

УДК 597.556.3.591.392

ВЛИЯНИЕ КОЛЕБАНИЙ СОЛЁНОСТИ НА ЭМБРИОНАЛЬНО-ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ ЩУКИ *ESOX LUCIUS* (ESOCIDAE)

© 2016 г. В. А. Кузнецов, С. В. Лукиянов, Е. А. Лобачёв, А. Н. Логинова

Мордовский государственный университет, Саранск

E-mail: zoomordovia@gmail.com

Поступила в редакцию 19.01.2015 г.

Показано, что колебания солёности, не выходящие за пределы экологической нормы, оказывают благоприятное воздействие на эмбрионально-личиночное развитие щуки *Esox lucius*. В оптимальном переменном галорегиме (0–2‰ с периодом колебания 12 ч) по сравнению с константным оптимумом солёности (2‰) происходит ускорение роста и развития, повышается выживаемость эмбрионов и личинок, особенно в критические периоды развития, снижается вариабельность их размеров.

Ключевые слова: щука *Esox lucius*, эмбрионально-личиночное развитие, солёность, переменный галорегим, экологический оптимум.

DOI: 10.7868/S0042875216020120

В природных условиях жизнедеятельность любого живого организма в течение всего жизненного цикла происходит в тесном взаимодействии с окружающей его средой обитания. Развитие икры и личинок многих видов рыб протекает в условиях постоянного изменения освещённости, температуры, содержания кислорода в воде и других факторов среды в районах естественных нерестилищ. При инкубации икры и личинок рыб рекомендуются константные оптимальные параметры среды, что не соответствует природным условиям, где наблюдаются суточные и сезонные флуктуации абиотических факторов.

В то же время в ряде исследований отмечено положительное влияние переменного температурного режима на развитие и выживаемость эмбрионов рыб. В условиях колебаний температуры наблюдается значительное сокращение продолжительности эмбрионального развития тайменя *Hucho hucho* (Kokurewicz et al., 1988), снижение смертности эмбрионов ряпушки *Coregonus albula* (Luczynski, 1985). Суточные перепады температуры в диапазоне 8–18°C стимулируют скорость развития личинок карповых (Cyprinidae) и сиговых (Coregonidae) рыб, повышают их выживаемость (Korwin-Kossakowsky, Jezierska, 1984). Повышение толерантности рыб, выращиваемых в переменных терморегимах, отмечено и для даanio *Danio rerio*, форели Гила *Oncorhynchus gilae* и азиатского паралихта *Paralichthys olivaceus* (Dong et al., 2005; Schaefer, Ryan, 2006; Recsetar, Bonar, 2013). Зданович с соавторами (2001) показали, что при колебаниях температуры, не выходящей за

пределы экологического оптимума, увеличивается длина предличинок вьюна *Misgurnus fossilis*, повышается выживаемость эмбрионов и личинок на разных стадиях развития, уменьшается частота встречаемости аномальных эмбрионов и наблюдается более дружное вылупление предличинок. Ранее мы установили, что при инкубировании икры щуки *Esox lucius* в переменных термо- и гидрионрежимах повышается темп роста и эмбрионально-личиночного развития, увеличивается выживаемость эмбрионов и предличинок, особенно в критические периоды развития (Кузнецов и др., 2009; Кузнецов, Лукиянов, 2013; Kuznetsov, Lukinyanov, 2014).

Периодические колебания солёности также оказывают положительное влияние. В переменных галорегимах значительно ускоряется скорость линейного и весового роста прудовика *Lymnaea stagnalis*, уменьшается вариабельность особей по длине и массе, особи раньше приступают к размножению, возрастает их плодовитость, снижается смертность (Кузнецов, 2005; Константинов и др., 2007, 2009). При небольших ежесуточных перепадах солёности воды ускоряется темп личиночного развития и роста земноводных, повышается их выживаемость, уменьшается вариабельность линейно-весовых размеров (Константинов и др., 2000; Кузнецов, Ручин, 2001; Кузнецов, Лобачев, 2005, 2007). Периодическое осолонение воды приводит к ускорению роста, оптимизации энергетики и улучшению физиологического состояния молоди рыб (Константинов, Мартынова, 1990, 1992).

Исследование влияния колебаний факторов среды на эмбрионально-личиночное развитие рыб имеет не только теоретическое, но и прикладное значение для повышения эффективности искусственного воспроизводства рыб. Это тем более важно, что эмбрионально-личиночное развитие определяет и существенные моменты последующих периодов онтогенеза. Оно отражается на биологии взрослых рыб, определяет их численность и продуктивность, плодовитость, особенности половых циклов, распространение, миграции и возможности переселения в водоёмы с другим гидрологическим режимом (Крыжановский, 1949). Оптимизация условий инкубации икры позволит значительно увеличить выход продукции и повысить качество посадочного материала.

