

УДК 591.3:597.55.2 (574.2:577.151)

ВОДЯНИЦЬКИЙ О. М., аспірант
fishfarmeralex@ukr.net

ПОТРОХОВ О. С., д-р біол. наук
Інститут гідробіології НАН України
alport@bigmir.net

ГРИНЕВИЧ Н. Є., канд. вет. наук
Білоцерківський національний аграрний університет
gnatbc@mail.ru

ЗМІНА АКТИВНОСТІ ФЕРМЕНТІВ ЕНЕРГЕТИЧНОГО ОБМІНУ ЕМБРІОНІВ КОРОПА ЗА ДІЇ АБІОТИЧНИХ ЧИННИКІВ ВОДНОГО СЕРЕДОВИЩА

Досліджено вплив коливань температури та вмісту розчиненого кисню у природних водоймах на проходження ембріонального розвитку коропа та вивчено захисні реакції ембріонів риб на зміни чинників навколишнього середовища, враховуючи фізіолого-біохімічні показники ембріонів риб за дії абіотичних чинників водного середовища. Проведено аналіз залежності між показниками енергетичного обміну ембріонів коропа та температурою води і вмістом розчиненого кисню, що дозволяє визначити оптимальні межі цих чинників для нормального розвитку ембріонів. Встановлено, що оптимальні межі температури води для проходження розвитку коропа можна визначити за показниками активності ключових ферментів енергетичного обміну, а саме лактатдегідрогенази та сукцинатдегідрогенази.

Ключові слова: короп, ембріональний розвиток, температура води, вміст розчиненого кисню, активність сукцинатдегідрогенази та лактатдегідрогенази, стрес, адаптація.

Постановка проблеми. Здатність риб жити в певному температурному інтервалі є еволюційно сформованою адаптацією до температурного режиму оточуючого середовища тієї чи іншої групи риб. Проте поряд з адаптацією до певних термічних умов окремої водойми особливе значення має їх здатність протидіяти різким короточасним або тривалим змінам температури [1, 2, 3]. У зв'язку з цим проводять експериментальні дослідження стійкості риб до високих та низьких (граничних) температур, а також акламації риб до підвищених або знижених температур [4, 5, 6, 7].

Аналіз останніх досліджень та публікацій. Відповідно до класичного формулювання Сельє (1979, с. 27), «стрес – це неспецифічна відповідь організму на будь-яку пред'явлену йому вимогу». За сучасними уявленнями, в організмі риб стресори викликають неспецифічні відповіді, які допомагають рибі підтримати гомеостаз. Фізіологічні відповіді на стрес можуть бути поділені на первинні (ендокринні зміни в рівнях катехоламінів і кортикостероїдів) і вторинні (зміни, пов'язані з метаболізмом, гідромінеральним балансом тощо). Третинні зміни (або зміни на рівні цілого організму), наприклад, в швидкості росту, опорі хворобі та поведінці, можуть впливати з первинних і вторинних відповідей і можуть позначитись на виживаності. За слабого та нетривалого подразнення стрес-відповідь проходить у формі еустресу (фізіологічного стресу), що супроводжується мобілізацією енергетики клітин і організму в цілому, експресією певних генів, синтезом білків (в тому числі ферментів) і формуванням структурного сліду адаптації (Шилов, 1984; Хниченко, Сапронов, 2003; Черняєв, 2007). При цьому перебування організму в стані фізіологічного стресу потребує додаткової роботи (витрати на адаптацію), яка призводить до перебудови метаболізму і за рахунок гіперкомпенсації енергетичних витрат зміщує його у бік анаболізму. Це, в свою чергу, приводить до підвищення стійкості організму до дії несприятливих чинників, прискорення росту та розвитку (Бауер, 1935; Аршавский, 1982; Запрудновим 2001, 2003). Саме цими явищами, напевно, і обумовлений позитивний ефект періодичних коливань факторів невеликої амплітуди на ембріональний розвиток риб. За дії на організмі сильних або тривалих стресорів стрес-реакція проявляється у формі патологічного стресу (стадія виснаження за Г. Сельє). При цьому в результаті вичерпання енергетичних ресурсів і нездатності адаптивних систем адекватно реагувати на такі подразники, вони самі перетворюються на чинник патогенезу (Сельє, 1979; Шилов, 1984; Barton, 2002; Хниченко, Сапронов,

2003). Однак, розглядаючи стрес-реакції в ембріональний та ранній постембріональний періоди розвитку, необхідно враховувати специфіку цього етапу онтогенезу. Перш за все, слід зазначити, що на відміну від дорослих риб процеси морфогенезу і становлення функцій багатьох органів у зародків не завершені. Важливою особливістю ранніх етапів онтогенезу риб є регуляція гомеостазу, головним чином, на біохімічному рівні, ще без участі факторів контролю з боку ендокринної та нервової систем. Таким чином, в процесі ембріонального розвитку спостерігається поступове підключення до процесів регуляції нових механізмів і зміна ролі вже існуючих (Barton, 2002; Нечасв та ін., 2006; Черняєв, 2007) [12].

