

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН ИКРЫ, ЛИЧИНОК И МАЛЬКОВ ЧЕРНОМОРСКОЙ КАМБАЛЫ КАЛКАН И ЕГО ИЗМЕНЕНИЯ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Н.И. Мишкина, Е.В. Павлова,
Э.З. Самышев, А.Д. Гордина

Институт биологии южных морей
НАН Украины
г. Севастополь, пр. Нахимова, 2
E-mail: esamyshew@mail.ru

Впервые экспериментально установлено, что тенденции онтогенетических изменений интенсивности энергетического обмена камбалы калкан (от икры до мальков) в нормальных условиях и при загрязнении среды (Севастопольская бухта) соответствуют известным критическим фазам на ранних стадиях развития рыб. Негативное влияние загрязнения проявляется в стрессовом повышении и понижении обмена у икры, более позднем выклеве личинок и в существенно повышенном обмене у постличинок и мальков.

Введение. В условиях усиливающегося загрязнения морской среды необходим экологический мониторинг состояния побережья Чёрного моря с целью оценки степени деградации сообществ гидробионтов. Наибольший ущерб прибрежным акваториям наносят местные источники загрязнения: сброс коммунальных и промышленных сточных вод, дренажных вод с полей, ливневых и судовых хозяйственных и льяльных стоков и т.п. В результате этого в прибрежные воды попадает избыточное количество биогенов (фосфора, соединений азота), что приводит к эвтрофикации водоёмов и неблагоприятно сказывается на развитии и выживании биоты. Эмбриональный и личиночные периоды развития морских рыб особенно чувствительны к загрязнению морской среды. В связи с этим состояние ихтиопланктона является хорошим индикатором наличия токсикантов в морских экосистемах [5, 6, 12]. Известен факт высокой чувствительности икры черноморской камбалы-калкана – ценном в коммерческом отношении виде рыб и перспективном объекте марикультуры [23, 31, 32] – к загрязнению.

Характеристики жизнедеятельности массовых видов водных организмов дают

наиболее быстрый отклик на изменения качества среды обитания. Прежде всего это относится к величине энергетического обмена пойкилотермных животных как интегральному показателю их физиологического состояния. Данные об энергетическом метаболизме икры и личинок черноморской камбалы калкана *Scophthalmus maeoticus maeoticus* (Pallas) в литературе немногочисленны [17, 19]. Величины интенсивности дыхания на ранних стадиях развития близких видов рыб из Средиземного моря и Атлантического океана – у морского языка *Achirus lineatus* [30], палтуса *Hippoglossus hippoglossus* L. [33], камбалы *Scophthalmus maximus* L. [26, 27] – сильно различаются по данным различных авторов.

Задачи настоящей работы следуют из вышеизложенного: 1) измерение уровня энергетического обмена развивающейся икры, личинок с желточным мешком, питающихся личинок и мальков черноморской камбалы калкана *Psetta maeotica* (Pallas) и 2) оценка влияния нитратов и нитритов на этот показатель. Загрязнители были выбраны исходя из известного их влияния на выживание икры и личинок рыб в современных естественных условиях Севастопольской бухты [29].

Методы и материалы исследований. Весной 1999-2000 г.г. с целью совершенствования технологии воспроизводства черноморской камбалы калкана выполнялись эксперименты по измерению интенсивности энергетического метаболизма её икры, личинок в разных условиях – в чистой воде и в условиях её загрязнения нитритами и нитратами, характерных для вод Севастопольской бухты. Концентрация поллютантов задавалась соответствующей содержанию азотного загрязнения в воде Севастопольской бухты (нитраты – $150 \text{ мкмоль л}^{-1}$, нитриты – $1,5 \text{ мкмоль л}^{-1}$) [29]. Растворы нитратов и нитритов в морской воде были приготовлены А.С. Романовым (МГИ НАНУ). В 1999-2000 г.г. работы выполнялись в рамках проекта INTAS – 96 – 1961.

Икра и личинки камбалы калкана были получены группой Ю.Е. Битюковой в лабораторных условиях [23, 31] «выдаиванием» зрелых самок, её искусственным оплодотворением и последующим культивированием. В качестве начального корма при переходе личинок на экзогенное питание использовали коловраток. На 9-10 сутки

после выклева личинки переводились на питание науплиями артемий. Питающихся личинок использовали в опытах только после опорожнения их кишечника.

В опытах использовались 4 группы икры, отличавшиеся размерами, скоростью развития и жизнеспособностью и полученные от разных пар производителей. Размеры икры и выращенных личинок из «первой» и «третьей» групп значительно различались. Выклев личинок из «нулевой» группы начался на второй день после оплодотворения икры, а из «первой», «третьей» и «пятой» групп икры – на четвертый день. Икра из «второй» и «четвертой» групп оказалась нежизнеспособной и в экспериментах не использовалась.

Летом 2005 г. при 23-25°C опыты были продолжены с двухмесячными мальками калкана. Известно, что в течение первых месяцев роста и развития личинки претерпевают метаморфоз, в процессе которого происходит развитие асимметрии, связанной с приспособлением к обитанию на дне. В процессе метаморфоза происходит полная перестройка организма, внешними признаками которой являются миграция правого глаза на левую сторону и полная утрата окраски слепой стороной. Пелагический образ жизни заканчивается после прохождения метаморфоза, через 2 месяца, после чего они становятся бентическими формами [23, 31].

В непродолжительных опытах используемый уровень азотного загрязнения мог вызывать патологию и даже гибель икры и личинок калкана: сжатие желтка или его полную или частичную резорбцию, разрушение перегородок между бластомерами эмбриона и даже всего эмбриона. В экспериментах использовались только особи, у которых при помещении в воду с поллютантом не было выявлено патологических изменений.