Цель работы — изучить эмбрионально-личиночное развитие щуки в условиях константной солёности и при переменных галорегимах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Производителей щуки отлавливали в озёрах Затон и Длинное Симкинского лесничества (Большеберезниковский район Республики Мордовия) в нерестовый период и доставляли в лабораторию, где в тот же день проводили осеменение икры. В каждой серии опытов использовали половые продукты от одной пары производителей. Икру и предличинок содержали при постоянной температуре $10.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$, при которой наблюдается лучшая выживаемость зародышей, наибольшая длина и масса тела и наименьшие размеры желточного мешка при вылуплении (Резниченко и др., 1967).

Исследовали влияние солёности на эмбрионально-личиночное развитие щуки при постоянной солёности от 0 до 5‰ (пределы толерантного диапазона для большинства пресноводных гидробионтов) и при полусуточных колебаниях фактора в диапазонах: 0–1, 0–2, 0–3, 0–4 и 0–5‰. Смену альтернирующей солёности осуществляли одномоментно два раза в сутки. Во избежание влияния хендлинга сходную манипуляцию проводили и в вариантах с константным галорегимом. Требуемый уровень солёности получали растворением в воде определённого количества NaCl (чистый для анализа — ч. д. а.).

Каждый— вариант опытов проводили в двух—трёхкратной повторности. В каждую чашку Петри помещали по 100 икринок с развившимся перивителлиновым пространством и чётко выраженным плазмменным бугорком на анимальном полюсе. В процессе инкубации постоянно отбирали погибшую икру и периодически на не менее чем 20 икринках отмечали этапы эмбрионального развития (по: Городилов, 1985). После вылупле-

ния предличинки переносили в термостатированные бюксы, где и проводили дальнейшие наблюдения за их развитием. Абсолютную длину (TL) предличинки измеряли через каждые 2–3 сут. На разных стадиях развития также оценивали выживаемость зародышей и предличинки, скорость развития и число аномальных эмбрионов.

На ранних стадиях (от дробления до начала сомитогенеза) наблюдения проводили под микроскопом МБА-1 (увел. 7×8), с начала сомитогенеза до перехода на активное питание — при помощи бинокля МБС-2 с окуляр-микрометром (увел. $\times 2$ или $\times 4$). Возраст эмбрионов и предличинки отсчитывали от момента осеменения; наряду с абсолютными единицами (ч), использовали относительные характеристики: τ_0 — тау-нуль (Детлаф, Детлаф, 1960) и τ_s — тау-сомит-интервал (Городилов, 1980). Значения τ_0 при разных константных уровнях солёности определили в серии предварительных опытов на 10 партиях икры, полученных от разных производителей. После осеменения брали 20 оплодотворённых икринок и до 4–6 борозд дробления непрерывно (с интервалом $0.02\text{--}0.05 \tau_0$) наблюдали за их развитием: регистрировали интервалы между появлением борозд последующих делений дробления у 3–4 продвинутых икринок. Расчёт τ_0 проводили по формуле (Руднева, 1972): $\tau_0 = (I_2 - I_4)/2$, где $I_2 - I_4$ — интервал между появлением борозд 2–4 делений, мин. Значения τ_s определяли непосредственно в период инкубации икринок при разных постоянных и переменных галорегимах по методике, описанной Городиловым (1985).

Статистическую обработку данных проводили при помощи программы MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали наши исследования, продолжительность одного цикла первых синхронных делений дробления (τ_0) в пределах толерантного диапазона солёности не проявляет галозависимости. До стадий 32–64 бластомеров во всех исследованных стационарных галорегимах дробление яиц происходило синхронно, и разница времени появления последовательных борозд дробления не превышала величину интервала между наблюдениями, т.е. находилась в пределах точности метода наблюдений.

Влияние константной солёности на скорость развития эмбрионов стало проявляться при обрастании желтка бластодермой. К моменту, когда в пресной воде и при концентрации соли до 3‰ бластодермальное обрастание охватывало от 2/3 до 3/4 желточного мешка, при 4–5‰ наблюдалось только образование зародышевого кольца. Как отмечалось ранее при обсуждении эмбрионального развития щуки при разных значениях

Таблица 1. Длительность тау-сомит-интервала (τ_s) в трёх партиях икры щуки *Esox lucius* при разной солёности

Солёность, ‰	τ_s , мин			Среднее τ_s , мин
	1	2	3	
0	110.1	110.7	109.5	110.1 ± 0.4
1	104.3	104.8	103.7	104.3 ± 0.3***
2	103.1	103.6	102.6	103.1 ± 0.3***
3	106.5	106.8	105.6	106.3 ± 0.4**
4	109.4	109.6	108.2	109.1 ± 0.4
5	119.8	119.4	118.4	119.2 ± 0.4***

