

УДК 591.3:597.552.1

В. А. Кузнецов, С. В. Лукиянов

**ВЛИЯНИЕ КОЛЕБАНИЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА
ЭМБРИОНАЛЬНО-ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ
ESOX LUCIUS L. (SALMONIFORMES, ESOCIDAE)**

Показано, что колебания температуры, не выходящие за пределы экологической нормы, оказывают благоприятное воздействие на эмбрионально-личиночное развитие *Esox lucius* L. В оптимальных переменных терморегимах происходит ускорение роста и развития, повышается выживаемость эмбрионов и личинок, особенно в критические периоды развития, наблюдается более синхронный рост. Учитывая высокий уровень гибели рыб и других пойкилотермных организмов в раннем онтогенезе, оптимизация условий их культивирования в переменных терморегимах может быть одним из основных условий повышения эффективности искусственного воспроизводства.

Ключевые слова: эмбрионально-личиночное развитие, температура, щука, переменный терморегим, предличинка, линейный рост.

Большинство исследований эмбрионально-личиночного развития рыб и других пойкилотермных животных, как правило, включает изучение температурно-временных закономерностей. Такой подход вполне объясним с позиции зависимости скорости развития пойкилотермных животных от температуры, подчиняющейся правилу Вант-Гоффа [2, 6]. Недостаточно изученным в этом отношении является вопрос о влиянии колебаний факторов среды, в частности температуры, на эмбрионально-личиночное развитие рыб. В местах естественных нерестилищ многих видов рыб развитие икры и последующее личиночное развитие протекает в условиях постоянного изменения температуры воды, величины рН, освещенности и других факторов среды. Для инкубации икры и подращивания личинок рыб рекомендуются константные оптимальные параметры среды, что не соответствует природным условиям, где наблюдаются суточные и сезонные флуктуации абиотических факторов.

Положительное влияние осцилляции температуры на развитие и выживаемость эмбрионов рыб отмечено в ряде исследований. Так, при переменных температурах с амплитудой 7°C продолжительность развития эмбрионов тайменя *Hucho hucho* составила 33—45 сут, выживаемость — 73—95%, в то время как при постоянной температуре 5,4°C — соответственно 60 сут и

© В. А. Кузнецов, С. В. Лукиянов, 2013

56% [30]. При инкубации икры в условиях переменного терморегима выживаемость эмбрионов ряпушки *Coregonus albula* была в 1,4 раза выше, чем при константных оптимальных температурных условиях [32]. Смертность личинок *Ptychohelius lucius* при колебаниях температуры в пределах $2,5^{\circ}$ вокруг константных значений снизилась на 10—30%, а переход на внешнее питание произошел на 31 ч раньше, чем при постоянных оптимальных температурах [28]. Суточные перепады температуры в пределах $8—18^{\circ}\text{C}$ оказали стимулирующее влияние на скорость развития личинок карповых и сиговых рыб и повысили их выживаемость [31].

С. Е. Продан [24] отмечает, что для нормального развития эмбрионов белого амура *Stenopharyngodon idella* необходим переменный температурный режим инкубации. В. В. Зданович с соавт. [9] показали, что при колебаниях температуры, не выходящих за пределы экологического оптимума, происходит увеличение длины тела предличинок вьюна *Misgurnus fossilis*, повышается выживаемость эмбрионов и личинок на разных стадиях развития, уменьшается частота встречаемости аномальных эмбрионов и наблюдается более дружное вылупление предличинок. При инкубации икры желтоперого судака в условиях оптимальной температуры ($10—11^{\circ}\text{C}$) и при последовательном повышении температуры в период инкубации от $8,8$ до $21,1^{\circ}\text{C}$ во втором случае наблюдался более быстрый выклев личинок [33]. В работе О. А. Лебедевой и М. М. Мешкова [17] указывается, что в период эмбриогенеза снетка и щуки благоприятными являются не строго определенные, а изменяющиеся температурные условия, приводящие к возникновению более жизнеспособного потомства. Ранее нами было показано положительное влияние колебаний величины рН на эмбрионально-личиночное развитие щуки [16]. В оптимальных переменных режимах величины рН наблюдалось ускорение роста и развития, повышалась выживаемость эмбрионов и личинок, особенно в критические периоды развития.

Исследование влияний астатичности факторов среды на эмбрионально-личиночное развитие рыб имеет не только теоретическое, но и важное прикладное значение для повышения эффективности искусственного воспроизводства рыб. Это тем более важно, что эмбрионально-личиночное развитие определяет и существенные моменты других периодов онтогенеза. Оно отражается и на биологии взрослых рыб, определяет их численность и продуктивность, плодовитость, особенности половых циклов, распространение, миграции и возможности переселения в водоёмы с другим гидрологическим режимом.

