



004609109

На правах рукописи

Лукиянов Сергей Владимирович

**ВЛИЯНИЕ КОЛЕБАНИЙ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ  
(рН, СОЛЕННОСТЬ, ТЕМПЕРАТУРА) НА РЫБ  
В ЭМБРИОНАЛЬНО-ЛИЧИНОЧНЫЙ ПЕРИОД РАЗВИТИЯ**

Специальность 03.02.08 – экология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

23 СЕН 2010

Саранск - 2010

Работа выполнена в ГОУВПО «Мордовский государственный университет имени Н. П. Огарева»

Научный руководитель: доктор биологических наук, доцент  
Кузнецов Вячеслав Александрович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, доцент  
Сергеева Ирина Вячеславовна

кандидат биологических наук, доцент  
Зданович Владимир Владимирович

Ведущая организация: Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН

Защита диссертации состоится 30 сентября 2010 г. в 11 часов на заседании диссертационного совета Д 212.117.12 при ГОУВПО «Мордовский государственный университет имени Н.П. Огарева» по адресу: 430032, Республика Мордовия, г. Саранск, ул. Ульянова, д. 26. корп. «б».

E-mail: [biotech@moris.ru](mailto:biotech@moris.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке ГОУВПО «Мордовский государственный университет имени Н. П. Огарева» по адресу: 430005, Республика Мордовия, г. Саранск, ул. Большевицкая, 68.

Автореферат разослан 27 августа 2010 г.

Ученый секретарь диссертационного совета  С.А. Ибрагимова

## **ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ**

**Актуальность.** Концепция экологического оптимума является одной из центральных и основополагающих в экологии. На современном этапе ее развития под экологическим оптимумом обычно понимают количественное выражение фактора, соответствующее потребностям организма и обеспечивающее наиболее благоприятные условия для его жизни (Шилов, 2000). При этом полагают, что нахождение фактора в зоне оптимума минимизирует энергетические траты организма, поскольку отсутствует необходимость в энергетическом обеспечении адаптации. Таким образом, нахождение в оптимальных условиях приводит к тому, что вся энергия тратится на развитие и рост, способствуя максимальной жизнеспособности организмов. Однако в естественных условиях постоянное нахождение организмов при оптимальных значениях фактора невозможно. Все параметры среды претерпевают изменения: сезонные, суточные, случайные и др. Поэтому влияние колебаний факторов среды на жизнедеятельность организмов стало предметом ряда исследований. Во множестве экспериментальных работ на самых различных видах отмечено, что при колебаниях разных параметров среды организмы не находятся в угнетенном состоянии. Более того, было убедительно показано, что такие условия могут приводить к оптимизации жизнедеятельности по сравнению со статичными оптимальными условиями. Обнаруженные эффекты привели к необходимости дополнения концепции экологического оптимума. Поэтому все чаще высказывается мнение, что экологическим оптимумом являются не статичные оптимальные значения факторов, а изменения их с определенной амплитудой, скоростью и частотой, не выходящими за рамки адаптационных возможностей вида (Константинов, 1997; Константинов 1999; Кузнецов, 2005; Вербицкий, 2008). Рыбы, как и многие другие группы организмов, были объектом исследований по изучению влияния астатичности факторов среды. Однако в большинстве таких работ (Константинов, 1988; Константинов, Шолохов, 1993; Кузнецов, 1995; Ручин, 2000; Мартынова, 2003, и др.) эксперименты ставились на молоди рыб разных видов. Практически не изучалось влияние колебаний факторов среды на раннее развитие рыб. Существующие единичные работы разрознены и не позволяют сформировать целостного представления о роли астатичности в период развития икры и предличинок рыб. Между тем, эмбрионально-личиночный период онтогенеза является самым уязвимым в жизненном цикле рыб. Именно в это время происходит формирование всех важнейших функциональных систем организма, а смертность может достигать наибольших величин (Светлов, 1960; Владимирова, 1975). Несмотря на это, значение динамики фактора для раннего развития рыб часто совершенно игнорируется. В методических указаниях и экспериментальных работах зачастую рекомендуют лишь поддерживать те или иные параметры среды при значениях, называемых оптимальными. В этой связи экспериментальное изучение влияния колебаний важнейших абиотических факторов среды на эмбрионально-личиночное развитие рыб способно не только дать представление о роли астатичности на данном этапе развития, но также оценить возможность ее использования для

получения более жизнеспособной молодежи в лабораторных и производственных условиях.

**Цель и задачи исследования.** Целью работы являлось изучение основных закономерностей влияния колебаний абиотических факторов на эмбрионально-личиночное развитие рыб. Для достижения указанной цели существовала необходимость решения следующих задач:

- изучить влияние колебаний температуры на эмбрионально-личиночное развитие рыб;
- изучить влияние колебаний солености на эмбрионально-личиночное развитие рыб;
- изучить влияние колебаний концентрации ионов водорода на эмбрионально-личиночное развитие рыб.

**Научная новизна.** В работе впервые показано, что периодические колебательные режимы температуры, солености и рН способствуют улучшению показателей эмбрионально-личиночного развития рыб по сравнению с оптимальными стационарными значениями каждого из факторов. В астатичных условиях к концу периода эндогенного питания наблюдается более высокие значения выживаемости и размеров предличинок на фоне возрастания темпа развития.

Впервые отмечена зависимость степени проявления оптимизирующего эффекта в раннем онтогенезе рыб от величины амплитуды колебаний фактора. Как выяснилось, оптимизирующий эффект проявляется лишь при колебаниях фактора в определенных пределах. В том случае если амплитуда колебаний фактора меньше, либо больше установленной оптимальной выраженность стимулирующего эффекта становится меньшей или часто эффект пропадает вовсе. Колебания факторов с еще более значительным интервалом оказывают на развитие отрицательное воздействие.

Впервые отмечен неспецифический характер воздействия колебаний абиотических факторов на эмбрионально-личиночное развитие рыб. Эффекты стимулирования или угнетения развития некоторыми амплитудами колебаний факторов отмечали при действии факторов различной природы на различные виды рыб.