Примечание здесь и в табл. 2–4. Различия достоверны при p : * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

рН (Кузнецов и др., 2009), ядра бластомеров костистых рыб делятся в течение нескольких первых циклов дробления синхронно и с максимальной для вида скоростью (Макеева, 1992). По данным Игнатъевой (1979), падение митотического индекса, которое свидетельствует о начале асинхронных делений дробления, наблюдается у щуки к возрасту 14 τ_0 ; к этому же времени приурочено становление морфогенетической функции ядер (МФЯ). Считается, что МФЯ заключается в синтезе мРНК, несущих информацию для гастрюляции и начальных стадий последующего морфогенеза (Нейфах, Тимофеева, 1977). До начала активации синтеза РНК в ядрах бластомеров синтез белков происходит в основном на матрицах, запасённых в оогенезе (Игнатъева, 1979).

Скорость прироста числа пар сомитов в период сегментации осевого комплекса имеет чётко выраженную галозависимость (табл. 1). В диапазоне солёности 1–3‰ темп образования сомитов достоверно выше, чем в пресной воде; наибольшая скорость вычленения пар сомитов в период равномерного сомитогенеза наблюдалась при 2‰. Дальнейшее увеличение концентрации NaCl приводило к снижению скорости сомитогенеза, и при 5‰ показатель τ_s был выше в 1.08 раза по сравнению с таковым в пресной воде.

В табл. 2 приведены данные по продолжительности некоторых стадий эмбрионального развития щуки. Наибольшая скорость развития наблюдалась при низких концентрациях NaCl (1 и 2‰) – соответственно в 1.05 и 1.06 раза ($p < 0.001$) выше, чем в пресной воде. При более высокой солёности скорость эмбриогенеза замедлялась и при 5‰ оказалась ниже ($p < 0.001$), чем в пресной воде. Как известно, оболочка икры рыб имеет крайне низкую проницаемость для воды и растворённых в ней веществ, однако способна в небольшом количестве потреблять NaCl (Rii-Vestergaard, 1987), т.е. эмбриональная система обладает активной осморегуляцией. По-видимому, при осолонении воды до 5‰ работа осморегуляторных механизмов требует больших энергозатрат в ущерб развитию зародышей. Поэтому в серии экспериментов по исследованию влияния переменных галорезимов на эмбриогенез щуки за константный оптимум солёности мы приняли значение 2‰.

Инкубация икры щуки в условиях попеременного опреснения и осолонения воды с периодом колебания 12 ч, как правило, оказывала благо-

Таблица 2. Абсолютная (τ_0) и относительная ($\tau_0 + \tau_s$) продолжительность некоторых стадий развития щуки *Esox lucius* при разной солёности

Солёность, ‰	Продолжительность развития от осеменения до начала стадии									
	2 пары сомитов		43 пары сомитов		56 пар сомитов		начало вылупления		конец вылупления	
	τ_0	$\tau_0 + \tau_s$	τ_0	$\tau_0 + \tau_s$	τ_0	$\tau_0 + \tau_s$	τ_0	$\tau_0 + \tau_s$	τ_0	$\tau_0 + \tau_s$
0	72.3 ± 0.2	12.0 + 29.6	147.5 ± 0.4	12.0 + 70.6	171.4 ± 0.6	12.0 + 83.6	290.7 ± 0.7	12.0 + 148.6	331.2 ± 0.7	12.0 + 170.7
1	70.3 ± 0.2	12.0 + 30.0	141.5 ± 0.4*	12.0 + 71.0	164.1 ± 0.5*	12.0 + 84.0	277.3 ± 0.6**	12.0 + 149.2	316.1 ± 0.7***	12.0 + 171.5
2	69.4 ± 0.2	12.0 + 29.9	139.9 ± 0.3**	12.0 + 70.9	162.2 ± 0.4***	12.0 + 83.9	275.1 ± 0.5***	12.0 + 149.6	313.4 ± 0.7***	12.0 + 171.9
3	72.2 ± 0.3	12.0 + 30.6	144.8 ± 0.4	12.0 + 71.6	168.3 ± 0.6	12.0 + 84.8	283.6 ± 0.7	12.0 + 149.9	323.1 ± 0.7	12.0 + 172.2
4	72.6 ± 0.4	12.0 + 30.0	147.2 ± 0.4	12.0 + 71.1	170.8 ± 0.5	12.0 + 84.0	289.2 ± 0.6	12.0 + 149.1	329.3 ± 0.8	12.0 + 171.2
5	73.1 ± 0.4	12.0 + 27.7	154.6 ± 0.5*	12.0 + 68.8	180.4 ± 0.7*	12.0 + 81.7	309.6 ± 0.7***	12.0 + 146.8	351.3 ± 0.8***	12.0 + 167.8

Примечание. τ_0 – тау-нуль, τ_s – тау-сомит-интервал.