Материал и методика исследований. Исследования эмбрионально-личиночного развития рыб проводили на щуке *Esox lucius* Linnaeus (Teleostei, Salmoniformes, Esocidae). Выбор объекта исследования обусловлен длительностью эмбрионально-личиночного развития вида, который при нерестовых температурах (10°C) составляет 36 сут. Производителей щуки отлавливали в озерах Затон и Длинное Симкинского лесничества Б.-Березниковского р-на Республики Мордовии в нерестовый период и доставляли в лабораторию, где в тот же день проводили получение и осеменение икры. В каждой серии опытов использовали половые продукты от одной пары производителей. Икру инкубировали в чашках Петри при стационарных температурах $7,5$,

8,5, 10,0, 11,5 и 12,5°C (соответственно верхние и нижние значения температур в переменных терморегимах). В качестве константного оптимума принимали температуру 10,0°C, при которой наблюдается лучшая выживаемость зародышей, наибольшая длина и масса тела и наименьшие размеры желтка при выклеве [25]. При изучении влияния осцилляции термического фактора на эмбриогенез щуки использовали переменные терморегимы 8,5—11,5 и 7,5—12,5°C. В первом случае перепады температуры во время инкубации икры находились в пределах естественного диапазона, во втором — превышали суточные изменения фактора. Ориентиром служили периодические промеры температуры в период размножения и эмбрионального развития в местах естественных нерестилищ, где суточные колебания температуры в этот период составляли в среднем 3—3,5°. Кроме этого использовали переменные терморегимы с периодическим изменением фактора (12 ч) в сторону пониженных температур — 8,5—10,0 и 7,5—10,0°C, т. к. в ряде исследований показано стимулирующее воздействие колебаний термического фактора в области умеренных и пониженных температур на развитие насекомых [21]. Смена альтернирующей температуры осуществлялась одномоментно 2 раза в сутки. Каждый вариант опытов проводили в 2—3-кратной повторности. В каждую чашку Петри помещали по 100 икринок, находящихся на этапе оплодотворения с развившимся перивителлиновым пространством и четко выраженным плазменным бугорком на анимальном полюсе. В процессе инкубации постоянно отбирали погибшую икру и периодически на не менее чем 20 икринках отмечали этапы эмбрионального развития.

После выклева предличинок переносили в термостатированные бюксы, где и проводили дальнейшие исследования личиночного развития щуки. Использовали те же константные и переменные терморегимы, что и при изучении эмбрионального развития. Измерение линейных размеров предличинок проводили через каждые 2—3 сут. На ранних стадиях (от дробления до начала сомитогенеза) наблюдения проводили под микроскопом МБА-1 (увеличение 7⁰8), с начала сомитогенеза до перехода на активное питание — при помощи бинокуляра МБС-2 с окуляр-микрометром при увеличении 2× или 4×.

Для определения этапов развития *E. lucius* использовали периодизацию эмбрионально-личиночного развития, разработанную Ю. Н. Городиловым [5]. На разных стадиях развития также оценивали выживаемость зародышей и предличинок, скорость развития и число аномальных эмбрионов. Кроме абсолютных показателей скорости эмбрионально-личиночного развития щуки использовали относительные единицы: τ_0 — тау-ноль [6] и τ_s — тау-сомит-интервал [4]. Определение τ_0 при различных константных температурах проводили в серии предварительных экспериментов на 10 партиях икры, полученной от разных производителей. После осеменения брали 20 оплодотворенных икринок и до 4—6 борозд дробления непрерывно с интервалом 0,02—0,05 τ_0 наблюдали за ее развитием под микроскопом МБА-1. Фиксировали интервалы между появлением борозд последующих делений дробления у 3—4 продвинутых икринок. Расчет τ_0 проводили по формуле, предложенной Т. Б. Рудневой [26]:

$$\tau_0 = \frac{I_{2-4}}{2},$$

где I_{2-4} — интервал между появлением борозд 2-го и 4-го делений дробления, мин.

Тау-сомит-интервал (τ_s) определяли непосредственно в период инкубации икринок при различных постоянных и переменных режимах температуры по методике, описанной Ю. Н. Городиловым [5]. Статистическая обработка цифрового материала проведена при помощи компьютерной программы Microsoft Excel.