Концентрация кислорода определялась полярографическим методом [3, 8]. Используемая методика позволяет регистрировать изменения скорости дыхания во время опыта в динамике, что делает возможным судить о физиологическом состоянии организмов, наличии или отсутствии стрессов (например, связанных с процедурой вылова животных и «хэндлинг-стресс»). Для расчетов использовалась та часть кривых, где концентрация кислорода была не меньше,

чем 2/3 концентрации в начале эксперимента. Принимались во внимание только величины, соответствующие установившемуся уровню скорости дыхания. Продолжительность опытов с камбалой на ранних стадиях развития составляла от 40 мин до 1,5 часов при температуре 15-17°C, с мальками – 12-24 ч при 23-25°C. Выполнено 97 опытов – 82 с икрой и личинками (из них 29 с добавлением поллютантов) и 15 с мальками.

В сравнительных целях параллельно были проведены 25 опытов по измерению интенсивности теплопродукции икры и личинок камбалы «в норме» и 17 опытов с добавлением поллютантов на «BioActivity Monitor BAM 2277 (LKB, Sweden)». Методика измерений описана в работах [18, 19]. Экспозиция, как правило, составляла 24 ч при температуре 18 °C. Объем капсулы составлял 2 мл. В капсулу помещали по 25 или 50 икринок, личинок – по 25 или 5 экз. Расчет удельной теплопродукции икры и личинок выполнен В.С.Мухановым.

После опытов организмы просматривались под бинокляром, пересчитывались, измерялись диаметр икринок, длина тела личинок и мальков и фиксировали 4% раствором формалина. Перед взвешиванием на весах ВЛА-1г животных отмывали в дистиллированной воде, обсушивали на фильтровальной бумаге и помещали в подложки из алюминиевой фольги. Сухой вес организмов был получен после неоднократного высушивания проб в сушильном шкафу при 60°C.

В расчетах были использованы коэффициенты Q_{10} для рыб по [2]: 2,5 в интервале температур 20-25° и 2,3 в интервале 20-25°C.

За 24 суток развития после оплодотворения икры сухая масса тела особей W возросла в экспериментах почти в 60 раз (от 0,144 до 8,6 мг), а у мальков двухмесячного возраста достигала 430 мг (рис. 1). Использование широкого спектра размеров организмов и, соответственно, респирометров (0,7-132 мл и 3 л для мальков) привело к необходимости учитывать «групповой эффект», создаваемый в респирометрах, с помощью известного показателя объемной концентрации живой массы C_w [9, 10, 11, 21, 22].

Наиболее часто предполагают влияние нескольких механизмов, определяющих

эффект плотности в экспериментах по дыханию водных организмов. Они включают изменение двигательной активности организма в результате ограничения жизненного пространства, зрительных, тактильных и других контактов [15, 16], биохимическое ингибирование жизненных функций метаболитами самих животных [21, 24, 25], лимитирование субстратом, т.е., например, концентрацией кислорода в воде [15], наследуемые приспособления к стайному образу жизни [13, 20].

Все величины дыхания приводились к постоянной концентрации массы C_0 по формуле [9, 10, 11]

$$R_0/W = R/W \cdot (C_w/C_0)^b, \quad (1)$$

где R_0/W - приведенное значение интенсивности дыхания, R/W - измеренное значение, b - показатель степени в регрессионном уравнении вида $R/W = a \cdot C_w^{-b}$.

Впервые нами экспериментально оценена зависимость интенсивности дыхания (R/W) икры и личинок камбалы на разных стадиях развития от параметра C_w (рис. 1 В): $R/W = 348,5 C_w^{-0,85}$ ($r^2=0,76$; $n=82$; диапазон изменения C_w : $0,003-2,2 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$), которая оказалась справедливой и для двухмесячных мальков. Все значения удельного дыхания икры, личинок и мальков калкана пересчитывались для выбранной постоянной величины концентрации массы $C_0=1 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$.

Получено уравнение зависимости приведенных величин интенсивности дыхания R_0/W ($\text{мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) ранней молоди камбалы от индивидуальной массы тела: $R_0/W = 1,13 W^{0,04}$ ($r^2=0,003$; $n=82$). Коэффициент корреляции, близкий к нулю, показывает, что удельные величины дыхания ранней молоди камбалы зависят от времени и стадии её развития, а не от массы тела (рис. 2 Б).