Таблица 3. Темп эмбрионального развития щуки *Esox lucius* при константной оптимальной солёности (2‰) и при переменных галорезимах (12 : 12)

Стадия развития (число пар сомитов)	Продолжительность развития, ч после осеменения					
	2‰	0–1‰	0–2‰	0–3‰	0–4‰	0–5‰
I – подготовка к дроблению	0	0	0	0	0	0
II – дробление	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0
III – бластула	18.0	18.0	18.0	18.0	18.0	18.0
IV – гастрюла	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0	35.0
V – начало сомитогенеза (2–3)	69.4 ± 0.2	66.1 ± 0.3*	65.8 ± 0.3*	67.7 ± 0.2	68.7 ± 0.2	72.2 ± 0.3
VI – формирование 1-й жаберной дуги (27)	111.3 ± 0.5	103.7 ± 0.5*	102.8 ± 0.4**	106.9 ± 0.4	109.2 ± 0.7	117.5 ± 0.6
VII – пигментация глаз (43)	139.9 ± 0.3	127.6 ± 0.3***	127.6 ± 0.3***	133.5 ± 0.3**	136.4 ± 0.4	146.8 ± 0.5
VIII – формирование зачатков грудных плавников (56)	162.2 ± 0.4	148.8 ± 0.4***	147.9 ± 0.3***	155.4 ± 0.3**	158.2 ± 0.5	171.2 ± 0.5**
IX – предвылупление	191.9 ± 0.6	175.3 ± 0.6***	174.1 ± 0.5***	183.4 ± 0.5*	186.7 ± 0.6	202.7 ± 0.7*
X – начало вылупления	275.1 ± 0.5	250.2 ± 0.6***	248.3 ± 0.5***	262.4 ± 0.6***	267.7 ± 0.6*	292.4 ± 0.8***
XI – массовое вылупление	295.6 ± 0.8	269.4 ± 0.8***	267.3 ± 0.7***	282.3 ± 0.8**	288.1 ± 0.8	314.6 ± 0.8***
XII – конец вылупления	313.4 ± 0.7	284.8 ± 0.6***	282.6 ± 0.5***	298.8 ± 0.6***	304.9 ± 0.6*	332.6 ± 0.6***

приятное влияние на темп эмбрионального развития (табл. 3). Наибольшая скорость развития эмбрионов наблюдалась при периодическом повышении солёности до 2‰. В течение всего эксперимента наступление стадий эмбрионального развития в этом галорезиме с высоким уровнем достоверности происходило раньше, чем в пресной воде и при оптимальной солёности 2‰. В целом скорость развития щуки возросла в 1.11 раза по сравнению с константным оптимумом и в 1.17 раза относительно пресной воды. При амплитуде колебаний фактора 0–1 и 0–3‰ также наблюдался эффект ускорения развития, однако степень его проявления была чуть меньшей ($p < 0.05–0.001$). Расширение диапазона альтернации солёности свыше 3‰ снизило скорость эмбрионального развития зародышей, и при галорезиме 0–5‰ эмбрионы развивались медленнее, чем в условиях стационарного оптимума ($p < 0.001$). Следует также отметить, что в переменных галорезимах темп развития икринок был выше, чем при соответствующей постоянной солёности. Выживаемость эмбрионов как при всех исследованных постоянных уровнях солёности, так и при переменных галорезимах была достаточно высокой – 90–95%. Не отмечено заметных гетерохроний и аномалий развития эмбрионов при их инкубации в условиях постоянной и переменной концентрации NaCl.

Небольшое осолонение воды до 1–2‰ оказывало положительное влияние и на личиночное

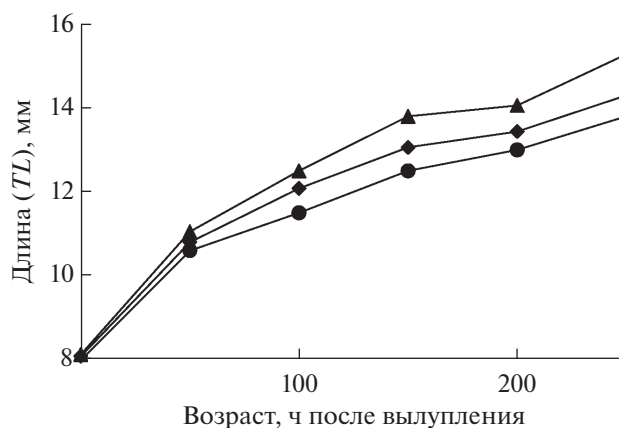
развитие щуки (рисунок). При содержании предличинок при солёности 2‰ ускорение развития по сравнению с пресной водой составило 7.0% ($p < 0.001$), линейного роста – 4.2% ($p < 0.05$). Сходные значения длины предличинок и стадий их развития отмечены и при солёности 1 и 3‰ (на рисунке эти значения не показаны, так как они близки к таковым при 2‰). Стимулирующее воздействие небольших солёностей до сих пор не имеет однозначного объяснения. Поскольку осмотическое давление в яйцах и эмбрионах рыб, как правило, не бывает ниже солёностного эквивалента 4–5‰ (Хлебович, 1974), возможно, небольшое повышение солёности среды уменьшает концентрационные градиенты в системе организм–среда, что может приводить к снижению затрат на осморегуляцию (Мартемьянов, 1989).

