

ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ І. І. МЕЧНИКОВА

Факультет гідрометеорології і екології

Кафедра водних біоресурсів та аквакультури

Кваліфікаційна робота

на здобуття ступеня вищої освіти «магістра»

ВПЛИВ КОЛИВАНЬ АБІОТИЧНИХ ФАКТОРІВ НА РІСТ ТА РОЗВИТОК РИБ INFLUENCE OF FLUCTUATIONS IN ABIOTIC FACTORS ON FISH GROWTH AND DEVELOPMENT

Виконав: студент 2 курсу денної форми навчання
спеціальності 207 Водні біоресурси та аквакультура
Освітньо-професійна програма Охорона, відтворення
та раціональне використання гідробіоресурсів

Попович Андрій Олександрович
(прізвище, ім'я, по-батькові здобувача)

Керівник к.г.н., доц., Соборова О.М.
(науковий ступінь, вчене звання, прізвище, ініціали) (підпис)

Рецензент д.г.н., проф., Тучковенко Ю.С.
(науковий ступінь, вчене звання, прізвище, ініціали)

Рекомендовано до захисту:
Протокол засідання кафедри
водних біоресурсів та аквакультури
№ ____ від ____ . ____ . 2024 р.

Завідувачка кафедри
БУРГАЗ Марина
(підпис) (прізвище, ім'я)

Захищено на засіданні ЕК № 7
протокол № ____ від ____ . ____ . 2024 р.

Оцінка _____ / _____ / _____
(за національною шкалою/шкалою ECTS/ бали)

Голова ЕК
ГАЙДАШЕНКО Ірина
(підпис) (прізвище, ім'я)

Одеса 2024

АНОТАЦІЯ

ВПЛИВ КОЛИВАНЬ АБІОТИЧНИХ ФАКТОРІВ НА РІСТ ТА РОЗВИТОК РИБ

Попович А.О., магістр кафедри Водних біоресурсів та аквакультури

Абіотичні фактори середовища значною мірою визначають фізіологічний стан, швидкість росту та життєздатність риб. Їхні коливання можуть бути як стимулюючими, так і стресовими для водних організмів. Для збереження природних популяцій риб і підвищення ефективності аквакультури необхідно контролювати ці фактори та забезпечувати умови, максимально наближені до оптимальних.

Мета кваліфікаційної роботи магістра полягає у аналізі основних закономірностей впливу коливань абіотичних факторів на ембріонально-личинковий розвиток риб.

У кваліфікаційній роботі магістра розглянуто питання про вплив коливань температури, солоності та рН на ембріонально-личинковий розвиток риб. Вплив коливань абіотичних чинників середовища на ембріонально-личинковий розвиток риб здатний дати не тільки уявлення про роль астатичності на даному етапі розвитку, а також допомогти оцінити можливість її використання для одержання більш життєздатної молоді.

Особливу увагу приділено впливу коливань абіотичних факторів, які мають вирішальний вплив на ріст і розвиток риб, визначаючи їх фізіологічні процеси, метаболізм і поведінку. При створенні оптимальних умов для розвитку риб необхідно обов'язково встановлювати оптимальну динаміку фактору, в забезпеченні для організму, що розвивається, коливальні умови. Зміни температури, солоності, кислотності можуть як сприяти оптимальному розвитку, так і викликати стрес, уповільнення росту, хвороби.

Кваліфікаційна робота магістра представлена на 72 сторінках і включає в себе 31 таблицю, 5 рисунків, 40 літературних джерела посилань.

Ключові слова: температура, солоність, ембріонально-личинковий розвиток, аквакультура, риба, абіотичні фактори.

SUMMARY
INFLUENCE OF FLUCTUATIONS IN ABIOTIC FACTORS ON
FISH GROWTH AND DEVELOPMENT

**Popovich A.O., Master of the Water bioresources and aquaculture
department**

Abiotic environmental factors largely determine the physiological state, growth rate, and viability of fish. Their fluctuations can be both stimulating and stressful for aquatic organisms. In order to preserve natural fish populations and increase the efficiency of aquaculture, it is necessary to control these factors and provide conditions as close to optimal as possible.

The purpose of the master's thesis is to analyze the main patterns of influence of abiotic factors on the embryonic and larval development of fish.

The master's thesis addresses the issue of the influence of temperature, salinity and pH fluctuations on the embryonic and larval development of fish. The influence of fluctuations in abiotic environmental factors on the embryonic and larval development of fish can give not only an idea of the role of abiotics at this stage of development, but also help to assess the possibility of using it to obtain more viable young fish.

Particular attention is paid to the impact of fluctuations in abiotic factors that have a decisive influence on the growth and development of fish, determining their physiological processes, metabolism and behavior. Optimization of embryonic and larval development of fish under astatic conditions is a nonspecific reaction of the organism and is manifested in fish species at different stages of ontogeny. When creating optimal conditions for the development of fish, it is imperative to establish optimal factor dynamics. For the early ontogeny of fish, the best option is to provide the developing organism with fluctuating conditions. Changes in temperature, salinity, and acidity can both contribute to optimal development and cause stress, growth retardation, and disease.

The master's thesis is presented on 72 pages and includes 31 tables, 5 figures, 40 references.

Keywords: temperature, salinity, embryonic and larval development, aquaculture, fish, abiotic factors.

ЗМІСТ

ВСТУП	3
1 ВПЛИВ АБІОТИЧНИХ ФАКТОРІВ СЕРЕДОВИЩА НА РОЗВИТОК І РІСТ РИБ.....	5
1.1 Вплив коливань температури на ембріонально-личинковий розвиток осетра <i>Acipenseridae</i>	7
1.2 Вплив коливань температури на ембріонально-личинковий розвиток коропа <i>Cyprinus carpio</i>	15
1.3 Вплив коливань температури на ембріонально-личинковий розвиток окуня <i>Perea fluviatilis</i>	22
2 ВПЛИВ КОЛИВАНЬ СОЛОНОСТІ НА ЕМБРІОНАЛЬНО-ЛИЧИНКОВИЙ РОЗВИТОК РИБ.....	29
2.1 Вплив коливань солоності на ембріонально-личинковий розвиток осетра <i>Acipenseridae</i>	29
2.2 Вплив коливань солоності на ембріонально-личинковий розвиток коропа <i>Cyprinus carpio</i>	37
2.3 Вплив коливання солоності на ембріонально-личинковий розвиток окуня <i>Perea fluviatilis</i>	43
3 ВПЛИВ КОЛИВАНЬ pH НА ЕМБРІОНАЛЬНО-ЛИЧИНКОВИЙ РОЗВИТОК РИБ.....	50
3.1 Вплив коливань pH на ембріонально-личинковий розвиток осетра <i>Acipenseridae</i>	50
3.2 Вплив коливань pH на ембріонально-личинковий розвиток коропа <i>Cyprinus carpio</i>	55
3.3 Вплив коливань pH на ембріонально-личинковий розвиток окуня <i>Perea fluviatilis</i>	62
ВИСНОВКИ.....	66
ПЕРЕЛІК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ПОСИЛАНЬ.....	68

ВСТУП

Ефективність сучасного рибництва пов'язана головним чином з його інтенсифікацією за рахунок технологій, розроблених з урахуванням оптимальних умов для росту і розвитку риб.

Під час розроблення та реалізації тієї чи іншої технології промислового вирощування риб, як правило, орієнтуються на певні константні значення необхідних параметрів.

Однак більшість живих організмів, і в тому числі риби, еволюційно сформувалися й існують у динамічному середовищі. У зв'язку з цим важливим є вивчення ставлення риб до змінних умов середовища. Риби, як і багато інших груп організмів, є об'єктом вивчення впливу астатичності факторів середовища. Ембріонально-личинковий розвиток є найуразливішим етапом у життєвому циклі риб.

Періодичні коливальні режими температури, солоності та рН сприяють поліпшенню показників ембріонально-личинкового розвитку риб порівняно з оптимальними стаціонарними значеннями кожного з факторів.

Вплив коливань абіотичних чинників середовища на ембріонально-личинковий розвиток риб здатний дати не тільки уявлення про роль астатичності на даному етапі розвитку, а також допомогти оцінити можливість її використання для одержання більш життєздатної молоді.

Екологічним оптимумом для риб в ембріонально-личинковий період розвитку є не певні константні значення чинників, а їхні коливання в межах толерантного діапазону для даного виду.

Збільшення швидкості розвитку та росту на тлі високої виживаності в умовах коливань екологічних чинників свідчить про перспективність використання змінних режимів при розробці технологій культивування різних видів риб.

Мета і завдання дослідження. Метою даної роботи є аналіз основних закономірностей впливу коливань абіотичних факторів на ембріонально-личинковий розвиток риб.

Для досягнення мети вирішувалися такі завдання:

- проаналізувати вплив коливань температури на ембріонально-личинковий розвиток риб;
- проаналізувати вплив коливань солоності на ембріонально-личинковий розвиток риб;
- проаналізувати вплив коливань рН на ембріонально-личинковий розвиток риб.

Об'єктом дослідження є коливання абіотичних факторів (рН, температура, солоність) на ембріонально-личинковий розвиток риб.

Предмет дослідження полягає в оцінці впливу коливань абіотичних факторів на риб в ембріонально-личинковий період розвитку.

1 ВПЛИВ АБІОТИЧНИХ ФАКТОРІВ СЕРЕДОВИЩА НА РОЗВИТОК І РІСТ РИБ

Сучасна факторіальна екологія містить сформоване уявлення про екологічний оптимум, під яким розуміють наявність певних інтенсивностей чинників; найбільш оптимальних для функціонування організму. Діапазон таких значень чинника становить зону екологічного оптимуму [1].

За існування організму в зоні оптимуму немає необхідності - енергетичних витрат на дію адаптаційних механізмів і вся енергетика метаболізму спрямована на забезпечення фундаментальних життєвих процесів. Відхилення параметрів середовища зумовлює необхідність додаткових енергетичних витрат на адаптацію, тим більших, чим значніше фактор відхиляється від оптимальних значень.

Розуміння ролі астатичності для життя організмів, як необхідної складової нормального росту і розвитку більшості видів призводить до необхідності з'ясування їхньої реакції на неї. До теперішнього часу багато чого зроблено для з'ясування реакції різних організмів на коливання абіотичних факторів [2-3].

Оцінка ролі природної динаміки температур у ранньому розвитку риб неоднозначна. Так, припускаючи наявність температур, оптимальних для різних етапів у процесі розвитку, і виходячи з того, що кожен вид має характерний для нього полігон температурних умов, за яких відбувається ембріональний розвиток певного виду в природних умовах у різних частинах ареалу не завжди, а скоріше ніколи не відповідають оптимальним.

У природному середовищі часто спостерігаються коливання температур з добовою ритмікою. Тому, розуміння того, що інкубація ікри, наприклад, коропа, за постійної температури, не відповідає особливостям екології розвитку цього виду [1-6].

При впливі коливань температур пригнічення ембріонів і личинок, як правило, не спостерігається. Наприклад, добові перепади температури в межах 8-18 °С стимулювали швидкість розвитку личинок коропових і сигових риб і підвищили їхню виживаність. За змінних температур з амплітудою 7°C тривалість розвитку ембріонів тайменя *Hucho hucho* становила 33-45 діб, виживаність - 73-95%, тоді як за сталої температури 5,4°C, відповідно, 60 діб і 56%. У результаті порівняльного впливу постійних (18, 22, 26°C) і змінних ($18 \pm 2,5^\circ\text{C}$, $22 \pm 2,5^\circ\text{C}$, $26 \pm 2,5^\circ\text{C}$) температур на ранній розвиток *Ptychocheilus lutchis*, виживаність у змінних режимах на 10-31% вищою, ніж за постійних температур [2-9].

Розвиток риб (наприклад, тих, що весняно- або осінньо-) протікає не тільки за періодичних коливань, а й за поступових змін середньодобової температури, тому такі зміни є для них екологічною нормою. Наприклад, для ряпушки *Coregonus albula* відзначено, що збільшення температури наприкінці періоду інкубації створює найсприятливіші термальні умови для вилуплення ембріонів цього виду [2-4].

Крім того, є вказівки на те, що оптимальний температурний режим для інкубації ікри жовтого окуня *Perea flavescens* полягає в утриманні спочатку за 10°C і впливі 20°C перед вилупленням. Такий режим сприяв укороченню періоду вилуплення і малій кількості аномалій у ембріонів, що вилуплюються.

Таким чином, динаміка температури, близька до такої в місцях природних нерестовищ, у більшості випадків не порушує нормальний розвиток риб. Крім того, чим мінливіший елемент середовища, до якого вид пристосувався, тим більшою є амплітуда і градієнт фактору, в якому він може існувати [2-5].

Важливим абіотичним чинником водного середовища є його солоність. Прісноводні види риб населяють водойми зі спектром солоності від дуже м'якої прісної води до солонуватих вод деяких озер, водосховищ, лиманів, естуаріїв річок і заток морів. Під час нересту часто саме солоність води на

нерестовищах значною мірою визначає солоність можливості розмноження риби і розвитку зародків. У більшості видів риби від солоності водного середовища залежать такі найважливіші процеси, як запліднення ікри, резорбція жовткового міхура, наповнення газом плавального міхура і ріст личинок. Усі ці процеси в сукупності багато в чому визначають перебіг раннього ембріогенезу й успішність інкубації загалом [3-6].

Чутливість до солоності на різних етапах онтогенезу неоднакова. Запліднення у прісноводних риби можливе за осолонення водного середовища до 6-8 ‰

Максимальна солоність для ембріонального розвитку прісноводних і проходних риби також не перевищує 7-10‰. Відразу після вилуплення з ікри ембріони здатні виносити солоність води до 5-7‰.

Температура є одним із найважливіших чинників зовнішнього середовища. Вона впливає майже на всі життєві процеси. У молоді та дорослих риби існує складний комплекс фізіологічних і поведінкових реакцій на зміну температури зовнішнього середовища. Однак у ранньому онтогенезі риби багато таких пристосувань для адекватної реакції на несприятливі температурні впливи відсутні. Тому ембріони й личинки завжди здатні виживати за порівняно вузького інтервалу температур, ніж молодь і дорослі особини відповідних видів [1-2].

1.1 Вплив коливань температури на ембріонально-личинковий розвиток осетра *Acipenseridae*

Осетер, вважається найбільш евритермним видом. Нерест плідників осетра в природних умовах у різних частинах ареалу відбувається за температур від 9 до 21°C. Однак, оскільки ікру для експериментів отримано від представників популяції, масовий підхід плідників на нерест у цій популяції відбувається за температур 12-14°C. Температурний режим на

нерестовищах осетра коливається в межах 8-15°C і вище. Розмноження осетра за більш високих температур - 14-18°C [2-3].

Розвиток ікри осетра може відбуватися за температури від 8 до 20°C. Оптимальний діапазон становить 11,4-14,9°C, а температури 8-10 і 17-20°C слід вважати субоптимальними. Настільки значні розбіжності у визначенні оптимальних і сублетальних температур ембріонального розвитку осетра імовірно, зумовлені низкою причин, серед яких - використання різних партій ікри [4-6].

Термозалежність ембріонального розвитку в пойкилотермних організмів добре відома. У повній відповідності при збільшенні температури інкубації час, необхідний для завершення ембріогенезу, скорочувався (табл. 1.1).

Таблиця 1.1 – Показники розвитку перед личинок осетра після завершення ембріонального періоду в умовах постійної температури

Температурний режим, °C	Час початку вилуплення від запліднення		Виживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _y , %		
13,0	242,5±2,4	1,7	87	5
15,0	194,6±1,8	1,6	93	8
16,0	180,5±1,7	1,6	94	7
17,0 (контроль)	169,2±1,7	1,7	96	12
19,0	148.5±1,8	2,1	89	14
21,0	136,4±1,5	1,9	80	25

Час початку вилуплення максимальний (242,5 год) за 13,0°C, а в терморегімі 21,0°C набуває найменшого значення, становлячи 136,4 год.

