен для развития яиц, после чего наибольший ускоряющий эффект наблюдался в режиме 6.5 – 8.5 ед. Более сложная зависимость оказалась в режиме 6.0 – 9.0 ед. До стадии раннего велигера эти колебания чуть замедлили скорость развития (разница статистически недостоверна), после чего темп эмбриогенеза возрастал и превышал наблюдавшийся в стационарном режиме ( $p < 0.001$ ). Колебания рН в пределах 5.5 – 9.5 негативно влияли на темп развития, и выклев молоди происходил на сутки позже, чем в стационарном режиме ( $p < 0.001$ ).

При оптимальном стационарном режиме и колебаниях рН в режимах 7.0 – 8.0 и 6.5 – 8.5 ед. развитие яиц происходило довольно синхронно, и период выклева молоди занимал не более полусуток. При расширении диапазона колебаний рН до 6.0 – 9.0 и 5.5 – 9.5 ед. период выклева увеличился соответственно до 1.6 и 3.1 сут.

По длине и массе молодь, выклевывшаяся в различных колебательных режимах рН, заметно отличалась от контрольной (табл. 2). При амплитуде 0.5, 1.0 и 1.5 ед. рН она по длине превосходила ее соответственно на 16.0, 20.0 и 1.4%, по массе – на 7.6, 12.0 и 3.0%.

Таблица 2

Линейный и весовой рост *Lymnaea stagnalis* L. в оптимальном стационарном (7.5) и переменных режимах рН ( $N$  – число особей,  $CV$  – коэффициент вариации)

рН, ед.	Возраст, сут.	$N$	Длина, мм	$CV$ длины	Отн. прирост, %	$N$	Масса, мг	$CV$ массы	Отн. привес, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
7.5	0	30	1.42±0.05	18	–	30	0.474±0.006	7	–
	15	27	6.2±0.2	19	–	27	16.7±1.3	42	–
	30	25	10.4±0.3	16	–	25	89.4±6.3	35	–
	45	22	18.3±0.5	12	–	22	323.5±21.2	31	–
	60	22	21.8±0.7	15	–	22	608.8±34.1	26	–
	75	21	28.8±0.6	10	–	21	1488.8±70.0	22	–
7.0:8.0	0	30	1.65±0.04***	13	–	30	0.510±0.005***	5	–
	15	29	7.1±0.2**	18	–	29	24.3±1.6***	35	–
	30	27	12.7±0.4**	15	–	27	120.6±6.6***	29	–
	45	26	21.5±0.4***	10	–	26	452.6±16.3***	18	–
	60	26	25.6±0.4***	9	–	26	866.8±23.7***	14	–
	75	26	32.4±0.4***	7	16.1	26	2058.1±55.3***	14	39.3
	90	25	35.8±0.4***	5	–	25	2876.4±58.3***	10	–

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
6.5:8.5	0	30	1.71±0.04***	13	–	30	0.530±0.003***	3	–
	15	29	6.8±0.3	20	–	29	23.4±1.7**	29	–
	30	28	12.1±0.4**	17	–	28	112.3±7.4*	28	–
	45	26	19.9±0.4***	10	–	26	417.2±15.8***	26	–
	60	26	24.8±0.5***	10	–	26	791.4±27.9***	26	–
	75	25	31.6±0.5***	8	12.5	25	1920.0±63.5***	25	36.6
6.0:9.0	0	30	1.44±0.05	20	–	30	0.487±0.008	9	–
	15	26	6.1±0.3	23	–	26	16.3±1.6	49	–
	30	24	10.9±0.4	16	–	24	90.0±7.5	41	–
	45	21	18.7±0.5	11	–	21	351.5±16.1	21	–
	60	21	22.1±0.7	15	–	21	676.6±30.8	21	–
	75	20	29.6±0.6	9	6.7	20	1623.0±58.0	16	11.7
	90	19	32.5±0.2*	3	–	19	2305.8±82.7**	16	–

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

При этом в группе подопытных особей снижалась смертность. В контроле за время опыта отход моллюсков достигал 30.0%, в режимах 7.0 – 8.0 и 6.5 – 8.5 – 17.0%. Когда амплитуда колебаний pH возрастала до 1.5 и 2.0 ед., смертность зародышей становилась большей, чем в контроле.