Результаты исследований и их обсуждение

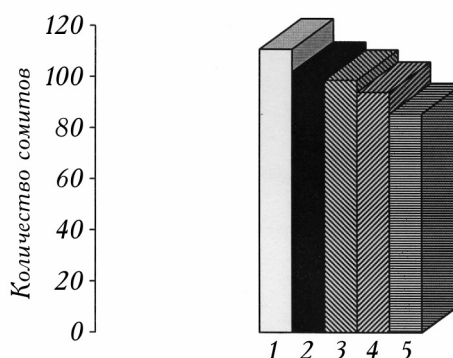
В серии предварительных экспериментов определяли относительные показатели времени развития зародышей и личинок *E. lucius* при константных температурах: период от оплодотворения икры до появления борозды первого деления ($\tau_{\text{опл}}$), продолжительность одного митотического цикла (τ_0) в период синхронного дробления яиц и время вычленения одной пары сомитов в период синхронной метамеризации осевой мезодермы (τ_s).

Как показали результаты исследований, изучаемые показатели проявляли чёткую температурную зависимость и наши данные сопоставимы с ранее проведенными исследованиями [5, 10]. С учётом периода колебаний температуры (полусуточные) не представлялось возможным рассмотреть первые два показателя ($\tau_{\text{опл}}$ и τ_0) в условиях колеблющихся температур, поэтому оценку длительности личиночного развития щуки в τ_0 мы проводили в сравнении с полученным значением показателя при оптимальной постоянной температуре 10,0°C (τ_0 составило 90,4 ± 0,4 мин). Время вычленения одной пары сомитов в период синхронной метамеризации осевой мезодермы (τ_s) также зависит от температуры [4, 6]. Эта зависимость от постоянных температур приведена в работе Ю. Н. Городилова [5] по периодизации и хронологии эмбрионально-личиночного развития щуки. Наши данные почти полностью совпали с результатами его исследований. Однако период сомитогенеза занимает длительное время, и в условиях колеблющихся температур эта закономерность, как показали наши исследования, проявляется иначе. Периодическое изменение температуры инкубации икры в использованных нами переменных терморегимах уменьшило период сомитогенеза. Это наблюдалось как при колебаниях фактора вокруг константного оптимума, так и при его смещении в сторону пониженных значений. В большей степени этот эффект проявлялся в терморегиме 8,5—11,5°C (рис. 1), где по сравнению с инкубацией при среднем значении температуры (10,0°C) время образования сомитов снизилось в 1,29 раза.

Зависимость скорости развития зародышей щуки от константных температур достаточно хорошо изучена, о чем указывалось выше. В серии предварительных исследований эмбрионально-личиночного развития щуки установлено, что оптимальной константной температурой, при которой наблюдается наибольший темп развития и наилучшая выживаемость эмбрионов и предличинок, является температура 10,0°C, что соответствует литературным

данным [25, 34]. Это значение температуры принимали за контроль при изучении эмбрионально-личиночного развития щуки в переменных терморегимах.

В первые сутки инкубации, до начала сомитогенеза скорость эмбрионального развития *E. lucius* в переменных терморегимах была ниже, чем при стационарной температуре 10,0°C (табл. 1). Это связано с тем, что инкубирование зародышей в начале эксперимента производили при низких температурах, а через 12 ч (период колебаний) воду нагревали до соответствующего уровня в сторону повышения.



1. Прирост числа сомитов в зародышах щуки в период осевой сегментации при колебаниях температуры: 1 — 10,0°C; 2 — 8,5—10,0°; 3 — 7,5—10,0°; 4 — 7,5—12,5°; 5 — 8,5—11,5°C.

При осцилляции температур в пределах $10,0 \pm 1,5$ и $10,0 \pm 2,5$ °C различия в темпах развития начали проявляться с периода равномерного сомитогенеза. Оптимальными оказались колебания фактора в пределах $1,5^\circ$ вокруг константного оптимума, при которых темп эмбрионального развития возрос в 1,26 раза по сравнению с таковым при температуре 10,0°C ($P < 0,001$). Предличинки вышли из оболочек почти на трое суток раньше, чем в условиях константного оптимума. Кроме того, темпы эмбрионального развития зародышей не только превосходили таковые при равных им по сумме тепла постоянных температурах, но и опережали эмбриональные стадии при более высоких температурах в осциллирующем терморегиме (при 11,5°C время инкубации до выклева составило 276,5 ч). При большей амплитуде колебаний фактора — $10,0 \pm 2,5$ °C — также наблюдался эффект ускорения развития эмбрионов, однако степень его проявления была чуть меньшей по сравнению с предыдущим режимом ($P < 0,01, 0,001$). Таким образом, наиболее благоприятными для эмбрионального развития *E. lucius* были суточные колебания температуры в пределах 3° , которые соответствуют таковым во время эмбриогенеза в местах естественного нереста щуки.