Коефіцієнт варіації тривалості зародкового розвитку невеликий у всіх режимах, але має мінімальні значення за температур до 19,0°C [8].

Найзручнішим критерієм оцінки при визначенні оптимального режиму використовують дані щодо виживаності. Кількість ембріонів із відхиленнями морфогенезу в інтервалі температур 13,0-19,0°C була невисокою і приблизно відповідає значенням [10].

Ембріогенез осетра найкращим чином протікає за температур 15-17°C, що дає змогу використовувати ці температури як контрольні під час оцінювання впливу коливань фактору в ембріогенезі [12].

Вважається, що вимоги до середовища у перед личинок схожі на такі в зародків.

У таблиці 1.2 представлено деякі показники розвитку і росту перед личинок осетра до кінця періоду ендогенного живлення.

Таблиця 1.2 – Показники розвитку осетра в пост ембріогенезі за утримання в умовах постійної температури

Температурний режим, °C	Час початку вилуплення від запліднення		Довжина перед личинки		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _v , %	мм	C _v , %		
13,0	508,2±5,2	1,8	18,45±0,10	3,9	74	6
15,0	414,6±4,7	2,0	18,53±0,11	4,2	78	6
16,0	378,5±3,5	1,6	18,70±0,12	4,5	75	6
17,0 (контроль)	355,7±3,4	1,6	18,62±0,11	4,2	80	9
19,0	313,1±3,2	1,8	18,36±0,12	4,6	76	12
21,0	287,1±2,7	1,7	17,89±0,12	4,7	45	19

Темп розвитку перед личинок прискорюється зі збільшенням температури, досягаючи максимуму в терморегимі $21,0^{\circ}\text{C}$. Однак коефіцієнт варіації часу, необхідного для завершення ендогенного живлення, має найменші значення за температури $16,0-17,0^{\circ}\text{C}$, що свідчить про те, що перед личинки в цих режимах дещо більш одночасно досягають кінця ембріонально-личинкового розвитку [13-14].

Виживання досить високе у всіх режимах, окрім режиму з найбільшою температурою, де ембріонально-личинковий період проходить менше 50% перед личинок. Серед решти режимів найвищою виживаністю відрізняється режим $17,0^{\circ}\text{C}$.

Розміри тіла перед личинок із різних температур відрізняються. При цьому найменші розміри відмічаються за умов підвищених температур ($19,0$ і $21,0^{\circ}\text{C}$), а найбільші - у зоні середніх температур ($16,0$ і $17,0^{\circ}\text{C}$) [16-18].

Кількість перед личинок з аномаліями зростають зі збільшенням температури, проте більшість таких перед личинок не мають глибоких порушень розвитку, характеризуючись лише викривленням осевих органів. Така тенденція, як зазначається, характерна для багатьох осетрових риб.

Таким чином, протягом усього ембріонально-личинкового періоду найкращі показники розвитку відмічаються в режимах $16,0$ і $17,0^{\circ}\text{C}$, що служить причиною використання їх як оптимальних константних значень температури для порівняння з результатами інкубації у змінних значеннях фактору [14-15].

У природних умовах зародки осетрових риб завжди розвиваються за мінливого температурного режиму і в межах природного температурного діапазону нересту адаптовані до нього. Вплив періодичних коливань температури на перебіг ембріонально-личинкового розвитку. Перша серія коливальних режимів різної амплітуди ($16,0\pm 1,0$, $16,0\pm 3,0$, $16,0\pm 5,0$, $17,0\pm 2,0^{\circ}\text{C}$) навколо попередньо встановлених стаціонарних оптимальних температур ($16,0$ і $17,0^{\circ}\text{C}$). Друга серія містить режими, в яких температура

періодично відхиляється від 17,0°C (контроль) у бік підвищення її значення (17,0-19,0, 17,0-21,0, 17,0-23,0, 17,0-25,0°C) [13-16].

В таблиці 1.3, коливання температури навколо встановлених постійних оптимальних температур сприяють помітному прискоренню темпу ембріонального розвитку осетра в змінних режимах $16,0 \pm 1,0$ і $17,0 \pm 2,0^\circ\text{C}$ [4].

Таблиці 1.3 – Показники розвитку перед личинок осетра після завершення ембріонального періоду в умовах змінної температури

Температурний режим, °C	Час початку вилуплення від запліднення		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _y , %		
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

Коливання температури в широкому діапазоні 11,0-21,0°C ($16,0 \pm 5,0^\circ\text{C}$) призводять до зниження швидкості розвитку, що пов'язано з перевищенням адаптаційних можливостей ембріонів, які розвиваються. Вживаність у найкращих змінних температурних умовах, як правило, буде дещо вищою або приблизно рівною такій у контролі. Найбільшу смертність ембріонів до кінця ембріогенезу відмічають в режимі з найбільшою амплітудою коливань ($16,0 \pm 5,0^\circ\text{C}$), де вона перевершує контрольну на 8%. Кількість аномальних

ембріонів буде невисокою і завжди нижчою в коливальних температурних режимах [6-8].

За періодичних змін температури в бік підвищення в усіх випадках швидкість розвитку зростає. В режимах порівняно з контрольним середня температура була вищою. Як відомо, розвиток пойкилотермних організмів за вищих температур протікає з більшою швидкістю. Крім цього, при коливаннях температури в режимах 17,0-19,0 і 17,0-21,0°C виживаність буде дещо вищою, а кількість ембріонів з відхиленнями в розвитку - мінімальною (табл. 1.4).

За інкубації в умовах 17,0-23,0 і 17,0-25,0°C розвиток ембріонів менш успішним. Так, виживаність на стадії початку вилуплення буде значно нижчою, ніж у контролі, при цьому кількість потворних ембріонів у цих режимах буде вищою [2-8].

Таблиця 1.4 – Показники розвитку перед личинок осетра після завершення ембріонального періоду в умовах змінної температури

Температурний режим, °C	Час початку вилуплення від запліднення		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _y , %		
17,0 (контроль)	169,2±1,7	1,7	96	12-
17,0-19,0	158,1±1,6	1,7	97	8
17,0-21,0	149,3±1,6	1,9	99	8
17,0-23,0	146,5±2,2	2,6	82	15
17,0-25,0	143,2±3,6	4,4	63	21

До кінця ембріогенезу в найкращих змінних температурних режимах спостерігається прискорення розвитку, а виживаність і кількість нормальних ембріонів зазвичай вищі, ніж за інкубації в умовах константних температур.

Після вилуплення перед личинок продовжують утримувати в тих самих дослідних і контрольних температурних режимах [1-3].

Як видно з таблиці 1.5, в умовах невеликих коливань температури перед личинки розвиваються значно швидше, ніж у контролі. За добових змін температури на 6°C оптимізаційний ефект знижується, а за коливань $16,0\pm 5,0^{\circ}\text{C}$ перед личинки і зовсім розвиваються із запізненням.

Таблиця 1.5 – Показники розвитку осетра в постембріональний період за утримання в змінних умовах температури

Температурний режим, $^{\circ}\text{C}$	Час початку вилуплення від запліднення		Довжина передличинки		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C_v , %	мм	C_v , %		
16,0 (контроль 1)	376,5 $\pm$ 3,6	1,7	18,63 $\pm$ 0,12	4,5	75	6
16,0 $\pm$ 1,0	345,3 $\pm$ 3,3	1,7	19,21 $\pm$ 0,12	4,4	85	3
16,0 $\pm$ 3,0	370,2 $\pm$ 3,7	1,7	18,85 $\pm$ 0,13	4,9	80	0
16,0 $\pm$ 5,0	401,2 $\pm$ 4,2	1,8	18,45 $\pm$ 0,14	5,4	69	8
17,0 (контроль 2)	349,7 $\pm$ 3,4	1,6	18,54 $\pm$ 0,12	4,6	80	10
17,0 $\pm$ 2,0	320,1 $\pm$ 3,1	1,7	19,12 $\pm$ 0,12	4,4	83	6

Вживаність ембріонів за невеликих амплітуд коливання фактору буде вищою, ніж за статичних оптимальних умов. Дія максимальної амплітуди коливань позначається на виживаності негативно [1-2].

При цьому в режимі $16,0 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ кількість передличинок з відхиленнями вища, ніж в інших температурних режимах, а мінімальна кількість особин з каліцтвами відмічається в режимах $16,0 \pm 1,0$ і $16,0 \pm 3,0^{\circ}\text{C}$.

Як видно з таблиці 1.6 швидкість розвитку в змінних режимах завжди перевищує таку в статичних умовах. Значення коефіцієнта варіації розглянутого показника мало мінімальні значення за невеликих коливань температури і в контролі. Вживаність передличинок осетра до кінця періоду ендогенного живлення залишається найвищою за коливань температури на $2-3^{\circ}\text{C}$. За більш виражених періодичних відхилень від оптимальної температури смертність передличинок різко зростає, призводячи до того, що до початку активного живлення виживають лише поодинокі особини [4-6].

Таблиця 1.6 – Показники розвитку осетра в постембріональний період за утримання в змінних умовах температури

Температурний режим, $^{\circ}\text{C}$	Час початку вилуплення від запліднення		Довжина передличинки		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C_v , %	мм	C_v , %		
17,0 (контроль)	355,7 $\pm$ 3,4	1,6	18,62 $\pm$ 0,11	4,2	80	9
17,0-19,0	324,6 $\pm$ 3,0	1,6	18,90 $\pm$ 0,09	3,4	85	2
17,0-21,0	304,2 $\pm$ 3,0	1,7	19,23 $\pm$ 0,11	4,0	86	7
17,0-23,0	298,2 $\pm$ 3,8	2,2	18,25 $\pm$ 0,24	4,2	14	8
17,0-25,0	288,1 $\pm$ 5,2	2,6	17,53 $\pm$ 0,35	4,5	4	2
17,0 (контроль)	355,7 $\pm$ 3,4	1,6	18,62 $\pm$ 0,11	4,2	80	9

Утримання передличинок за змінних температурних умов позначається і на їхньому зростанні. Довжина тіла у передличинок, які досягають стадії переходу на зовнішнє живлення, була максимальною в режимах із невеликою

амплітудою добових коливань температури $\pm 1,0-2,0^{\circ}\text{C}$. Прискорювальний ефект за більш значних амплітуд фактору зникає (наприклад, у разі режиму $16,0\pm 3,0^{\circ}\text{C}$) [5-6].

Зміни температури в режимі $16,0\pm 5,0^{\circ}\text{C}$ позначаються на зростанні передличинок негативно. Крім цього, мінімальні значення коефіцієнта варіації довжини передличинок відзначаються також за невеликих коливань розглянутого фактору [1-3].

Кількість ембріонів з аномаліями невисоке в усіх режимах, але найменше їх число відмічена за невеликих коливань температури. Розглядаючи характер каліцтв, більшість із них були пов'язані з викривленнями осьових органів і не можуть бути віднесені до глибоких порушень розвитку [8-12].

Таким чином, для проведення інкубації ікри та утримання передличинок осетра найбільш підходящим температурними режимами, в яких температура змінюється з невеликою амплітудою. У цих умовах, як правило, відзначається найбільша виживаність і розміри тіла при більшій швидкості розвитку, а також, судячи з більш низьких коефіцієнтів варіації, характерна більша синхронність розвитку і зростання [3-5].

1.2 Вплив коливань температури на ембріонально-личинковий розвиток коропа *Cyprinus carpio*

У місцях нерестовищ коропа температура нестабільна і, як зазначається, може коливатися в межах $16-24^{\circ}\text{C}$. Причому, добові коливання температури на типових для коропа непроточних і слабопроточних нерестовищах виражені більшою мірою, ніж в умовах менш характерних для виду річкових нерестовищ, де добові зміни температури зазвичай не перевищують 1°C [17].

Оптимальними для ембріонального розвитку визначають температуру 19-28°C. Оптимальним для інкубації ікри коропа є набагато вужчий інтервал температур 20-22°C.

Розмір передличинок за невеликих періодичних відхилень температури перевищує контрольні значення. У режимах з більш вираженими коливаннями фактору (17,0-23,0 і 17,0-25,0°C) передличинки стають значно коротшими, поступаючись особинам з контролю. Коефіцієнт варіації набуває мінімальних значень за невеликих амплітуд чинника, а максимальні його значення відзначено за найбільш значних коливань [15-16].

Досить близьким до нього виявляється оптимальний діапазон фактору для розвитку коропа (19-21°C). Оптимальною вважають взагалі лише значення 20°C, зауважуючи при цьому, що за температур нижче 17 і вище 26°C кількість ембріонів з аномаліями зростає [20-25].

Як вважають, одним із пояснень помітних відмінностей величин і широти оптимальної температурної зони в ікри коропа, що розвивається, може бути велике генетичне розмаїття різних порід, а також гетерогенність маточних стад коропа в різних ставкових господарствах [10].

Важливе значення має і різноякісність ікри, що виникає завдяки низці причин, наприклад, неоднаковим умовам утримання, годівлі та дозрівання самок, різному їхньому віку і фізіологічному стану. Умови запліднення та інкубації також, мабуть, вносять свої корективи в отримані результати [6-8].

Прискорення темпу ембріогенезу коропа з підвищенням температури інкубації добре відоме, втім, як зазначалося вище, ця закономірність характерна для всіх пойкилотермних організмів. Обчислення коефіцієнта варіації часу початку вилуплення показує, що у всіх випадках його значення було невеликим, але найменші величини його було відзначено за температур 21,0-23,0°C [2-6].

Швидкість ембріонального розвитку коропа залежить від температури інкубації. За температури 19,0°C її значення є мінімальним і вилуплення

відбувається пізніше, ніж в інших режимах (табл. 1.7). За максимальної температури в 25,0°C, відзначено найбільш ранній початок вилуплення.

Таблиця 1.7 – Показники розвитку коропа після завершення ембріонального періоду в умовах постійної температури

Температурний режим, °C	Час початку вилуплення від запліднення		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _y , %		
19,0	115,3±1,3	2,0	90	4
20,0	105,5±1,3	2,1	91	6
21,0	92,6±1,1	1,9	91	5
22,0 (контроль)	84,0±0,9	1,9	93	6
23,0	80,1±0,9	1,9	91	7

Вживання ембріонів у температурному діапазоні є високими і між режимами відрізняються незначно, але найвищі його значення відзначено за температури 22,0°C. Кількість аномальних ембріонів є невисокою і в більшості режимів не досягала 10%-го рубежу, перевищення якого часто вважають свідченням низької якості потомства або наявності несприятливих умов інкубації.

Таким чином, в інтервалі температур 19,0-23,0°C, важко однозначно виділити одне значення фактору, що найкраще підходить для інкубації. Однак за сукупністю всіх показників дещо кращих результатів було досягнуто в режимі 22°C, де за високих темпів розвитку кількість ембріонів нормальної будови була трохи вищою [8-10].

Передличинки після вилуплення поведуться спочатку пасивно, потім їхня активність зростає, пізніше починається заповнення повітрям

плавального міхура. Цей процес у коропа передує початку зовнішнього харчування.

А оскільки розвиток коропа в період ендогенного живлення, використовують цю стадію для визначення його кінця. Тобто, цю ознаку з огляду на її легке візуальне визначення використовують як маркер, поява якого у личинок свідчить про необхідність припинення [12-14].

Температурна залежність темпу розвитку в постембріогенезі зберігає свої основні риси (табл. 1.8). Смертність у постембріогенезі є невеликою, тому кількість передличинок, високою в усіх режимах. Однак передличинок нормальної будови дещо менше за 25,0°C.