После выклева из яиц прудовики в благоприятных колебательных режимах росли лучше контрольных (см. табл. 2). В режимах 7.0 – 8.0, 6.5 – 8.5 и 6.0 – 9.0 они обгоняли по длине контрольных особей соответственно на 15.0, 13.0 и 4.0%. Еще значительнее был эффект ускорения по массе: соответственно на 39.0, 37.0 и 12.0%. Как видно из полученных данных (см. табл. 2), соотношение между массой (объемом) и длиной моллюсков в процессе их роста несколько меняется, т.е. изменяется их форма.

В наших опытах опережающий рост прудовика в колебательных режимах pH сопровождался значительным увеличением частоты откладки синкапсул, увеличением их размеров, числа яиц в каждой (табл. 3) и укрупнением находящихся в них яиц (табл. 4). Количество отложенных синкапсул в режимах 7.0 – 8.0, 6.5 – 8.5 и 6.0 – 9.0 превышало наблюдающуюся в контроле соответственно в 3.0, 2.9 и 1.8 раза.

Таблица 3

Некоторые показатели плодовитости *Lymnaea stagnalis* L. в оптимальном стационарном и переменных режимах pH

Величина pH, ед.	Исследовано особей	Число синкапсул	Размер синкапсул		Число яиц в синкапсуле
			длина, мм	ширина, мм	
7.5	21	68	20.62±0.77	3.29±0.06	55.24±2.61
7.0 : 8.0	25	208	25.84±0.44***	3.62±0.03***	70.13±1.35***
6.5 : 8.5	25	196	24.62±0.46***	3.56±0.03***	71.81±1.84***
6.0 : 9.0	19	124	21.45±0.47	3.40±0.04	60.05±2.02

Примечание. \*\*\* Разница статистически достоверна при  $P < 0.001$ .

По сравнению с контролем длина синкапсул в режимах 7.0 – 8.0 и 6.5 – 8.5 возрастала в 1.25 и 1.19, ширина – в 1.10 и 1.08 раз ( $p < 0.05$ ). В режиме 6.0 – 9.0 ед. сравниваемые параметры статистически не отличались от контрольных величин. Число яиц в синкапсулах в режимах 7.0 – 8.0, 6.5 – 8.5 превышало наблюдаемое в контроле в 1.39 и 1.31 раз. В режиме 6.0 – 9.0 ед. все перечисленные параметры статистически не отличались от наблюдаемых в контроле.

Таблица 4

Размеры яиц *Lymnaea stagnalis* L. в оптимальном стационарном и переменных режимах рН

Размеры яиц, мм	рН							
	7.5		7.0 – 8.0		6.5 – 8.5		6.0 – 9.0	
	$X \pm s_x$	Cv	$X \pm s_x$	Cv	$X \pm s_x$	Cv	$X \pm s_x$	Cv
Длина	1.29±0.01	4.12	1.38±0.01***	5.96	1.33±0.01**	5.46	1.32±0.01**	5.66
Ширина	1.01±0.01	2.72	1.05±0.01***	3.40	1.05±0.01***	3.60	1.02±0.01**	3.65

Примечание. Разница статистически достоверна при: \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$ .

Учитывая увеличение числа яиц в синкапсулах и частоту последних, общее число яиц, продуцируемых прудовиком за время опыта, возрастало в режимах 7.0 – 8.0 и 6.5 – 8.5 по сравнению с контролем соответственно в 4.1 и 3.8 раза. В режиме 6.0 – 9.0 ед. оно слегка превосходило наблюдаемое в контроле. Следует не забывать и то, что яйца в астатичных режимах заметно крупнее, чем в контроле.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные в наших исследованиях результаты хорошо укладываются в общую схему представлений о действии небольших периодических отклонений факторов среды на жизнедеятельность пойкилотермных организмов. Впервые стимулирующее действие переменных температур было показано для насекомых. Ряд исследователей отметили, что при колеблющихся температурах происходит ускорение развития насекомых по сравнению с константными оптимальными температурами (Лозина-Лозинский, 1941; Peairs, 1927; Ludwig, 1928; Parker, 1930; Hagstrum D., Hagstrum W., 1970). Положительное влияние осцилляции температуры установлено и для различных групп беспозвоночных гидробионтов: инфузорий (Заар, Тополовский, 1976); ракообразных (Галковская, Сушеня, 1978; Сарвино, 1983; Khan, 1965) и коловраток (Константинов и др., 1995 б).