О стимуляции эмбрионального развития рыб в условиях периодических отклонений температуры от оптимума могут свидетельствовать и данные, полученные в области пониженных температур (терморегимы 7,5—10,0 и 8,5—10,0°C). Если в начале эксперимента темп развития в этих терморегимах был ниже, чем в условиях стационарного оптимума, то к концу опытов скорость развития зародышей возросла и превысила таковую при 10,0°C. Во всех исследованных терморегимах отмечено более дружное вылупление предличинки из оболочек.

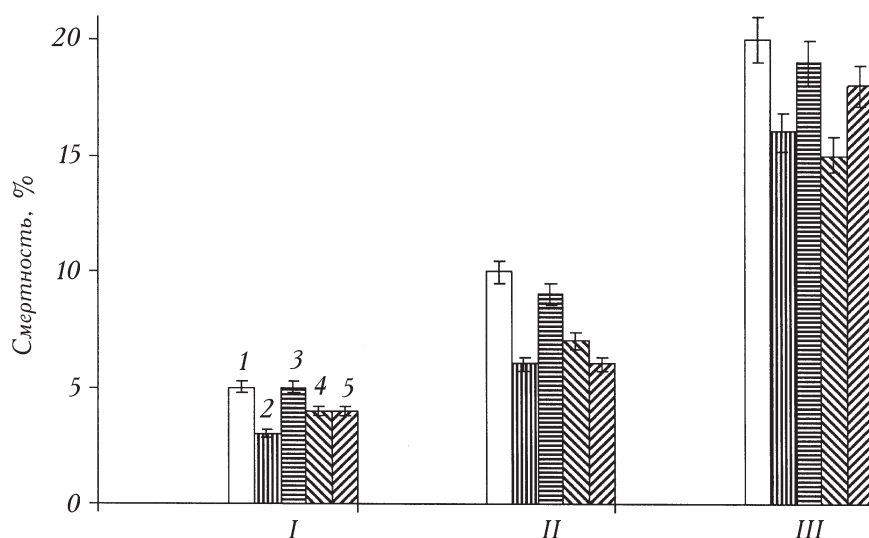
Более высокий темп эмбрионального развития *E. lucius* при переменной температуре сопровождался повышением выживаемости. Известно, что при развитии рыб и других гидробионтов наблюдаются критические стадии, когда происходит значительная гибель эмбрионов [11]. Большой отход икры

1. Темпы эмбрионального развития *Esox lucius* L. при оптимальной температуре (10,0°C) и в переменных терморегимах (12 ч : 12 ч)

Стадии развития	Продолжительность инкубации (ч) после оплодотворения в терморегимах				
	10,0°C	8,5—11,5°C	7,5—12,5°C	8,5—10,0°C	7,5—10,0°C
I — подготовка к дроблению	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
II — дробление	3,0	3,9	4,4	3,9	4,4
III — бластула	18,1 ± 0,1	20,2 ± 0,1***	19,8 ± 0,1**	20,7 ± 0,1***	21,6 ± 0,1***
IV — гастрюла	34,7 ± 0,1	35,0 ± 0,1	35,3 ± 0,3	35,6 ± 0,4	36,1 ± 0,5
V — начало сомитогенеза (2—3 пары сомитов)	73,2 ± 0,6	64,3 ± 0,5**	62,8 ± 0,5**	79,5 ± 0,7	83,8 ± 0,7***
VI — формирование 1-ой жаберной дуги (27 пар сомитов)	119,0 ± 0,6	98,6 ± 0,6***	104,1 ± 0,5***	121,9 ± 0,7	123,6 ± 0,8
VII — пигментация глаз (43 пары сомитов)	146,4 ± 0,8	119,6 ± 0,7***	129,4 ± 0,7***	145,6 ± 0,8	149,7 ± 0,9
VIII — формирование зачатков грудных плавников (56 пар сомитов)	171,1 ± 0,9	139,9 ± 0,7***	149,9 ± 0,8***	162,4 ± 0,8	169,5 ± 0,9
IX — предвылупление	201,3 ± 1,0	162,9 ± 0,8***	184,9 ± 0,8**	186,4 ± 0,8	197,2 ± 1,0
X — начало вылупления	289,9 ± 1,0	232,4 ± 0,9***	264,6 ± 1,0***	257,5 ± 1,1***	278,6 ± 1,0
XI — массовое вылупление	311,5 ± 1,1	245,2 ± 1,0***	282,7 ± 0,9***	275,4 ± 1,0***	299,0 ± 1,0
XII — конец вылупления	330,9 ± 1,3	262,8 ± 1,2***	300,8 ± 1,3***	290,9 ± 1,1***	315,8 ± 1,0*