Увеличение концентрации соли в воде до 5‰ оказывало негативное воздействие на состояние предличинок щуки: продолжительность развития по сравнению с контролем была больше на 7.8% ($p < 0.001$), а длина – меньше на 3.8% ($p < 0.05$) (рисунок). Очевидно, система осморегуляции предличинок щуки уже не справляется с таким осолонением. Считается, что в онтогенезе осморегуляторные способности рыб возрастают (Жукинский, 1986; Varsamos et al., 2005). После вылупления главную роль в осморегуляции предличинок рыб играют клетки покровов, содержащие большое количество K^+/Na^+ -АТФаз. С формированием жа-

берного аппарата главным осморегуляторным органом становятся жабры с хлоридсекретирующими клетками, а способность к осморегуляции несколько возрастает (Varsamos et al., 2005). Поскольку развитие осморегуляторной функции находится под нейроэндокринным контролем, возрастание осморегуляторных способностей происходит постепенно, тесно связано с формированием нейронных структур мозга, интерренальной ткани, щитовидной железы, почек и установлением взаимодействий между ними (Жукинский, 1986; Varsamos et al., 2005).

Попеременное опреснение и осолонение воды с полусуточным интервалом, как правило, благоприятно влияло на скорость развития и роста щуки в раннем онтогенезе. При этом в наибольшей степени этот эффект проявлялся в галорегиме 0–1‰ (табл. 4). Выход из оболочек наблюдался чуть раньше при перепадах фактора в пределах 0–2‰, которые были наиболее благоприятны для развития эмбрионов. После вылупления предличинки оптимальный диапазон изменения солёности сузился, что можно объяснить защитными свойствами оболочки икринок, обладающими селективными свойствами. По сравнению с оптимальной константной солёностью (2‰) в благоприятном переменном галорегиме (0–1‰) развитие предличинки ускорилось на 10.7% ($p < 0.001$), их длина к концу эксперимента была выше на 5.2% ($p < 0.05$). Ещё большая степень ускорения развития и роста предличинки наблюдалась в сравнении с таковыми в пресной воде – соответственно на 18.4 и 17.8% ($p < 0.001$). Достоверно эффект ускорения развития и роста предличинки проявлялся и при осцилляции солёности 0–2 и 0–3‰, однако степень его проявления была меньшей по сравнению с оптимальным галорегимом. Увеличение перепада концентрации NaCl до 0–4‰ достоверно не отразилось на развитии предличинки, а до 0–5‰ оказало ингибирующее влияние на скорость развития ($p < 0.001$) и роста ($p < 0.01$).

Ускорение темпа личиночного развития и линейного роста при дестабилизации параметров среды наблюдалось на фоне повышения выживаемости опытных особей. Как и в течение эмбрионального периода, выживаемость предличинки была высокой. Минимальная смертность предличинки имела место при небольших перепадах солёности (табл. 4). Так, в переменном галорегиме 0–1‰ выживаемость особей была на 8% выше, чем в оптимальных стационарных условиях (2‰) и на 18% – относительно пресной воды. Вариабельность длины предличинки была невысокой во всех галорегимах; но наименьшие значения коэффициента вариации показателя опять же наблюдались в условиях оптимальных перепадов концентрации NaCl. Исходя из того, что уровень изменчивости размеров тела рыб служит критерием благополучия их существования, наблюдае-



Скорость роста предличинки щуки *Esox lucius* при разной солёности: (◆) – 0, (▲) – 2, (●) – 5‰.