Таблиця 1.8 – Показники розвитку коропа в постембріогенезі при утриманні в умовах постійних температури

Температурний режим, °C	Час початку вилуплення від запліднення		Довжина передличинки		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _v , %	мм	C _v , %		
17,0 (контроль)	355,7±3,4	1,6	18,62±0,11	4,2	80	9
17,0-19,0	324,6±3,0	1,6	18,90±0,09	3,4	85	2
17,0-21,0	304,2±3,0	1,7	19,23±0,11	4,0	86	7
17,0-23,0	298,2±3,8	2,2	18,25±0,24	4,2	14	8
17,0-25,0	288,1±5,2	2,6	17,53±0,35	4,5	4	2
17,0 (контроль)	355,7±3,4	1,6	18,62±0,11	4,2	80	9

Розглядаючи розміри передличинок на стадії заповнення плавального міхура, відзначено, що в умовах нижчих температур розміри передличинок перевершують такі в особин, які утримувалися в найтепліших терморежимах.

Зазначені відмінності максимально становлять величину близько 0,3 мм (між перед личинками за умови інкубації в умовах 19,0 і 25,0°C). У температурних умовах 21,0 і 22,0°C, крім більших розмірів у перед личинок, відзначені дещо менші значення коефіцієнтів варіації цього показника [12-18].

Під час інкубації ікри і витримування передличинок коропа, використання температур принаймні в інтервалі 19,0-23,0°C цілком забезпечує високий відсоток виходу передличинок за гарної їхньої якості. Крім того, ці дані відповідають оптимальним температурним інтервалам для коропа, зазначених вище [10].

Інкубація ікри коропа при постійній температурі не відповідає особливостям екології розвитку цього виду, оскільки, як зазначалося вище, в природних умовах температурний режим на типових нерестовищах не стабільний.

Для впливу коливань температури на ембріонально-личинковий розвиток коропа використовують змінні терморежими 19,0-21,0, 19,0-22,0, 19,0-23,0, 19,0-25,0 і 21,0-25,0°C. Зміну фактору здійснюють тричі на добу протягом усього періоду [8-12].

У терморежимі 21,0-25,0°C, навпаки, середнє значення фактору дещо перевершує контрольне значення, що, очевидно, певною мірою дало змогу перед личинкам перевершити за швидкістю розвитку особин із контрольного режиму. При значній амплітуді коливань у режимі 19,0-25,0°C ембріони, що вилупилися на кілька годин раніше за контрольних за однакових із контролем середніх температур [5].

З таблиці 1.9, термозалежність темпу розвитку характерна і під час інкубації в змінних режимах. У цьому разі темп розвитку багато в чому визначається середньодобовою температурою змінного режиму.

Так, у режимах 19,0-21,0 і 19,0-22,0°C середня температура становить, відповідно 20,0 і 20,5°C, що значно менше за температуру 22,0°C у контролі. З цієї причини вилуплення в цих режимах настає дещо пізніше [6].

Таблиця 1.9 – Показники розвитку перед личинок коропа після завершення ембріонального періоду в умовах змінної температури

Температурний режим, °C	Час початку вилуплення від запліднення		Виживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _y , %		
22,0 (контроль)	84,0±0,9	1,9	93	6
19,0-21,0	100,2±1,0	1,7	93	4
19,0-22,0	94,6±0,9	1,6	95	2
19,0-23,0	87,0±0,8	1,6	95	5
19,0-25,0	78,2±1,0	2,2	90	8
21,0-25,0	74,7±0,8	1,9	96	6

Про сприятливу дію астатичності температури можна судити і за значенням коефіцієнта варіації часу початку вилуплення. Цей показник за багатьох змінних режимів із невеликою амплітудою коливань набував менших значень, ніж у контролі.

Під час інкубації ікри коропа в умовах змінних температур виживаність ембріонів, як правило, вищою за контрольні значення. Винятком у цьому випадку стає режим, в яких амплітуда коливань була мінімальною і максимальною [12].

Втім, навіть у цих випадках її значення залишається досить високим. Кількість ембріонів нормальної будови в усіх змінних режимах, крім режиму максимальних коливань 19,0-25,0°C, виявляється вищою, ніж в умовах статичного контролю.

Під час порівняння показників у змінних режимах із такими в статичних умовах за однакових середніх значень (тобто під час порівняння режимів 20,0 і 19,0-21,0; 21,0 і 19,0-23,0; 22,0 і 19,0-25,0; 23,0 і 21,0-25,0°C)

відзначено, що вже до кінця ембріонального періоду швидкість розвитку в змінних режимах перевищує в еквівалентних статичних умовах на 2-6 год (на 2-7%). При цьому кількість ембріонів нормальної будови за коливань температури (окрім режиму 19,0-25,0°C) на 4-6% більшою, ніж у статичних умовах із відповідною температурою [14-18].

У постембріогенезі до переходу на зовнішнє живлення передличинки, як і ембріони, розвиваються дуже інтенсивне. При цьому на даному етапі за коливань температури в режимах 19-23, 19-25 і 21-25°C темп розвитку перевершує контрольні значення за температури 22°C (рис. 1.1).

Порівняння за умови рівності середніх значень температур у коливальних і статичних режимах показує, що передличинки в коливальних термоумовах досягають стадії заповнення плавального міхура раніше на 4-14 год (на 3-10%) [12].

Аналогічно до цього, більшу кількість передличинок без видимих відхилень у розвитку відмічене в усіх змінних режимах, крім коливань 19,0-25,0°C.

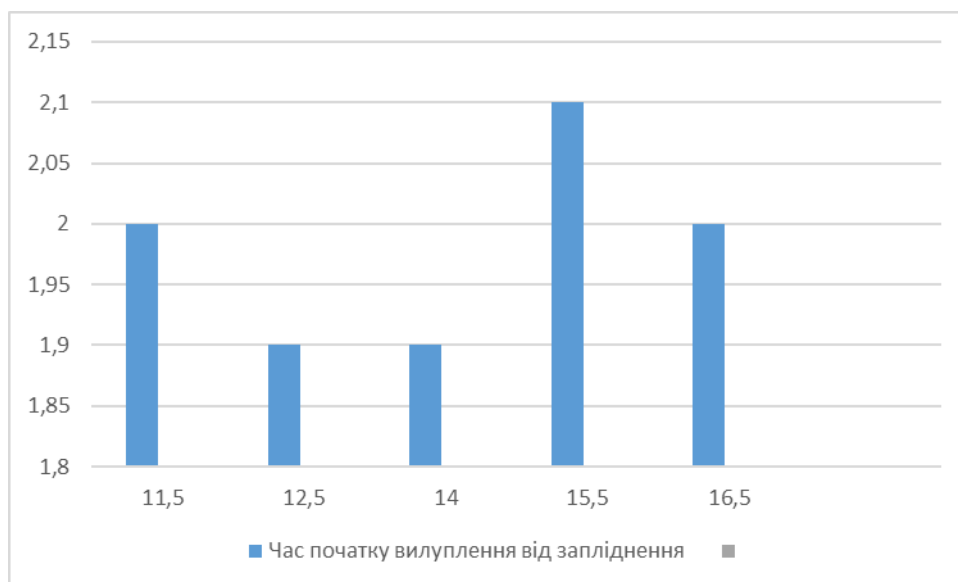


Рис. 1.1 – Показники розвитку коропа в постембріональний період за утримання у змінних умовах температури

Таким чином, ембріонально-личинковий розвиток коропа за невеликих коливань температури протікає з більшою швидкістю, ніж у стаціонарних температурних умовах [16].

При цьому передличинки за довжиною тіла перевершують таких у статичних умовах. Вживаність, що є інтегральним показником, більшою в астатичних терморежимах, ніж у статичному контролі.

Усе перелічене свідчить про наявність оптимізаційного ефекту, що виникає за умови коливання температури з невеликою амплітудою, порівняно з інкубацією за статичних значень фактору [23-26].

1.3 Вплив коливань температури на ембріонально-личинковий розвиток окуня *Perea fluviatilis*

Нерест окуня відбувається за температури води 7-15°C. Нормальне дроблення ікри і поява життєздатних личинок можливе в інтервалі від 6-8 до 20-22°C. Як оптимальні умови для розвитку окуня вказуються температури від 12,0-12,5 до 14,0-16,0°C [4].

Смертність ембріонів під час інкубації ікри окуня прямо залежить від температурного режиму, і за температур вищих і нижчих за оптимальні смертність зростає. Розміри передличинок, що вилуплюються за оптимальних температурних умов також більші, ніж за інших значень фактору [3]. Однак існує зауваження, що у різних популяцій і форм широта і межі оптимальної зони температур різняться. При інкубації ікри окуня, найчастіше використовують температури 13-14°C, рідше - 10-11 °C і 15°C. В інтервалі температур вилуплення ембріонів підпорядковуються закону термолабільності (рис. 1.2).

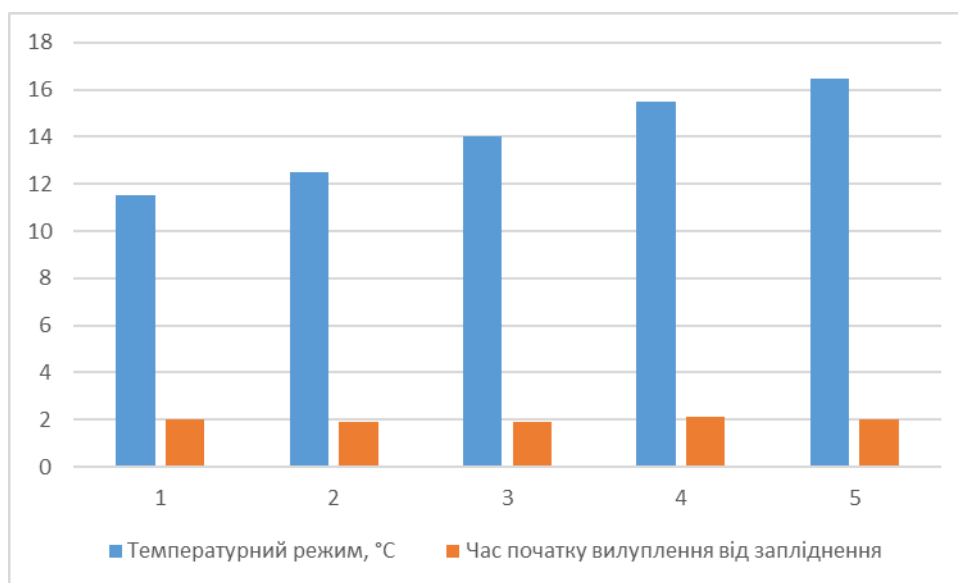


Рис. 1.2 – Показники розвитку передличинок окуня після завершення ембріонального періоду в умовах постійної температури

Найраніше вилуплення почалося в режимі максимальної температури 16,5°C, а найпізніше за інкубації за мінімальної температури. Коефіцієнт варіації мінімальний за температур 12,5 і 14,0°C. Вживаність за різних температур дещо різнилася. Найбільші її значення відзначено в разі інкубації ікри за невисоких температур (від 11,5 до 14,0°C). У цих режимах вживаність була майже стовідсотковою [25-26].

Інкубація при температурах вище 14,0°C менш успішна. Смертність у разі інкубації за 15,5°C була невеликою, але вищою, ніж за нижчих температур. За ще тепліших умов (16,5°C) загибель ембріонів ставала значною, досягаючи до вилуплення третини зародків. Аномальні ембріони зустрічалися нечасто. Їх не виявлено за температур 14,0 і 15,5°C. В інших терморежимах такі ембріони були поодинокими, але найбільша їхня кількість відзначена за максимальної розглянутої температури (16,5°C). Серед аномальних ембріонів найчастіше зустрічаються ембріони з водяною перикарда, рідше - з викривленнями тіла [30].

Таким чином, ембріональний розвиток окуня успішно протікає в інтервалі температур від 11,5 до 15,5°C, де відмічена висока виживаність зародків за мінімальної кількості ембріонів з відхиленнями. Однак за сумою показників серед інших режимів, терморегим 14°C відрізнявся високими темпами розвитку за максимальної виживаності. Це служить підставою використання цієї температури як контролю при проведенні порівнянь зі змінними режимами [33].

У постембріогенезі окуня з моменту вилуплення запаси жовтка поступово вичерпуються. Тому вже через кілька днів личинки, ще маючи залишки жовтка, починають житись. Відсутність кормових об'єктів або їхня недостатня кількість призводить до того, що смертність серед передличинок збільшується і досягає 100% до 8-9 дня після вилуплення при температурі 14°C. Початок зовнішнього живлення передличинок, що відбувається приблизно через 10 годин після вилуплення за 14°C був завершальним етапом.

Варіювання часу початку зовнішнього живлення в усіх режимах було невеликим, але найменшим за невеликих температур (до 14,0°C). Виживаність була найвищою за температур від 12,5 до 15,5°C з максимумом за 14,0°C.

Смертність у двох інших режимах, що залишається (11,5 і 16,5°C), була більш значною. У цих умовах до кінця в живих залишилося 57-60%. Усі режими витримування передличинок до цього часу або не містили потворних ембріонів, або такі особини були поодинокими [8-12].

До цього моменту, як наведено в таблиці 1.10, найраніше підійшли передличинки в більш теплих режимах, найпізніше - під час інкубації в умовах більш низьких температур. Тобто, термолабільність була характерною рисою розвитку і після вилуплення [34].

Таблиця 1.10 – Показники розвитку окуня в постембріогенезі за утримання в постійних умовах температури на стадії початку зовнішнього живлення

Температурний режим, °C	Час початку вилуплення від запліднення		Довжина передличинки		Виживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _v , %	мм	C _v , %		
22,0 (контроль)	131,3±1,0	1,3	6,34±0,03	2,6	92	6
19,0-21,0	157,2±1,2	1,3	6,54±0,04	3,3	91	3
19,0-22,0	148,9± 1,1	1,3	6,59±0,04	3,3	95	2
19,0-23,0	129,5±1,0	1,3	6,60±0,03	2,5	95	5
19,0-25,0	127.3±1,0	1,4	6,40±0,03	2,6	90	9
21,0-25,0	116.24±0,9	1,3	6,47±0,03	2,5	94	5

Довжина передличинок між режимами різниться. Найбільші розміри передличинок відмічені в найхолодніших режимах 11,5 і 12,5°C. Зі збільшенням температури розміри передличинок зменшуються, досягаючи мінімальних значень за 16,5°C.

Таким чином, хороших показників ембріонального розвитку досягнуто в інтервалі температур від 12,5 до 15,5°C, де за досить високого виживання відмічені найкращі показники темпу розвитку і розмірів передличинок. За сумою показників найсприятливішим для ембріонально-личинкового розвитку окуня визначають терморежим 14,0°C [14].

При ембріонально-личинковий розвиток окуня використовують змінні режими, де середня температура дорівнювала 14,0°C (терморежими 13,0-15,0, 12,5-15,5 і 11,5- 16,5°C).

Як видно з таблиці 1.11, в ембріогенезі окуня відмінності між статичними і змінними умовами інкубації головним чином зводяться до

відмінностей у темпі розвитку. Швидкість розвитку в режимах із невеликими коливаннями температури була дещо вищою, ніж у статичному контролі. Втім, достовірну відмінність відзначено лише в режимі 12,5-15,5°C [13].

Таблиця 1.11 – Показники розвитку перед личинок окуня після завершення ембріонального періоду в умовах змінної температури

Температурний режим, °C	Час початку вилуплення від запліднення		Виживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _y , %		
14,0 (контроль)	234,7±2,6	1,9	100	0
13,0-15,0	228,8±2,5	1,9	99	0
12,5-15,5	222,2±2,5*	1,9	100	0
11,5-16,5	233,2±2,6	1,9	98	1

За коливань температури в інтервалі 11,5-16,5°C темп розвитку був практично ідентичний такому за статичного значення фактору. Виживаність у всіх режимах є дуже високою і відрізнялася незначно.

Таким чином, оскільки темп розвитку при коливаннях в інтервалі 12,5-15,5°C був найбільшим на тлі високої виживаності та низької варіабельності, саме цей змінний режим і може вважатися оптимальним для ембріонального розвитку [18-20].