Активність ключових ферментів енергетичного обміну та метаболізму вуглеводів у риб за впливу різних факторів середовища дозволяє оцінити інтенсивність і напрямок шляхів аеробного і анаеробного синтезу АТФ, ступінь використання вуглеводів у енергетичному та пластичному обміні, виявити закономірності і механізми підтримки необхідного рівня метаболічного гомеостазу за несприятливого впливу [Мещерякова и др., 2004; Немова, 2005; Konradt, Braunbeck, 2001].

Найважливішим фактором, що визначає нормальне функціонування організму і його здатність адаптуватися до постійно змінних умов навколишнього середовища, є рівень енергетичного обміну. До числа можливих причин і механізмів загибелі риб від високих температур відносять трансформаційні зміни структури мембран, денатурацію білків і їх коагуляцію в результаті нагрівання, термічну інактивацію ферментів, недостатність кисню, а також відмінність у температурному коефіцієнті (Q_{10}) для взаємопов'язаних метаболічних реакцій і порушення водно-сольового балансу у риб (Голованов, Смирнов, 2004; Шмідт-Ниельсен, 1982). Водночас, фізіолого-біохімічні явища та процеси, які проходять безпосередньо в зоні сублетальних значень температур, зазвичай вище 30 °С, на межі життєдіяльності гідробіонтів, багато в чому залишаються маловивченими (Голованова, 2007; Голосу Ванів та ін., 2002, 2005) [13]. Клітини нормальної здорової тканини покривають свої енергетичні потреби, перш за все, в процесі дихання і пов'язаних з ним процесах кисневого фосфорилування і лише незначна частина енергії утворюється в процесі фосфорилування, яке відбувається під час гліколізу. Збільшення активності лактатдегідрогенази може свідчити про посилення гліколізу і відповідно накопичення його продукту – молочної кислоти. В результаті зміщення реакції в сторону продукту, відбувається зменшення піровиноградної кислоти, яка в подальшому могла б вступити в цикл трикарбонових кислот. Зміна співвідношення СДГ/ЛДГ в бік збільшення лактатдегідрогеназної і зменшення сукцинатдегідрогеназної активності свідчить про витіснення окисно-відновних процесів анаеробними [11].

Мета і завдання досліджень. Завданням досліджень було дослідити захисні реакції ембріонів риб на зміни чинників навколишнього середовища та вивчити фізіолого-біохімічні показники ембріонів риб за дії абіотичних чинників водного середовища. Метою роботи було встановлення залежності між показниками енергетичного обміну ембріонів коропа та температурою води і вмістом розчиненого кисню, що дозволяє визначити оптимальні межі цих чинників для нормального розвитку ембріонів.

Матеріал і методика досліджень. Дослідження проводили на Білоцерківській експериментальній гідробіологічній станції Інституту гідробіології НАН України.

Біологічним матеріалом досліджень була ікра коропа на різних стадіях ембріонального розвитку. Нами були обрані водойми, які характеризуються різними температурними та кисневими режимами. Це особливо важливо, оскільки завдяки кліматичним змінам саме ці показники будуть найбільш мінливими. Температуру води вимірювали ртутним термометром протягом доби о 4, 12 та 20 год і в міру проходження ембріональних стадій розвитку дослідних видів риб. Вміст розчиненого кисню визначали о четвертій годині ранку методом Вінклера [8]. Активність лактатдегідрогенази визначали за допомогою стандартного набору реагентів «ЛДГ» (Філісіт-Діагностика, Україна). Активність сукцинатдегідрогенази – за Вексею [14].

Отримані дані оброблені статистично за допомогою програми Statistica 5.5, Epa probit analysis program used for calculating LC/EC values (Version 1.5).

Дослідження проводили протягом травня, в той час коли відбувається нерест коропа у природних водоймах. Штучно запліднену ікру коропа розміщували у сітчастих контейнерах у водоймі з метою максимального наближення до умов природного нерестовища.