Ряд экспериментальных исследований, проведенных на рыбах и личинках амфибий, также свидетельствует об ускорении развития, оптимизации роста, энергетике и улучшении физиологического состояния животных при периодических изменениях температуры, рН, солёности, содержания кислорода в воде и освещённости (Константинов, 1988, 1993; Константинов и др., 1995 б, 2000; Ручин и др., 2002 а, б).

Очевидно, что не всякая астатичность абиотических факторов благоприятна для жизнедеятельности гидробионтов. Результаты наших исследований показывают, что оптимизация роста и развития, энергетике гидробионтов наблюдается при

колебаниях факторов среды в пределах экологической нормы, которая является видоспецифичной, а также зависит от возраста и физиологического состояния организма. При этом диапазон оптимальных изменений факторов среды соответствует естественному фону колебаний данных факторов. Так, при исследовании гидрион-режима естественных водоёмов, из которых мы отбирали моллюсков для проведения экспериментов, диапазон изменений pH не выходил за пределы 1.0 – 1.5 ед./сут. Именно такие принудительные колебания фактора, как правило, являлись наиболее оптимальными для роста и развития прудовика большого. Характерно снижение коэффициентов вариации особей в колебательных режимах pH. Как показал Г. Д. Поляков (1975), уменьшение вариабельности особей говорит об улучшении условий их существования. Колебания pH не только оптимизировали развитие, рост и жизнестойкость прудовика, но и существенно повышали их плодовитость. Известно, что плодовитость беспозвоночных тесно коррелирует с размерами тела и массой животных. В частности, установлено возрастание числа зародышей при увеличении размеров раковины моллюсков (Матвеева, 1948). В работе О. В. Левиной (1973) приводятся данные о повышении плодовитости *L. stagnalis* L. по мере увеличения размеров моллюсков. Суммируя данные о влиянии колебаний pH на рост и развитие прудовика, можно с уверенностью говорить, что они оптимизируют эти процессы как во время эмбрионального развития, так и после него. Подтверждается концепция положительного воздействия астатичности среды на животных, а статичность среды в любом ее выражении неблагоприятна для них.

Учитывая снижение смертности моллюсков и повышение их плодовитости в благоприятных переменных режимах pH, можно говорить о чрезвычайно огромном популяционном эффекте колебаний pH. Это, в частности, следует иметь в виду при разведении большого прудовика для различных целей.

Те же результаты получены и для других групп гидробионтов (Галковская, Сушня, 1978; Константинов и др., 1995 б, 2000; Кузнецов, Ручин, 2001). Сходная закономерность прослеживалась и в отношении температуры и освещённости (Кузнецов, Ручин, 2001; Константинов и др., 2003). Большие перепады фактора или увеличение периода его колебаний свыше суток уменьшали оптимизационный эффект, а в некоторых случаях оказывали ингибирующее действие на функционирование гидробионтов. Еще лучшие результаты получены при культивировании пойкилотермных гидробионтов в градиентных условиях, когда сами организмы в зависимости от своего физиологического состояния могли выбирать те или иные значения факторов среды (Константинов и др., 1995 б). По-видимому, биологический смысл астатичности условий обитания гидробионтов заключается в обеспечении неравновесия организма со средой, заставляющего организм постоянно подстраиваться под изменяющиеся условия за счет работы адаптационных механизмов. Небольшие изменения параметров среды обеспечивают в естественных условиях необходимые физиологические нагрузки, которые и оказывают стимулирующее воздействие на все жизненные процессы в организме.

Сходный отклик организмов на колебания различных факторов указывает на неспецифический характер ответа, не зависящий от природы воздействия фактора. Согласно концепции Э. С. Бауэра (1935), поддержание неравновесия со средой

требует от организма дополнительных энергетических затрат, которые сопровождаются гиперкомпенсацией и приводят к избыточному анаболизму. О наличии фазы сверхвосстановления свидетельствует и ряд исследований, рассматривающих адаптивный отклик организма в ответ на несильные раздражители (Яковлев, 1986; Запруднова, 2003). В работах Р. А. Запрудновой (2003) отмечается, что энергия повышенных ионных концентрационных градиентов на клеточной мембране, создающихся вследствие регуляторных процессов при адаптациях, обеспечивает повышение устойчивости организма и избыточных анаболических процессов. Таким образом, необходимость постоянного приспособления к изменяющимся условиям среды требует от организма дополнительной работы, которая благодаря гиперкомпенсации затрат сопровождается ускорением роста и развития, а также приводит к повышению плодовитости и устойчивости к действию неблагоприятных факторов. Именно в этом плане возможна трактовка результатов наших исследований и литературных данных, касающихся влияния колебаний факторов среды на живые организмы.