Після вилуплення тенденції зростання темпу розвитку в змінних умовах зберігаються. Найбільші значення швидкості розвитку відмічена, як і в ембріогенезі, за коливань температури в інтервалі 12,5-15,5°C (табл. 1.12). Відмінності від контролю в інших змінних режимах менш значними і недостовірними. Відмінності в коефіцієнтах варіації показника є незначними. Виживаність за мінімальної розглянутої амплітуди коливань 13,0-15,0°C не

відрізнялася від контрольної. При розширенні діапазону коливань ще на 1°C (режим 12,5-15,5°C) значення показника на 6% вищим, ніж у контролі. Кількість аномальних ембріонів у постембріогенезі не змінюється [21].

Таблиця 1.12 – Показники розвитку окуня в постембріогенезі за утримання в постійних умовах температури на стадії початку зовнішнього живлення

Температурний режим, °C	Час початку вилуплення від запліднення		Довжина передличинки		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _v , %	мм	C _v , %		
14,0 (контроль)	342,4±3,9	2,0	6,92±0.03	1,9	80	0
13,0-15,0	334,2±3,7	1,9	7,01±0.03	1,9	80	0
12,5-15,5	325,4±3,5	1,9	7,15±0,03	1,9	86	0
11,5-16,5	340,2±3,9	2,0	6,94±0.04	2,4	64	1

Довжина передличинок за помірних коливань температури вища, ніж у статичному контролі. За максимальної амплітуди коливань довжина передличинок не відрізняється від контрольної, але коефіцієнт варіації показника значно зростає, що свідчить про наявність більшої неоднорідності в довжині тіла перед личинок [11-12].

Деякі статичні температурні умови здатні забезпечити хороші показники розвитку в ранньому онтогенезі окуня, коливання температури з невеликою амплітудою (до ±1,5°C за добу) сприяють зростанню і розвитку ще більшою мірою. У зазначених умовах передличинки перевершують контрольних за довжиною тіла, швидкістю розвитку за аналогічної або більш високої виживаності [13].

Вплив коливань температури на ранній розвиток риб становить, що невеликі періодичні коливання фактору сприятливо впливають на їхній ембріонально-личинковий розвиток. У найкращих змінних терморежимах спостерігається прискорення росту і розвитку, підвищується виживаність ембріонів і передличинок, відзначається найбільш швидкий ріст і розвиток. Утім, слід додати, що дія коливань температури багато в чому визначається амплітудою її періодичних змін [18].

Так, стимулювальний ефект, надає головним чином, коливання з невеликою амплітудою. За більш значних амплітуд зміни фактору вираженість такого ефекту менша або ефект зовсім відсутній. А коливання з іще більшим інтервалом (як правило, такі, що значно перевершують природні коливання фактору на нерестовищах) - пригнічують розвиток і ріст, призводячи до збільшення смертності серед ембріонів і перед личинок [11].

2 ВПЛИВ КОЛИВАНЬ СОЛОНОСТІ НА ЕМБРІОНАЛЬНО-ЛИЧИНКОВИЙ РОЗВИТОК РИБ

У більшості видів риб від солоності водного середовища залежить перебіг таких найважливіших процесів, як запліднення ікри, резорбція жовткового мішка, наповнення газом плавального міхура і ріст личинок. Усі ці процеси в сукупності й визначають перебіг раннього ембріогенезу та успішність інкубації загалом [3].

У дорослих риб механізми осморегуляції функціонують під контролем складної ендокринної та нейросекреторної систем. В ембріогенезі та постембріогенезі ці механізми та системи тільки формуються [2].

2.1 Вплив коливань солоності на ембріонально-личинковий розвиток осетра *Acipenseridae*

Для осетрових риб уже на ранніх етапах характерна евригалінність. Вплив різної солоності на ембріогенез близькоспорідненого йому виду - осетра *Acipenser gueldenstaedti*. Відсоток зародків, які вилупилися, були максимальним за інкубації в прісній воді та осолоніння до 2‰, менше їх вилупилося за 4‰, а за солоності 6‰ відзначено звільнення від оболонок лише поодиноких особин [2-6].

Ікра отримана від однієї самки і зі стадії 15 (середня гастрולה) інкубувалася в чашках Петрі у воді солоністю 2, 4, 6, 8 і 10‰. Для встановлення оптимального константного значення фактору, який, своєю чергою, використовується як контроль під час оцінки результатів інкубації в умовах змінної солоності. Для вивчення впливу солоності, що змінюється, частину ікри інкубували в умовах добових коливань солоності (зміна солоності кожні 12 год) у режимах 0-2, 0-4, 0-6, 0-8, 0-10‰ (через тире

зазначено мінімальні та максимальні значення солоності води в альтернуючих режимах). Температура інкубації ікри дорівнює $18,0 \pm 0,5^\circ\text{C}$ [2-8].

Ембріональний розвиток осетра може протікати нормально не в усьому інтервалі постійної солоності. Солоність 8 і 10‰ помітно пригнічує розвиток, і він, сповільнюється, лише до 30-ї і 27-28-ї стадії, відповідно. Причому за солоності 8 і 10‰ вже через 30-40 год витримування частина ікринок має вигляд пошкоджених з жовтка під оболонками. З цієї причини надалі відбувається поступова елімінація ікринок у цих режимах. За цих високих значень солоності до часу кінця ембріогенезу в інших режимах (близько 140 год) доживали 69 і 20% ембріонів, відповідно, причому серед них не було жодного, який нормально розвивався. До 35-ої стадії, на якій відбувається вилуплення поодиноких зародків, темп розвитку в прісній воді і за осолоніння до 4‰ був практично однаковий [12-16].

Таким чином, інкубація ембріонального розвитку успішно протікає за солоності від 0 до 6‰ (табл. 2.1). У цих умовах до кінця ембріогенезу виживають 95-100% ембріонів.

Таблиця 2.1 – Показники розвитку перед личинок осетра після завершення ембріонального періоду в умовах постійної солоності

Галорежим, ‰	Час початку вилуплення від запліднення		Виживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	С _y , %		
~0 (контроль)	148,8±1,6	1,9	95	2
2	146,0±1,5	1,8	98	1
4	144,1±1,5	1,8	100	1
6	140,7±1,4	1,7	97	2

Інкубація в умовах гало режиму 6‰ ембріони досягають 35-ї стадії на 8 год (5,4%) раніше за контрольні.

Кількість аномальних ембріонів протягом ембріонального розвитку в усіх режимах із постійною солоністю буде низькою. Будь-якої вираженої закономірності за цим показником не було виявлено [2].

Ембріональний під період розвитку завершується вилупленням. Впродовж вилуплення часто виявляються приховані відхилення розвитку в зародків, і внаслідок цього ембріони зазнають труднощів під час вивільнення з оболонок.

Вилуплення 10% зародків раніше за інших відбулося в режимі 6‰, який при ембріональному етапі вирізняється прискореним розвитком. Однак перевага над контролем буде невеликою (8 год.). Початок вилуплення в умовах прісної води, 2 і 4‰ відбувається практично одночасно [4].

Вживання до початку вилуплення високим (95-100%) у всіх режимах, окрім найсолоніших (8 і 10‰), для яких вилуплення стало останнім етапом розвитку яких вилуплення стало останнім етапом у розвитку. У найекстремальніших режимах (8 і 10‰) зародки сильно пригнічені. Так, за солоності 10‰ розвиток триває лише до 28-ї стадії, а вилуплення не відзначено, оскільки аномально розвинені ембріони нездатні вийти з яєчних оболонок і загинули до 172 год [6-8].

Солоність 8‰ також не дозволяє ембріонам розвиватися нормально. Розвиток у цьому режимі, сповільнюючись, припинявся на 30-31-й стадії. Проте, до 170 год тут проклінуються 5% зародків, але всі вони аномальної будови і загинули до 191 год, не встигнувши остаточно звільнитися від оболонок. Перебіг вилуплення в умовах солоності від 0 до 6‰ відбувається майже однаковими темпами [11-14].

До моменту завершення вилуплення (вилупилося 90%) виживаність у режимах 0, 2, 4‰ висока і практично однакова (92-96%). Виживаність у 6‰ у цей період дещо нижча і становить 86%.

Таким чином, ембріональний розвиток осетра успішно протікає у прісній воді та за невеликого осолонення. З огляду на деяке зниження виживаності під час вилуплення за осолонення середовища до 6‰, за сумою показників найкращим режимом слід визнати галорежим 4‰ [10].

З вилупленням починається новий етап у ранньому розвитку осетра. Під період розвитку поза оболонкою пов'язаний із поступовим розвитком ефективної системи осмотичної та іонної регуляції, у процесі становлення якої чутливість ембріонів може змінюється [14].

Однак пізніше чутливість передличинок до сольового впливу зростає. Це, зокрема, призводить до того, що в режимі 4‰ вже до 42-ї стадії стає помітним пригніченням, наприклад, довжина тіла передличинки становить лише 12,9 мм, що майже на 2 мм менше, ніж у контролі (табл. 2.2).

Таблиця 2.2 – Показники розвитку осетра в постембріогенезі за утримання в постійних умовах солоності

Галорежим, ‰	Час початку вилуплення від запліднення		Довжина передличинки		Виживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _v , %	мм	C _v , %		
~0 (контроль)	244,8±2,5	1,8	14,84±0,22	5,8	93	3
2	240,6±2,4	1,7	14,89±0,25	6,5	90	4
4	251,3±2,6	1,8	12,96±0,24	7,2	90	15
6	255,7±2,6	1,8	13,21±0,29	8,5	36	10
~0 (контроль)	335,6±3,1	1,6	18,36±0,10	3,0	93	7
2	330,9±3,2	1,7	18,46±0,12	3,6	83	6
4	-	-	-	-	-	-
6	-	-	-	-	-	-

Наприклад, безпосередньо після вилуплення чутливість до солоності у передличинок невисока. Відразу після вилуплення розвиток протікає нормально у воді солоністю 4‰.

За наступні 70 годин у цьому режимі передличинки вирости лише на 0,75 мм, тоді як у прісній воді довжина тіла в середньому зростає на 3 мм [6].

Через 20 годин після проходження в режимі 4‰ спостерігаються різке збільшення смертності, яка за наступні 5 годин становила 50% передличинок.

Передличинки, що залишилися після цього, поступово відмирають, і загибель останніх стає у віці 310 годин від запліднення. Подібним же чином, передличинки у воді солоністю 6‰ здатні розвиватися лише по досягненню якої смертність становила майже 50% на добу і всі передличинки незабаром гинули [12-18].

Виникнення критичного періоду пов'язане, із розвитком зябрового апарату передличинок, який відбувається саме в цей час. Тим більше що існують дані про зменшення солестійкості у осетра в період переходу на зяброве дихання порівняно з часом безпосередньо після викльовування.

Під час переходу передличинок осетра на зяброве дихання відмічається різке збільшення смертності навіть у прісній воді, що лише підтверджує важливість забезпечення оптимальних умов під час проходження зазначеного етапу. Незважаючи на те, що пригнічення у воді солоністю вище 4‰ починає проявлятися ще під час розвитку первинних зябрових пелюсток, саме поява і розвиток вторинних зябрових пелюсток, значно збільшуючи площу зябер, вочевидь, різко підвищується осмолярність внутрішнього середовища, що стає причиною загибелі [13]. У цей час в осетрових ще відсутні ефективні механізми осморегуляції, наприклад, клітини зябер, що секретують хлорид, лише починають з'являтися, не забезпечуючи необхідного рівня обміну іонами із середовищем. Як зазначається, після проходження зазначеного періоду підвищеної чутливості солестійкість в осетрових зростає.

Передличинки осетра нормально розвиваються в умовах невисокої солоності (до 2‰ включно) і в прісній воді. У цих випадках мають довжину тіла 18,46 і 18,36 мм, відповідно, і високу виживаність (83 і 93% відповідно).

Розвиток у режимах більш високої солоності (4 і 6‰) супроводжується збільшенням кількості передличинок з відхиленнями розвитку. Основними аномаліями порушення в будові плавників, рідше зустрічаються водянки перикарда. Перед личинки, що розвивалися за 2‰, навпаки, перевершують за ступенем розвитку контрольних із прісної води [18].

Таким чином, режими солоності, сприятливі для інкубації ембріонів, після вилуплення передличинок, що розвиваються, приводячи до гальмування розвитку і росту, і, зрештою, стають причиною їхньої загибелі. У цей час дещо вища виживаність відмічена нами у перед личинок, яких утримували в прісній воді, а оскільки інші відмінності-цих перед личинок з такими з режиму 2‰ статистично недостовірні [23].

Ембріональний розвиток в умовах змінного осолонення успішно протікає за коливань солоності 0-2, 0-4; 0-6‰ (рис. 2.1).

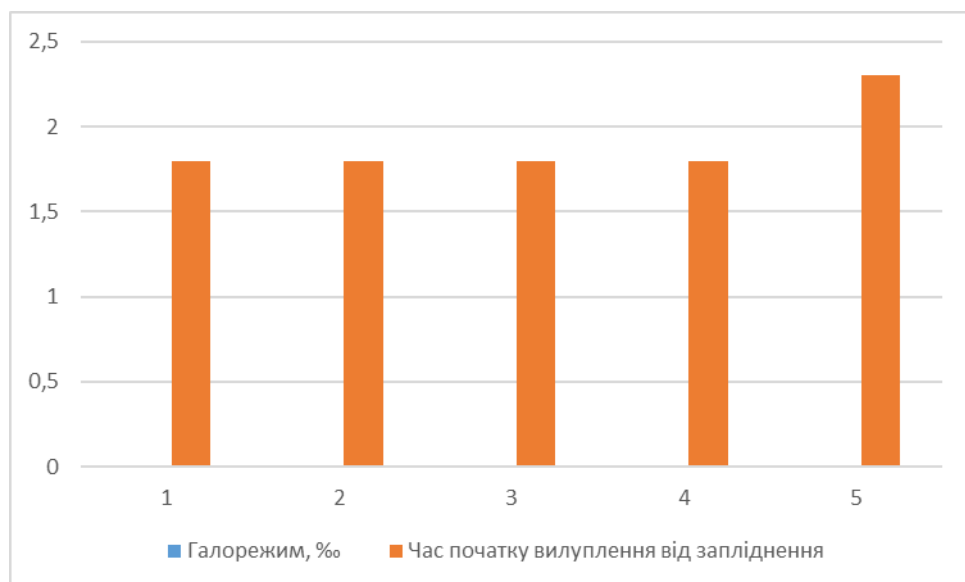


Рис. 2.1 – Показники розвитку передличинок осетра, після завершення ембріонального періоду в умовах: змінної солоності, ‰

До кінця ембріогенезу режим 0-6‰ кращим за інші змінні гало режими; і за швидкістю розвитку зародків: трохи відстає від кращого постійного режиму на цьому етапі (6‰). Великі амплітуди зміни солоності впливає на розвиток негативно.

Так, коливання в межах 0-8‰ призводять до гальмування розвитку ембріонів: ці ембріони підійшли більш ніж на добу пізніше. Причому; в даному режимі з цього моменту і до вилуплення відзначена висока смертність ембріонів [16-19].

Ще більш виражене пригнічення розвитку в режимі 0-10‰, де на момент кінця ембріогенезу в контролі ембріони досягли, а живими залишився тільки 51% зародків. Винятком стає режим 0-8‰, де відзначено деяке зростання числа аномальних ембріонів.

Вилуплення у змінних режимах відбувається інакше, ніж в умовах постійної солоності. У галорежимах 0-2 і 0-4‰ ембріони починають вилуплюватися дещо пізніше, ніж у кращих статичних режимах. Однак початок вилуплення в режимі 0-6‰ відбуваються в терміни близькі до контрольних [15].