Усі дослідні водойми наповнювали водою з р. Рось. Ця вода характеризується наступними гідрохімічними показниками: O_2 – 8,4–9,7 мг/дм³; рН – 8,3; твердість – 6,1 мг-екв./дм³; Ca^{2+} – 3,3 мг-екв./дм³, 66,13 мг Ca^{2+} /дм³; Mg^{2+} – 2,8 мг-екв./дм³, 34,02 мг Mg^{2+} /дм³; Cl^- – 0,85 мг-екв./дм³, 30,13 мг Cl^- /дм³; NH_4^+ – 0,277 мг N/дм³; NO_2^- – 0,006 мг N/дм³; NO_3^- – 0,080 мг N/дм³; PO_4^{3-} – 0,062 мг P/дм³; ПО – 8,0 мг O/дм³; БО – 18,48 мг O/дм³.

Результати досліджень та їх обговорення. Відомо, що температурний чинник регулює метаболізм, формоутворення, темп індивідуального розвитку, визначає тривалість етапів в ембріогенезі риб [9]. Процеси метаболізму у риб відбуваються в специфічних температурних межах та специфічному оптимумі для кожного виду. Кращі результати інкубації ікри виходять тоді, коли в першій половині ембріогенезу діють низькі температури, а в другій половині – підвищені, але не виходячи за межі оптимальних. Низькі температури оптимальної зони сприяють збільшенню росту зародків риб, а підвищені дещо знижують процеси росту, але прискорюють розвиток зародка. Відмічено, що з підвищенням температури води раніше настає пульсація серця зародка. Підвищення температури, особливо під час формування залоз вилуплення, обумовлює вихід ембріонів з оболонок на більш ранніх стадіях розвитку [10].

За період проведення досліджень температурний режим водойм був у наступних межах: min – 18,7 °С, max – 32,6 °С, вміст розчиненого кисню на 4-у год ранку: min – 4,2 мг/дм³, max – 8,6 мг/дм³. Середньодобова температура води відрізнялася між водоймами на 0,5–0,8 °С. При чому в ранкові години різниця за температурою збільшувалася до 1,0–1,2 °С.

Рівень активності сукцинатдегідрогенази свідчить про ступінь необхідного енергозабезпечення перебігу метаболічних процесів залежно від стадії розвитку ікри та екологічних умов.

Як показали наші дослідження, особливий вплив на зміни активності СДГ має температура зовнішнього середовища (рис. 1). Із підвищенням температури активність ферменту СДГ зростала на всіх стадіях ембріонального розвитку до певної межі (21,5–24,4 °С). Починаючи з 25 °С активність ферменту різко падала, що пояснюється погіршенням кисневого режиму та виходом за межі оптимальних температур в оточуючому середовищі. При цьому витрачається значна кількість запасних енергоємних речовин, що може негативно позначитися на фізіологічному стані ембріонів та суттєво знизити ефективність нересту риб у разі перевищення норми за температурою води для кожного окремого виду риб.

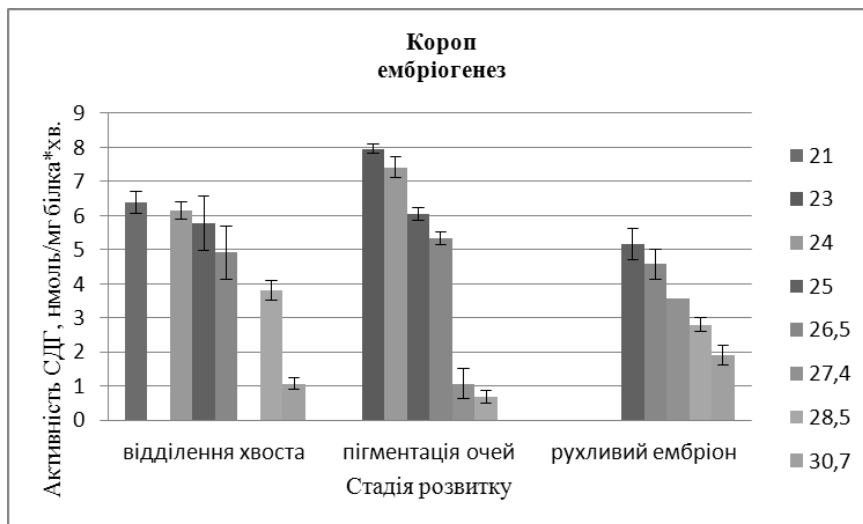


Рис. 1. Активність сукцинатдегідрогенази на різних стадіях ембріогенезу коропа.