**Теоретическое значение.** Полученные в результате экспериментов результаты способствуют восполнению недостатка информации в вопросе о характере влияния астатичности среды на эмбриогенез и раннее личиночное развитие рыб. Данные такого рода необходимы для дополнения и конкретизации складывающейся альтернативной концепции экологического оптимума и могут служить экспериментальным подтверждением ее справедливости в отношении рыб на самых ранних этапах их онтогенеза. В частности было, показано, что астатичные условия могут способствовать оптимизации жизнедеятельности эмбрионов и предличинок рыб. Это означает, что в период раннего онтогенеза именно колебания факторов с определенной амплитудой (а не поддержание константных условий) составляют оптимум для развития, роста и жизнедеятельности в целом.

**Практическое значение.** Лабораторные исследования показали наличие стимулирующего воздействия небольших колебаний абиотических факторов на эмбриогенез и раннее личиночное развитие рыб, широко используемых в рыбоводстве (каarp, сибирский осетр). Поэтому фактические результаты, полученные нами в отношении этих видов, могут служить ориентирами при поиске наилучших переменных режимов в производственных условиях. Кроме того, выявленные закономерности воздействия различных амплитуд колебаний факторов могут помочь во внедрении переменных режимов в инкубационных цехах при искусственном воспроизводстве вышеуказанных и других ценных видов рыб. По результатам исследования получен патент РФ на изобретение № 2389181 «Способ стимуляции раннего развития эвритермных видов рыб» (патентообладатель: ГОУВПО «Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарева»; авторы: Кузнецов В.А., Лукьянов С.В.).

**Реализация результатов исследования.** Результаты, полученные в исследовании, используются в учебном процессе в курсах «Экологическая физиология животных», «Организм и среда» и «Общая экология».

**Основные положения, выносимые на защиту.**

1. Экологическим оптимумом для рыб в эмбрионально-личиночный период развития являются не определенные постоянные значения факторов, а периодические колебания параметров среды в пределах толерантного диапазона для данного вида.

2. В условиях колебаний абиотических факторов наблюдается ускорение эмбрионально-личиночного развития рыб и увеличение размеров предличинок, которые сопровождаются снижением смертности особей.

3. Отмечаемое в астатичных условиях стимулирование развития и роста является неспецифической реакцией организма, которая не зависит, от природы воздействующего фактора и проявляется у различных видов рыб на различных этапах онтогенеза.

**Связь темы диссертации с плановыми исследованиями.**

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

**Апробация работы.** Материалы, представленные в диссертации, докладывались и обсуждались на ежегодных Огаревских чтениях (2008–2009 гг.), региональной научно-практической конференции «Научный потенциал молодежи – будущему Мордовии» (Саранск, 2009), V Поволжской гидроэкологической конференции «Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья» (Казань, 2009), всероссийской конференции молодых ученых «Экология в современном мире: взгляд научной молодежи» (Улан-Удэ, 2007), VI всероссийской конференции «Вузовская наука – региону» (Вологда, 2008), XXIII Любимцевских чтениях (Ульяновск, 2009), международной конференции «Проблемы сохранения и изучения культурного и природного наследия Приуралья» (Павлодар, 2008), 12-ой международной школе-конференции

молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пушино, 2008), II международной конференции «Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии генетики животных» (Саранск, 2009), II международной ихтиологической научно-практической конференции «Современные проблемы теоретической и практической ихтиологии» (Севастополь, 2009), международной конференции «Зоологические исследования в регионах России и на сопредельных территориях» (Саранск, 2010).

**Публикации.** По материалам диссертационного исследования опубликовано 14 научных работ, в том числе 1 статья в журнале, рекомендованном ВАК.

**Декларация личного участия автора.** Автор лично принимал участие в постановке и проведении экспериментов, представленных в диссертации. Камеральная обработка полученных данных, их интерпретация, оформление и остальные работы по написанию диссертации осуществлены автором по плану, согласованному с научным руководителем. Доля личного участия автора в написании и подготовке публикаций составляет 20-100%.

**Структура и объём.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов и библиографического списка. Текст диссертации изложен на 145 страницах и включает 37 таблиц. Список использованных источников включает 287 источников, в том числе 95 – на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность и искреннюю признательность своему научному руководителю, доктору биологических наук профессору В. А. Кузнецову за ценные советы, внимание и всестороннюю помощь на всех этапах проведения диссертационного исследования. Автор благодарит также всех сотрудников кафедры зоологии Мордовского государственного университета имени Н. П. Огарева за всяческое содействие, помощь и полезные замечания, высказанные по поводу диссертации.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

**Глава 1. Влияние абиотических факторов среды на развитие и рост рыб в эмбрионально-личиночный период (обзор литературы).**

Современная факториальная экология содержит сформированное представление об экологическом оптимуме, под которым понимают наличие определенных интенсивностей факторов, оптимальных для функционирования организма. Диапазон таких значений фактора составляет зону экологического оптимума (Кожанчиков, 1961; Проссер, 1977; Одум, 1986). Отклонение параметров среды от оптимума вызывает необходимость дополнительных энергетических трат на адаптацию, тем больших, чем значительнее фактор отклоняется от оптимальных значений (Шилов, 2001 и др.)

Однако существуют данные, которые не могут быть объяснены на основании классической теории экологического оптимума. Так, во многих экспериментальных работах на разных организмах отмечено, что при колебаниях температуры, солености, рН, света и других факторов возникает

эффект стимуляции жизнедеятельности (Даждо, 1975; Галковская, Сушеня 1978; Заар и др., 1989; Константинов и др., 1998; Харькина и др., 2003; Кузнецов, 2005; Лобачев, 2008 и др.). Рыбы, как важнейшая в практическом отношении группа гидробионтов, также рассматривались в многочисленных экспериментальных работах. Объектами большинства таких исследований была молодь рыб. В частности, исследовали влияние колебаний температуры (Hokanson et al., 1977; Biette, Green, 1980; Vondracek et al., 1988; Чмилевский, 1999 Константинов, 1993, 1996; Зданович, 1999, 2001; Зданович, Пушкарь 2001 и др.), солености (Строганов, 1962; Bakke et al., 1991; Константинов, Мартынова, 1992, 2000; Мартынова, 2003), концентрации ионов водорода (Кузнецов, 1995; Константинов и др., 1995), света (Вечканов и др., 1997, 2000; Ручин, 2000; Ручин, 2001; Ручин, Кузнецов, 2003) и часто отмечали наличие эффекта оптимизации роста молоди рыб при высокой выживаемости. Возникновение указанного явления чаще всего объясняется с позиций теории общего адаптационного синдрома и стресса (Селье, 1972, 1982; Мартемьянов, 1994, 1998, 2002).