Вилуплення в режимах 0-8 і 0-10‰ являються не успішним: вилупилося лише 41 і 17% передличинок відповідно, причому практично всі такі личинки були недорозвиненими. У змінних умовах солоності впродовж усього вилуплення виживаність була максимальною (95-100%) у режимі 0-6‰. Виживаність в умовах 0-2 і 0-4‰ залишається високою, відповідно 91 і 94%. Несприятливо позначилися на виживаності під час вилуплення змінні умови інкубації 0-8 і 0-10‰, де цей показник, зменшуючись, до кінця вилуплення становить 35 і 11% відповідно [1-2].

Таким чином, коливання солоності води в діапазоні 0-6‰ являються сприятливими для розвитку. У цих умовах показники розвитку виявляються близькими до таких в умовах стаціонарної оптимальної солоності (4‰). Виражені коливання фактору (в галорежимах 0-8 і 0-10‰) впливали на розвиток негативно.

Розвиток передличинок в умовах коливань солоності показує, що вони успішно розвиваються за амплітуд до 0-6‰ включно (табл. 2.3). Зі збільшенням амплітуди коливань до вказаної межі відмічена тенденція до зростання темпу розвитку, і довжини перед личинок та їхньої виживаності [1-4].

Таблиця 2.3 – Показники розвитку осетра в постембріональний період за утримання в змінних умовах солоності

Галорежим, ‰	Час початку вилуплення від запліднення		Довжина передличинки		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _v , %	мм	C _v , %		
~0 (контроль)	244,8±2,5	1,8	14,84±0,22	5,8	93	3
0-2	245,3±2,6	1,8	14,88±0,23	6,0	91	4
0-4	239,0±2,5	1,8	14,97±0,23	6,0	94	4
0-6	236,8±2,3	1,7	15,24±0,21	5,3	92	4
0-8	255,3±2,8*	1,9	12,26±0,31	9,8	15	10
~0 (контроль)	335,6±3,1	1,6	18,36±0,10	3,0	93	6
0-2	335,4±3,1	1,6	18,42±0,10	3,0	91	5
0-4	330,7±3,0	1,6	18,64±0,11	3,2	94	6
0-6	325,3±3,0	1,6	18,92±0,10	2,9	92	5
0-8	-	-	-	-	-	-

За більшістю показників серед змінних режимів найкращий режим 0-6‰. Порівнюючи утримання передличинок у змінних галорежимах із найкращими режимами статичної солоності, відзначається наявністю вираженої стимулюючої дії коливань солоності. У найсприятливіших

коливальних умовах цей ефект, зокрема, проявляється у збільшенні довжини тіла передличинок і деякому зростанні темпу розвитку [2].

Позитивний ефект у змінних режимах із меншою амплітудою коливань (0-2, 0-4‰) відзначається меншою мірою. Коливання солоності 0-8‰ в постембріогенезі впливає подібно до постійного утримання за 6‰, призводять до поступового гальмування розвитку і росту, а потім до повної загибелі перед личинок після досягнення стадії [2]. Число аномальних передличинок у всіх коливальних режимах, крім галорежиму з найбільшою амплітудою (0-8‰), невеликим і між режимами відрізняється незначно. У режимі 0-8‰ відзначено зростання кількості передличинок з відхиленням до 10%. Характер цих каліцтв відповідає таким, що описані для режимів 4 і 6‰ [8].

При ембріонально-личинковому розвитку осетра в умовах константних і змінних сольових режимів показує, що коливання солоності середовища в межах 0-6‰ о сприяють прискоренню розвитку і росту при високому значенні виживаності. У ранньому онтогенезі осетра найбільша толерантність до сольового впливу спостерігається в період ембріогенезу [12].

2.2 Вплив коливань солоності на ембріонально-личинковий розвиток коропа *Cyprinus carpio*

Ікра коропа зберігає здатність до запліднення і розвитку за солоності до 9-10‰. Верхня межа оптимальної зони лежить у межах 3,2-7,5‰. Виживаність і довжина личинок коропа на 45-й і 90-й дні вирощування в різних режимах солоності (1,5; 5; 10; 12 і 15‰) найбільші в умовах 5‰ [14].

Початок вилуплення у різних режимах постійної солоності відбувається в дещо різний час. Зазначено, що вилуплення в умовах осолонення настає раніше, ніж у прісній воді (табл. 2.4). Темп розвитку

максимальний у галорежимі 6‰, де різниця з часом початку вилуплення у прісній воді сягає 8 годин (6%). Трьома годинами пізніше з'являється перші передличинки в режимі 4‰. Вилуплення за осолоніння до 1 і 2‰ відбувається практично одночасно і достовірно не відрізняється від термінів вилуплення в прісній воді [12].

Таблиця 2.4 – Показники розвитку перед личинок коропа після завершення ембріонального періоду в умовах постійної солоності, ‰

Галорежим, ‰	Час початку вилуплення від запліднення		Виживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	С _y , %		
~0 (контроль)	129,8±1,3	1,7	72	4
1	126,3±1,0	1,4	86	3
2	126,6±0,9	1,2	87	4
4	124,6±1,3	1,8	89	4
6	121,8±1,5	2,1	87	5

Значення коефіцієнта варіації часу початку вилуплення за осолоніння до 1-2‰ мінімальне і зростає зі збільшенням солоності і в прісній воді, свідчать про те, що невелика солоність середовища дає змогу розвиватися ембріонам дещо синхронно [12].

Виживаність у період вилуплення також залежить від умов інкубації. За осолонення середовища до 1-6‰ спостерігається зростання виживаності ембріонів. Причому в зазначеному інтервалі виживаність має високі й досить близькі значення, але максимальна за осолонення до 4‰. До вилуплення кількість аномальних ембріонів невелике, а відмінності за цим показником між режимами невеликі [18].

Таким чином, ембріональний розвиток коропа в умовах осолонення до 6‰ включно протікає навіть з більшим успіхом, ніж за інкубації в прісній воді.

Це виражалося в значному збільшенні виживаності ембріонів при прискоренні темпів розвитку. Оптимальним статичним значенням для ембріогенезу коропа слід вважати галорежим 4‰, де відзначено високий темп розвитку на тлі максимальної виживаності [15-17].

Як наведено в таблиці 2.5, перші личинки (30%) із заповненим плавальним міхуром виявлено за солоності води 6‰ і 4‰ (179,8 і 182,3 год відповідно), випереджаючи личинок із режимів із прісною водою та мінімальним осолоненням (1-2‰) на 5-13 годин (4-10%).

Таблиця 2.5 – Показники розвитку коропа в постембріогенезі за утримання в постійних умовах солоності

Галорежим, ‰	Час початку вилуплення від запліднення		Довжина передличинки		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, ‰
	год	C _v , %	мм	C _v , %		
~0 (контроль)	244,8±2,5	1,8	14,84±0,22	5,8	93	3
0-2	245,3±2,6	1,8	14,88±0,23	6,0	91	4
0-4	239,0±2,5	1,8	14,97±0,23	6,0	94	4
0-6	236,8±2,3	1,7	15,24±0,21	5,3	92	4

Під час вилуплення ембріонів з оболонок поряд із посиленням процесів росту, відбувається розвиток зяброво-щелепного апарату, із закінченням диференціювання якого пов'язане закінчення зародкового розвитку і перехід спочатку на змішане, а потім на повне зовнішнє живлення. Однією з

помітних ознак переходу на змішане живлення є наповнення повітрям плавального міхура [21]. Ознака зручна для оцінки темпу розвитку, враховуючи поступовість зміни інших морфологічних показників [10].

При цьому аналіз коефіцієнта варіації показника в різних режимах дає змогу зробити висновок про те, що осолоніння до 2-4‰ сприяє збільшенню синхронності розвитку перед личинок [26].

Аналіз вимірювань передличинок, які перейшли на зовнішнє живлення, показує, що існує тенденція збільшення довжини тіла зі зростанням ступеня осолонення середовища. Мінімальні розміри характерні для перед личинок в умовах прісної води, максимальні - у режимах 4 і 6‰ [11].

Успішність процесу інкубації ікри та ембріонів у змінних режимах солоності багато в чому визначаються амплітудою коливань фактору. Зростання темпу ембріонального розвитку прискорюється (табл. 2.6).

Таблиця 2.6 – Показники розвитку перед личинок коропа після завершення ембріонального періоду в умовах змінної солоності, ‰

Галорежим, ‰	Час початку вилуплення від запліднення		Виживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _y , %		
4(контроль)	124,6±1,3	1,8	89	4
0-1	131,0±1,5	2,0	75	5
0-2	121,9±1,5	2,1	86	3
0-3	121,3±0,9	1,3	89	4
0-4	120,5±1,0	1,4	91	5
0-5	117,2±0,8	1,2	85	5

Виживаність протягом пост ембріогенезу не змінюється. Найбільший в умовах осолонення і мінімальними в прісній воді. Передличинки з порушеннями морфогенезу поодинокі, і їхня кількість мало різнилась між режимами, але мінімум таких личинок в галорежимі 2‰ [6-8].

При цьому вилуплення в умовах мінімальної амплітуди коливань солоності (0-1‰) починається приблизно в той самий час, що й у прісній воді. У галорежимах 0-2, 0-3, 0-4‰ темп розвитку близький до такого в найкращих статичних режимах солоності. Під час інкубації ж у найбільш виражених коливальних умовах солоності (0-5‰) швидкість розвитку і зовсім перевищує значення, отримані для контролю, оскільки в цьому разі вилуплення починалося на 7,5 годин раніше (6%) [12].

Таким чином, осолонення середовища сприятливо позначається на перебігу ембріонально-личинкового розвитку коропа. При постійних галорежимах порівняно з прісною водою спостерігається прискорення розвитку, зростання лінійних розмірів за вищої виживаності. За сумою показників найсприятливіший вплив на ембріонально-личинковий розвиток мав режим 4‰ [18].

Ембріональний розвиток в умовах змінних значень солоності сприяє високій виживаності особин. Лише режим 0-1‰ має величину показника меншу, ніж у статичних оптимальних умовах, і близьку до такої в прісній воді.

У решті використовуваних астатичних галорежимів виживання приблизно однаковим з таким у контролі або навіть дещо перевищує його (галорежим 0-4‰) [19].

Подібно до інкубації в статичних режимах солоності кількість аномальних ембріонів в умовах коливань солоності невелика і приблизно рівною між режимами. Як за статичних, так і за змінних умов інкубації серед аномальних ембріонів характер каліцтв доволі звичним - водянки перикарда та викривлення осьових органів, а їхня кількість не перевищує рівень у 10%, який вважають допустимим за хороших умов розвитку [22].

Коливання солоності чинять на ембріогенез коропа стимулюючу дію, що виражається в збільшенні темпів розвитку і його синхронності за максимальної виживаності (порівняно зі статичним контролем).

Розвиток передличинок у змінних режимах солоності відбувається з неоднаковими швидкостями. Однак статистично значущі відмінності за цим показником лише між режимами з мінімальним (0-1‰) і максимальним (0-5‰) значенням амплітуди солоності, що характеризуються найменшою і найбільшою швидкістю розвитку відповідно [20].

Довжина тіла личинок у найкращих коливальних режимах (0-3 і 0-4‰) перевершує в найкращих статичних режимах (4‰) [23].

Порівнюючи з контролем темп ембріонально-личинкового розвитку в найкращих режимах змінної солоності достовірно не відрізняється від такого в найкращих статичних режимах солоності (табл. 2.7).

Таблиця 2.7 – Показники розвитку коропа в постембріональний період за утримання у змінних умовах

Галорежим, ‰	Час початку вилуплення від запліднення		Довжина передличинки		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, ‰
	год	C _v , %	мм	C _v , %		
4 (контроль)	182,3±1,5	1,4	6,54±0,02	2,1	89	5
0-1	192,8±2,1	1,8	6,43±0,03	3,1	75	4
0-2	185,2±1,7	1,6	6,59±0,02	2,0	86	5
0-3	184,9±1,5	1,4	6,64±0,02	2,0	89	6
0-4	182,3±1,5	1,4	6,63±0,02	2,0	91	5
0-5	179,1±1,7	1,6	6,58±0,02	2,0	85	5

Утримання передличинок в умовах коливальної солоності сприяє їхньому росту. При цьому коливання солоності, розмах яких становить 2-5‰, сприяє збільшенню розмірів передличинок. Швидкість розвитку за мінімальної амплітуди зміни фактору (0-1‰) близька до прісній воді. Значення коефіцієнтів варіації часу настання стадії в найкращих змінних режимах також близька до умов оптимального постійного осолонення [24].

Варіабельність лінійних розмірів перед личинок, судячи з коефіцієнтів варіації, у всіх змінних галорежимах за винятком галорежиму 0-1‰ на рівні такої в умовах оптимальної статичної солоності [30].

У процесі розвитку кількість аномальних передличинок до 5-7%. Значних відмінностей між режимами за цим показником не виявлено.

Таким чином, осолоніння середовища інкубації ікри та вмісту передличинок до 4-6‰ сприятливо позначається на розвитку і рості коропа.

Однак інкубація за коливань солоності з амплітудами від 2 до 5‰ перевершує за деякими показниками кращі статичні режими. Зокрема за близькості темпів розвитку і виживання в гало режимах 0-3 і 0-4‰ до значень, отриманих у контрольному режимі 4‰, передличинки у змінних умовах солоності характеризується більшими розмірами [31-32].

2.3 Вплив коливання солоності на ембріонально-личинковий розвиток окуня *Perea fluviatilis*

Окунь річковий є прісноводним видом, проте може населяти і солоноватоводні місцезростання, піднімаючись у цьому випадку в річки для нересту.

Невелике осолоніння водного середовища (до 2‰) в процесі інкубації ікри та розвитку личинок дає змогу до 24 дня отримати більших особин, ніж у прісній воді, крім того, виживаність за такого осолоніння зростає на 10-30%. Однак, як зазначається, за солоності 4,8‰ ріст сповільнюється [3].

Темп ембріонального розвитку в прісній воді та воді з різним вмістом NaCl відрізняється (табл. 2.8).

При цьому найпізніше найбільше ξ вилуплення почалося в прісній воді. З підвищенням осолонення «середовища вилуплення відбувається у все більш ранні терміни. При коливаннях з меншими амплітудами (0-1‰) довжина передличинок менша, ніж в інших змінних режимах, і наближається до значень, отриманих у прісній воді [18].

Таблиця 2.8 – Показники розвитку перед личинок окуня після завершення ембріонального періоду в умовах постійної солоності, %

Галорежим, ‰	Час початку вилуплення від запліднення		Виживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C_y , %		
~0 (контроль)	305,3 $\pm$ 4,4	2,5	99	0
1	285,9 $\pm$ 3,6	2,2	100	2
2	279,9 $\pm$ 3,5	2,2	100	2
3	286,7 $\pm$ 4,1	2,5	100	1
4	286,5 $\pm$ 3,9	2,4	99	0
5	287,3 $\pm$ 4,2	2,5	98	1

При цьому перед личинки, що вилуплюються, в усьому діапазоні солоності мають ознаки, властиві даному виду при вилупленні. Вилуплення у всіх галорежимах починається раніше, ніж у прісній воді. Однак раніше за все вилуплення відбувається за солоності 2‰ [9-10].

В усіх інших умовах осолонення вилуплення відбувається майже синхронно (через 285,9-287,3 год. від запліднення), на 6-7 год., але перевершуючи контроль більш як на 20 год. (6,5%). Коефіцієнт варіації часу

початку вилуплення між галорежимами значно не відрізняється, але дещо нижчим у режимах 1 і 2‰ [8].

Темп розвитку після вилуплення залишається, як і раніше, найбільшим за певного осолоніння (2‰), і, знижується як за опріснення середовища, так і за подальшого його осолоніння (табл. 2.9).

Вживаність у постембріогенезі дещо зменшується. Значення показника є високою і між режимами відрізняється незначно. Передличинки з відхиленнями зустрічаються поодинокі [18].