мое уменьшение вариабельности линейных размеров особей в переменных галорегимах дополнительно подтверждает, что колебания солёности более благоприятны для эмбрионально-личиночного развития, чем её 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 колебаниях температуры наблюдается ускорение развития насекомых по сравнению с константной оптимальной температурой (Лозина-Лозинский, 1941; Hagstrum, Hagstrum, 1970). Положительное влияние колебаний температуры и других факторов среды установлено для инфузорий (Заар, Тополовский, 1976), ракообразных (Галковская, Сушеня, 1978) и коловраток (Константинов и др., 1995). В условиях колебаний температуры, pH, солёности, освещённости, содержания кислорода в воде значительно ускоряется рост и развитие, оптимизируется энергетика, улучшается физиологическое состояние рыб и некоторых беспозвоночных гидробионтов (Константинов, 1988; Константинов, Мартынова, 1990; Константинов и др., 2000, 2002; Ручин и др., 2002; Ruchin et al., 2002). При этом ответ на воздействия разных по своей природе экологических факторов носит неспецифический характер. Это свидетельствует о том, что любые изменения среды в пределах экологической нормы вида оказывают благоприятное воздействие на организм, и именно астабильность среды в определённых пределах является для него экологическим оптимумом (Константинов, 1997; Вербицкий, 2008).

Согласно концепции Бауэра (1935) поддержание неравновесия со средой требует от организма дополнительных энергетических затрат, которые

Таблица 4. Рост и развитие предличинок щуки *Esox lucius* при оптимальной солёности (2‰) и при переменных галорегимах (12 : 12)

Стадия развития	Солёность, ‰	Выживаемость, %	Продолжительность развития от осеменения до начала стадии (t_i)		Длина (TL), мм	Коэффициент вариации
			ч	t_i/τ_0		
Вылупление	2	92	313.4 ± 0.7	182.4	8.12 ± 0.02	2.09
	0–1	94	284.8 ± 0.6***	182.3	8.15 ± 0.01	1.60
	0–2	95	282.6 ± 0.8***	182.7	8.17 ± 0.01*	1.47
	0–3	95	298.8 ± 0.6***	181.6	8.15 ± 0.01	1.60
	0–4	91	304.9 ± 0.6*	180.8	8.13 ± 0.01	1.72
	0–5	89	332.6 ± 0.6***	178.3	8.10 ± 0.02	2.22
Закладка жаберных лепестков с капиллярами	2	89	342.9 ± 0.6	199.5	11.05 ± 0.03	2.17
	0–1	93	314.7 ± 0.5***	201.4	11.32 ± 0.02*	1.50
	0–2	94	310.9 ± 0.6***	201.0	11.34 ± 0.02	1.76
	0–3	92	330.1 ± 0.6***	200.6	11.12 ± 0.02	1.89
	0–4	89	345.0 ± 0.6	204.6	10.98 ± 0.03	2.55
	0–5	84	373.1 ± 0.6	200.0	10.48 ± 0.03	2.58
Рост жаберных лепестков	2	84	411.3 ± 0.9	239.3	12.47 ± 0.04	1.52
	0–1	91	371.1 ± 0.8***	237.6	13.00 ± 0.04*	1.22
	0–2	90	373.4 ± 0.8***	241.4	12.93 ± 0.04	1.31
	0–3	87	395.2 ± 0.8**	240.2	12.55 ± 0.04	1.32
	0–4	86	413.1 ± 0.9	244.9	12.24 ± 0.05	1.96
	0–5	81	447.2 ± 0.9***	239.8	11.82 ± 0.06*	2.12
Закладка дорсального и анального плавников	2	82	445.6 ± 0.8	259.3	13.77 ± 0.02	1.07
	0–1	89	402.3 ± 0.7***	257.6	14.32 ± 0.02**	0.98
	0–2	87	405.3 ± 0.7***	262.0	14.25 ± 0.01**	0.84
	0–3	85	429.3 ± 0.8**	260.9	13.89 ± 0.01	0.94
	0–4	84	446.7 ± 0.9	264.8	13.71 ± 0.02	1.53
	0–5	76	489.1 ± 0.9***	262.3	13.02 ± 0.03**	1.84
Закладка брюшных плавников	2	81	466.2 ± 0.8	271.3	13.93 ± 0.01	0.91
	0–1	87	421.1 ± 0.7***	269.6	14.52 ± 0.01***	0.90
	0–2	85	423.3 ± 0.8***	273.3	14.48 ± 0.02**	1.02
	0–3	83	447.0 ± 0.8***	271.7	14.06 ± 0.01	0.90
	0–4	81	463.9 ± 0.9	275.0	13.88 ± 0.02	1.51
	0–5	75	511.5 ± 1.0***	274.3	13.18 ± 0.03**	1.97
Рост брюшных плавников	2	77	540.1 ± 0.9	314.3	14.94 ± 0.02	1.20
	0–1	85	488.3 ± 0.8***	312.6	15.72 ± 0.01**	0.95
	0–2	83	489.2 ± 0.8***	316.3	15.69 ± 0.01**	0.87
	0–3	80	517.7 ± 0.9***	314.6	15.16 ± 0.02	1.15
	0–4	78	533.4 ± 0.9	316.3	14.86 ± 0.03	1.76
	0–5	71	591.8 ± 1.1***	317.3	14.03 ± 0.03**	1.85