Примечание. Здесь и в табл. 2: * разница статистически достоверна при $P < 0,05$; ** разница статистически достоверна при $P < 0,01$; *** разница статистически достоверна при $P < 0,001$.

имеет место при оплодотворении, что в первую очередь зависит от качества производителей. Еще более чувствительными являются стадии дробления и гастрюляции, когда элиминация может составлять до 40%. Не менее ответственным является период формирования эмбриона и процесс подготовки зародыша к выклеву [19]. Наименьший отход эмбрионов щуки в критические периоды наблюдался при инкубации в переменных терморегимах (рис. 2). В оптимальном для скорости эмбрионального развития переменном режиме 8,5—11,5°C выживаемость зародышей с высоким уровнем достоверности ($P < 0,05$) была выше в 1,25 раза, чем в постоянном оптимальном терморегиме. Та же картина наблюдалась и в других осциллирующих температурных ре-



2. Смертность икры *Esox lucius* L. на разных стадиях эмбриогенеза при 10,0°C и в переменных терморегимах (I — гастрюла; II — начало сомитогенеза; III — выклев) : 1 — 10,0°C; 2 — 8,5—11,5°; 3 — 7,5—12,5°; 4 — 8,5—10,0°; 5 — 7,5—10,0°C.

жимах. Гетерохроний в сроках закладки органов в критические периоды развития, а также значительных аномалий развития эмбрионов во всех исследованных постоянных и переменных терморегимах не обнаружено.

Периодическая осцилляция температуры в период инкубации вызвала эффект ускорения роста и развития предличинки щуки. Наибольший положительный эффект наблюдался при колебаниях фактора в пределах 1,5° во круг константного оптимума: темп личиночного развития увеличился на 29,7%, а скорость роста — на 10,7% (табл. 2). Достоверность различий длины тела предличинки щуки и времени развития в переменном и константном оптимальных терморегимах превышала 99,9%. Большие перепады температуры, или даже ее смещение в сторону низких значений, также оказывали благоприятное воздействие на личиночное развитие *E. lucius*, выражавшееся в ускорении роста и развития предличинки. В оптимальных переменных терморегимах стадии личиночного развития и размерные показатели подопытных особей не только опережали таковые при равных им по сумме постоянных температурах, но и приближались, а в некоторых случаях и превышали аналогичные параметры при верхних значениях температур в осциллирующем режиме. Например, в переменном терморегиме 8,5—11,5°C предличинки росли и развивались быстрее, чем при постоянной температуре 11,5°C.

Об оптимизации условий культивирования щуки в переменных терморегимах могут свидетельствовать и данные по выживаемости. Во всех переменных терморегимах этот показатель статистически достоверно был выше, чем в условиях константного оптимума (табл. 2). Наименьший отход подопытных особей за период личиночного развития наблюдался при коле-

2. Рост и развитие предличинок *Esox lucius* L. при оптимальной константной температуре (10°C) и в переменных терморегимах (12 ч : 12 ч)