Таблиця 2.9 – Показники розвитку окуня в постембріогенезі за утримання в постійних умовах солоності на стадії початку зовнішнього живлення

Галорежим, ‰	Час початку вилуплення від запліднення		Довжина передличинки		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _v , %	мм	C _v , %		
~0 (контроль)	440,8±5,1	2,0	6,97±0,03	1,9	92	2
1	412,8±5,3	2,2	6,95±0,03	1,9	88	2
2	404,2±4,9	2,1	7,07±0,03	1,9	92	1
3	409,0±4,8	2,2	7,02±0,04	2,3	90	0
4	413,7±5,1	2,1	6,93±0,03	1,9	90	0
5	414,8±5,0	2,1	6,84±0,03	2,0	89	1

Вживаність дуже висока в усіх режимах і становить 98-100%. При цьому зустрічальність ембріонів з відхиленнями дуже низька і гало залежності не виявляє [2].

Таким чином, ембріональний розвиток окуня успішно протікав у всьому дослідженому діапазоні постійно діючої солоності. Однак темп розвитку був максимальним за осолоніння до 2‰, що й стало причиною обрання цього режиму як контрольного для порівняння з астатичними галорежимами [11-13].

Найкращим зі статичних режимів для ембріонально-личинкового розвитку окуня слід визнати режим 2‰, де відмічено найкращі значення практично всіх вивчених показників [14-18].

Вплив змінних режимів солоності на ембріогенез риб інкубацію проводять за галорежимів 0-1, 0-2, 0-3, 0-4 і 0-5‰. Ембріональний розвиток у змінних режимах солоності за коливань до 0-5‰ протікає успішно, причому вилуплення в багатьох із цих режимів відбувається ще раніше, ніж у статичних умовах (рис. 2.2).

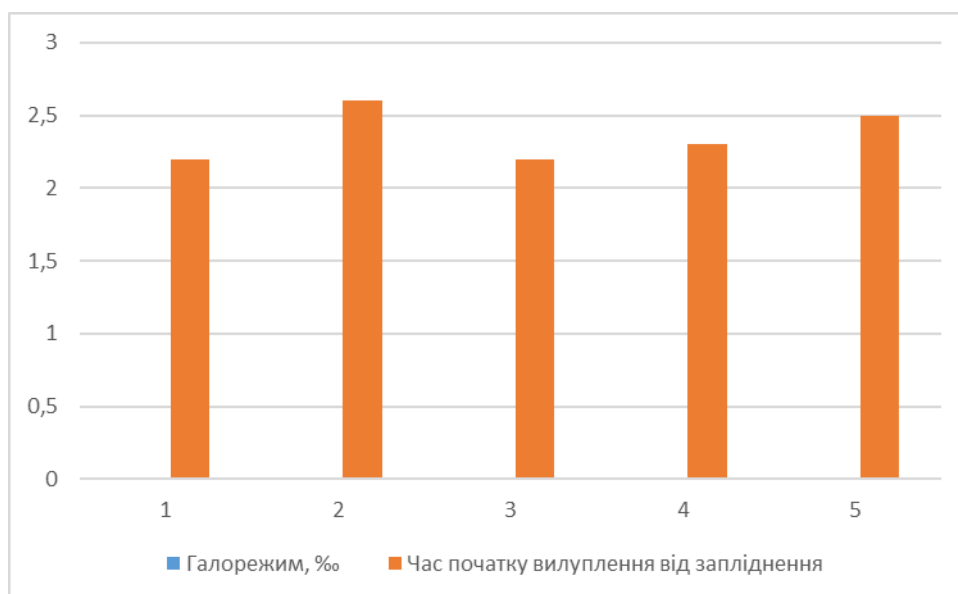


Рис. 2.2 – Показники розвитку передличинок окуня після завершення ембріонального періоду в умовах змінної солоності, ‰

Довжина тіла у передличинок зростає зі збільшенням ступеня осолонення середовища, досягаючи максимуму в режимі 2‰. З подальшим

зростанням солоності величина показника знижується до мінімальної в режимі 5‰ [8].

Варіабельність лінійних розмірів була низькою в усіх режимах. Будь-яких закономірностей зміни цього показника між режимами не виявлено [21].

Таким чином, за осолоніння до 4‰ ембріонально-личинковий розвиток відбувається з більшим успіхом, ніж у прісній воді. У цих умовах відзначено зростання темпів розвитку і довжини передличинок за високих показників виживання [13].

При цьому відзначено наявність залежності часу початку вилуплення від амплітуди коливань. У даному випадку вона виражається в тому, що при збільшенні розмаху коливань до 0-3‰ час, необхідний для досягнення вилуплення, скорочується, а при подальшому збільшенні амплітуди коливань - зростає, досягаючи величин близьких до контрольних значень. Найкращий коливальний режим перевершує статичний контроль майже на 15 годин (5,3%) [13].

Коефіцієнт варіації часу початку вилуплення за мінімальної та максимальної амплітуд коливань солоності вищий, ніж у статичному контролі.

В інших змінних режимах відповідає контрольним значенням. Виживаність до вилуплення дуже висока, становлячи величини 98-100%, і слабо відрізняється між режимами. Кількість аномальних ембріонів на дуже низькому рівні без значних відмінностей між режимами [18].

Осолонення води (до 5‰) сприятливе для перебігу ембріогенезу (2‰ - найкращий варіант). Однак за деяких періодичних змін солоності (0-3‰) темп розвитку значно перевищує значення показника в найкращому статичному режимі, що свідчить про здатність змінних галорежимів стимулювати перебіг ембріогенезу в окуня.

Темп розвитку найбільший за періодичного осолоніння до 0-3‰, перевершує такий в умовах статичного оптимуму (2‰). За менших і більших амплітуд коливань темп розвитку знижується, стаючи дедалі ближчим до

контрольного значення. Однак у всіх змінних галорежимах темп розвитку значно вище, ніж за витримування перед личинок у прісній воді [19].

Довжина перед личинок зростає зі збільшенням діапазону коливань до 0-3‰, після досягнення якого при подальшому розширенні амплітуди коливань фактору значення довжини знову знижуються [21].

Зазначені в ембріогенезі тенденції багато в чому зберігаються і під час перед личинкового розвитку (табл. 2.10).

Таблиця 2.10 – Показники розвитку окуня в постембріональний період при утриманні в змінних умовах солоності на стадії початку зовнішнього живлення

Галорежим, ‰	Час початку вилуплення від запліднення		Довжина передличинки		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, ‰
	год	C _v , %	мм	C _v , %		
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

Коливання з мінімальним і максимальним розмахом (0-1 і 0-5‰) довжина тіла у передличинок менша ніж в умовах стаціонарного оптимуму в прісній воді [16].

Вживаність серед перед личинок у всіх змінних галорежимах, окрім 0-5‰, вище за вживаність у найкращих статичних умовах. В умовах коливань 0-5‰ вживаність відповідає контрольним значенням [14,18].

Ембріонально-личинковий розвиток окуня за осолонення до 4‰ перебігає успішніше, ніж у прісній воді. При цьому передличинки, які витримуються у воді солоністю 2‰, мають найкращі серед статичних режимів значення багатьох показників [22-28].

Однак періодичні коливання солоності ще більшою мірою стимулюють ембріонально-личинковий розвиток окуня. У найкращих змінних галорежимах (0-3‰) спостерігаються збільшення темпу розвитку і розмірів передличинок порівняно з константним оптимумом на тлі високої вживаності. За невеликого осолоніння середовища порівняно з прісною водою значно прискорюється темп ембріонально-личинкового розвитку видів, зростає вживаність і довжина тіла перед личинок [24-26].

Таке поліпшення показників у статичних умовах солоності може бути пов'язане, наприклад, з полегшенням осмотичної та іонної регуляції, втім, як зазначалося вище, це питання досі має багато в чому дискусійний характер.

У деяких коливальних режимах солоності спостерігаються ще більш виражений ефект оптимізації ембріонально-личинкового розвитку, що виражається у збільшенні розмірів передличинок, їхньої вживаності та швидкості розвитку [21-25]. Ці ефекти можуть бути пов'язані з виникненням реакції на кшталт загального адаптаційного синдрому, стресу, що призводить до оптимізації енергетики організму і виникнення проявів надлишкового анаболізму [21].

Деякі коливання солоності стимулюють розвиток, однак за інших коливальних галорежимів з великими амплітудами оптимізуючий ефект має меншу вираженість або не спостерігається зовсім. Більш значні зміни фактору часто пригнічують розвиток і ріст, призводячи до значної загибелі серед ембріонів і перед личинок [26-28].

З ВПЛИВ КОЛИВАНЬ pH НА ЕМБРІОНАЛЬНО-ЛИЧИНКОВИЙ РОЗВИТОК РИБ

Концентрація іонів водню є важливим абіотичним компонентом водних екосистем. Швидкість і характер фізіолого-біохімічних процесів і реакцій риб залежать від величини і широти діапазону pH зовнішнього і внутрішнього середовищ. Чутливість до низьких і високих pH в онтогенезі змінюється. У ранньому онтогенезі ці зміни пов'язані насамперед із розвитком зябрового апарату та становленням систем, що забезпечують кислотно-лужну рівновагу та іонний гомеостаз [1-2].

3.1 Вплив коливань pH на ембріонально-личинковий розвиток осетра *Acipenseridae*

Розмноження осетрових риб у природних умовах зазвичай відбувається за pH від 6,5-6,6 до 8,0-8,1 од., тобто при нейтральній або слабколужній реакції середовища. Значення в цьому діапазоні й використовуються в промислових умовах і більшості лабораторних експериментів, пов'язаних з інкубацією ікри та утриманням передличинок осетра. Здатність деяких популяцій нормально розвиватися і за більш високих pH, що досягають значень 8,5-8,8 [18].

Оптимальний діапазон фактору і статичного оптимуму інкубують запліднену ікру осетра за значень pH, що дорівнюють 6,5, 7,0, 7,5, 8,0 і 8,5 од. Ембріональний розвиток осетра в цих умовах представлено в таблиці 3.1.

Як можна бачити з таблиці, всі показники розвитку в інтервалі pH 7,0-8,5 мають близькі значення. У цих умовах відзначено високу виживаність за невеликої кількості ембріонів з відхиленнями [1-4].

Однак, оскільки в режимі 7,5 од. до кінця ембріогенезу відмічається найбільшу кількість ембріонів без порушень розвитку, саме цей режим можна вважати найкращим, а отже, використовувати його як контрольний під час порівнянь зі змінними режимами.

Таблиця 3.1 – Показники розвитку перед личинок осетра після завершення ембріонального періоду в умовах постійної концентрації іонів водню

Гідріонрежим, од	Час початку вилуплення від запліднення		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _y , %		
6,5	176,9±1,7	1,8	88	16
7,0	168,4±1,6	1,6	91	9
7,5 (контроль)	167,3±1,7	1,8	95	11
8,0	165,2±1,6	1,7	94	13
8,5	169,4±1,9	1,9	91	13

Слід зазначити також відставання в темпі розвитку в передличинок, інкубованих за низьких значень рН. Для цих режимів поряд з відставанням характерне також деяке зниження виживаності та зростання кількості ембріонів з відхиленнями [3].

Після вилуплення тенденції, що позначилися в ембріогенезі, збереглися. Це виразилося в тому, що гідріон-режим 7,5 од., як і раніше, характеризується найбільшою виживаністю за малої кількості аномальних ембріонів (табл. 3.2).

Слід зазначити, що в інтервалі рН 7,0-8,0 од. розвиток передличинок відбувається нормально, а за лужніших або кисліших умов середовища

відмічається певне відставання в темпах розвитку і зменшення кількості передличинок, які закінчили період ендогенного живлення без порушень морфогенезу [6].

Таблиця 3.2 – Показники розвитку осетра в постембріогенезі за утримання в постійних умовах рН

Гідріонрежим, од	Час початку вилуплення від запліднення		Довжина передличинки		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _v , %	мм	C _v , %		
6,5	377,4±3,9	1,8	17,80±0,20	6,2	65	20
7,0	359,1±3,6	1,7	18,21±0,15	4,5	71	9
7,5 (контроль)	355,2±3,7	1,8	18,15±0,12	3,6	75	8
8,0	353,4±3,2	1,6	18,10±0,14	4,2	68	10
8,5	363,4±3,5	1,7	18,0±0,15	4,6	69	16

Ембріонально-личинковий розвиток осетра якнайкраще протікає в інтервалі 7,0-8,0 од. Максимальні значення виживаності та якості передличинок відмічаються в режимі 7,5 од.

Для визначення впливу коливання концентрації водневих іонів на ембріонально-личинковий розвиток осетра закладено низку гідріон-режимів, у яких значення рН періодично змінюється в інтервалах 7,0-8,0, 7,0-8,5, 6,5-8,5 і 6,0-9,0 од [4].

Як видно з таблиці 3.3, під час інкубації ікри в змінних умовах рН одержаний результат багато в чому залежить від амплітуди коливань фактору. Так, показники розвитку після інкубації ікри осетра в усіх змінних режимах, крім 6,0-9,0 од., перевершує контрольні значення.

Найкращі характеристики перебігу ембріогенезу відзначено за коливань рН в інтервалі 7,0-8,5 од., де відмічено стовідсоткову виживаність за мінімальної кількості ембріонів із порушеннями розвитку. За інкубації зародків в умовах з максимальною амплітудою зміни концентрації іонів водню до вилуплення пізніше і в меншій кількості [12].

Таблиця 3.3 – Показники розвитку перед личинок осетра після завершення ембріонального періоду в умовах змінних гідріон-режимів

Гідріонрежим, од	Час початку вилуплення від запліднення		Виживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	С _y , %		
7,5 (контроль)	167,3±1,7	1,8	95	11
7,0-8,0	163,4±1,7	1,8	96	7
7,0-8,5	161,8±1,5	1,6	100	6
6,5-8,5	165,2±1,6	1,7	97	9
6,0-9,0	179,2±2,3	2,2	88	16

Таким чином, ембріогенез осетра в умовах, де рН середовища піддається періодичним змінам у межах толерантного діапазону не більше ніж на 2 од. протікає з дещо більшим успіхом, ніж у кращих статичних умовах рН. Вилуплення ембріонів відбувається нормально, суттєвих відмінностей у його термінах і тривалості вилуплення не виявлено [6].

Протягом перед личинкового під періоду розвитку стимулюючий ефект коливань рН стає ще більш вираженим. Як видно з таблиці 3.4, в умовах невеликих коливань фактору темп розвитку перед личинок перевищує у контролі на 20 годин (5,6%) [22].

Причому саме в цих умовах передличинки розвиваються максимально синхронно, про що можна судити за мінімальними значеннями коефіцієнта варіації. У гідріон-режимах 7,0-8,0 і 7,0-8,5 од. виживання високе і перевищує контрольні значення, а кількість передличинок із порушеннями морфогенезу мінімальне. При утриманні передличинок в умовах коливань рН менше ніж 2 од., розміри перед личинок до початку активного живлення також перевищують у контрольному режимі [22].

Таблиця 3.4 – Показники розвитку осетра в постембріональний період при утриманні в змінних умовах рН

Гідріонрежим, од	Час початку вилуплення від запліднення		Довжина передличинки		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _v , %	мм	C _v , %		
7,5 (контроль)	355,2±3,7	1,8	18,25±0,12	3,9	75	8
7,0-8,0	351,4±2,4	1,2	18,51±0,10	3,3	82	7
7,0-8,5	335,1±2,0	1,0	18,80±0,12	3,8	84	3
6,5-8,5	354,2±3,1	1,5	18,19±0,10	3,3	73	3
6,0-9,0	379,5±4,8	2,2	17,59±0,21	5,3	50	6

Ріст і розвиток передличинок осетра за більш виражених коливань рН відбувається дещо інакше. Так, у гідріон-режимі 6,5-8,5 од. ембріонально-личинковий розвиток з більшості показників, перебігає подібно до розвитку і росту в контрольному режимі. У даному випадку в змінному режимі відзначено лише меншу кількість аномальних особин, ніж у контролі. Утім, серед передличинок серйозні дефекти (недорозвиненість очей, водянка,

сильні викривлення хорди, тощо) трапляються рідко, а більшість аномалій пов'язана з деформацією плавників [14].