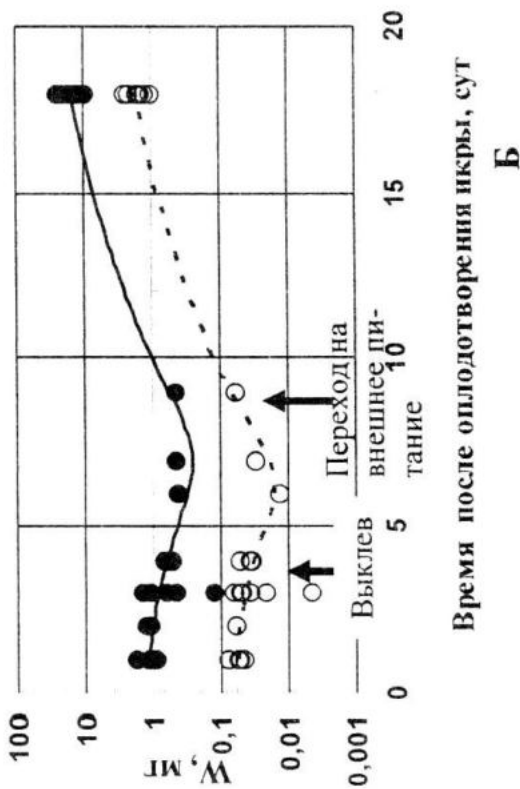
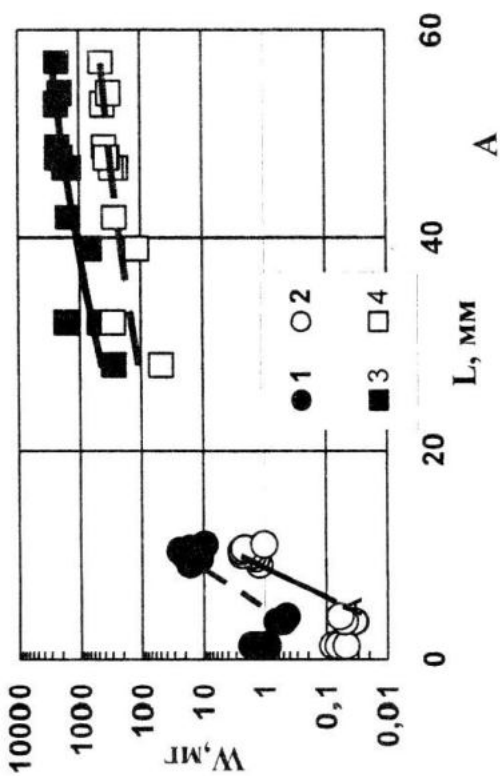
С учетом последнего, а также исключив генетическую неоднородность материала и источник вариабельности измерений, связанный с групповым эффектом, можно приступить к анализу онтогенетических изменений энергетического метаболизма камбалы.

Результаты и обсуждение. Тенденция онтогенетических изменений энергетического метаболизма камбалы (рис. 3) определялась наличием в раннем развитии рыб

двух критических моментов, когда организм наиболее подвержен влиянию неблагоприятных факторов среды, в том числе загрязнению: 1) стадии выклева личинок и 2) фазы перехода личинок на внешнее питание [7, 11, 13].

Присутствие поллютантов не изменило эту тенденцию. Внесение загрязнения вызвало увеличение уровня энергетического обмена у икры первого дня развития от «третьей» пары производителей ($c 0,15$ до $0,78 \text{ мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \text{ сух веса} \cdot \text{ч}^{-1}$) с последующим его незначительным снижением и выклевом личинок не на третьи, как в чистой воде, а на четвертые сутки. В момент выклева наблюдались максимальные величины интенсивности дыхания (около $2,85 \text{ мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \text{ сух веса} \cdot \text{ч}^{-1}$). На 6-ой день жизни у личинок произошла резорбция желточных мешков, величины интенсивности дыхания были минимальными и практически не различались в чистой воде и в присутствии нитратов и нитритов у личинок из всех партий икры (от третьей, первой и «нулевой» пар производителей) (около $0,6 \text{ мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \text{ сух веса} \cdot \text{ч}^{-1}$). Такой характер кривых связан, по-видимому, во-первых, с увеличением скорости дыхания вследствие освобождения зародышей от оболочек, препятствующих свободному поступлению кислорода к зародышу [13, с. 97] и, во-вторых, с тем, что масса тела личинок, имеющих желточный мешок, наименьшая перед переходом их на внешнее питание (рис. 1 А, Б). Затем масса тела начинает быстро возрастать. Влияние загрязнения на энергетический метаболизм камбалы на ранних этапах развития, по нашему мнению, определяется действием двух основных противоположно направленных факторов: изменением проницаемости покровов тела в онтогенезе (низкая у икры и высокая у личинок) и способностью организма поддерживать гомеостаз (наименьшая у икры и наибольшая у взрослых особей).

На последующих стадиях развития личинки из третьей партии икры не получали корма. На 7-ой и 8-ой день жизни уровни интенсивности дыхания голодавших личинок и личинок из «нулевой» партии икры, которые получали корм в изобилии, значимо не различались в чистой и в загрязненной воде, но были несколько выше, чем



Время после оплодотворения икры, сут.