Стадии развития	Температура, °C	Выживаемость, %	Время развития от оплодотворения		Длина тела, мм $\bar{X} \pm s_x$	Коэффициенты вариации, C_v
			ч	τ_n/τ_0		
Вылупление	10,0	80	330,9 ± 1,3	179,2	8,06 ± 0,01	0,29
	8,5—11,5	84	262,8 ± 1,2***	184,3	8,15 ± 0,01**	0,21
	7,5—12,5	81	300,8 ± 1,3***	183,0	8,12 ± 0,01	0,26
	8,5—10,0	85	290,9 ± 1,1***	186,0	8,13 ± 0,01	0,25
	7,5—10,0	82	315,8 ± 1,0*	186,1	8,14 ± 0,01	0,21
Закладка жаберных лепестков с капиллярами	10,0	77	365,7 ± 1,2	198,0	10,86 ± 0,02	1,55
	8,5—11,5	82	286,9 ± 1,1***	201,2	11,39 ± 0,02*	1,20
	7,5—12,5	81	332,0 ± 1,1***	202,0	11,12 ± 0,02	1,38
	8,5—10,0	82	318,8 ± 1,0***	203,7	11,13 ± 0,02	1,55
	7,5—10,0	80	348,0 ± 1,2*	205,1	11,04 ± 0,03	2,35
Рост жаберных лепестков	10,0	74	438,8 ± 1,0	237,6	12,14 ± 0,02	1,59
	8,5—11,5	81	340,4 ± 0,9***	238,7	12,98 ± 0,04***	1,08
	7,5—12,5	79	393,7 ± 0,9***	239,6	12,67 ± 0,02*	1,07
	8,5—10,0	80	376,3 ± 1,0***	240,6	12,70 ± 0,02*	1,17
	7,5—10,0	78	401,2 ± 1,0***	236,5	12,61 ± 0,02*	1,11
Закладка дорзального и анального плавников	10,0	71	479,5 ± 1,1	259,7	13,23 ± 0,08	2,04
	8,5—11,5	78	369,9 ± 0,9***	259,3	14,28 ± 0,06***	1,19
	7,5—12,5	76	425,6 ± 1,0***	259,0	13,96 ± 0,06*	1,43

Продолжение табл. 2

Стадии развития	Температура, °С	Выживаемость, %	Время развития от оплодотворения		Длина тела, мм $\bar{X} \pm s_x$	Коэффициенты вариации, C_v
			ч	τ_n/τ_0		
Закладка брюшных плавников	8,5—10,0	77	407,6 ± 1,1***	260,1	14,03 ± 0,06**	1,35
	7,5—10,0	75	436,1 ± 1,0***	257,0	13,95 ± 0,05*	1,00
	10,0	68	503,9 ± 1,2	272,9	13,35 ± 0,03	1,72
	8,5—11,5	77	390,1 ± 0,8***	273,5	14,45 ± 0,02***	0,95
	7,5—12,5	75	449,2 ± 1,0***	273,4	14,14 ± 0,02**	1,13
	8,5—10,0	74	428,4 ± 1,1***	273,9	14,20 ± 0,02**	1,17
Рост брюшных плавников	7,5—10,0	73	463,4 ± 1,1*	273,1	14,10 ± 0,02**	1,43
	10,0	64	585,3 ± 1,2	317,0	14,33 ± 0,02	1,81
	8,5—11,5	76	451,4 ± 1,0***	316,5	15,86 ± 0,02***	0,90
	7,5—12,5	74	519,9 ± 1,0**	316,4	15,25 ± 0,02**	1,11
	8,5—10,0	72	495,5 ± 1,1***	316,7	15,62 ± 0,02***	1,09
	7,5—10,0	71	538,4 ± 1,1*	317,3	14,35 ± 0,02**	1,24

баниях температуры $\pm 1,5^\circ$. В этом же переменном терморегиме коэффициент вариации длины тела предличиннок щуки был в 2 раза меньше, чем при постоянной температуре 10,0°C ($P < 0,001$). Исходя из того, что уровень изменчивости размеров тела рыб служит критерием благополучия их существования, наблюдаемое уменьшение вариабельности линейных размеров особей в условиях переменных температур дополнительно подтверждает, что колебания температуры более благоприятны для эмбрионально-личиночного развития, чем ее стабильность.

Заключение

Полученные нами результаты укладываются в общую схему представлений о влиянии колебаний факторов среды на развитие пойкилотермных животных. В ряде исследований показано, что при переменных температурах происходит

ускорение развитие насекомых по сравнению с развитием при константных оптимальных температурах [18, 29]. Положительное влияние осцилляции температуры и других факторов среды установлено и для различных групп беспозвоночных гидробионтов: инфузорий [7], ракообразных [3] и коловраток [15]. В условиях колебаний температуры, величины рН, солености, освещенности, содержания растворенного кислорода в воде значительно ускоряется рост и развитие, оптимизируется энергетика, улучшается физиологическое состояние некоторых водных беспозвоночных и рыб [4, 12, 14, 27, 29]. При этом отмеченные эффекты наблюдаются при воздействии разных по своей природе экологических факторов, что указывает на неспецифический характер ответной реакции организма. Таким образом, можно предположить, что любые изменения среды в пределах экологической нормы вида оказывают благоприятное воздействие на организмы, и именно астатичность среды в определенных пределах является для них экологическим оптимумом [13].

