

АДАПТАЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО МЕТАБОЛИЗМА В ОНТОГЕНЕЗЕ РЫБ

© 2011 г. Н. Д. Озернюк

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

119334 Москва, ул. Вавилова, 26

E-mail: ozernyuk@mail.ru

Поступила в редакцию 02.12.10

Окончательный вариант получен 28.12.10

Приведен обзор данных о характере изменения интенсивности потребления кислорода во время раннего онтогенеза различных видов рыб (радужной форели, вьюна, данио, карпа, белого амура) носит сходный характер: этот показатель увеличивается в период эмбрионального и личиночного развития, а после перехода личинок на активное питание начинает постепенно снижаться. Данная динамика обусловлена особенностями прироста скорости потребления кислорода и массы тела в ходе ранних этапов онтогенеза рыб. Для определения оптимальных температурных условий развития был предложен метод суммарного (за определенную стадию развития) потребления кислорода, который дает возможность определить минимальные энерготраты, необходимые для протекания той или иной стадии эмбриогенеза. Анализ температурной зависимости кинетических свойств ферментов на примере константы Михаэлиса (K_m) для лактатдегидрогеназы показал, что минимум K_m , соответствующий максимальной фермент-субстратной аффинности, для зародышей разных видов рыб отличается в соответствии с различиями температурных условий развития этих видов в природе. Для зародышей одного вида, развивающихся при меняющихся температурных условиях (лососевые), этот показатель меняется в соответствии с дрейфом температуры в природе.

ДИНАМИКА ИНТЕНСИВНОСТИ ПОТРЕБЛЕНИЯ КИСЛОРОДА НА РАННИХ ЭТАПАХ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Интегральной характеристикой энергетического обмена развивающегося организма служит уровень интенсивности потребления кислорода на разных этапах онтогенеза. Этот показатель существенно отличается в те или иные периоды индивидуального развития. Особый интерес представляют ранние стадии онтогенеза. В этот период (эмбриональное и личиночное развитие) происходит формирование различных систем и органов, в том числе дыхательной и кровеносной систем, связанных с энергетическим метаболизмом, интенсивность потребления кислорода заметно возрастает, тогда как на более поздних этапах (период роста) данный показатель существенно снижается по мере увеличения массы тела. Данная закономерность наиболее детально изучена на рыбах (Винберг, 1957; Devenport, Lonning, 1980; Озернюк, 1985, 2000, 2003; Озернюк, Лелянова, 1985; Радзинская и др., 2003). Следует отметить, что впервые данная зависимость была отмечена в работе Г.Г. Винберга и Л.Е. Хартовой (1953), посвященной интенсивности потребления кислорода у мальков карпа. Эта закономерность была установлена также для моллюсков (Радзинская и др. 2003), амфибий (Владимирова и др., 2000), млекопитающих (Корниенко, 1979). Подъем интенсивности потребления кислорода показан и во время зародышевого развития насе-

комых (Gromadska, 1968; Радзинская и др. 2003; Бызова, 2009). Таким образом, увеличение интенсивности потребления кислорода на ранних этапах индивидуального развития животных и последующее снижение на более поздних стадиях можно считать общей закономерностью.

Механизм увеличения интенсивности дыхания (O_2 /масса тела) на ранних стадиях онтогенеза был изучен нами на примере развития данио *Danio rerio*. Было установлено, что это увеличение объясняется разными темпами прироста скорости потребления кислорода (O_2 /особь) и массы тела в ходе развития. В период эмбрионального и личиночного развития скорость потребления кислорода увеличивается более быстрыми темпами по сравнению с приростом массы тела, что приводит к увеличению интенсивности дыхания. На более поздних стадиях (период роста), напротив, темп прироста массы тела превышает темп прироста скорости потребления кислорода, следствием чего является снижение интенсивности дыхания на данных стадиях онтогенеза. Процесс снижения интенсивности дыхания по мере увеличения массы тела у рыб продолжается на всех последующих этапах индивидуального развития (Винберг, 1957, 1966, 1976; Zotin, 1972; Зотин, 1974, 1988; Озернюк, 1985, 2000, 2003; Озернюк, Лелянова, 1985; Шмидт-Нильсен, 1987; Зотин, Зотина, 1993).