Б

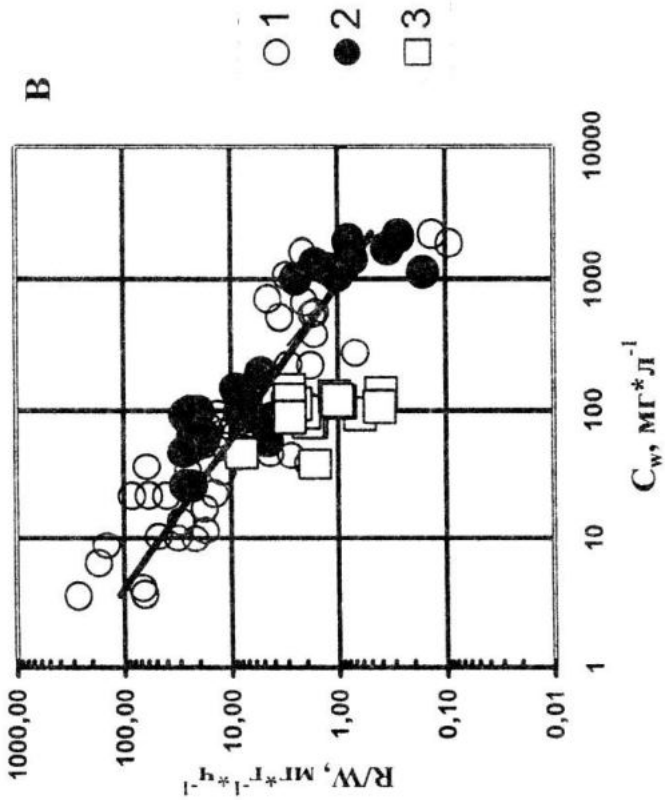


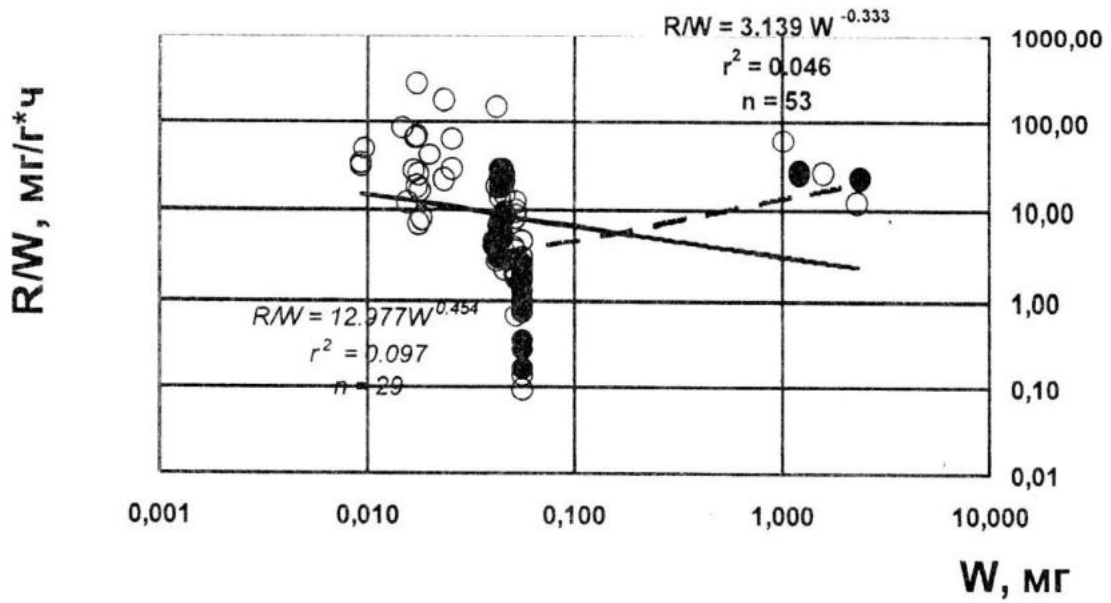
Рисунок 1 - А - Зависимость массы тела (W) ранней молоди камбалы калкана от диаметра икры и длины тела личинок и мальков (L).

Символы с заливкой соответствуют сырой массе, без - сухой. 1, 2 - икра и личинки соответственно; 3, 4 - двухмесячные мальки.

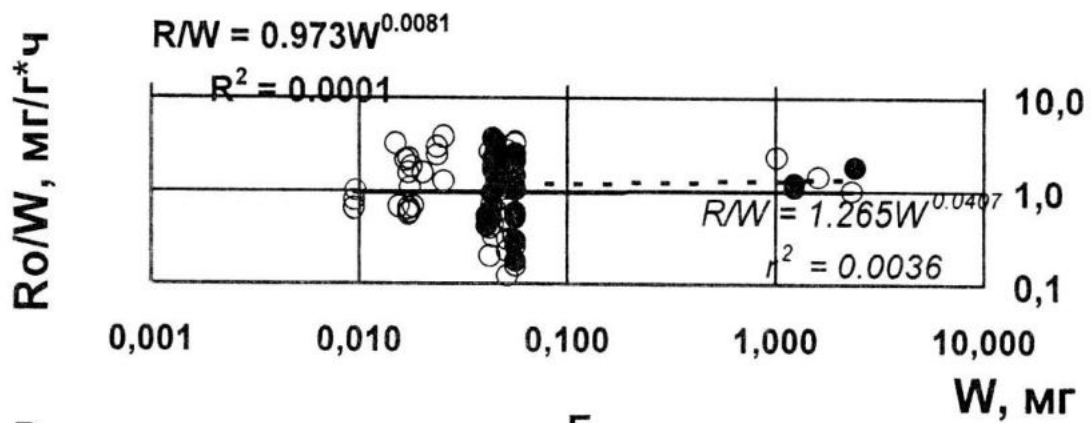
Б - Зависимость массы тела икры и личинок камбалы от времени развития.

В - Связь интенсивности дыхания (R/W) ранней молоди камбалы с концентрацией живой массы в respiromетрах (C_w) при температуре 17°C.

1 - икра и личинки в чистой воде, 2 - икра и личинки в воде с добавлением азотного загрязнения, 3 - мальки в чистой воде