Согласно концепции Э. С. Бауэра [1], 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 на несильные раздражители [8, 15]. По мнению Р. А. Запрудновой [8], энергия повышенных ионных концентрационных градиентов на клеточной мембране, создающихся вследствие регуляторных процессов при адаптациях, обеспечивает повышение устойчивости организма и избыточность анаболических процессов. Периодические колебания параметров среды, в частности температуры, приводят к включению адапционных механизмов, заставляющих организм подстраиваться под изменившиеся условия. На первых этапах онтогенеза у зародышей эти адаптации проявляются в основном на биохимическом уровне [22]. Н. Д. Озернюк [23], отмечает, что «настройка функциональных свойств ферментов на максимальную эффективность является одним из главных механизмов температурных адаптаций метаболизма пойкилотермных животных... Очевидно, что зависящая от температуры величина K_M для тех или иных ферментов отражает общее физиологическое состояние развивающегося организма в различных температурных условиях» (стр. 82). Тот же эффект проявляется и при воздействии изменений других факторов среды. Даже небольшие концентрации токсических веществ приводят к активации ферментных систем зародышей рыб и увеличивают скорость их эмбрионального развития [20]. Таким образом, необходимость установления новых форм стационарного равновесия («подстройка под среду») требует от организма дополнительной работы, которая благодаря гиперкомпенсации затрат сопровождается ускорением роста и развития. Именно в этом плане возможна трактовка результатов наших исследований и литературных данных, касающихся влияния колебания факторов среды на живые организмы.

**

*Коливання температури, які не виходять за межі екологічної норми, спричиняють благотворний вплив на ембріонально-личинковий розвиток *Esox lucius L.* В оптимальних змінних терморегімах ($10,0 \pm 1,5^\circ\text{C}$) порівняно із статичним контролем ($10,0^\circ\text{C}$) відбувається прискорення зростання та розвитку, підвищується здатність до виживання ембріонів і личинок, особливо в критичні періоди розвитку, спостерігається більш синхронне зростання. Враховуючи значний рівень загибелі риби та*

інших пойкилотермних організмів під час раннього онтогенезу, оптимізація умов їхнього культивування з використанням змінних терморежимів може бути одним з основних шляхів підвищення ефективності штучного відтворення.

**

*It is shown that the fluctuations of temperature which are not falling outside the limits ecological normal zone have favorable impact on embryonic and larval development of *Esox lucius* L. In optimum variable temperature regimes growth and development are accelerated, survival rate of embryos and larvae raises (especially during the critical periods of development), growth becomes more synchronous. Considering high death of fishes and other poikilothermic organisms in early ontogenesis, optimization of conditions of their cultivation in variable temperature regimes can be one of the main ways to increase efficiency of artificial reproduction.*

**

1. Бауэр Э.С. Теоретическая биология. — М.;Л.: Изд-во Всесоюз. ин-та эксперим. медицины, 1935. — 206 с.
2. Винберг Г.Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биологии. — 1983. — Т. 44, № 1. — С. 31—42.
3. Галковская Г.А., Сущеня Л.М. Рост водных животных при переменных температурах. — Минск: Наука и техника, 1978. — 128 с.
4. Городилов Ю.Н. Равномерный темп метамеризации осевого отдела у зародышей костистых рыб при постоянной температуре // ДАН СССР. — 1980. — Т. 251, № 2. — С. 469—473.
5. Городилов Ю.Н. Периодизация и хронология эмбрионально-личиночного развития некоторых видов пресноводных рыб. 1. Щука обыкновенная *Esox lucius* L. // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. — 1985. — Вып. 235. — С.31—49.
6. Деллаф Т.А. Температурно-временные закономерности развития пойкилотермных животных. — М.: Наука, 2001. — 211 с.
7. Заар Э.И., Тополовский В.А. Роль переменных температур в размножении эвритермных организмов // Проблемы космической биологии. — М.: Наука, 1976. — Т. 32. — С. 126—132.
8. Запруднова Р.А. Обмен и регуляция катионов у пресноводных рыб при стрессе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Борок, 2003. — 23 с.
9. Зганович В.В., Аверьянова О.В., Пушкарь В.Я. Эмбрионально-личиночное развитие вьюна *Misgurnus fossilis* при постоянных и периодически изменяющихся температурах // Вестник МГУ. Сер. 16. Биология. — 2001. — № 2. — С. 41—45.
10. Игнатьева Г.М. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий: Сравнительный анализ временных закономерностей развития. — М.: Наука, 1979. — 175 с.
11. Кауфман З.С. Эмбриология рыб. — М.: Агропромиздат, 1990. — 272 с.
12. Константинов А.С. Рост молоди рыб в постоянных и переменных кислородных условиях // Вестник МГУ. Сер. 16. Биология. — 1988. — № 4. — С. 3—7.