Розвиток за максимальної величини коливань рН (6,0-9,0 од.) поступається розвитку в контролі за всіма вивченими параметрами. Причому за сукупністю показників гідріон-режим не можна вважати навіть задовільним, оскільки поряд із деяким зниженням темпу розвитку і розмірів передличинок відзначено досить значну загибель ембріонів, що становить за весь ембріонально-личинковий період 50% [18].

Ембріонально-личинковий розвиток осетра за невеликих коливань концентрації іонів водню середовища протікає із кращими результатами, ніж у стаціонарних оптимальних умовах. Зазначений ефект виражається у збільшенні виживаності та лінійних розмірів, прискоренні темпу розвитку, зниженні варіабельності особин і кількості передличинок з відхиленнями в розвитку [28].

3.2 Вплив коливань рН на ембріонально-личинковий розвиток коропа *Cyprinus carpio*

Короп, як і інші ставкові риби, належить до мешканців водойм лужного типу. На нерестовищах коропа найчастіше відзначали значення рН в інтервалі 7,4-8,6 од. Оптимальні рН для запліднення та інкубації ікри коропа вказують значення в межах 7,5-8,5 од [2]. Найбільша виживаність ембріонів коропа (понад 80%) відзначена в інтервалі рН 6,0-8,5 од. Ембріогенез можливий і в ширшому інтервалі 5,0-9,5 од., однак у цьому разі за крайніх значень показника зростає смертність і кількість деформованих ембріонів.

Осіменіння та інкубація за 6,5-7,5 од. супроводжується меншою виживаністю, ніж за 7,5-8,5 од. Значення рН нижче 6,5 не сприяє нормальному відтворенню [18].

Відбувається сповільнення росту і розвитку передличинок коропа за інкубації в середовищі з рН 5,5-6,0 од., порівняно з контролем (7,9 од.). За збільшення кислотності до 5,0-5,5 од. личинки гинуть, виявляючись нездатними до заповнення плавального міхура і живлення надалі.

Запліднення та інкубація ікри коропа в лужному середовищі 8,5-9,5 од. дещо гірші, ніж за значень показника 7,5-8,5 од. За рН середовища, що перевищує 9,5 од., нормальне відтворення. Середовище, де здійснюється утримання передличинок і личинок коропа, повинно мати рН, що не перевищує 9,0 од [1-3]. Інкубація ікри та витримування личинок коропа, у контролі найчастіше використовують середовище з рН, що дорівнює 7,8-8,2 од. Оптимальний інтервал рН для розвитку ікри та личинок коропа (7,5-8,5 од.), для визначення стаціонарного оптимального значення рН потрібно знайти в цьому інтервалі значення [18].

Ембріональний розвиток коропа в усьому інтервалі рН супроводжується досить хорошими показниками. Час досягнення стадії вилуплення залежить від рН води, де здійснюється інкубація. Найшвидше вилуплюються ембріони в гідріон-режимах 8,0 і 8,5 од. (рис. 3.1).

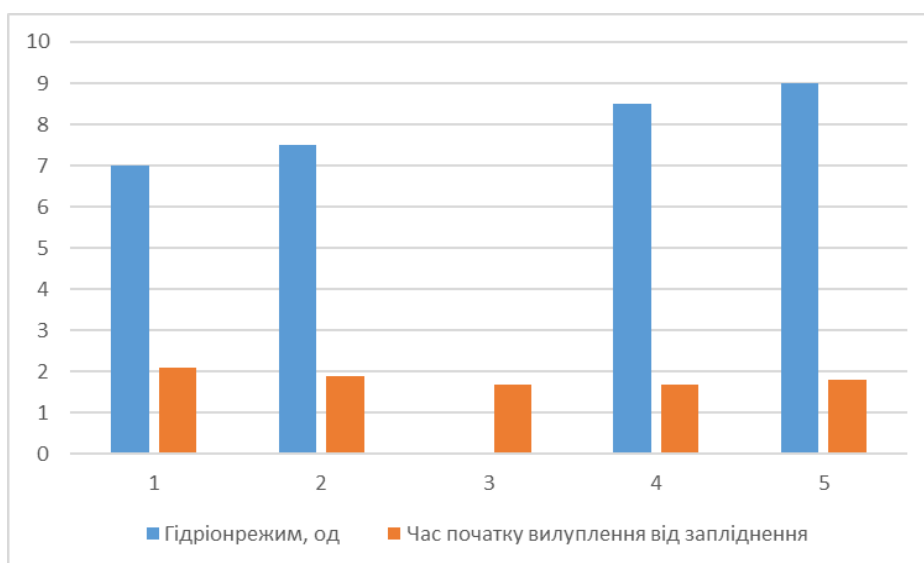


Рис. 3.1 – Показники розвитку передличинок коропа після завершення ембріонального періоду в умовах постійної концентрації іонів водню

При підкисленні та підлужуванні середовища величина показника зростає на 5-6 годин (4-5%) [13]. Коефіцієнт варіації показника мінімальний також за рН 8,0 і 8,5 од., що свідчить про більш синхронний розвиток. Вживання за всіх режимів інкубації досить високий, досягає максимуму за рН 8,0 од., а мінімуму - у більш лужних режимах, мінімуму - у більш лужних умовах за рН 9,0 од. Кількість аномальних ембріонів невисока і приблизно відповідає нормі, що становить менш як 10% ембріонів.

Найбільша кількість ембріонів нормальної будови (85-87%) до вилуплення в режимах зі слаболужними рН 7,5, 8,0 і 8,5 од. Таким чином, ембріональний розвиток коропа протікає з найкращими показниками в інтервалі рН 7,5-8,5 од. Причому в цьому діапазоні режим 8,0 од. характеризуються дещо краща сукупністю показників. Значення водневого показника використовується при оцінці ролі змінних гідріон-режимів інкубації для розвитку коропа [18].

У постембріогенезі коропа після вилуплення триває процес ендогенного живлення і зберігається характерна для ембріонального розвитку висока швидкість морф утворювальних процесів і росту.

До кінця періоду ендогенного живлення починається заповнення повітрям плавального міхура. Цей процес у коропа передую початку зовнішнього живлення. Тому цю ознаку, з огляду на її легке візуальне визначення, використовують як маркер, що свідчить про досягнення стадії початку змішаного живлення [22-26].

Передличинки за слаболужної реакції середовища досягають стадії заповнення газом плавального міхура (табл. 3.5). У середовищі з нейтральним рН і за підлужування води темп розвитку сповільнюється. Найпізніше початок наповнення плавального міхура газом відмічено в найбільш лужному середовищі (9,0 од.), де відставання становить понад 10 годин (5,7%). Істотних відмінностей у значеннях коефіцієнта варіації показника між режимами не виявлено [21-23].

Виживаність висока в інтервалі рН 7,0-8,5 од. Дещо менша виживаність відзначається за рН середовища 9,0 од. Протягом перед личинкового періоду смертність невелика і пов'язана із загибеллю особин як аномальної, так і цілком нормальної будови. Причому за слаболужних рН 7,5-8,5 смертність серед аномальних зародків мінімальна, що також вважають одним із показників сприятливих умов середовища.

Таблиця 3.5 – Показники розвитку коропа в постембріогенезі за утримання в постійних умовах рН

Гідріонрежим, од	Час початку вилуплення від запліднення		Довжина передличинки		Виживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _v , %	мм	C _v , %		
7,0	180,2±1,6	1,5	6,29±0,05	3,6	83	6
7,5	176,0±1,6	1,6	6,37±0,05	3,5	88	6
8,0 (контроль)	174,3±1,5	1,5	6,39±0,04	2,8	94	11
8,5	179,2±1,7	1,6	6,32±0,04	2,8	87	7
9,0	186,1±1,7*	1,6	6.20±0,04	2,9	72	6

Для рибницької практики та формування природних популяцій найважливішими, безсумнівно, є показники кількості передличинок нормальної будови. У зв'язку з цим, що їхня кількість висока (перевищує 80%) в інтервалі рН 7,5-8,5 од. Дещо меншу кількість таких передличинок відмічають в нейтральних умовах рН, а мінімальна кількість передличинок без порушень морфогенезу (66%) відмічена в найбільш лужних умовах [28-30].

Зростання передличинок у режимах з різними концентраціями іонів = водню відбувається по-різному. Довжина тіла передличинок на стадії заповнення повітрям плавального міхура найбільша за рН, що становить 7,5 і 8,0 од. Дещо менші значення довжини відмічено за рН 7,0 і 8,5, а за умов максимально лужного середовища показник менший, ніж за рН 8,0 од. Коефіцієнт варіації довжини тіла передличинок мінімальний при значенні рН середовища в межах 8,0-8,5 од., що також свідчити про сприятливість зазначених умов для процесів росту і розвитку [31].

З таблиці 3.6 видно, що до вилуплення швидкість розвитку в коливальному режимі рН 7,5-8,5 од. значно перевершує контрольні значення. Швидше за особин у контролі до кінця ембріогенезу й ембріони з режимі коливань фактору 7,0-8,0 од., проте різниця не настільки виражена.

Таблиця 3.6 – Показники розвитку перед личинок коропа після завершення ембріонального періоду в умовах змінних гідріон-режимів

Гідріонрежим, од	Час початку вилуплення від запліднення		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	С _у , %		
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

Для вивчення розвитку коропа за коливань величини рН ікру інкубують за гідріон-режимів 7,5-8,5, 7,0-8,0, 6,5-8,5 і 6,0-9,0 од. (через тире зазначено нижнє і верхнє значення рН, відповідно, в альтернуючих режимах).

Виживаність до початку вилуплення дуже висока в усіх режимах, але найбільших значень досягає за коливань рН не більше, ніж на 2 од. При цьому кількість аномальних ембріонів у цих гідріон-режимах менша, ніж у контролі, внаслідок чого 93-95% ембріонів у цих умовах мають до кінця ембріогенезу нормальну будову [30].

Деяка залежність швидкості розвитку від режиму коливань рН, яка відмічається до кінця ембріонального розвитку, зберігається і в постембріогенезі. Так, наприклад, передличинки з режиму коливань 7,5-8,5 од. швидше за всіх досягають стадії наповнення плавального міхура (табл. 3.7).

Таблиця 3.7 – Показники розвитку коропа в постембріональний період за утримання в змінних умовах рН

Гідріонрежим, од	Час початку вилуплення від запліднення		Довжина передличинки		Виживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	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

При коливаннях рН на 3 од. показники виживаності та якості ембріонів у точності відповідають контрольним значенням [32].

Відхилення в ембріогенезі коропа в розвитку вважаються доволі звичними: викривлення осьових органів і, рідше, водянки жовткового мішка.

Таким чином, ембріональний розвиток коропа успішніший, ніж у статичних оптимальних умовах, відбувається в режимах коливань рН, що не перевищували 2 од.

Вилуплення в усіх розглянутих гідріон-режимах відбувалося подібно. Зародки вилуплюються цілком сформованими, якихось значних відмінностей за тривалістю вилуплення не відзначено [34].

Виживаність передличинок досить висока в усіх режимах. В умовах стаціонарного оптимуму та за коливань фактору до 2 од. значення показника становить 93-96%. При цьому кількість ембріонів аномальної будови в режимах помітно відрізняється [15-18].

При статичному значенні фактору, а мінімальною - при коливаннях рН в інтервалі 7,5-8,5 од. Кількість ембріонів нормальної будови в усіх змінних гідріон-режимах (крім 6,0-9,0 од.) становить 88-93%, що дещо перевищує величину цього показника в контролі (85%). За коливань рН 6,0-9,0 од. виживаність і кількість передличинок нормальної будови менші, ніж у контролі.

Ріст передличинок у коливальних умовах рН відбувається більш інтенсивно. До зазначеного моменту в змінних гідріон-режимах 7,0-8,0 і 6,5-8,5 од. довжина передличинок перевищує контрольні значення. У двох інших змінних режимах рН довжина їх також вища за контрольну, хоча відмінності й не були достовірними [19-22].

Таким чином, ембріонально-личинковий розвиток коропа в умовах коливань рН до 2 од. протікає успішніше, ніж за оптимальних статичних значень фактору (8,0 од.).

У цьому випадку передличинки не тільки мають вищий темп розвитку, ніж у статичних умовах, а й до кінця періоду ендогенного живлення характеризуються більшими розмірами за найбільшої кількості зародків нормальної будови [16-22].

Для проведення інкубації ікри та утримання передличинок більш значні коливання фактору (6,0-9,0 од.) загалом були менш сприятливими, ніж контрольні умови зі статичною рН 8,0 од.

3.3 Вплив коливань рН на ембріонально-личинковий розвиток окуня *Perea fluviatilis*

Інкубації ікри окуня за рН 6,0 од. в ембріогенезі загибелі зародків не відбувається вилуплення стовідсотково. Загалом вважається, що ікра окуня більш стійка до низьких рН, ніж ікра багатьох інших видів риб. Зазначається також, що окунь взагалі є найбільш кислотостійким представником іхтіофауни. Як вважають, ця кислотостійкість ґрунтується насамперед на високій стійкості зябер до кислотного впливу, яка відзначається вже на ранніх стадіях онтогенезу [22-28].

Окунь часто є єдиним представником іхтіофауни в кислих озерах нашої країни, де рН води протягом року не перевищує 5,0-5,2 од. Відомостей про толерантність окуня в ранньому онтогенезі до лужних значень рН ще менше. Загибель личинок окуня настає за рН 9,2 од. Значення водневого показника 9,0-9,5 вважається небезпечними для окуня за тривалого впливу.

Постійно перебуваючи в середовищі з певними характеристиками, особини незмінно набувають рис адаптації до нього (наприклад, у результаті аклімації). Як відомо, існує тісний зв'язок між онтогенезом і процесами гаметогенезу [19-22].

Так, зміни умов існування особин (плідників) незмінно позначаються на гаметогенезі, і, навпаки, зміна умов перебігу гаметогенезу призводить до зміни онтогенезу в цілому.

Ґрунтуючись на цьому, використовують воду з місць природного нересту з природним же значенням рН. Значення рН такої води протягом доби і всієї протяжності становить 8,45-8,50 од.

Таким чином розвиток ікри окуня в гідріон-режимах зі сталим природним значенням фактору (8,5 од.) і за коливань рН з різною амплітудою (гідріон-режими 8,0-9,0, 7,0-9,0 і 6,0-9,0 од.). В астатичних умовах рН темп розвитку може як зростати, так і знижуватися залежно від вираженості коливань [22-28].

Коливання з невеликою амплітудою достовірно сприяють прискоренню розвитку. За осциляції фактору від 7,0 до 9,0 од. темп розвитку приблизно відповідає в контролі (табл. 3.8).

Вживаність у режимах змінної рН і в контролі висока, лише в разі максимальних коливань фактору дещо нижча. Аномальні ембріони трапляються рідко, а серед тих, що трапляються, звичайними були водянки перикарда та викривлення осьових структур [1-4].

Таблиця 3.8 – Показники розвитку перед личинок окуня після завершення ембріонального періоду в умовах статичного та змінних гідріон-режимів

Гідріонрежим, од	Час початку вилуплення від запліднення		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	С _y , %		
8,5	299,8±3,4	2,0	97	1
8,0-9,0	279,4±2,1	1,3	97	0
7,0-9,0	304,1±2,5	1,4	98	0
6,0-9,0	318,4±2,5	1,4	94	2

Гідріон-режим 6,0-9,0 призводить до деякого гальмування розвитку ($p < 0,05$). Згідно зі значеннями коефіцієнта варіації, вилуплення ембріонів у

всіх змінних режимах відбувається більш дружно, ніж в умовах статичного контролю [8].