А



Б

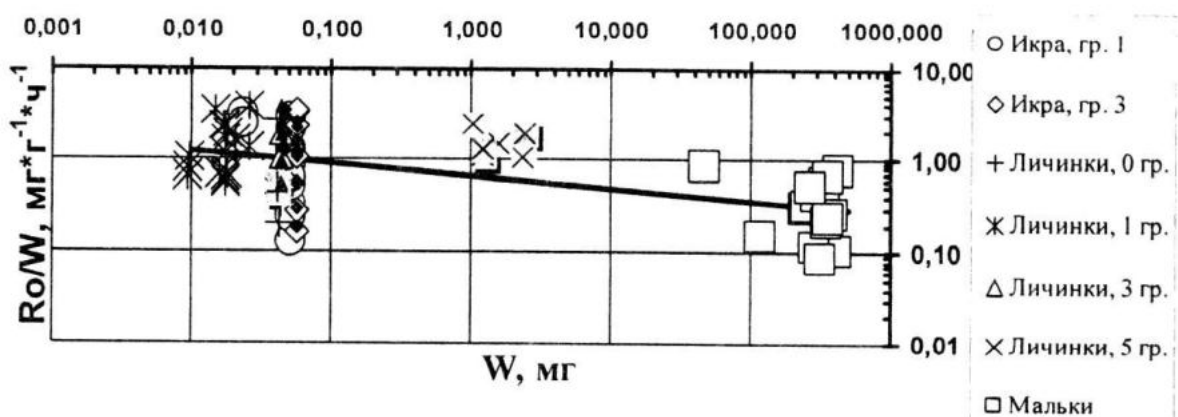


Рисунок 2 – Зависимость интенсивности дыхания (R/W) ранней молоди камбалы от сухой массы тела (W).

А – C_w – величина переменная (17°C), Б, В – $C_w = 1 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ (17°C). Значки с черной заливкой и курсив соответствуют результатам опытов с добавлением поллютантов. А, Б – данные для икры и личинок, В – то же (20°C) по группам от разных производителей и для двухмесячных мальков «в норме»: $R_o/W = 0.6 W^{-0.13}$ ($r^2 = 0.258$; $n = 68$)

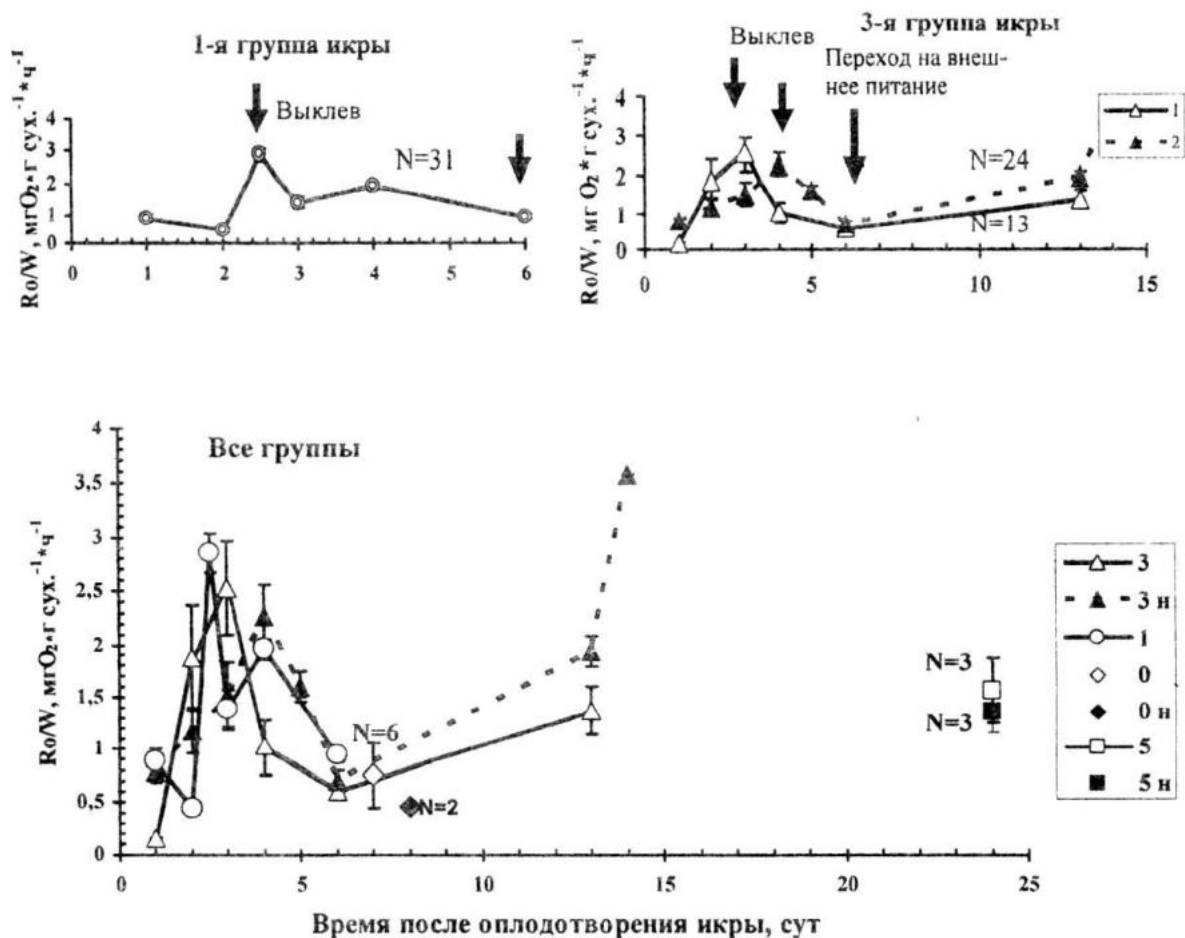


Рисунок 3 – Зависимость приведенной интенсивности энергетического обмена (R/W_0) икры и личинок калкана из разных партий икры от времени развития.