сопровождаются гиперкомпенсацией и приводят к избыточному анаболизму. Периодические колебания параметров среды приводят к включению адаптационных механизмов, заставляющих организм подстраиваться под изменившиеся условия. На первых этапах онтогенеза у зароды-

шей эти адаптации проявляются в основном на биохимическом уровне. По мнению Озернюка (2006. С. 82), “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". Тот же эффект проявляется и при воздействии изменений других факторов среды. Таким образом, необходимость установления новых форм стационарных равновесий ("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 данных литературы, касающихся влияния колебаний факторов среды на живые организмы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бауэр Э.С. 1935. Теоретическая биология. М.; Л.: Изд-во ВИЭМ, 206 с.
- Вербницкий В.Б. 2008. Понятие экологического оптимума и его определение у пресноводных пойкилотермных животных // Журн. общ. биологии. Т. 69. № 1. С. 44–56.
- Галковская Г.А., Сушня Л.М. 1978. Рост водных животных при переменных температурах. Минск: Наука и техника, 128 с.
- Городилов Ю.Н. 1980. Равномерный темп метамеризации осевого отдела у зародышей костистых рыб при постоянной температуре // ДАН СССР. Т. 251. № 2. С. 469–473.
- Городилов Ю.Н. 1985. Периодизация и хронология эмбрионально-личиночного развития некоторых видов пресноводных рыб. 1. Щука обыкновенная *Esox lucius* L. // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 235. С. 31–49.
- Детлаф Т.А., Детлаф А.А. 1960. О безразмерных характеристиках продолжительности развития в эмбриологии // ДАН СССР. Т. 134. С. 199–202.
- Жукинский В.Н. 1986. Влияние абиотических факторов на разнокачественность и жизнеспособность рыб в раннем онтогенезе. М.: Агропромиздат, 248 с.
- Заар Э.И., Тополовский В.А. 1976. Роль переменных температур в размножении эвритермных организмов // Проблемы космической биологии. Т. 32. М.: Наука. С. 126–132.
- Зданович В.В., Аверьянова О.В., Пушкарь В.Я. 2001. Эмбрионально-личиночное развитие вьюна *Misgurnus fossilis* при постоянных и периодически изменяющихся температурах // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. № 2. С. 41–45.
- Игнатъева Г.М. 1979. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий: сравнительный анализ временных закономерностей развития. М.: Наука, 175 с.
- Константинов А.С. 1988. Рост молоди рыб в постоянных и переменных кислородных условиях // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. № 4. С. 3–7.
- Константинов А.С. 1997. Статический и астатический оптимум абиотических факторов в жизни рыб // Тез. докл. I Конгресса ихтиологов России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 221–222.
- Константинов А.С., Мартынова В.В. 1990. Влияние колебаний солёности на рост молоди рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 6. С. 1004–1011.
- Константинов А.С., Мартынова В.В. 1992. Влияние колебаний солёности на энергетику молоди рыб // Там же. Т. 32. № 4. С. 161–166.
- Константинов А.С., Тагирова Н.А., Степаненко В.М., Соловьёва Е.А. 1995. Влияние колебаний некоторых абиотических факторов на рост, размножение и энергетику коловратки *Euchlanus dilatata* Ehrenberg // Гидробиол. журн. № 6. С. 25–29.
- Константинов А.С., Кузнецов В.А., Вечканов В.С., Ручин А.Б. 2000. Астатичность абиотической среды как условие оптимизации роста и развития личинок травяной лягушки // ДАН. Т. 371. № 4. С. 559–562.
- Константинов А.С., Вечканов В.С., Кузнецов В.А., Ручин А.Б. 2002. Влияние колебаний интенсивности и спектрального состава света на рост и энергетику молоди рыб // Гидробиол. журн. Т. 38. № 3. С. 72–80.
- Константинов А.С., Кузнецов В.А., Костоева Т.Н. 2007. Влияние колебаний солёности воды на рост, размножение и плодовитость большого прудовика *Lymnaea stagnalis* L. // Успехи соврем. биологии. Т. 127. № 3. С. 316–321.
- Константинов А.С., Кузнецов В.А., Костоева Т.Н. 2009. Влияние колебаний температуры на эмбриональное развитие, рост и плодовитость большого прудовика *Lymnaea stagnalis* (L.) // Гидробиол. журн. № 3. С. 13–22.
- Крыжановский С.Г. 1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб // Тр. ИМЖ АН СССР. Вып. 1. С. 237–329.
- Кузнецов В.А. 2005. Астатичность факторов среды как экологический оптимум для гидробионтов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Саратов: СГУ, 44 с.
- Кузнецов В.А., Лобачев Е.А. 2005. Влияние концентрации водородных ионов на рост и развитие личинок шпорцевой лягушки (*Xenopus laevis*) // Зоол. журн. Т. 84. № 5. С. 1344–1350.
- Кузнецов В.А., Лобачев Е.А. 2007. Влияние колебаний солёности на рост и развитие личинок озерной лягушки *Rana ridibunda* // Гидробиол. журн. № 1. С. 74–84.
- Кузнецов В.А., Лукиянов С.В. 2013. Влияние колебаний температуры на эмбрионально-личиночное развитие *Esox lucius* L. (Salmoniformes, Esocidae) // Там же. Т. 49. № 5. С. 67–79.
- Кузнецов В.А., Ручин А.Б. 2001. Влияние колебаний pH и освещённости на рост и развитие озерной лягушки *Rana ridibunda* // Зоол. журн. Т. 80. № 10. С. 1246–1251.
- Кузнецов В.А., Константинов А.С., Лукиянов С.В. 2009. Влияние колебаний pH на эмбрионально-личиночное развитие щуки *Esox lucius* L. // Успехи соврем. биологии. Т. 129. № 3. С. 1–8.
- Лозина-Лозинский Л.К. 1941. Экология хлопковой совки. Опыт экологической монографии вида. Л.: Изд-во Естественнауч. ин-та им. П.Ф. Лесгафта, 750 с.
- Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 216 с.
- Мартемьянов В.И. 1989. Влияние солёности на пресноводных рыб // Зоол. журн. Т. 68. № 5. С. 72–81.
- Нейфах А.А., Тимофеева Н.Я. 1977. Молекулярная биология процессов развития. М.: Наука, 312 с.