Несмотря на то, что в эмбрионально-личиночный период развивающийся организм наиболее чутко к воздействиям окружающей среды, исследований, посвященных влиянию колебаний абiotic факторов на раннее развитие рыб, очень немного. Существующие работы касаются, главным образом, действия колебаний температуры. Причем, в некоторых работах есть заключения о недопустимости перепадов температуры в раннем онтогенезе рыб (Грусевич, 1988; Гепецкий, 1992; Namackova et al., 1995). Однако, фактический материал о значительной устойчивости зародышей и личинок рыб к резким изменениям температуры более обширен (Bishai, 1965; Зубарева, 1980; Игумнова, 1985; Зиничев, 1990; Schneider, 2002). Более того, в некоторых работах содержатся свидетельства положительного влияния колебаний температуры на результаты инкубации (Korwin-Kossakowsky, Jezierska, 1984; Kokurewicz et al., 1988; Кузнецов, 2005; Schaefer, Ryan, 2006), которое выражалось в ускорении развития и роста, повышении выживаемости и др.

Воздействие колебаний солености на раннее развитие рыб практически не изучалось. В существующих работах отмечается, что при естественных колебаниях солености предличинки и личинки *Cyprinodon variegatus* и *Poecilia latipinna* оказались более толерантны к быстрым сдвигам солености по сравнению с взрослыми рыбами (Bachman, Rand, 2008), а в экспериментальных условиях периодические колебания солености до 2‰ ускоряли темп развития эмбрионов, стимулировали рост у предличинок щуки, способствуя также большей выживаемости (Кузнецов, 2005).

Несмотря на то, что раннее развитие рыб часто протекает в условиях более или менее выраженных периодических колебаний pH работы, выполненные в этом направлении, практически отсутствуют. В одной из таких редких работ показано, что периодические колебания pH среды в интервале 7,0-8,0 ед. оказывали положительное влияние на развитие эмбрионов щуки, способствуя ускорению развития, роста и большей выживаемости (Кузнецов и др., 2009).

Подводя итог, отметим, что раннее развитие рыб чаще всего протекает в среде, важнейшие параметры которой (температура, соленость, концентрация ионов водорода и др.) динамичны. Между тем, работ, посвященных аспектам раннего развития и роста рыб в меняющихся абиотических условиях крайне мало. В этой связи, существует необходимость в экспериментальных исследованиях в данном направлении.

## Глава 2. Объекты, материалы и методы исследований.

Выбранные в качестве объектов исследования виды характеризуются принадлежностью к различным экологическим и таксономическим группам: сибирский осетр *Acipenser baerii* Brandt (Acipenseridae, Acipenseriformes), карп *Cyprinus carpio* L. (Cyprinidae, Cypriniformes) и окунь речной *Perca fluviatilis* L. (Percidae, Perciformes).

Объем материала, использованного в исследовании, отражен в таблице 1.

Таблица 1 – Объекты и объем проведенных исследований

Объект исследования	Количество особей	Число измерений
Сибирский осетр <i>Acipenser baerii</i> Brandt	2985	7350
Карп <i>Cyprinus carpio</i> L.	2950	5950
Окунь речной <i>Perca fluviatilis</i> L.	2080	4650

Оплодотворенная икра для экспериментов в случаях с сибирским осетром и карпом получена в заводских условиях с применением метода гипофизарных инъекций. Икра оплодотворялась сухим способом рыбоводами предприятий, после чего транспортировалась в лабораторию для дальнейшей инкубации в экспериментальных условиях. Икра, заложенная в опыты, представляла собой потомство одной пары производителей. Оплодотворенная икра окуня являлась результатом естественного нереста производителей и собиралась с погруженных макрофитов. Ввиду того, что кладка окуня представляет собой ленту ажурного вида, в опыт были заложены фрагменты одинакового размера из центральной части кладки.

Инкубация оплодотворенной икры во всех опытах производилась в чашках Петри. В экспериментах использовалась водопроводная (для сибирского осетра и карпа) и речная вода (для окуня), которую предварительно отстаивали и азрировали.

Необходимые температурные условия создавали погружением основания чашек Петри в аквариумы, где с помощью терморегуляторов типа «АНА» поддерживали постоянную температуру с точностью  $\pm 0,1^{\circ}\text{C}$ . Колебания температуры в постоянных режимах осуществляли путем перемещения чашек Петри из одних температурных условий в другие. В исследованиях влияния

различных галорежимов на раннее развитие рыб требуемую соленость водной среды создавали путем приготовления растворов необходимой концентрации, используя NaCl (ЧДА). Колебания солености воды в опытных режимах создавались путем полной смены воды в чашках Петри на воду с иной концентрацией NaCl. Экспериментальные значения pH водной среды достигались добавлением в воду необходимого количества HCl и NaOH. Контроль за значением pH осуществляли с помощью pH-метра Эксперт-001-2(0.1) (Россия, НПП «Эконикс-Эксперт») с точностью 0,05 ед. Изменение значения pH в переменных гидрион-режимах достигалось полной сменой воды в чашках Петри на воду с альтернативной концентрацией ионов водорода.

Во избежание эффекта «хендлинга» во всех случаях с контрольными режимами осуществляли манипуляции сходные с таковыми в опытных. Смена воды в чашках Петри во всех вариантах опыта производилась не реже двух раз в сутки. В течение инкубации удаляли погибшие икринки, отмечали стадии и этапы развития, оценивали типичность развития и измеряли длину предличинки с помощью бинокуляра МБС-1 с окуляр-микрометром с точностью  $\pm 0,02$  мм для мелких предличинки и  $\pm 0,1$  мм для более крупных (сибирский осетр).

В качестве периодизации эмбрионального развития для сибирского осетра нами использована известная монография Т. А. Детлаф с соавторами (1981) и работа М. Щепковского с соавторами (Szczepkowski et al., 2000). При исследовании раннего развития карпа опирались на исследования Е. Н. Смирновой (1978) и Б. Лужина (1977). Для речного окуня использовали периодизацию Ю. Н. Городилова (1991).

Статистическая обработка полученных результатов проводилась по стандартной схеме с вычислением средних значений показателей, их ошибок и коэффициентов вариации (Лакин, 1990; Гланц, 1999). Для оценки вероятности нулевой гипотезы использовали t-критерий Стьюдента.