На стадії ембріонального розвитку – відділення хвоста (рис. 2), за температури води 30,7 °С, активність СДГ в 2 рази менша, ніж на стадії рухливого ембріону (перед викльовом) за аналогічної температури (рис. 3). Це може свідчити про кращу насиченість води киснем, оскільки викльов відбувався в денні години. Також, причиною може бути посилення обміну речовин в процесі органогенезу на тлі зміни температурного режиму.

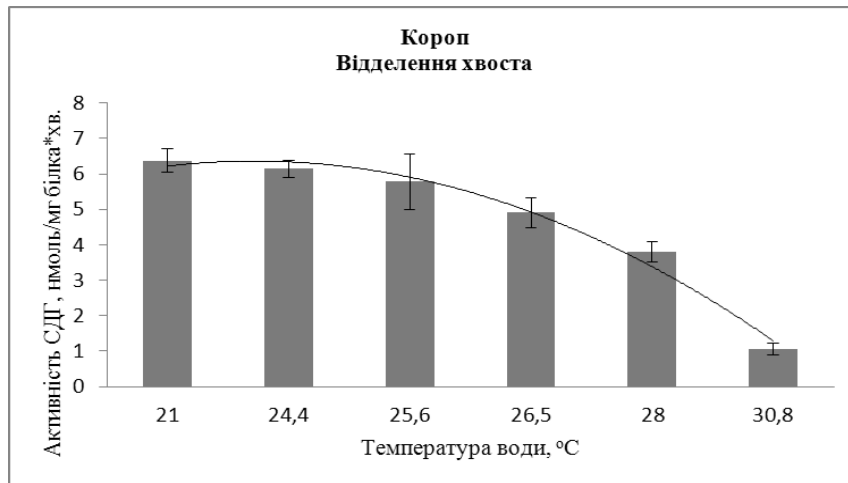


Рис. 2. Активність сукцинатдегідрогенази ембріонів коропа на стадії відділення хвостового стебла.

За активністю ЛДГ у ембріональних тканинах можна судити про погіршення кисневих умов у водоймі. Так, в оптимальних межах екологічних умов активність ферменту завжди нижча, ніж за підвищеної температури водного середовища та дефіциту кисню (рис. 4). Стадії розвитку, які супроводжувалися нічним зниженням рівня кисню у воді, характеризувалися загальним підвищенням активності ЛДГ в ікрі коропа, навіть, якщо температура оточуючого середовища була в межах оптимуму. З підвищенням температури води, яке супроводжувалося зниженням вмісту розчиненого кисню у воді, на ембріональних стадіях активно застосовується гліколіз.

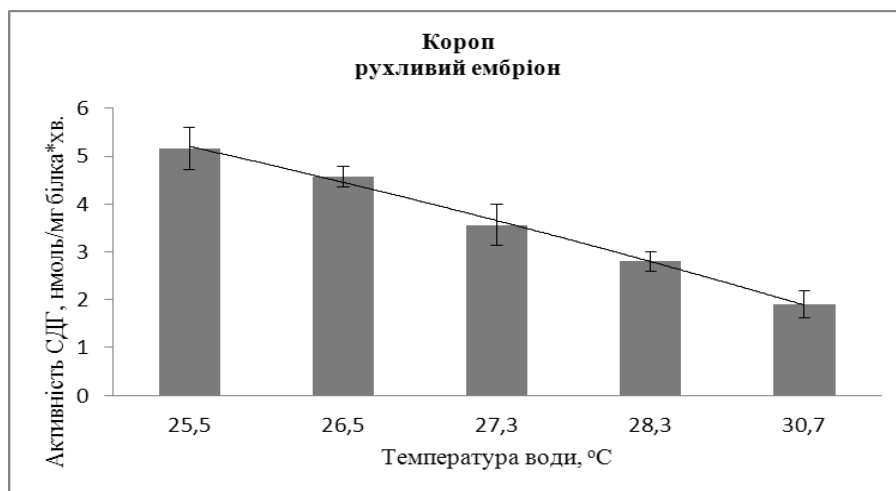


Рис. 3. Активність сукцинатдегідрогенази в ембріонах коропа на стадії рухливого ембріону.