Направленность динамики интенсивности потребления кислорода у всех изученных видов рыб

Основные механизмы биохимических адаптаций к низким и высоким температурам у пойкилотермных животных (Озернюк, 2000а, 2003)

Низкие температуры	Замены аминокислот, приводящие к уменьшению жесткости молекул белков Уменьшение вязкости мембранных липидов за счет изменения их состава Биологические антифризы Низкая энергия активации ферментов (E_a) Синтез белков холодового шока Удаление внутриклеточной воды Увеличение внутриклеточной концентрации глицерина Компенсация уровня дыхания и массы митохондрий
Высокие температуры	Замены аминокислот, приводящие к увеличению жесткости молекул белков Увеличение вязкости мембранных липидов за счет изменения их состава Синтез белков теплового шока Защита аппарата синтеза белков полиаминами Увеличение ГЦ-пар и тРНК

(радужная форель, вьюн, данио, карп, белого амура) происходит на одном и том же этапе развития: при переходе личинок от эндогенного на внешнее питание (Озернюк, 1985, 2000). Переход на внешнее питание связан с быстрым увеличением массы тела, который опережает темп возрастания скорости потребления кислорода растущими рыбами.

На внутриклеточном уровне концентрация митохондрий в скелетных мышцах, составляющих основную массу тела у рыб (на примере радужной форели и данио), имеет наиболее высокие значения также на стадии перехода личинок от эндогенного к внешнему питанию (Озернюк, Леянова, 1985). Сходная зависимость была получена также для шпорцевой лягушки (Озернюк, Леянова, 1985). Таким образом, концентрация митохондрий в тканях служит одним из основных регуляторов интенсивности потребления кислорода в организме.

ОСНОВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ТЕМПЕРАТУРНЫХ АДАПТАЦИЙ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ

Температура среды, в которой развиваются пойкилотермные животные, часто меняется. Эти изменения могут быть регулярными или случайными, продолжительными или кратковременными, существенными или незначительными. Температурные изменения среды любого характера вызывают адаптивные ответы в организме пойкилотермных организмов прежде всего на метаболическом уровне. Для изучения этих вопросов особый интерес представляют ранние этапы онтогенеза, когда разные стадии развития тех или иных видов протекают при разных температурах среды.

В период раннего онтогенеза рыб, когда протекают процессы дифференцировки и морфогенеза различных тканей и органов, происходит становление адапционных механизмов, обеспечиваю-

щих взаимодействие развивающегося организма со средой. Наиболее детально эта проблема изучена на примере температурных адаптаций. Эволюционные (генотипические) и онтогенетические (фенотипические) адаптации обеспечивают реакции организма на долговременные и относительно кратковременные (например, сезонные) изменения температуры среды (Озернюк, 1992, 2000а, б, 2003, 2006).

Очевидно, что границы температур, в которых рыбы могут развиваться и проявлять биологическую активность, определяется эффективностью температурных адаптаций. Эти адаптации формируются на различных уровнях организации: генетическом, метаболическом, клеточном, тканевом, физиологическом, организменном (Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002; Озернюк, 2000а, б, 2003). В частности, при адаптациях к низким температурам происходят мутации, меняющие гибкость молекул белков, меняется состав мембранных липидов влияющий на их вязкость, синтезируются биологические антифризы, происходят изменения энергетического обмена. Все эти изменения носят обычно компенсаторный характер и направлены на снижение неблагоприятного действия пониженных температур на метаболизм пойкилотермных животных (таблица).

Очевидно, что перечисленные механизмы адаптаций обеспечивают выживание и нормальное развитие всех животных, сталкивающихся с изменением температурных условий. В частности, в процессе развития рыб в природных условиях организм сталкивается как с долговременными, так и с кратковременными изменениями температуры, а адапционные механизмы позволяют им выживать и размножаться в достаточно широком температурном диапазоне.

Нами был проведен анализ температурной зависимости различных показателей энергетического обмена (интенсивности потребления кислорода, содержания митохондрий, активности

некоторых ферментов) как интегральной характеристики метаболизма рыб, развивающихся в разных температурных условиях: карпа, вьюна, данио, золотой рыбки, белого амура, мозамбикской тиляпии, радужной форели, атлантического лосося, сибирской корюшки, байкальского омуля, сибирского осетра и белуги (Озернюк, 1985, 1993, 2000а, б, 2003, 2006).

ОПТИМАЛЬНЫЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ТЕМПЕРАТУРНЫЙ ГОМЕОСТАЗ РАЗВИТИЯ

Для пойкилотермных организмов, температура тела которых меняется вслед за изменением температуры среды, существенное значение имеет вопрос о температурном оптимуме. Речь идет не только о методах измерения температурного оптимума, но и об изучении метаболических и физиологических процессов в области оптимальных, субоптимальных и неоптимальных температурных условий. Особый интерес эти вопросы приобретают для видов, развитие которых протекает в меняющихся температурных условиях.