### **Глава 3. Влияние колебаний температуры на эмбрионально-личиночное развитие рыб.**

В результате исследования влияния различных колебаний температуры на эмбриональное развитие рыб, обнаружены такие амплитуды фактора, которые вызывали ускорение зародышевого развития и даже способствовали лучшей выживаемости при меньшем числе эмбрионов с отклонениями. Из таблицы 2 можно видеть, что в случае с сибирским осетром такими колебательными режимами являлись  $16,0 \pm 1,0$  и  $17,0 \pm 2,0^\circ\text{C}$ . В этих терморегимах эмбриональное развитие ускорялось относительно соответствующих константных условий на 5,1 и 6,7%, соответственно, а количество эмбрионов нормального строения было в обоих случаях больше на 8%. Подобным же образом в ряде переменных температурных режимов, где интервал колебаний не превышал  $4^\circ\text{C}$ , наблюдалось некоторое увеличение выживаемости эмбрионов карпа (на 2-6%). При изменении температуры в

интервале 12,5-15,5°C скорость развития у окуня на 5,3% ( $P < 0,05$ ) превышала значения, полученные для статичного оптимума (14,0°C).

При колебательных режимах с меньшими или большими амплитудами изменений фактора выраженность стимулирующего эффекта снижалась, а иногда он пропадал вовсе. Например, в случае с сибирским осетром при колебаниях  $16,0 \pm 3,0^\circ\text{C}$  уже отсутствовал эффект ускорения развития, отмеченный для режима  $16,0 \pm 1,0^\circ\text{C}$ , однако выживаемость превышала контроль (см. табл. 2).

Таблица 2 – Некоторые показатели развития предличинок сибирского осетра после завершения эмбрионального периода в условиях переменной температуры

Терморегим, °C	Время начала вылупления от оплодотворения		Выживаемость, %	Количество аномальных эмбрионов, %
	ч	$C_v$ , %		
16,0 (контроль 1)	178,5±1,8	1,7	93	5
16,0±1,0	169,4±1,7*	1,7	98	3
16,0±3,0	174,4±1,6	1,6	98	3
16,0±5,0	191,3±2,0**	1,8	86	5
17,0 (контроль 2)	165,2±1,8	1,9	96	15
17,0±2,0	154,2±1,6*	1,8	95	6

Примечание: \* - разница статистически достоверна при  $P < 0,05$ ;

\*\* - разница статистически достоверна при  $P < 0,01$ .

При колебаниях фактора с еще более значительным диапазоном наблюдалось угнетение развития. Например, для эмбриогенеза сибирского осетра таким режимом был  $16,0 \pm 5,0^\circ\text{C}$ , где темп развития к вылуплению затормозился относительно контроля на 7,2%, и при этом количество эмбрионов без отклонений было на 7% меньше.

После вылупления становится еще более выражен эффект стимуляции у сибирского осетра. Для режимов  $16,0 \pm 1,0$  и  $17,0 \pm 2,0^\circ\text{C}$  к концу периода эндогенного питания ускорение развития достигает уже 8,2 и 8,5%, соответственно, а число предличинок нормального строения выше контроля на 13 и 7%, соответственно (см. табл. 3). Кроме того, в этих астатичных оптимальных условиях длина тела предличинок в обоих случаях превышала контрольную на 3,1%. Аналогичная ситуация отмечалась и в случае эмбрионально-личиночного развития карпа при колебаниях температуры не более чем на  $4^\circ\text{C}$ , где количество предличинок нормального строения превышало таковое в контроле на 2-7% при их длине на 2,0-4,1% большей, чем в контроле. При колебании температуры в интервале 12,5-15,5°C скорость развития у окуня на 5,0% ( $P < 0,05$ ) превышала значения, полученные для статичного оптимума (14,0°C). При этом длина предличинок была больше контрольной на 3,3% ( $P < 0,001$ ), а выживаемость в этом режиме превышала контрольное значение на 6%.

Таблица 3 – Некоторые показатели развития сибирского осетра в постэмбриональный период при содержании в переменных условиях температуры

Терморегим, °С	Время наступления стадии перехода на внешнее питание		Длина предличинки		Выживаемость, %	Количество аномальных предличинок, %
	ч	С <sub>в</sub> , %	мм	С <sub>в</sub> , %		
16,0 (контроль 1)	376,5±3,6	1,7	18,63±0,12	4,5	75	6
16,0±1,0	345,3±3,3**	1,7	19,21±0,12**	4,4	85	3
16,0±3,0	370,2±3,7	1,7	18,85±0,13	4,9	80	0
16,0±5,0	401,2±4,2*	1,8	18,45±0,14	5,4	69	8
17,0 (контроль 2)	349,7±3,4	1,6	18,54±0,12	4,6	80	10
17,0±2,0	320,1±3,1**	1,7	19,12±0,12***	4,4	83	6

Примечание: \* - разница статистически достоверна при P<0,05;

\*\* - разница статистически достоверна при P<0,01;

\*\*\* - разница статистически достоверна при P<0,001.

Как и в эмбриогенезе в процессе постэмбрионального развития обнаружены такие амплитуды температуры, при которых выраженность стимулирующего эффекта значительно снижалась. Например, для сибирского осетра таким режимом являлись колебания в диапазоне 16,0±3,0°С, где в отличие от оптимальных колебательных условий (16,0±1,0°С) не наблюдали ни ускорения развития, ни ускорения роста предличинки, лишь по показателю выживаемости и качеству эмбрионов данный терморегим превосходил контроль.

В условиях еще более значительных колебаний фактора наблюдались эффекты угнетения: затормаживание развития и роста на фоне большого числа гибнущих особей. Например, для сибирского осетра таким режимом были колебания 16,0±5,0°С (см. табл. 3), где отмечено снижение скорости развития на 6,6%, а количество особей без аномалий уменьшилось на 8% по сравнению с контролем. На развитие личинок окуня негативное воздействие оказывали колебания фактора 11,5-16,5°С, приводившие к возрастанию смертности на 15%.

Подводя общий итог, отметим, что исследование влияния колебаний температуры на раннее развитие рыб, показало, что небольшие периодические колебания фактора оказывали благоприятное воздействие на их эмбрионально-личиночное развитие. При более значительных амплитудах изменения фактора выраженность такого эффекта была меньшей или эффект вовсе отсутствовал. Колебания с еще большим интервалом (как правило, значительно превосходящие естественные колебания фактора на нерестилищах) — угнетали развитие и рост, приводя к увеличению смертности среди эмбрионов и предличинки. Следует также отметить, что степень проявления как положительного, так и отрицательного эффекта часто зависела от длительности воздействия соответствующего режима и, как правило, возрастала со временем.