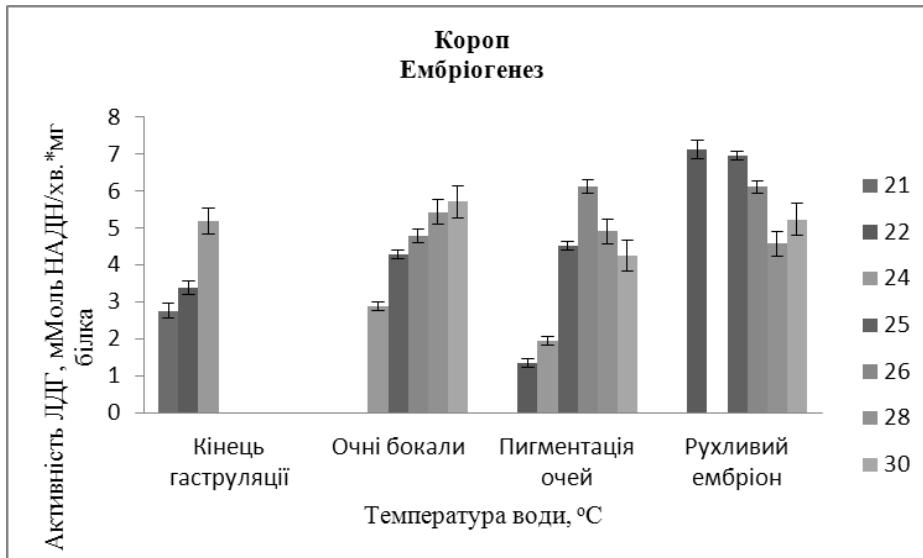


Рис. 4. Активність лактатдегідрогенази на різних стадіях ембріогенезу коропа.

На стадії рухливого ембріону (перед викльовом) активність ЛДГ різко збільшується (рис. 5), проте активність сукцинатдегідрогенази різко падає (рис. 3). Можна стверджувати, що ембріони активно спрямовують енергетичний обмін з аеробного на анаеробний. Проте ефективність анаеробного шляху в рази менша за аеробний. Тому це може суттєво позначитись на життєздатності личинок в майбутньому, зокрема через збільшення чисельності аномально розвинених організмів, що може суттєво вплинути на продуктивність природних нерестовищ.

Нами відмічена істотна різниця за довжиною та масою передличинок з досліджених водойм. Так, за найвищого температурного режиму середня довжина передличинок була 7,4 мм, а маса 1,1 мг. Для цих личинок характерним є більш швидке проходження ембріональних стадій розвитку. За найбільш низької температури довжина передличинок досягала 9,4 мм, а маса 1,3 мг. Безперечно такі суттєві відмінності між личинками не можуть не позначитися на їх життєздатності на наступних стадіях розвитку.

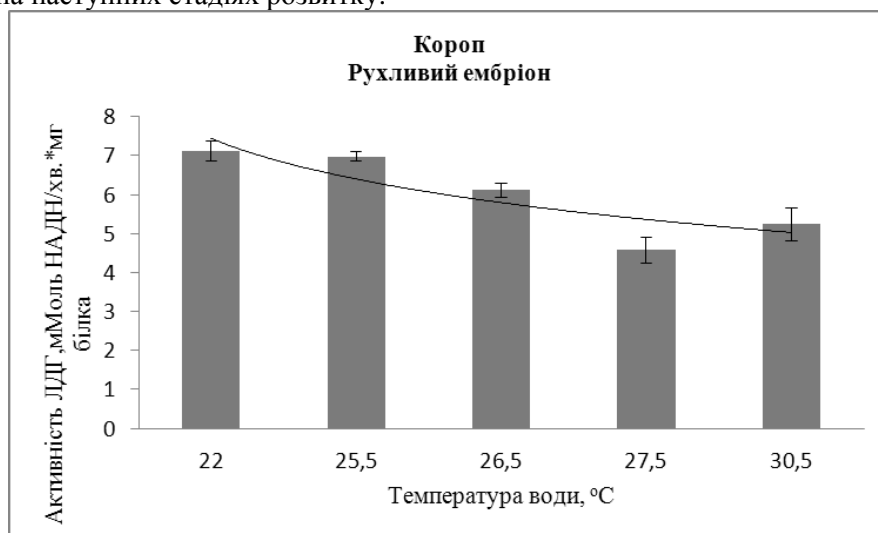


Рис. 5. Активність лактатдегідрогенази в ембріонах коропа на стадії рухливого ембріону.