Суммарное потребление кислорода — критерий оптимальных температур развития

Для определения оптимальных температур на разных стадиях развития рыб нами был разработан метод расчета суммарного потребления кислорода (Зотин, Озернюк, 1966; Озернюк, 1985; Алексеева, 1985; Алексеева, Озернюк, 1987). В основе данного метода лежит расчет скорости потребления кислорода за время, равное продолжительности той или иной стадии зародышевого развития (τ), которая зависит от температуры среды. Это может быть продолжительность одного деления дробления (τ_0), гаструляции, органогенеза или продолжительность всего периода эмбриогенеза. Данная величина получила название суммарного (за определенную стадию) потребления кислорода (O_2/τ). Поскольку продолжительность развития зависит от температурных условий, то температура, при которой отмечено минимальное суммарное потребление кислорода, рассматривается в качестве оптимальной. Зависимость суммарного потребления кислорода от температуры имеет параболический характер, а вершина параболы соответствует минимальному суммарному потреблению кислорода, т.е. оптимальной температуре с точки зрения эффективности энерготрат. При более низких и более высоких температурах энерготраты зародыша существенно возрастают. Положение минимума суммарного потребления кислорода совпадает с максимумом выживаемости зародышей и зоной нерестовых температур для того или иного вида рыб.

Зависимость суммарного потребления кислорода от температуры была продемонстрирована

для зародышей (на стадии делений дробления яиц) нескольких видов рыб, развивающихся в разных температурных условиях: белуги (*Huso huso*), радужной форели (*Oncorhynchus mykiss*), кеты (*Oncorhynchus keta*), вьюна (*Misgurnus fossilis*) (Зотин, Озернюк, 1966; Озернюк, 1985; Алексеева, 1987; Алексеева, Озернюк, 1987; Зиничев, Зотин, 1988а, б). Минимум суммарного потребления кислорода для белуги, начало развития которой протекает при относительно низких температурах, расположен в районе 8–10°C, а у радужной форели и кеты — в области 4–6 и 7–9°C соответственно, тогда как у вьюна — в районе 14–16°C. Минимум суммарного потребления кислорода для зародышей разных видов рыб совпадают с оптимальными температурами, установленными другими методами.

Поскольку развитие многих видов рыб в природе протекает при меняющихся температурах среды, температурный оптимум должен меняться на разных стадиях их онтогенеза. Для изучения этой проблемы удобной моделью служат рыбы, эмбриональное развитие которых протекает длительное время. К этой категории относятся лососевые рыбы, эмбриогенез которых в природных условиях продолжается в течение нескольких месяцев при изменяющихся температурах. Например, начальные этапы эмбрионального развития радужной форели начинаются в природе при низких температурах, а заключительные — при более высоких. В начале эмбриогенеза (на стадии делений дробления) минимум суммарного потребления кислорода отмечен при 5.6°C, а на завершающей стадии (вылупление зародышей) данный показатель смещается в сторону более высоких температур (10.5°C). Направленность этого смещения коррелирует с соответствующим увеличением температуры, при которой происходит эмбриональное развитие радужной форели в природных условиях.

Сходная корреляция получена также для кеты, эмбриогенез которой, в отличие от радужной форели, протекает в природе при понижающихся температурах среды. Если в начале развития (стадия делений дробления) минимум суммарного потребления кислорода отмечен при 8.3°C, то перед вылуплением зародышей из оболочек он снижается до 5.3°C. Таким образом, данный критерий оптимальности, основанный на определении минимальных энерготрат при разных температурах развития зародышей, позволяет выявлять оптимальные условия, при которых метаболические процессы протекают при минимальных затратах энергии.

Следует отметить, что в зоне температурного оптимума большинство метаболических и физиологических процессов у пойкилотермных животных должны протекать наиболее эффективно.

Примером параметра, эффективность которого зависит от температуры среды, служит константа Михаэлиса (K_m), отражающая в конечном счете степень фермент-субстратного сродства. Показана взаимосвязь величины K_m для ряда ферментов и температуры обитания некоторых видов рыб и беспозвоночных: в зоне оптимальных температур величина K_m имеет минимальное значение (Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002).