### ВЫВОДЫ

1. Небольшие периодические отклонения рН от оптимальных стационарных значений ускоряют темп эмбрионального развития большого прудовика, снижают смертность зародышей, повышают их размеры.

2. В постэмбриональном развитии наблюдаются те же закономерности: ускоряется линейный и весовой рост особей, снижается их смертность. Параллельно этому раньше достигается половозрелость моллюсков, снижается их варибельность по длине и массе.

3. В благоприятных переменных режимах рН моллюски чаще откладывают яйца, причем в большем количестве и большего размера. Вследствие снижения смертности особей и увеличения их индивидуальной плодовитости под влиянием толерантных колебаний рН возрастает популяционный эффект размножения моллюсков.

4. Ни в каких стационарных режимах рН не достигаются те положительные показатели развития, роста, выживаемости и плодовитости моллюсков, какие наблюдаются в благоприятных колебательных режимах рН. Полученные данные подтверждают новую концепцию экологического оптимума, согласно которой только в колебательных режимах абиотических факторов обеспечиваются наилучшие условия существования организмов.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48463а).*

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бауэр Э. С. Теоретическая биология. М. ; Л. : Изд-во Всесоюз. ин-та экспериментальной медицины, 1935. 206 с.

Галковская Г. А., Суцень Л. М. Рост водных животных при переменных температурах. Минск : Наука и техника, 1978. 128 с.

## ВЛИЯНИЕ КОЛЕБАНИЙ pH НА РАЗВИТИЕ, РОСТ И ПЛОДОВИТОСТЬ ПРУДОВИКА

- Заар Э. И., Тополовский В. А. Роль переменных температур в размножении эвритермных организмов // Проблемы космической биологии. М. : Наука, 1976. Т. 32. С. 126 – 132.
- Запруднова Р. А. Обмен и регуляция катионов у пресноводных рыб при стрессе : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2003. 23 с.
- Константинов А. С. Рост молоди рыб в постоянных и переменных кислородных условиях // Вест. МГУ. Сер. 16, Биология. 1988. С. 3 – 7.
- Константинов А. С. Влияние колебаний температуры на рост, энергетику и физиологическое состояние молоди рыб // Изв. РАН. Сер. биол. 1993. № 1. С. 55 – 63.
- Константинов А. С., Мартынова В. В. Влияние колебаний солености на рост молоди рыб // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30, вып. 6. С. 1004 – 1011.
- Константинов А. С., Тагирова Н. А., Степаненко В. М., Соловьева Е. А. Влияние колебаний некоторых абиотических факторов на рост, размножение и энергетику коловратки *Euchlanis dilatata* Enrenberg // Гидробиол. журн. 1995 а. № 6. С. 25 – 29.
- Константинов А. С., Вечканов В. С., Кузнецов В. А. Влияние колебаний концентрации водородных ионов на рост молоди рыб // Вопр. ихтиологии. 1995 б. Т. 35, вып. 1. С. 120 – 125.
- Константинов А. С., Вечканов В. С., Кузнецов В. А., Ручин А. Б. Астатичность абиотической среды как условие оптимизации роста и развития личинок травяной лягушки // Докл. РАН. 2000. Т. 371, № 4. С. 559 – 562.
- Константинов А. С., Пушкарь В. Я., Аверьянова О. В. Влияние колебаний абиотических факторов на метаболизм некоторых гидробионтов // Изв. РАН. Сер. биол. 2003. № 6. С. 728 – 734.
- Константинов А. С., Кузнецов В. А., Костоева Т. Н. Влияние колебаний солености воды на рост, размножение и плодовитость большого прудовика *Limnaea stagnalis* L. // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127, № 3. С. 316 – 321.
- Кузнецов В. А. Астатичность факторов среды как экологический оптимум для гидробионтов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Саратов, 2005. 42 с.
- Кузнецов В. А., Ручин А. Б. Влияние колебаний pH и освещенности на рост и развитие озерной лягушки *Rana ridibunda* // Зоол. журн. 2001. Т. 80, № 10. С. 1246 – 1251.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высш. шк., 1990. 293 с.
- Левина О. В. Плодовитость пресноводных моллюсков *Limnaea stagnalis* и *Radix ovata* // Зоол. журн. 1973. Т. ЛП, вып. 5. С. 676 – 684.
- Лозина-Лозинский Л. К. Экология хлопковой совки. Опыт экологической монографии вида / Естеств.-науч. ин-т им. П. Ф. Лесгафта. Л., 1941. 750 с.
- Матвеева Т. А. Биология *Mytilus edulis* L. Восточного Мурмана // Тр. Мурманск. биол. ст. 1948. Т. 1. С. 215 – 241.
- Мещеряков В. Н. Прудовик *Limnaea stagnalis* L. // Объекты биологии развития. М. : Наука, 1975. С. 53 – 94.
- Одум Ю. Экология : в 2 т. М. : Мир, 1986. Т. 1. 293 с.
- Поляков Г. Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М. : Наука, 1975. 157 с.
- Ручин А. Б., Вечканов В. С., Кузнецов В. А. Влияние фотопериода на рост и интенсивность питания молоди некоторых видов рыб // Гидробиол. журн. 2002 а. Т. 38, № 2. С. 29 – 34.
- Ручин А. Б., Вечканов В. С., Кузнецов В. А. Рост и интенсивность питания молоди карпа *Cyprinus carpio* при различном постоянном и переменном монохроматическом освещении // Вопр. ихтиологии. 2002 б. Т. 42, № 2. С. 236 – 241.
- Сарвиро В. С. Экологическая оценка влияния термических колебаний на параметры роста бокоплава *Gammarus lacustris* SARS // Гидробиол. журн. 1983. № 4. С. 71 – 73.
- Шилов И. А. Физиологическая экология животных. М. : Высш. шк., 1985. 328 с.