#### Глава 4. Влияние колебаний солёности на эмбрионально-личиночное развитие рыб.

Как оказалось, в статичных условиях солёности процессы развития чаще всего более успешно протекали при некотором осолонении среды. В эмбриогенезе окуня таким значением было 2‰. По сравнению с этим значением, принятым нами за контроль, в колебательных галорезжимах результаты во многом зависели от амплитуды изменения фактора. Из таблицы 4 можно видеть, что зародышевое развитие окуня с наилучшими результатами завершилось в режиме колебаний солёности 0-3‰, где по сравнению с контролем наблюдали ускорение развития (на 5,3%) на фоне очень высокой выживаемости. При колебаниях фактора с большими или меньшими амплитудами отмеченный эффект был менее заметен или исчезал совсем.

Зародыши сибирского осетра и карпа также лучше развивались при небольшом осолонении, чем в пресной воде, а эффект от колебаний во многом зависел от их амплитуды. Например, в случае с карпом колебания в режиме 0-1‰ приводили к результату близкому к таковому в пресной воде, то есть были несколько хуже, чем в контроле (4‰). При изменениях солёности с амплитудами 0-2, 0-3 и 0-4‰ результаты были близки к контролю, а при колебаниях 0-5‰ отмечено ускорение развития на 5,9% ( $P < 0,01$ ).

Таблица 4 – Некоторые показатели развития предличинок окуня после завершения эмбрионального периода в условиях переменной солёности

Галорезжим, ‰	Время начала вылупления от оплодотворения		Выживаемость, %	Количество аномальных эмбрионов, %
	ч.	С <sub>v</sub> , %		
Пресная вода	305,3±4,4*	2,5	99	0
2 (контроль)	279,9±3,5	2,2	100	2
0-1	275,7±4,2	2,6	100	1
0-2	277,3±3,6	2,2	98	0
0-3	265,2±3,5*	2,3	100	0
0-4	267,6±3,8	2,5	99	0
0-5	277,8±5,1	3,1	100	1

Примечание: \* - разница статистически достоверна при  $P < 0,05$ .

В эмбриогенезе сибирского осетра наблюдали похожую ситуацию: при минимальных амплитудах (0-2, 0-4‰) результаты инкубации несколько уступали контрольным при 4‰ и приближались к таковым, полученным в пресной воде. В галорезжипе 0-6‰ протекание эмбриогенеза практически не отличалось от контроля, а еще более выраженные изменения фактора (галорезжимы 0-8 и 0-10‰) действовали угнетающе, снижая темп эмбриогенеза (на 13% и более) и приводя к большой смертности среди зародышей (от 59% и более).

В постэмбриогенезе для окуня зависимость успешности развития от амплитуды изменений солености стала еще более выражена. Так в таблице 5 можно видеть, что в режиме 0-3‰ предличинки еще более чем эмбрионы превосходили контроль (2‰), что выразилось в ускорении их развития на 5,3%, большей на 7% выживаемости и даже в увеличении линейных размеров тела на 1,6%. Если развитие предличинок протекало при больших или меньших колебаниях (галорезимы 0-2 и 0-4‰), выраженность эффекта снижалась, а при изменениях солености в пределах 0-1 и 0-5‰ результат по некоторым показателям уступал контролю (например, по длине на 1,7 и 1,6%, соответственно).

В случае с карпом к концу эмбрионально-личиночного периода отмечено, что при колебаниях солености 0-3 и 0-4‰ темп роста на 1,4-1,5% ( $P < 0,05$ ) превышал контрольный (при 4‰) при близких значениях в темпе развития и выживаемости. При изменениях солености в интервале 0-2 и 0-5‰ показатели развития были близки к контрольным значениям, а при минимальной амплитуде колебаний (0-1‰) – уступали контролю, приближаясь к результатам, полученным в пресной воде.

В постэмбриогенезе сибирского осетра отмечалось резкое увеличение чувствительности к осолонению, пик которого приходился на стадию роста вторичных жаберных лепестков (стадия 43). В этот период лучшим статичным режимом солености было минимальное осолонение (2‰) и пресная вода. Однако в некоторых переменных галорезимах предличинки чувствовали себя лучше. Так, в режиме 0-6‰ не только отмечены высокие показатели выживаемости и темпа развития, но и возрастание скорости роста предличинок на 3,1% ( $P < 0,001$ ) по сравнению с контролем (пресная вода). При колебаниях фактора в режиме 0-4‰ эффект значительно снижался, а при изменениях его в интервале 0-2‰ результаты практически полностью совпадали с контролем.

Таблица 5 – Некоторые показатели развития окуня в постэмбриональный период при содержании в переменных условиях солености на стадии начала внешнего питания

Галорезим, ‰	Время наступления стадии начала внешнего питания		Длина предличинки		Выжива- емость, %	Количес- тво анома- льных предличи- нок, %
	ч	$C_v$ , %	мм	$C_v$ , %		
Пресная вода	440,8±5,1**	2,0	6,97±0,03*	1,9	92	2
2 (контроль)	404,2±4,9	2,1	7,07±0,03	1,9	92	1
0-1	398,1±5,2	2,3	6,95±0,03**	1,9	96	1
0-2	400,4±4,6	2,0	7,07±0,02	1,3	93	0
0-3	382,9±4,6*	2,1	7,18±0,03*	1,9	99	0
0-4	386,4±4,8	2,2	7,14±0,03	1,9	99	1
0-5	401,1±5,1	2,2	6,96±0,04*	2,6	92	1

Примечание: \* - разница статистически достоверна при  $P < 0,05$ ;

\*\* - разница статистически достоверна при  $P < 0,01$ .

Подводя общий итог, отметим, что периодические колебания фактора способны оказывать благоприятное воздействие на их эмбрионально-личиночное развитие. Следует добавить, что действие колебаний солености во многом определялось амплитудой ее периодических изменений. В наилучших переменных галорезимах (0-3‰ – для окуня, 0-4‰ – для карпа и 0-6‰ – для сибирского осетра) наблюдалось ускорение роста и развития, отмечена более высокая выживаемость эмбрионов и предличинок. При больших или меньших колебаниях фактора степень проявления эффекта снижалась, или результат соответствовал контролю.