$Co=1 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$, температура опытов – 17°C . Символы с заливкой относятся к результатам опытов с добавлением загрязнения. Внизу нанесены данные для всех 4-х групп, номера групп и условные обозначения приведены на легенде к рисунку. Показаны доверительные интервалы (уровень значимости 90%) и объем выборок (N)

в предыдущий день (в среднем $0,9 \text{ мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \text{ сух веса} \cdot \text{ч}^{-1}$). На 13-й день жизни у голодавших личинок интенсивность дыхания составила $1,38 \text{ мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \text{ сух веса} \cdot \text{ч}^{-1}$, в присутствии азотного загрязнения удельное дыхание было несколько выше – $1,98 \text{ мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \text{ сух веса} \cdot \text{ч}^{-1}$. На 14-й день развития у этих же личинок в присутствии поллютантов интенсивность дыхания возросла почти вдвое – до $3,56 \text{ мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \text{ сух веса} \cdot \text{ч}^{-1}$. На 24-ый день жизни у интенсивно питавшихся личинок от «пятой» пары производителей уровень обмена снижается практически до одинаковой величины как в чистой воде, так и в загрязненной – до $1,56$ и $1,36 \text{ мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \text{ сух веса} \cdot \text{ч}^{-1}$ соответственно. Таким обра-

зом, устойчивость к загрязнению постличинок, перешедших на внешнее питание, определялась пищевой обеспеченностью. Известно, что в природных условиях дефицит пищи для молоди является основным фактором, ограничивающим численность популяции рыб [14]. Мальки камбалы на 2 месяце жизни уже достаточно резистентны к уровню азотного загрязнения Севастопольской бухты.

Нами рассчитана общая зависимость величин интенсивности дыхания при 20°C от сухой массы тела для икры, личинок и мальков в «норме»: $R_0/W=0.648 W^{-0,13}$ ($r^2=0,258$; $n=65$) (рис. 2 В). В диапазоне величин сухого веса около 5 порядков

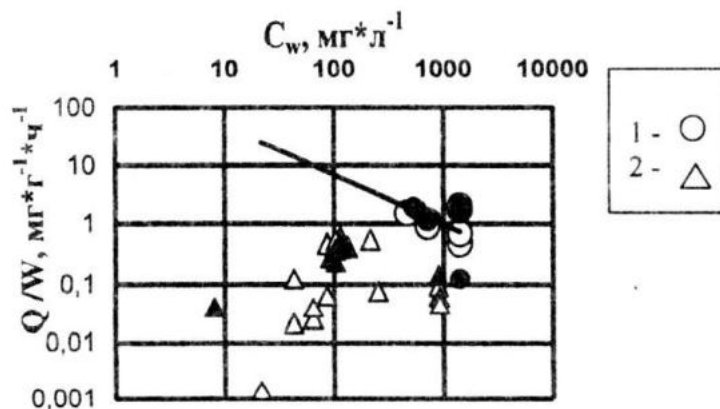


Рисунок 4 – Зависимость удельной теплопродукции (Q/W , $\text{мг O}_2 \cdot \text{г сух. веса}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) икры и личинок камбалы от концентрации их сухой массы » (C_w) в капсулах «Биомонитор».

Нанесена линия уравнения аналогичной зависимости, полученной методом непрямой калориметрии (рис.1 В). 1 - икра, 2 – личинки. Символы с заливкой относятся к результатам опытов с добавлением азотного загрязнения

влияние массы на интенсивность дыхания камбалы уже проявляется, о чем свидетельствует величина показателя степени, значимо отличная от нуля. В зависимости от размера мальков интенсивность их энергетического обмена в среднем менялась от 0,41 до 0,25 $\text{мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}$.

Сравнение полученных нами результатов с литературными данными приводится в таблице. Различия между результатами, полученными нами и другими исследователями, объясняются разными пределами изменения плотности посадки животных в опытах различных исследователей и, в меньшей степени - особенностями использованных методов измерения.

Интересно сравнить результаты параллельных экспериментов прямой («Биомонитор») и непрямой (полярография) калориметрии камбалы калкана на ранних стадиях развития и рассчитанные нами величины C/R-соотношения (отношения теплопродукции к скорости потребления кислорода).

Рисунок 4 демонстрирует, что зависимость интенсивности энергетического метаболизма от концентрации живой массы в опытах проявляется только для величин удельной теплопродукции икры, но не личинок. Подвижные личинки камбалы, помещаемые в капсулы объемом 2 мл на время от 12 до 24 ч, безусловно испытывали сильный продолжительный стресс [4, 9],

который проявлялся в среднем в десятикратном снижении скорости теплопродукции личинок и, соответственно, C/R-соотношения. В опытах Р.Финна [28] эта величина у икры и личинок средиземноморской камбалы *Scophthalmus maximus* L в норме изменяется в пределах 350-450 $\text{кДж} \cdot \text{моль}^{-1} \text{O}_2$. В этот диапазон в наших экспериментах попадают лишь C/R-соотношения, полученные для неподвижной икры. Данные калориметрии для таких подвижных объектов, как личинки камбалы, могут быть полезны только в сравнительных целях.

Так как стресс является неспецифической реакцией организма, то есть реакция не зависит от природы фактора, его вызывающего, следует полагать, что характер онтогенетических изменений энергетического метаболизма ранней молоди камбалы калкана в ответ на нитрат-нитритное загрязнение будет сохраняться и при воздействии других видов загрязнения.