- Шилов И. А. Экология. М. : Высш. шк., 2001. 512 с.
- Яковлев Н. Н. Живое и среда. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. 175 с.
- Cumin R. Normentafel zur Organogenese von *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda, Pulmonata) mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse // Revue Suisse de Zoologie. 1972. T. 79, № 2. P. 709 – 774.
- Hagstrum D. W., Hagstrum W. R. A simple device for producing temperatures with an evaluation of the ecological significance of the fluctuating temperatures // Annals of the Entomol. Soc. Amer. 1970. Vol. 63, № 5. P. 1385 – 1389.
- Khan M. F. The effect of constant and varying temperatures on the development of *Acanthocyclops viridis* (Jurine) // Proc. of the Royal Irish Academy. Section B: Biological, Geological, and Chemical Science. 1965. Vol. 64. P. 117 – 130.
- Ludwig D. The effect of temperature on the development of an insect (*Popillie japonica* Newn.) // Physiological Zoology. 1928. Vol. 6. P. 493 – 508.
- Parker J. R. Some effects of temperature and moisture upon *Melanophys mexicanus* and *Cannula pellicida* Scudder. (Orthoptera) // Bull. Montana Agriculture Experiment Station. 1930. № 223. P. 1 – 132.
- Peairs L. M. Some phases of the relation of temperature to the development of insects // Bull. of West Virginia Agricultural Experimental Station. 1927. № 208. P. 22 – 34.
- Plesch B., Jong-Brink M. de, Boer H. H. Histological and histochemical observations on the reproductive tract of the hermaphrodite pond snail *Lymnaea stagnalis* L. // Netherl. J. Zool. 1970. Vol. 21, iss. 2. P. 180 – 201.
- Ruchin A. B., Vechkanov V. S., Kuznetsov V. A. Growth and feeding intensity of young carp *Cyprinus carpio* under different constant and variable monochromatic illuminations // J. of Ichtiology. 2002. Vol. 42. P. 191 – 196.
- Storey R. The importance of mineral particles in the diet of *Lymnaea pereger* (Muller) // J. of Conchology. 1970. Vol. 27. P. 191 – 195.
- Ubbels G. A. A cytochemical study of oogenesis of the pond snail *Lymnaea stagnalis* : Ph. D. thesis / Utrecht University. Utrecht, 1968. 23 p.
- Verdonk N. H. The determination of bilateral symmetry in the head region of *Lymnaea stagnalis* // Acta Embryol. et Morphol. Exper. 1968. Vol. 10. P. 211 – 227.