### Глава 5. Влияние колебаний рН на эмбрионально-личиночное развитие рыб.

Первые признаки влияния различных условий рН проявляются в эмбриогенезе. Например, в случае эмбрионального развития карпа в режиме 7,5-8,5 ед. уже к вылуплению развитие ускорялось на 11,1% по сравнению со статичным контролем (8,0 ед.), при этом число нормально развивающихся эмбрионов было выше на 8% (см. табл. 6). При колебаниях фактора в гидрион-режимах 7,0-8,0 и 6,5-8,5 ед. стимулирующий эффект снижался и сводился к превосходству в количестве эмбрионов без отклонений (на 6 и 8%, соответственно). При колебаниях с амплитудой 6,0-9,0 ед. показатели развития были близки к контролю.

Таблица 6 – Некоторые показатели развития предличинок карпа после завершения эмбрионального периода в условиях переменных гидрион-режимов

Гидрион-режим, ед	Время начала вылупления от оплодотворения		Выживаемость, %	Количество аномальных эмбрионов, %
	ч	$C_{v2}$ , %		
8,0 (контроль)	119,4±1,2	1,7	97	10
7,5-8,5	106,1±1,0*	1,6	98	3
7,0-8,0	115,5±1,0	1,5	99	6
6,5-8,5	119,5±1,1	1,6	100	6
6,0-9,0	121,4±1,2	1,7	97	10

Примечание: \* - разница статистически достоверна при  $P < 0,01$ ;

В эмбриогенезе сибирского осетра колебания фактора к значительному ускорению развития не приводили, но отмечалось, что в условиях колебаний 7,0-8,5 и 7,0-8,0 ед. количество эмбрионов без отклонений в развитии было больше, чем в контроле (7,5 ед.) на 10 и 5%, соответственно. Негативно на инкубации сказались условия максимальных колебаний (6,0-9,0 ед.), в которых уже к вылуплению отмечали отставание темпов развития на 7,1% ( $P < 0,05$ ) при значительной смертности (на 7% выше контрольной) и более низком качестве зародышей (частота аномалий на 6% выше контрольной).

При инкубации зародышей окуня в условиях небольших колебаний pH 8,0-9,0 ед. эмбрионы достигали стадии вылупления на 6,8% быстрее контрольных ( $P<0,01$ ), содержащихся при pH 8,5 ед. При этом показатели выживаемости были близки к контролю. В том случае если интервал колебаний составлял 7,0-9,0 ед., показатели эмбрионального развития эмбрионов были близки к контролю. Изменения фактора в гидрион-режиме с большим диапазоном колебаний (6,0-9,0 ед.) уже к концу эмбриогенеза приводили к снижению темпа развития на 6,2% ( $P<0,05$ ) и уменьшению выживаемости на 3% относительно статичного контроля.

В постэмбриональный период отмеченные до вылупления эффекты получили еще большее развитие. Так, в таблице 7 можно видеть, что, все переменные режимы, кроме режима с максимальной амплитудой колебаний (6,0-9,0 ед.), по тому или иному показателю превосходили контроль. По сумме показателей наиболее благоприятным был режим 7,0-8,0, где при ускорении развития на 4,5% скорость роста превышала контроль на 2,7%, а количество эмбрионов без видимых нарушений морфогенеза было больше на 4%. В условиях гидрион-режима 6,0-9,0 ед. темпы роста и развития предличинки не отличались от контрольных, но количество аномальных особей было больше на 4%.

Таблица 7 – Некоторые показатели развития карпа в постэмбриональный период при содержании в переменных условиях pH

Гидрион-режим, ед	Время наступления стадии заполнения плавательного пузыря		Длина предличинки		Выживаемость, %	Количество аномальных предличинки, %
	ч	$C_v, \%$	мм	$C_v, \%$		
8,0 (контроль)	174,3±1,5	1,5	6,39±0,04	2,8	94	9
7,5-8,5	157,9±1,4**	1,5	6,48±0,04	2,8	96	3
7,0-8,0	166,5±1,4*	1,5	6,56±0,04**	2,7	93	5
6,5-8,5	173,2±1,4	1,4	6,58±0,04**	2,7	95	6
6,0-9,0	177,2±1,5	1,5	6,46±0,04	2,8	89	8

Примечание: \* - разница статистически достоверна при  $P<0,05$ ;

\*\* - разница статистически достоверна при  $P<0,01$ ;

Развитие предличинки сибирского осетра наилучшим образом протекало при колебаниях фактора 7,0-8,5 ед., где в отличие от контроля увеличен темп развития на 5,7% ( $P<0,01$ ) и роста на 3% ( $P<0,01$ ) при этом количество нормальных эмбрионов выше на 14%. При меньших (7,0-8,0 ед.) и больших (6,5-8,5 ед.) изменениях фактора отмеченный эффект исчезал, а при колебаниях в интервале 6,0-9,0 ед. наблюдали угнетение развития на 6,8% ( $P<0,05$ ), роста на 3,6% ( $P<0,01$ ), а также отмечена высокая смертность (выше на 25% по сравнению с контролем).

Постэмбриогенез окуня при колебаниях pH 8,0-9,0 ед. протекал на фоне ускорения развития на 6,8% ( $P<0,01$ ), роста на 3,3% ( $P<0,001$ ) при более

высокой на 10% выживаемости. При колебаниях фактора в интервале 7,0-9,0 ед. выраженность стимулирующего эффекта снижалась, и он заключался в том, что при примерно равных с контролем темпах развития длина тела предличинок превосходила контрольную на 2,5% ( $P < 0,01$ ), а выживаемость была выше на 6%. При содержании в гидрион-режиме 6,0-9,0 ед. темп развития снижался на 5,3% ( $P < 0,05$ ) при близких уровнях длины предличинок и выживаемости.

Таким образом, как и в случае колебаний температуры и солености влияние изменений рН на развитие находилось в зависимости от амплитуды его изменений.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как показали наши исследования, результаты раннего онтогенеза рыб при периодических изменениях факторов среды отличались от таковых, полученных в условиях константного оптимума. Прежде всего, заметим, что протекание раннего онтогенеза во многом зависело от амплитуды колебаний факторов. Так, в общем случае, небольшие колебания температуры, солености и рН возле константного оптимального значения (астатичные оптимальные режимы) способствовали ускоренному развитию и росту на фоне более высокой выживаемости. При больших или меньших амплитудах колебаний стимулирующий эффект был выражен слабее или часто такой эффект пропадал вовсе. И, наконец, в случае, когда фактор имел еще более значительный размах колебаний, его воздействие сказывалось на развитии отрицательно.