- Озернюк Н.Д. 2006. Экологическая энергетика животных. М.: Т-во науч. изд. КМК, 168 с.
- Резниченко П.Н., Котляревская Н.В., Гулидов М.В. 1967. Выживаемость икры щуки при постоянных температурах инкубации // Морфоэкологический анализ развития рыб. М.: Наука. С. 200–213.
- Руднева Т.Б. 1972. Продолжительность кардио- и цитотомии в период II–IV делений дробления у шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* Daudin // Онтогенез. Т. 6. № 3. С. 622–625.
- Ручин А.Б., Вечканов В.С., Кузнецов В.А. 2002. Влияние фотопериода на рост и интенсивность питания молоди некоторых видов рыб // Гидробиол. журн. Т. 38. № 2. С. 236–241.
- Хлебович В.В. 1974. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 236 с.
- Dong L., Weiwei X., Xinhua Z. 2005. The effects of temperature and substrate on ontogenetic behavior of bastard halibut, *Paralichthys olivaceus* (T. et S.) // Chinese J. Oceanol. Limnol. V. 23. № 1. P. 65–71.
- Hagstrum D.W., Hagstrum W.R. 1970. A simple device for producing temperatures with an evaluation of the ecological significance of the fluctuating temperatures // Ann. Entomol. Soc. Amer. P. 1385–1389.
- Kokurewicz B., Witkowski A., Kowalewski M. 1988. Influence of constant and variable temperatures on the embryonic development of huchen *Hucho hucho* // Zool. Pol. V. 35. № 1–4. P. 79–92.
- Korwin-Kossakowski M., Jezierska B. 1984. The influence of thermal conditions on postembryonic development of some species of Coregonidae and Cyprinidae // Ibid. V. 31. № 1–4. P. 43–56.
- Kuznetsov V.A., Lukiyarov S.V. 2014. Impact of temperature fluctuations on embryonic-larval development of *Esox lucius* L. (Salmoniformes, Esocidae) // Hydrobiol. J. V. 50. № 1. P. 61–71.
- Luczynski M. 1985. Survival of *Coregonus albula* embryos incubated at different thermal conditions // Hydrobiologia. V. 121. № 1. P. 51–58.
- Recsetar M.S., Bonar S.A. 2013. Survival of Apache trout eggs and alevins under static and fluctuating temperature regimes // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 142. № 2. P. 373–379.
- Rii-Vestergaard J. 1987. Physiology of teleost embryos related to environmental challenges // Sarsia. V. 72. № 3–4. P. 351–358.
- Ruchin A.B., Vechkanov V.S., Kuznetsov V.A. 2002. Growth and feeding intensity of young carp *Cyprinus carpio* under different constant and variable monochromatic illuminations // J. Ichthyol. V. 42. № 2 P. 191–196.
- Schaefer J., Ryan A. 2006. Developmental plasticity in the thermal tolerance of zebrafish *Danio rerio* // J. Fish Biol. V. 69. P. 722–734.
- Varsamos S., Nebel C., Charmantier G. 2005. Ontogeny of osmoregulation in postembryonic fish: a review // Comp. Biochem. Physiol. Pt. A. Mol. Integr. Physiol. V. 141. № 4. P. 401–429.