Висновки і перспективи подальших досліджень. 1. Отримані результати дозволяють стверджувати, що за показниками активності лактатдегідрогенази та сукцинатдегідрогенази

можна встановлювати рівні оптимальних та несприятливих чинників оточуючого середовища під час проходження ембріональних та личинкових стадій розвитку риби.

2. Стадії розвитку, які супроводжувалися нічним зниженням рівня кисню у воді, характеризувалися загальним підвищенням активності ЛДГ в ікрі коропа, навіть, якщо температура оточуючого середовища була в межах оптимуму. З підвищенням температури води, яке супроводжувалося зниженням вмісту розчиненого кисню у воді, на ембріональних стадіях активно застосовується гліколіз.

3. У разі надлишкового за кліматичною нормою, особливо в період їх нересту, перегріву води може суттєво знижуватися ефективність відтворення риби. Останнім часом саме це відбувається у водоймах України, коли після прохолодної весни протягом березня та квітня у травні-червні починається значне зростання температури повітря і води, яке перевищує існуючу кліматичну норму. Саме в цей період відбувається нерест переважної кількості промислово цінних видів риби.

4. Активне використання ембріонами коропа гліколізу зумовлює затримку проходження ембріональних стадій розвитку, змінює масо-розмірні характеристики личинок, знижує ефективність відтворення риби.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Ontogenetic effects of diet during early development on growth performance, myosin mRNA expression and metabolic enzyme activity in Atlantic cod juveniles reared at different salinities / R.M. Koedijk, N.R. Le François, P.U. Blier [et al.] // *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* – 2010. – Vol. 156. – P. 102–109.
2. Hochachka P.W. *Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution* / P.W. Hochachka, G.N. Somero. – Oxford: Oxford University Press, 2002. – 356 p.
3. Relation between growth rate and metabolic organization of white muscle, liver and digestive tract in cod, *Gadus morhua* / D. Pelletier, J.D. Dutil, P. Blier, H. Guderley // *J. Comp. Physiol.* – 1994. – Vol. 164. – P. 179–190.
4. Richards J.G. *Metabolic and Molecular Responses of Fish to Hypoxia* / J.G. Richards // *Fish Physiology*. Vol. 27. *Hypoxia* / Ed. by J.G. Richards, A.P. Farrell, C.J. Brauner. – San Diego: Elsevier, 2009. – P. 443–485.
5. Norton S.E. Allometric scaling of maximal enzyme activities in the axial musculature of striped bass, *Morone saxatilis* (Walbaum) / S.E. Norton, Z.A. Eppley, B.D. Sidell // *Physiol. Biochem. Zool.* – 2000. – Vol. 73. – P. 819–828.
6. Lemly A.D. Winter stress syndrome: an important consideration for hazard assessment of aquatic pollutants / A.D. Lemly // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* – 1996. – Vol. 34 (3). – P. 223–227.
7. Storey K.B. Facultative metabolic rate depression: molecular regulation and biochemical adaptation in anaerobiosis, hibernation, and estivation / K.B. Storey, J.M. Storey // *Q. Rev. Biol.* – 1990. – Vol. 65. – P. 145–174.
8. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В.Д. Романенко. – К., 2006. – С. 248–251.
9. Physiological correlates of seasonal growth patterns in lake trout *Salvelinus namaycush* / Y.E. Morbey, P. Couture, P. Busby, B.J. Shuter // *Journal of Fish Biology*. – 2010. – Vol. 77. – P. 2298–2314.
10. Moyes C.D. Scaling of muscle metabolic enzymes: an historical perspective / C.D. Moyes, C.E. Genge // *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* – 2010. – Vol. 156. – P. 344–350.
11. Абросимова Н.А. Активность дегидрогеназ в процессе развития тимпани у молоди стерляди *Acipenser ruthenus* L. / Н.А. Абросимова, К.С. Абросимова // Юг России: экология, развитие. – 2012. – № 1. – С. 59–63.
12. Лукиянов С.В. Влияние колебаний абиотических факторов (рН, соленость, температура) на рыб в эмбрионально-личиночный период развития / С.В. Лукиянов. – Саранск, 2010. – 145 с.
13. Голованов В.К. Физиолого-биохимические аспекты адаптаций рыб в зоне сублетальных высоких температур / В.К. Голованов, Г.М. Чуйко, В.А. Подгорная // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: материалы III Междунар. конф. с элементами школы для молодых ученых, аспирантов и студентов, 22–26 июня 2010 г. – Петрозаводск: Карел. науч. центр, 2010. – С. 32–34.
14. Асатиани В.С. Новые методы биохимической фотометрии / В.С. Асатиани. – М.: Наука, 1965. – 544 с.