Таким чином, в ембріогенезі окуня відмінності між режимами статичної і змінної концентрації іонів водню головним чином зводяться до різниці в темпах розвитку.

Як наведено з таблиці 3.9, на зовнішнє живлення особини за невеликих коливань рН (8,0-9,0 од.) переходять раніше. Значніші відхилення фактору від стаціонарного значення прискоренню розвитку не сприяють, а за розмаху коливань рН, що дорівнює 3 од., відзначено навіть гальмування темпу розвитку порівняно з контрольним режимом [3-6].

Таблиця 3.9 – Показники розвитку окуня в постембріогенезі при утриманні в постійних і змінних умовах рН на стадії початку активного живлення

Гідріонрежим, од	Час початку вилуплення від запліднення		Довжина передличинки		Вживання, %	Кількість аномальних ембріонів, %
	год	C _v , %	мм	C _v , %		
8,5	435,3±4,2	1,7	6,89±0,03	1,9	73	1
8,0-9,0	405,7±3,9	1,7	7,12±0,03	1,9	83	0
7,0-9,0	430,6±4,1	1,6	7,06±0,04	2,3	79	0
6,0-9,0	458,4±4,5	1,7	6,84±0,04	2,6	78	3

При цьому невеликі періодичні коливання рН сприяють зростанню швидкості розвитку порівняно зі статичним контрольним режимом [2-6].

У постембріогенезі окуня запаси жовтка поступово вичерпуються і передличинки починають житись вже через 3-6 діб після вилуплення

залежно від температури, маючи при цьому ще деякі ресурси для лецитотрофного забезпечення життєдіяльності [8].

Початок активного живлення в окуня відбувається за довжини тіла близько 7 мм. Коефіцієнт варіації довжини тіла в усіх режимах набуває невисоких значень, але найменшим за невеликих коливань і статичного значення рН.

Ембріонально-личинковий розвиток окуня при коливаннях рН не більше ніж на 2 од. протікає з кращими результатами, ніж у статичному контролі (8,5 од.). Такі змінні режими сприяють кращому зростанню при вищій виживаності та часто супроводжуються прискоренням розвитку [32].

Під впливом періодичних коливань рН невеликої амплітуди відбувається прискорення росту і розвитку на тлі високої виживаності. За великих амплітуд коливань фактору, як правило, стимулюючий ефект менш виражений або він зникає зовсім. Коливання рН зі ще більш значними амплітудами часто пригнічують розвиток і призводять до підвищеної загибелі особин [33]. Ступінь прояву стимулювального ефекту в змінних режимах залежить від діапазону коливань фактору. У тому разі, якщо величина коливань чинника менша або більша за встановлену оптимальну, вираженість стимулювального ефекту стає меншою або часто такий ефект зникає зовсім. Ще більш значний інтервал коливань чинників чинить на розвиток негативний вплив [8-12]. Оптимізація ембріонально-личинкового розвитку риб в астатичних умовах є неспецифічною реакцією організму, яка не залежить від природи чинника, і проявляється у досліджених видів риб на різних етапах онтогенезу.

При створенні оптимальних умов для розвитку риб необхідно обов'язково встановлювати оптимальну динаміку фактору, а не тільки стаціонарні оптимальні значення [2-8]. Для раннього онтогенезу риб оптимум полягає в забезпеченні для організму, що розвивається, коливальних умов.

ВИСНОВКИ

Вплив коливань температури на ранній розвиток риб становить, що невеликі періодичні коливання фактору сприятливо впливають на їхній ембріонально-личинковий розвиток. У найкращих змінних терморегімах спостерігається прискорення росту і розвитку, підвищується виживаність ембріонів і передличинок, відзначається найбільш швидкий ріст і розвиток. Утім, слід додати, що дія коливань температури багато в чому визначається амплітудою її періодичних змін.

Так, стимулювальний ефект, надає головним чином, коливання з невеликою амплітудою. За більш значних амплітуд зміни фактору вираженість такого ефекту менша або ефект зовсім відсутній. А коливання з іще більшим інтервалом (як правило, такі, що значно перевершують природні коливання фактору на нерестовищах) - пригнічують розвиток і ріст, призводячи до збільшення смертності серед ембріонів і передличинок.

За невеликого осолоніння середовища порівняно з прісною водою значно прискорюється темп ембріонально-личинкового розвитку видів, зростає виживаність і довжина тіла передличинок.

Таке поліпшення показників у статичних умовах солоності може бути пов'язане, наприклад, з полегшенням осмотичної та іонної регуляції, втім, як зазначалося вище, це питання досі має багато в чому дискусійний характер.

У деяких коливальних режимах солоності спостерігаються ще більш виражений ефект оптимізації ембріонально-личинкового розвитку, що виражається у збільшенні розмірів передличинок, їхньої виживаності та швидкості розвитку. Ці ефекти можуть бути пов'язані з виникненням реакції на кшталт загального адаптаційного синдрому, стресу, що призводить до оптимізації енергетики організму і виникнення проявів надлишкового анаболізму. Утім, не всі коливальні режими солоності впливають на розвиток сприятливо. Деякі коливання солоності стимулюють розвиток, однак за

інших коливальних галорежимів з великими амплітудами оптимізуючий ефект має меншу вираженість або не спостерігається зовсім. Більш значні зміни фактору часто пригнічують розвиток і ріст, призводячи до значної загибелі серед ембріонів і передличинок.

Невеликі періодичні коливання температури, солоності та рН позитивно впливають на ембріонально-личинковий розвиток видів риби. У найкращих змінних (астатичних оптимальних) режимах кожного з розглянутих чинників спостерігається прискорення ембріонально-личинкового розвитку риби, збільшення лінійних розмірів, знижується варіабельність розглянутих показників і смертність порівняно з константними оптимальними значеннями відповідного чинника.

Під впливом періодичних коливань рН невеликої амплітуди відбувається прискорення росту і розвитку на тлі високої виживаності. За великих амплітуд коливань фактору, як правило, стимулюючий ефект менш виражений або він зникає зовсім. Коливання рН зі ще більш значними амплітудами часто пригнічують розвиток і призводять до підвищеної загибелі особин. Ступінь прояву стимулювального ефекту в змінних режимах залежить від діапазону коливань фактору. У тому разі, якщо величина коливань чинника менша або більша за встановлену оптимальну, вираженість стимулювального ефекту стає меншою або часто такий ефект зникає зовсім. Ще більш значний інтервал коливань чинників чинить на розвиток негативний вплив. Оптимізація ембріонально-личинкового розвитку риби в астатичних умовах є неспецифічною реакцією організму, яка не залежить від природи чинника, і проявляється у досліджених видів риби на різних етапах онтогенезу.

При створенні оптимальних умов для розвитку риби необхідно обов'язково встановлювати оптимальну динаміку фактору, а не тільки стаціонарні оптимальні значення. Для раннього онтогенезу риби оптимум полягає в забезпеченні для організму, що розвивається, коливальних умов.

ПЕРЕЛІК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ПОСИЛАНЬ

1. Євтушенко М. Ю. Екологічна фізіологія та біохімія гідробіонтів: навчальний посібник. Київ: Видавничий центр НАУ. 2015. 118 с.
2. Водяніцький О.М., Гриневич Н.Є., Хом'як О.А., Присяжнюк Н.М. Вплив фізичних показників води на кількість мікроядер у клітинах ембріонів хижих видів риб. *Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва: збірник наукових праць*. Біла Церква. 2020. Вип. 1 (156). С. 142-149.
3. Дудник С. В., Євтушенко М. Ю. Водна токсикологія: основні теоретичні положення та їхнє практичне застосування: монографія. Київ: Вид-во Українського фітосоціологічного центру. 2013. 297 с.
4. Гринжевський М.В., Шерман І.І., Грициняк І.І., Василець С.В., Третяк О.М., Томіленко В.Г. Організація селекційно-племінної роботи в рибництві. Київ: «Рибка моя». 2016. 352 с.
5. Шерман І.М., Євтушенко М.Ю. Теоретичні основи рибництва: підручник. Київ: Фітосоціоцентр, 2012. 484 с.
6. Андрющенко А.І., Алімова С.І. Ставове рибництво: підручник. Київ: Видавничий центр НАУ. 2018. 636 с.
7. Кононенко Р. В., Шевченко П. Г., Кондратюк В. М., Кононенко І. С. Інтенсивні технології в аквакультурі: навчальний посібник. Київ, 2016. 410 с.
8. Водяніцький О.М., Потрохов О.С., Зіньковський О.Г. Вплив коливань температурного режиму водойми на ембріональний розвиток білого товстолобика. *Рибогосподарська наука України*. 2015. Вип. 1. С. 96-107.
9. Водяніцький О.М., Прімачов М.Т., Гриневич Н.Є. Вплив температурного та кисневого режимів водного середовища на виживаність та розвиток коропових риб. *Науковий вісник НУБіП*

- України. Серія: Біологія, біотехнологія, екологія. 2016. Вип. 234. С. 70-78.
10. Водяніцький О.М., Потрохов О.С., Зіньковський О.Г., Худіяш Ю.М. Вплив коливань температурного та кисневого режимів водойми на вміст білків та глікогену в ембріонах корошових риб. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол.* 2016. Вип. 3-4 (67). С. 48-55.
 11. Водяніцький О.М., Потрохов О.С., Зіньковський О.Г., Причепа М.В. Зміна активності Na^+/K^+ -АТФази в ембріонах корошових риб за дії різного температурного та кисневого режиму водойм. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна.* 2017. Вип. 75. С. 14–22.
 12. Водяніцький О.М., Потрохов О.С., Гриневич Н.Є. Зміна активності ферментів енергетичного обміну ембріонів коропа за дії абіотичних чинників 5 водного середовища. *Технологія виробництва і переробки продукції тваринництва. БНАУ.* 2016. Вип. 1. С. 9–16.
 13. Щербак В.І. Інтегроване управління водними ресурсами: навчальний посібник. Київ, 2015. 379 с.
 14. Трофимчук А.М. Розвиток органічної аквакультури в Європі. Аграрна освіта та наука: досягнення, роль, фактори росту: матеріали міжнародної науково-практичної конференції. *Інноваційні технології в агрономії, агрохімії та екології.* II Міжнар. наук. конф., 27-28 вересня 2018 р. Біла Церква, 2018. С. 12–14.
 15. Чемерис В.А., Душка В.І., Максим В.Л. Стан та перспективи розвитку аквакультури в Україні. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького. Економічні науки.* 2016. Т. 18. № 2. С. 169–175.
 16. Боярин М.В, Нетробчук І. М. Основи гідроекології: теорія й практика: навч. пос. Луцьк: Вежа-Друк. 2016. 364 с.
 17. Трушева С.С. Гідробіологія: конспект лекцій. Рівне: РВЦ Нац. ун-ту водного господарства та природокористування. 2005. 70 с.

18. Уваєва О. І., Коцюба І. Г. Гідробіологія: навч. пос. Житомир: Державний університет «Житомирська політехніка». 2020. 196 с.
19. Бурлака В. А., Меленівський О. М. Динаміка затрат корму при вирощуванні цьоголіток коропа. *Науково–технічний бюлетень Науково–дослідного центру біобезпеки та екологічного контролю ресурсів АПК Дніпропетровського державного аграрно–економічного університету*. 2016. Вип. 4 (1). С. 56-60.
20. Вербельчук С. П., Вербельчук Т. В., Максименк О. Г. Розробка технології вирощування товарної риби в умовах орендних ставів. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія «Тваринництво»*. 2014. Вип. 2/2 (25). С. 34-38
21. Глєбова Ю. А., Шкарупа О. В. Розвиток реформ у рибній галузі України. *Рибогосподарська наука України*. 2017. Вип.4. С. 7-18.
22. Данильчук Г. А. Вплив технологічних параметрів на рибогосподарські показники цьоголіток. *Рибогосподарська наука України*. 2019. Вип. 2. С. 70–73.
23. Крушельницька О.В., Лобойко Ю.В., Пукало П.Я., Кравець С.І. Навчально – методичний посібник «Санітарно–гігієнічні дослідження води, ґрунту та корму для риб». Львів. 2020. 44 с.
24. Шекк, П. В. Вплив абіотичних і біотичних чинників на ранній онтогенез кефалевих і камбалових риб при штучному відтворенні. *Вісник Національного університету водного господарства та природокористування. Сер.: Сільськогосподарські науки*. 2014. Вип. 2. С. 170-182.
25. Marshall B. Aquaculture and fish farming. New York: Library Press. 2017. 233 p.
26. Palomares M.L. Fishery biomass trends of exploited fish populations in marine ecoregions, climatic zones and ocean basins. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2020, Vol. 243. P.222-240

27. Pretty J. N. Environmental costs of freshwater eutrophication in England and Wales. *Environmental Science & Technology*. 2018. Vol. 37. P. 201-208.
28. Rytwinski T., Taylor J.J., Donaldson L.A., Britton J.R., Browne D. R. The effectiveness of non-native fish removal techniques in freshwater ecosystems: A systematic review. *Environmental Reviews*. 2018. Vol. 27 (1). P. 71–94.
29. Sievers M., Brown C. J., Tulloch V. J. D., Pearson R. M., Haig J.A. The Role of Vegetated Coastal Wetlands for Marine Megafauna Conservation. *Trends in Ecology & Evolution*. 2019. Vol. 34 (9). P. 807–817.
30. Stokol V. Transboundary rivers of Ukraine: perspectives for sustainable development and clean water. *Journal of Integrative Environmental Sciences*. 2021. Vol. 18. P. 67–87.
31. Triple Threat. How disease, climate risks, and unsafe water, sanitation and hygiene create a deadly combination for children. New York: United Nations Children’s Fund (UNICEF). 2023.
32. Yancey P. H., Geringer M. E., Drazen J. C., Rowden A. A., Jamieson A. Marine fish may be biochemically constrained from inhabiting the deepest ocean depths. *PNAS*. 2014. Vol. 111 (12). P. 4461–4465.
33. Janauer G.A. Aquatic Vegetation in River Flood plains: Climate Change Effects, River Restoration and Eco-Hydrology Aspects. *Climate Change. Inferences from Paleoclimate and Regional Aspects*. New York: Springer. 2012. P. 149-156.
34. Yoshiaki Y., Akihiro O., Noriyuki H. Effect of water temperature on embryonic development and hatching time of the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Aquaculture*. 2012. Vol. 17. P.100-105.
35. Cheung W., Sarmiento J., Dunne J. Shrinking of fishes exacerbates impacts of global ocean changes on marine ecosystems. *Nature Clim Change*. 2013. Vol. 3. P. 254-258.
36. Barange M., Bahri T., Beveridge M., Cochrane K.L., Poulain, F. Impacts of climate change on fisheries and aquaculture: synthesis of current knowledge,

- adaptation and mitigation options. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper*. 2018. No. 627. Rome. FAO. 628 p.
37. Chiaramonte L., Munson D., Trushenski J. Climate Change and Considerations for Fish Health and Fish Health Professionals. *Fisheries*. 2018. Vol. 41(7). P. 396- 399/
38. Rud Yu.P., Matvienko N.M., Buchatski L.P. Characterisation of a newly isolated SVCV strain in Ukraine. *Biologija*. 2019. Vol. 65 (3). P. 165-173.
39. Rud Yu., Maistrenko M., Buchatsky L. Characterization of an infectious pancreatic necrosis virus from rainbow trout fry (*Onchorhynchus mykiss*) in West Ukraine. *Virologica Sinica*. 2015. Vol. 30 (3). P. 231-233.
40. Kumar V., Roy S., Barman D. and Kumar A. Immunoserological and molecular techniques used in fish disease diagnosis: A mini review. *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*. 2014. Vol. 1(3). P. 111-117.