Выводы. На примере камбалы калкана показано, что уровень азотного загрязнения Севастопольской бухты может вызвать задержку развития, патологию и даже гибель икры и личинок рыб. Изменения энергетического метаболизма выживающей ранней молоди определяются действием двух противоположных факторов: изменением в процессе развития проницаемости покровов тела и способности организма поддерживать гомеостаз. Наиболее уязвима молодь

Таблица - Потребление кислорода на ранних стадиях развития камбалы и близких видов рыб по собственным и литературным данным

Источник	Вид, стадия развития	Температура, °С	Метод измерения	Оценка диапазона Cw_2 , г сух.веса. * л ⁻¹			Скорость потребления кислорода	Диапазон величин интенсивности дыхания, мг O ₂ * г сух. веса * ч ⁻¹ . 15-18°С	
				Объём respiрометра, мл	Диапазон сух. массы тела, мг	Кол-во особей в опыте			Концентрация сухой массы Cw
Наши данные, наст. сборник	<i>Psetta taeoticus</i> (Pallas), икра личинки мальки	15-18 15-18 23-25	Полярография	0,7-129	0,009-2,4	1-108	0,0035-2,19	0,008-60,27 мг O ₂ * экз ⁻¹ * ч ⁻¹	0,008-172,7
				0,7-129	0,046-0,057	1-108	1,0	0,006-0,19	0,2-3,6
				0,7-129	0,009-2,4	1-30	1,0	0,008-0,11	0,1-3,7
Наши данные	<i>Psetta taeoticus</i> (Pallas), икра, личинки	18	Калориметрия Биомонитор	3000	47,0-429,6	1	1,0	0,38-1,67	0,009-0,85
				2	0,029-2,15	1-50	0,092-1,42	0,87-2394,3 мДж * экз ⁻¹ * ч ⁻¹	0,0013-2,09
Столбов и др., 1999 [17]	<i>Psetta taeoticus</i> , личинки	15	Манометрия, аппарат Варбурга	20	0,006-6,8	1-40	0,23-2,8	11-71 мкг O ₂ * мг сыр. веса ⁻¹ * ч ⁻¹	3,85-25
				230	0,05-0,16	40-200	0,3-0,5	10-60 нмоль O ₂ * экз ⁻¹ * ч ⁻¹	0,3-1,9
Finn, 1993 Fyhn, 1993 [22]	<i>Scorphaenopsis maximus</i> L., личинки	15	Полярография	-	0,05-0,16	-	-	0,15-6 нмоль O ₂ * экз ⁻¹ * ч ⁻¹	0,03-1,2
Houde, Schekter, 1983 [30]	Морской язык <i>Achirus lineatus</i> , икра, личинки	28	Полярография	3-9	0,014-0,25	1-35	0,03-0,06	6,16-8,9 мкл O ₂ * мг ⁻¹ * ч ⁻¹	1,9-2,7
				10	4,9	1-3	1,5	0,17 мкл O ₂ * экз ⁻¹ * ч ⁻¹	0,08
Serigstad, 1987 [33]	Палтус <i>Hippoglossus hippoglossus</i> L., личинки 1-го дня	5	Полярография	10	4,9	1-3	1,5	0,17 мкл O ₂ * экз ⁻¹ * ч ⁻¹	0,08

рыб при выклеве личинок и при переходе на внешнее питание, когда устойчивость к загрязнению зависит от обеспеченности их пищей.

Впервые экспериментально установлено, что тенденции онтогенетических изменений интенсивности энергетического обмена камбалы калкан (от икры до мальков) в нормальных условиях и при загрязнении среды (Севастопольская бухта) соответствуют известным критическим фазам на ранних стадиях развития рыб. Негативное влияние загрязнения проявляется в стрессовом повышении и понижении обмена у икры, более позднем выклеве личинок и в существенно повышенном обмене у постличинок и мальков.

Полученные результаты могут быть использованы с целью прогноза пополнения естественных популяций черноморской камбалы калкана и разработки технологии её воспроизводства.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеева К.Д. Интенсивность обмена при групповом и одиночном содержании некоторых морских рыб // Труды Севастоп. биолог. станции, 1959. – Т. 12. – С. 379-395.
2. Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Белорус. Гос. Ун-т., 1956. – 251 с.
3. Греков Н.А., Минкина Н.И., Самышев Э.З. Автоматизированный многоканальный оксиметр для эколого-физиологических исследований // Системы контроля окружающей среды. Методические, технические и программные средства: Сб. науч. тр. – Севастополь, 2003. – С. 44-47.
4. Грудницкий В.А. Типы переходных процессов энергетического обмена при внешних воздействиях на организм // Термодинамика и кинетика биологических процессов. – М.: Наука, 1980. – С. 266-282.
5. Дехник Т.В. Ихтиопланктон Чёрного моря. – Киев, Наукова думка, 1973. – 234 с.
6. Дука Л.А., Гордина А.Д. Видовой состав и питание рыб Чёрного моря в зарослях цистозеры // Биология моря, 1971. – Вып. 23. – С. 133-159.
7. Маслова О.Н. Энергетический обмен и пищевые потребности личинок молоди кефали-лобана при выращивании в искусственных условиях // Вопросы морской аквакультуры. – М.: Пищевая промышленность, 1979. – Т. 138. – С. 39-46.
8. Минкина Н.И., Павлова Е.В. Использование полярнографической установки для измерения дыхания у планктонных организмов. Севастополь, 1986. – 32 с. Деп. В ВИНТИ. № 4059 - 386.
9. Минкина Н.И., Павлова Е.В. Суточные изменения интенсивности дыхания гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Черном море // Океанология, 1995. – Т. 35, № 2. – С. 241-245.
10. Минкина Н.И., Кемп Р.Б. Дыхание кефали и атерины на ранних стадиях развития // Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. – Севастополь: Аквавита, 1999. – Ч.2. – С. 238-246.
11. Минкина Н.И., Павлова Е.В., Гордина А.Д., Битюкова Ю.Е. Влияние азотного загрязнения на энергетический обмен икры и личинок черноморской камбалы калкана *Psetta maotica* (Pallas) // Материалы междунар. научн. конф. «Современное состояние экосистем Черного и Азовского морей». 13-16 сентября 2005 г. – Крым, Донузлав, 2005. – С. 150-151.
12. Миронов О.Г., Гордина А.Д., Руднева И.И., Гавенаускайте Т.Л. Влияние нефти и нефтепродуктов на некоторых гидробионтов Севастопольской бухты (экспериментальные исследования) / Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия. – Киев, Наукова думка, 1993. – С. 46-47.
13. Озернюк Н.Д. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. – М.: Наука, 1985. – 175 с.
14. Островская Н.А., Заика В.Е. Показатели пищевой обеспеченности личинок рыб // Вопр. ихтиол., 1972. – Т. 12. – Вып. 1 (72). – С. 109-119.
15. Попов А.Е. связи интенсивности энергетического обмена с концентрацией массы организмов // Материалы Всесоюз. научн.-техн. конф. (Севастополь, 1979). – Киев: Наукова Думка, 1981. – С. 98-104.
16. Сарвино В.С. Удельная скорость роста *Daphnia longispina* O.F.Muller в зависимости от температуры среды и плотности популяции // Гидробиол. журн., 1987. – Т. 23, № 3. – С. 15-24.
17. Столбов А.Я., Ставицкая Е.Н., Битюкова Ю.Е., Ткаченко Н.К. Интенсивность потребления кислорода и экскреция азота у