Температурная зависимость кинетических свойств ферментов развивающихся рыб

В наших работах была изучена также температурная зависимость кинетических свойств ферментов на примере константы Михаэлиса (K_m) для лактатдегидрогеназы (ЛДГ) зародышей (стадия гаструляции) рыб, развивающихся в природе в разных температурных условиях (Клячко, Озернюк, 1991, 1995; Озернюк, 1993, 2000; Klyachko, Ozernyuk, 1994, 1998). Было показано, что минимальная величина K_m для ЛДГ, соответствующая максимальному сродству фермента и субстрата (пирувата), для зародышей холодолюбивых рыб (атлантический лосось, радужная форель, байкальский омуль, сибирская ряпушка) находится в области низких температур (5–8°C), тогда как для зародышей теплолюбивых видов (каarp, золотая рыбка, данио) этот показатель расположен в зоне высоких температур (25–28°C), а для зародышей рыб, развивающиеся при умеренных температурах (белуга, сибирский осетр, вьюн), минимум K_m находится в районе средних температур (13–16°C).

Данные различия определяются генотипическими адаптациями ЛДГ, что отражается на особенностях первичной структуры этого фермента, адаптированной к температуре развития данных видов рыб. Это вывод подтверждается данными филогенетической реконструкции, выполненной совместно с Н.С. Мюге на основе анализа первичной структуры фермента ЛДГ- M_4 из скелетных мышц различных видов рыб, обитающих в разных температурных условиях. Показано, что при филогенетической реконструкции на основе сходства первичной структуры этот фермент у холодолюбивых и теплолюбивых рыб формирует отдельные кластеры.

Следует отметить, что положение температурного минимума K_m для этого фермента коррелирует с оптимальными температурами развития изученных видов рыб (Клячко, Озернюк, 1991, 1995; Klyachko, Ozernyuk, 1994; Озернюк, 2000), прежде всего, нерестовыми температурами. Данная корреляция свидетельствует о том, что температурная зависимость кинетических характеристик характеризует состояние оптимальности ферментативных реакций.

Было показано также, что положение температурного минимума K_m для ЛДГ, свидетельствующее об оптимальных температурных условиях, меняется в ходе зародышевого и личиночного развития рыб (Клячко, Озернюк, 1991, 1995; Klyachko, Ozernyuk, 1994). На примере радужной форели установлено, что на ранних стадиях развития (начало гаструляции) минимум K_m находится при 5–7°C, тогда как на более поздних этапах эмбриогенеза, предшествующих вылуплению зародышей из оболочек, он сдвигается в сторону более высоких температур (9–11°C), а в скелетных мышцах личинок после перехода на внешнее питание это показатель еще больше смещается в сторону высоких температур (10–14°C). Следует отметить, что сдвиг температурного минимума K_m для ЛДГ в процессе раннего онтогенеза этого вида рыб совпадает с направлением сезонного изменения температуры, при которой протекает развитие радужной форели (Озернюк, Клячко, 1991).

При анализе механизмов, определяющих природу изменения кинетических свойств этого фермента в ходе развития было показано, что при выращивании данного вида рыб в лабораторных условиях при постоянной температуре (5°C) положение температурного минимума K_m для ЛДГ на ранних (начало гаструляции) и на поздних (перед вылуплением зародышей) стадиях развития практически не менялось. Это означает, что процессы, обеспечивающие смещение температурного оптимума в период эмбриогенеза форели, имеют фенотипическую природу, принципиально отличаясь от межвидовых различий, формирующихся на генотипическом уровне (Клячко, Озернюк, 1991; Klyachko, Ozernyuk, 1994).

Изменение положения температурного оптимума в течение эмбрионального и личиночного развития рыб может быть связано со многими процессами, характер которых значительно меняется в ходе ранних этапов онтогенеза. Речь идет об изменении особенностей метаболических процессов во время развития, дифференцировке тканей и органов, приводящей к принципиальному усложнению строения развивающегося организма, изменении компартиментализации внутриклеточных процессов, следствием которой может быть изменение характера распределения веществ, участвующих в регуляции различных биохимических и физиологических реакций и др. (Gilbert, 1997; Озернюк, 2000).

Относительно ЛДГ следует отметить, что в ходе дифференцировки различных тканей и органов происходит экспрессия специфических изоформ этого фермента: мышечной и сердечной, а также изоформы, синтезирующейся в сетчатке и гонадах. В частности, во время развития данио происходит замена сердечной изоформы ЛДГ- H_4 ,

синтезирующей в неоплодотворенных яйцеклетках и зародышах на ранних этапах эмбриогенеза (стадия бластулы, на мышечную изоформу ЛДГ- M_4 (в качестве минорного компонента ЛДГ- H_3M_1), характерную для скелетных мышц половозрелых рыб, а мышцы личинок содержат смешанные формы ЛДГ, т.е. и H_4 и M_4 (Ozernyuk et al., 1996, Озернюк, 2000)). Было показано, что эти изоформы, будучи продуктами разных генов, отличаются по своим структурным (температура инактивации $T_{50}^{\circ C}$) и функциональным особенностям, в том числе и кинетическим свойствам (K_M для пирувата и энергия активации Аррениуса E_a).