Таким образом, зависимость реакции эмбрионов и личинок на различные амплитуды колебаний факторов в наиболее важных чертах была сходной для разных факторов и разных видов рыб: с возрастанием величины колебаний возникает эффект стимуляции, который при более высоких амплитудах сменяется угнетением. Основываясь на вышеизложенном, можно заключить, что реакция рыб в раннем онтогенезе на колебания факторов была неспецифичной, то есть не зависела ни от природы абиотического фактора, ни от испытываемого вида рыб.

Как нам представляется, поскольку зависимость ответа эмбрионов и личинок рыб на колебания факторов носит неспецифический характер, то, по всей видимости, за этим явлением стоит механизм общий для всех случаев. Анализ литературных данных показал, что этим механизмом может являться стресс-реакция.

Согласно классической формулировке Г. Селье (1979, с. 27), «стресс есть неспецифический ответ организма на любое предъявленное ему требование». По современным представлениям, в организме рыб стрессоры вызывают неспецифические ответы, которые считаются адаптивными, позволяющими рыбе справиться с воздействием и поддержать гомеостатическое состояние. Стресс-ответ в организме реализуется посредством ряда регуляторных систем, которые отчасти дублируют, усиливают друг друга на организменном и клеточном этапах развития стрессорной реакции. Причем при несильном и непродолжительном раздражении стресс-ответ протекает в форме эустресса

(физиологического стресса), что сопровождается мобилизацией энергетики клеток и организма в целом, экспрессией определенных генов, синтезом белков (в том числе, ферментов) и формированием структурного следа адаптации (Шилов, 1984; Хныченко, Сапронов, 2003; Черняев, 2007). При этом нахождение организма в состоянии физиологического стресса, требует от организма дополнительной работы (затраты на адаптацию), которая приводит к перестройке метаболизма и за счет гиперкомпенсации энергетических затрат смещает его в сторону анаболизма. Это, в свою очередь, ведет к повышению устойчивости организма к действию неблагоприятных факторов, ускорению роста и развития (Бауэр, 1935; Аршавский, 1982, Запруднова 2001, 2003). Именно этими явлениями, на наш взгляд, и обусловлен положительный эффект периодических колебаний факторов небольшой амплитуды на эмбрионально-личиночное развитие рыб.

При действии на организмы сильных и/или продолжительных стрессоров стресс-реакция проявляется в форме патологического стресса (дистресс, стадия истощения по Г. Селье). Это происходит в результате истощения энергетических ресурсов и неспособности адаптивных систем адекватно реагировать на такие раздражители (Селье, 1979; Шилов, 1984; Barton, 2002; Хныченко, Сапронов, 2003). Таков, на наш взгляд, возможный механизм отрицательного воздействия периодических колебаний факторов среды большой амплитуды.

Однако, рассматривая развитие стресс-реакции в эмбрионально-личиночный период, развития необходимо учитывать специфику этого этапа онтогенеза. Прежде всего, следует отметить, что в отличие от взрослых рыб процессы морфогенеза и становления функций многих органов у зародышей не завершены. Важной особенностью ранних этапов онтогенеза рыб является регуляция гомеостаза, главным образом, на биохимическом уровне, еще без участия факторов контроля со стороны эндокринной и нервной систем. В период эмбрионального развития наблюдается постепенное подключение к процессам регуляции новых механизмов и изменение роли уже существующих. При этом с развитием более примитивные донервные пути регуляции дополняются сначала механизмами нервной регуляции, а к концу эмбрионально-личиночного периода завершается становление гипоталамо-гипофизарно-интерренальной оси (Barton, 2002; Нечаев и др., 2006; Черняев, 2007). Все это уже к моменту перехода на внешнее питание обеспечивает высокую эффективность регуляторных процессов и поддержание гомеостаза развивающегося организма.

Подводя общий итог, отметим, что при создании оптимальных условий для развития рыб необходимо обязательно устанавливать оптимальную динамику фактора, а не только стационарные оптимальные значения. Данная рекомендация основана на том, что, по крайней мере, для раннего онтогенеза рыб оптимум заключается в обеспечении для развивающегося организма колебательных условий, а не в строгом поддержании константных оптимальных значений факторов.

## ВЫВОДЫ

1. Для исследованных видов рыб (сибирский осетр, карп и окунь речной) свойственно наличие таких постоянных значений температуры (16, 22, 14°C соответственно), солёности (0, 4, 2‰ соответственно) и pH (7,5, 8,0, 8,5 ед. соответственно), при которых наблюдается наибольшая скорость эмбрионально-личиночного развития и темпов роста предличинок при минимальной смертности особей. В случае отклонения статических значений фактора от оптимальных, наблюдается ухудшение рассматриваемых показателей эмбрионально-личиночного развития с тем большей степенью, чем значительнее было такое отклонение.

2. Небольшие периодические колебания температуры, солёности и pH оказывают положительное влияние на эмбрионально-личиночное развитие исследованных видов рыб. В наилучших переменных (астатиных оптимальных) режимах каждого из рассмотренных факторов наблюдается ускорение эмбрионально-личиночного развития рыб, увеличение линейных размеров, снижается вариабельность рассмотренных показателей и смертность по сравнению с константными оптимальными значениями соответствующего фактора.

3. Степень проявления стимулирующего эффекта в переменных режимах зависит от диапазона колебаний фактора. В том случае если величина колебаний фактора меньше, либо больше установленной оптимальной выраженность стимулирующего эффекта становится меньшей или часто такой эффект пропадает вовсе. Еще более значительный интервал колебаний факторов оказывает на развитие отрицательное воздействие.

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

5. Степень проявления эффектов (положительных и отрицательных) при колебаниях факторов зависит от длительности воздействия переменных условий и, как правило, возрастает к концу периода эмбрионально-личиночного развития.

6. Экологическим оптимумом для рыб в эмбрионально-личиночный период развития являются не определенные константные значения факторов, а их колебания в пределах толерантного диапазона для данного вида.