черноморской камбалы калкана *Psetta maotica* (Pallas) на разных стадиях личиночного развития // Деп. в Гидробиол. ж., 1999. – Киев. – 6 с.

18. Руднева И.И., Шайда В.Г. Микрокалориметрия в гидробиологии: обзор // Экология моря, 1998. – Т.47. – С. 96-99.

19. Руднева И.И., Чесалина Т.Л., Шайда В.Г. Физиолого-биохимическая характеристика эмбриогенеза черноморской камбалы-калкана *Psetta maxima maotica* // Вопр. ихтиол., 2001. – Т. 41, № 5. – С. 717-720.

20. Рыжков Л.П. Интенсивность газообмена у икры, личинок и мальков севанской форели при групповом и одиночном содержании // Вопр. ихтиол., 1968. – Т. 8. – Вып. 1(48). – С. 116-125.

21. Хайлов К.М., Попов А.Е. Концентрация живой массы как регулятор функционирования водных организмов // Экология моря, 1983. – Вып. 15. – С. 3-16.

22. Хайлов К.М., Празукин А.В., Минкина Н.И., Павлова Е.В. Концентрация и функциональная активность живого вещества в сгущениях разного уровня организации // Успехи соврем. биол., 1999. – Т. 119, № 1. – С. 3-14.

23. Чепурнов А.В., Битюкова Ю.Е., Ткаченко Н.К. Выращивание личинок морских рыб в установках с замкнутой циркулирующей воды // Биологические основы аквакультуры в морях европейской части СССР. – М., Наука, 1985. – С. 97-110.

24. Шварц С.С., Пястлова О.А., Добринская Л.А., Рункова Г.Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. – М.: Наука, 1976. – 142 с.

25. Boaden P.J.S. Adaptation of intertidal sand meiofaunal oxygen uptake to temperature and population density // 22nd Eur. Mar. Biol. Symp. (Barcelona, Aug., 1987), - Sci. Mar., 1989. – V. 53, № 2-3. – P. 329-334.

26. Cunha I. Fisiologia energetica // Comportamiento trofico y fisiologia energetica de las larvas de rodaballo (*Scophthalmus maximus* L.) en condiciones de cultivo. Tesis Doc-

toral. Universidad de Santiago de Compostela, Instituto de Investigaciones Marinas: Vigo (CSIC), Spain, 1996. – P. 219-245 (in Spanish).

27. Finn R.N., Fyhn H.J. Energy substrates in the metabolism of developing marine fish embryos and larvae // Fish farming technology, Reinersten, Dahle, Jorgensen, Tvinnereim (eds). Rotterdam: Balkema, 1993. – P. 117-119.

28. Finn R.N. Calorimetry and the energy metabolism of developing turbot embryos and larvae (*Scophthalmus maximus* L.) // Proceedings of 9th Intern. Society for Biological Calorimetry. Conference Calorimetry and thermodynamics of biological processes: (May 27-31, 1994. – Berlin-Schmerwitz, Germany), 1994. – P. 38A.

29. Gordina A.D., Pavlova E. V., Ovsyany E.I., Wilson J.G., Kemp R.B., Romanov A.S. Impact of the Intensified Anthropogenic Load on the Ichthyoplankton and Zooplankton of Sevastopol Bay (Black Sea) // Estuarine, Coastal and Shelf Sci., 2000. – V. 52. – P. 1-13.

30. Houde E.D., Schekter R.C. Oxygen uptake and comparative energetics among eggs and larvae of three subtropical marine fishes // Mar. Biol., 1983. – V. 72. – P. 283-293.

31. Khanaichenko A.N., Bityukova Yu.E., Tkachenko N.K. Ways to improve turbot larvae rearing // From discovery to commercialization. Abstracts of contributions presented at the Intern. Conf. World Aquaculture'93. Torremolines: (Spain, May 26-28, 1993). EAS Spec. publ., 1993. – V. 19. – P. 399.

32. Kohno H., Moteki M., Yoseda K., Sahin T., Üstündağ C.. Development of swimming and feeding functions in larvae turbot, *Psetta maxima*, reared in the laboratory // Turkish Journ. of Fisheries and Aquatic sciences, 2001. – V. 1, № 1. – P. 9-15.

33. Serigstad B. Oxygen uptake of developing fish eggs and larvae // Sarsia. – Bergen, 1987. – V.72. – P. 369-371.