13. Константинов А.С. Статический и астатический оптимум абиотических факторов в жизни рыб // Тез. докл. I конгресса ихтиологов России. — М: Изд-во ВНИРО, 1997. — С. 221.
14. Константинов А.С., Мартынова В.В. Влияние колебаний солености на рост молоди рыб // Вопр. ихтиологии. — 1990. — Т. 30, вып. 6. — С. 1004—1011.
15. Константинов А.С., Тагирова Н.А., Степаненко В.М., Соловьева Е.А. Влияние колебаний некоторых абиотических факторов на рост, размножение и энергетику коловратки *Euchlanus dilatata* Eнгrenberg // Гидро-биол. журн. — 1995. — Т. 31, № 6. — С. 25—29.
16. Кузнецов В.А., Константинов А.С., Лукьянов С.В. Влияние колебаний рН на эмбрионально-личиночное развитие щуки *Esox lucius* L. // Успехи совр. биологии. — 2009. — Т. 129, № 3. — С. 286—293.
17. Лебегава О.А., Мешков М.М. Изменение сроков закладки органов и продолжительности эмбриогенеза снетка и щуки в зависимости от температуры // Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. — М., 1968. — С. 83—97.
18. Лозина-Лозинский Л.К. Экология хлопковой совки. Опыт экологической монографии вида. — Л.: Естеств.-науч. ин-т. им. П. Ф. Лесгафта, 1941. — 750 с.
19. Макеева А.П.. Эмбриология рыб. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1992. — 216 с.
20. Немова Н.Н., Высоцкая Р.У. Биохимическая индикация состояния рыб. — М.: Наука, 2004. — 215 с.
21. Одум Ю. Экология. Т. 1. — М.: Мир, 1986. — 293 с.
22. Озернюк Н.Д. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. — М.: Наука, 1985. — 175 с.
23. Озернюк Н.Д. Экологическая энергетика животных. — М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. — 168 с.
24. Проган С.Е. Зависимость морфометрических показателей личинок белого амура от температуры инкубации // Воспроизводство и выращивание рыб в водоемах Молдовы. — Кишинев, 1991. — С. 80.
25. Резниченко П.Н., Котляревская Н.В., Гулидов М.В. Выживаемость икры щуки при постоянных температурах инкубации // Морфо-экологический анализ развития рыб. — М., 1967. — С. 200—213.
26. Руднева Т.Б. Продолжительность кардио- и цитотомии в период II-IV делений дробления у шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* Daudin // Онтогенез. — 1972. — Т. 3, № 6. — С. 622—625.
27. Ручин А.Б. Влияние астатичности светового фактора на рост и энергетику молоди рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Саранск: Изд-во Мордовск. ун-та, 2000. — 22 с.
28. Bestgen K.R., Williams M.A. Effects of fluctuating and constant temperatures on early development and survival of *Colorado squawfish* // Trans. Amer. Fish. Soc. — 1994. — Vol. 123, N 4. — P. 574.
29. Hagstrum D.W., Hagstrum W.R A simple device for producing temperatures with an evaluation of the ecological significance of the fluctuating temperatures // Ann. Entomol. Soc. Amer. — 1970. — Vol. 63. — P. 1385—1389.

30. *Kokurewicz B., Witkowski A., Kowalewski M.* Influence of constant and variable temperatures on the embryonic development of huchen *Hucho hucho* // Zool. Pol. — 1988. — Vol. 35, N 1—4. — P. 79.
31. *Korwin-Kossakowski M., Jezierska B.* The influence of thermal conditions on postembryonic development of some species of Coregonidae and Cyprinidae // Zool. Pol. — 1984. — Vol. 31, N 1—4. — P. 43.
32. *Luczynski M.* Survival of *Coregonus albula* embryos incubated at different thermal conditions // Hydrobiologia. — 1985. — Vol. 121, N 1. — P. 51.
33. *Schneider J.C., Copeland J., Wolgamood M.* Tolerance of incubating walleye eggs to temperature fluctuation // N. Amer. J. Aquacult. — 2002. — Vol. 64, N 1. — P. 75.
34. *Swift D.R.* Effect of temperature on mortality rate of the eggs of the pike (*Esox lucius* L.) and the perch (*Perca fluviatilis* L.) // Nature. — 1965. — Vol. 206. — P. 528.

Мордовский государственный университет,
Саранск, РФ

Поступила 09.04.12