REFERENCES

1. Ontogenetic effects of diet during early development on growth performance, myosin mRNA expression and metabolic enzyme activity in Atlantic cod juveniles reared at different salinities / R.M. Koedijk, N.R. Le François, P.U. Blier [et al.] // *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* – 2010. – Vol. 156. – P. 102–109.
2. Hochachka P.W. *Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution* / P.W. Hochachka, G.N. Somero. – Oxford: Oxford University Press, 2002. – 356 p.
3. Relation between growth rate and metabolic organization of white muscle, liver and digestive tract in cod, *Gadus morhua* / D. Pelletier, J.D. Dutil, P. Blier, H. Guderley // *J. Comp. Physiol.* – 1994. – Vol. 164. – P. 179–190.
4. Richards J.G. *Metabolic and Molecular Responses of Fish to Hypoxia* / J.G. Richards // *Fish Physiology*. Vol. 27. *Hypoxia* / Ed. by J.G. Richards, A.P. Farrell, C.J. Brauner. – San Diego: Elsevier, 2009. – P. 443–485.
5. Norton S.E. Allometric scaling of maximal enzyme activities in the axial musculature of striped bass, *Morone saxatilis* (Walbaum) / S.E. Norton, Z.A. Eppley, B.D. Sidell // *Physiol. Biochem. Zool.* – 2000. – Vol. 73. – P. 819–828.
6. Lemly A.D. Winter stress syndrome: an important consideration for hazard assessment of aquatic pollutants / A.D. Lemly // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* – 1996. – Vol. 34 (3). – P. 223–227.

7. Storey K.B. Facultative metabolic rate depression: molecular regulation and biochemical adaptation in anaerobiosis, hibernation, and estivation / K.B. Storey, J.M. Storey // *Q. Rev. Biol.* – 1990. – Vol. 65. – P. 145–174.
8. Metody gidroekologichnyh doslidzhen' poverhnevnyh vod / Za red. V.D. Romanenko. – K., 2006. – S. 248–251.
9. Physiological correlates of seasonal growth patterns in lake trout *Salvelinus namaycush* / Y.E. Morbey, P. Couture, P. Busby, B.J. Shuter // *Journal of Fish Biology.* – 2010. – Vol. 77. – P. 2298–2314.
10. Moyes C.D. Scaling of muscle metabolic enzymes: an historical perspective / C.D. Moyes, C.E. Genge // *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* – 2010. – Vol. 156. – P. 344–350.
11. Abrosimova N.A. Aktivnost' degidrogenaz v processe razvitija timpanii u molodi sterljadi *Acipenser Ruthenus L.* / N.A. Abrosimova, K.S. Abrosimova // *Jug Rossii: jekologija, razvitie.* – 2012. – № 1. – S. 59–63.
12. Lukijanov S.V. Vlijanie kolebanij abioticheskikh faktorov (pH, solenost', temperatura) na ryb v jembrional'no-lichinchnyj period razvitija / S.V. Lukijanov. – Saransk, 2010. – 145 s.
13. Golovanov V.K. Fiziologo-biohimicheskie aspekty adaptacij ryb v zone subletal'nyh vysokih temperatur / V.K. Golovanov, G.M. Chujko, V.A. Podgornaja // *Sovremennye problemy fiziologii i biohimii vodnyh organizmov: materialy III Mezhdunar. konf. s jelementami shkoly dlja molodyh uchenyh, aspirantov i studentov, 22–26 ijunja 2010 g.* – Petrozavodsk: Karel. nauch. centr, 2010. – S. 32–34.
14. Asatiani V.S. Novye metody biohimicheskoj fotometrii / V.S. Asatiani. – M.: Nauka, 1965. – 544 s.

Изменение активности ферментов энергетического обмена эмбрионов карпа под воздействием абиотических факторов водной среды

А. М. Водяницкий, А. С. Потрохов, Н. Е. Гриневич

Исследовано влияние колебаний температуры и содержания растворенного кислорода в природных водоемах на прохождение эмбрионального развития карпа и изучены защитные реакции эмбрионов рыб на изменения факторов окружающей среды, учитывая физиолого-биохимические показатели эмбрионов рыб при действии абиотических факторов водной среды. Проведен анализ зависимости между показателями энергетического обмена эмбрионов карпа и температурой воды и содержанием растворенного кислорода, что позволяет определить оптимальные границы этих факторов для нормального развития эмбрионов. Установлено, что оптимальные границы температуры воды для прохождения развития карпа можно определить по показателям активности ключевых ферментов энергетического обмена, а именно лактатдегидрогеназы и сукцинатдегидрогеназы.