7. Увеличение скорости развития и роста на фоне высокой выживаемости в условиях колебаний экологических факторов свидетельствует о перспективности использования переменных режимов при разработке технологий культивирования различных видов рыб.

## ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

Результаты, полученные в результате исследования, могут быть использованы для практического применения, как при лабораторном разведении рыб, так и в рыбохозяйственной промышленности. Использование на практике астатичных режимов температуры, солености или pH позволяет увеличить эффективность искусственного разведения рыб за счет снижения смертности в раннем онтогенезе и улучшения ростовых показателей. В этой связи можно рекомендовать создание более экологически разнообразных условий для раннего развития рыб путем применения колебательных режимов факторов. В частности, мы рекомендуем создавать дважды в сутки колебания температуры, отклоняя ее значение от оптимального стационарного на 1,5-2,0°C в обе стороны. Благоприятные колебательные режимы солености могут быть созданы за счет осолонения на 12 часов в сутки пресных вод на величины до 4‰. Значение pH в течение суток рекомендуем дважды изменять на 1,0-1,5 ед. Хотелось бы также отметить, что зачастую в промышленных условиях существуют естественные колебания температуры воды с суточной периодичностью, от которых многие рыбоводы стараются избавиться. В свете всего вышеизложенного, считаем возможным использование их для создания астатичных терморезимов при условии, что суточные колебания фактора не будут превышать 5-6°C.

### Список работ, опубликованных по теме диссертации.

1. Лукьянов С. В. Влияние статичной и переменной солености на эмбриогенез рыб / С. В. Лукьянов, В. А. Кузнецов // Экология в современном мире: взгляд научной молодежи: материалы всерос. конф. молодых ученых. – Улан-Удэ: Изд-во ГУЗ РЦМП МЗ РБ, 2007. – С. 276–277.

2. Лукьянов С. В. Влияние постоянной и переменной температуры на эмбрионально-личиночное развитие сибирского осетра / С. В. Лукьянов, В. А. Кузнецов // XXXVI Огаревские чтения: материалы науч. конф.: в 3 ч. Ч. 2. Естественные науки. – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2008. – С. 30.

3. Кузнецов В. А. Влияние колебаний факторов среды на жизнедеятельность пойкилотермных гидробионтов / В. А. Кузнецов, А. Б. Ручин, Е. А. Лобачев, С. В. Лукьянов // Проблемы сохранения и изучения культурного и природного наследия Прииртышья: материалы междунар. конф. Павлодар: ПМПИ, 2008. – С. 170–174.

4. Лукьянов С. В. Раннее развитие окуня в нестабильных условиях pH / С. В. Лукьянов, В. А. Кузнецов // Биология – наука XXI века: 12-я Пушкинская международная школа-конференция молодых ученых, (Пушино, 10-14 ноября 2008 года): сборн. тез. – Пушино, 2008. – С. 305–306.

5. Лукьянов С. В. Особенности вылупления окуня в различных режимах постоянной и переменной солености / С. В. Лукьянов, В. А. Кузнецов // Биология – наука XXI века: 12-я Пушкинская международная школа-

конференция молодых ученых, (Пушино, 10-14 ноября 2008 года): сборн. тез. – Пушино, 2008. – С. 306.

6. **Лукиянов С. В.** Влияние переменных и постоянных терморежимов в эмбрионально-личиночный период развития сибирского осетра / С. В. Лукиянов, В. А. Кузнецов // Вузовская наука – региону: материалы шестой всерос. науч.-техн. конф. В 2-х т. Т. 2. – Вологда: ВоГТУ, 2008. – С. 391–392.

7. **Лукиянов С. В.** Морфологические особенности предличинок сибирского осетра (*Acipenser baerii* Brandt): видовые адаптации? / С. В. Лукиянов, В. А. Кузнецов // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии генетики животных: мат II междунар. науч. конф. – Саранск: Мордовия-ЭКСПО, 2009. – С. 101–103.

8. **Лукиянов С. В.** Эмбрионально-личиночное развитие сибирского осетра (*Acipenser baerii* Brandt) в условиях постоянной и переменной солености / С. В. Лукиянов, В. А. Кузнецов // Любимцевские чтения, 2009. Современные проблемы эволюции: сборник докладов. – Ульяновск: Ульяновский гос. пед. ун-тет, 2009. – С. 469–474

9. **Лукиянов С. В.** Влияние колебаний pH на эмбрионально-личиночное развитие сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt / С. В. Лукиянов, В. А. Кузнецов // Вестник Мордовского университета. – 2009. – №1. – С. 239–242.

10. Кузнецов В. А. Оптимизация жизнедеятельности пойкилотермных гидробионтов в астатичных условиях среды / В. А. Кузнецов, А. Б. Ручин, Е. А. Лобачев, С. В. Лукиянов // Современные проблемы теоретической и практической ихтиологии: тезисы 2-ой Международной ихтиологической научно-практической конференции (16-19 сентября 2009 г.). – Севастополь, 2009. – С. 84–86.

11. Кузнецов В. А. Влияние колебаний pH на эмбрионально-личиночное развитие щуки *Esox lucius* L. / В. А. Кузнецов, А. С. Константинов, С. В. Лукиянов // Успехи современной биологии. – 2009. – Т. 129, № 3. – С. 286–293.

12. **Лукиянов С. В.** Влияние колебаний солености на эмбрионально-личиночное развитие сибирского осетра (*Acipenser baerii* Brandt) / С. В. Лукиянов, В. А. Кузнецов // XXXVII Огаревские чтения: материалы науч. конф. в 3 ч. Ч. 2. Естественные науки. – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2009. – С. 14.

13. **Лукиянов С. В.** Влияние постоянной и переменной солености на эмбрионально-личиночное развитие карпа / С. В. Лукиянов // V Поволжская гидроэкологическая конференция: мат докл. – Казань, 2009. – С. 171–174.

14. Лобачев Е. А. Астатичность абиотических факторов как компонент экологического оптимума / Е. А. Лобачев, В. А. Кузнецов, А. Б. Ручин, С. В. Лукиянов // Зоологические исследования в регионах России и на сопредельных территориях: мат. междунар. науч. конф. – Саранск: Прогресс, 2010. – С. 174–175.

Подписано в печать 20.08.10. Объем 1,25 п. л.  
Тираж 100 экз. Заказ № 1244.  
Типография Издательства Мордовского университета  
430005, г. Саранск, ул. Советская, 24