Ключевые слова: карп, эмбриональное развитие, температура воды, содержание растворенного кислорода, активность сукцинатдегидрогеназы и лактатдегидрогеназы, стресс, адаптация.

Change of activity of enzymes of energy metabolism of carp's embryos at the actions of abiotic factors of water environment

O. Vodyanitskyi, O. Potrohov, N. Grynevych

It is investigated the effect of temperature fluctuations and content of soluble oxygen in natural waters on embryonic development of carp. It was found that the optimal water temperature limits for the development of carp can be defined in terms of the activity of key enzymes of energy metabolism, such as lactate dehydrogenase and succinate dehydrogenase.

According to the classical formulation Selye (1979, p. 27), "Stress is a nonspecific response to any request against it." According to modern concepts, stressors in the body of fish cause nonspecific responses that helps the fish to maintain homeostasis. Physiological responses to stress can be divided into primary (endocrine changes in the levels of catecholamines and corticosteroids) and secondary (changes related to metabolism, hydro balance, etc.). Tertiary changes (or changes at the level of the whole organism), such as growth rate, disease resistance and behavior can result from primary and secondary responses and may affect the survival rate.

Considering the development of a stress reaction in embryonic and early postembryonic periods of development it is necessary to take into account the specifics of this stage of ontogenesis. First of all, it should be noted that unlike adult fish morphogenesis processes and formation function of many organs in embryos is not completed. An important feature of the early stages of fish ontogenesis is the regulation of homeostasis, mainly at the biochemical level, even without control of the factors of the endocrine and nervous systems. Thus, during embryonic development there is a gradual process to connect to new regulation mechanisms and the changing role of existing (Barton, 2002; Nechayev et al., 2006; Chernyaev, 2007).

It is known that the temperature factor regulates metabolism, shaping, rate of individual development, determines the duration of stages in fish embryogenesis. Metabolism in fish occurs in specific temperature ranges and specific optimum for each species. Best results of eggs incubating appear when in the first half of embryogenesis low temperatures act, and in the second half – raise, but not going beyond the optimum. Low temperatures of optimal zone help to increase the growth of fish germs, and increased slightly reduce the growth but accelerate the development of the embryo. It is noted that with the increase in water temperature heartbeat of the embryo appears earlier. Increasing temperatures, especially during the formation of the hatching gland, causes the embryo out of the shells in the earlier stages of development. During the period of research was water temperature regime was in the following limits: min – 18.7 °C, max – 32.6 °C, the content of soluble oxygen: min – 4.2 mg / dm³, max – 8.6 mg / dm³. The daily average temperature of water differed between reservoirs on 0.5–0.8 °C. At what time in the morning the difference in temperature increased to 1.0–1.2 °C. Succinate dehydrogenase activity level indicates the degree of flow required energy metabolism depending on the stage of caviar and environmental conditions.

As the temperature increased enzyme activity SDG grows at all stages of embryonic development to a certain limit (21.5–24.4 °C). Since 25 °C enzyme activity fell sharply, due to deterioration of oxygen conditions and going beyond the limits of optimal temperatures in the environment. This consumes a significant amount of spare energy consuming substances

that may affect the physiological state of embryos and significantly reduce the effectiveness of spawning fish in excess of the standards for the water temperature for each type of fish.

Changing the correlation of SDG / LDH upward to lactate dehydrogenase and reduce succinate dehydrogenase activity demonstrates the displacement of oxidation restoration processes to anaerobic. LDH activity in embryonic tissues proves the deterioration of oxygen conditions in the reservoir. Thus, the optimal environmental conditions enzyme activity is always lower than at elevated temperature of water environment and lack of oxygen.

So, at the highest temperature range larvae average length was 7.4 mm and weight 1.1 mg. These larvae are characterized by a more rapid period of the embryonic stages of development. At the lowest temperature the length of the larvae reached 9.4 mm and weight 1.3 mg. Certainly such significant differences among the larvae can not affect their viability in the next stages of development.

Key words: carp, embryonic development, water temperature, soluble oxygen, lactate dehydrogenase and succinate dehydrogenase activity, stress, adaptation.

Надійшла 06.04.2016 р.