Таким образом, метаболизм развивающихся зародышей разных видов рыб, отличающихся температурными условиями развития и обитания, адаптирован к данному фактору среды. Температурные адаптации метаболизма развивающихся зародышей носят комплексный характер, и включают как фенотипические, так и генотипические механизмы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Т.А. Изменение интенсивности дыхания в онтогенезе *Drosophila melanogaster* // Онтогенез. 1985. Т. 16. № 2. С. 177–180.
- Алексеева Т.А. Влияние температуры на потребление кислорода зародышами радужной форели // Онтогенез. 1987. Т. 18. С. 308–312.
- Алексеева Т.А., Озернюк Н.Д. Энергетический обмен и температурный оптимум развития вьюна // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48. С. 525–531.
- Бызова Ю.Б. Дыхание почвенных беспозвоночных. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 328 с.
- Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 1956. 263 с.
- Винберг Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи совр. биол. 1966. Т. 61. Вып. 2. с. 274–293.
- Винберг Г.Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Журн. общ. биол. 1976. Т. 37. № 1. с. 56–69.
- Винберг Г.Г., Хартова Л.Е. Интенсивность обмена у мальков карпа // Докл. АН СССР. 1953. Т. 89. № 6. с. 1119–1122.
- Владимирова И.Г., Злочевская М.Б., Озернюк Н.Д. Динамика интенсивности дыхания в раннем онтогенезе амфибий // Онтогенез. 2000. Т. 31. № 5. С. 350–354.
- Зиничев В.В., Зотин А.И. Зависимость суммарного потребления кислорода от температуры на разных стадиях развития тихоокеанской кеты // Онтогенез. 1988а. Т. 19. С. 217–220.
- Зиничев В.В., Зотин А.И. Избираемая температура и оптимум развития у предличинок и личинок кеты *Oncorhynchus keta* // Вопр. ихтиологии. 1988б. Т. 28. С. 164–166.
- Зотин А.И. Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения. М.: Наука, 1988. 272 с.
- Зотин А.И. Термодинамический подход к проблемам развития, роста, старения. М.: Наука, 1974. 183 с.
- Зотин А.И., Зотина Р.С. Феноменологическая теория развития, роста, старения организма. М.: Наука, 1993. 364 с.
- Зотин А.И., Озернюк Н.Д. Влияние температуры на дыхание и уровень АТФ в период дробления яиц вьюна // Докл. АН СССР. 1966. Т. 171. С. 1002–1004.
- Клячко О.С., Озернюк Н.Д. Температурные адаптации метаболизма: влияние температуры на кинетические свойства лактатдегидрогеназы (K_M) во время развития разных видов рыб // Докл. АН СССР. 1991. Т. 319. С. 1252–1255.
- Клячко О.С., Озернюк Н.Д. Биохимические механизмы адаптации зародышей разных видов рыб // ДАН. 1995. Т. 345. С. 427–430.
- Корниенко И.А. Возрастные изменения энергетического обмена и терморегуляции. М.: Наука, 1979. 160 с.
- Озернюк Н.Д. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. М.: Наука, 1985. 175 с.
- Озернюк Н.Д. Механизмы адаптаций. М.: Наука, 1992. 272 с.
- Озернюк Н.Д. Принципы минимизации метаболизма и оптимальные условия развития видов // Изв. РАН. Сер. Биол. 1993. № 1. С. 8–15.
- Озернюк Н.Д. Биоэнергетика онтогенеза. М.: Изд-во МГУ, 2000. 264 с.
- Озернюк Н.Д. Температурные адаптации. М.: Изд-во МГУ, 2000. 205 с.
- Озернюк Н.Д. Феноменология и механизмы адаптационных процессов. М.: Изд-во МГУ, 2003. 215 с.
- Озернюк Н.Д. Экологическая энергетика животных. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 167 с.
- Озернюк Н.Д., Лелянова В.Г. Особенности энергетического обмена в раннем онтогенезе рыб и амфибий // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46. № 6. С. 778–785.
- Радзинская Л.И., Никольская И.С., Алексеева Т.А. и др. Изменение интенсивности дыхания в онтогенезе некоторых беспозвоночных // Онтогенез. 2003. Т. 34. № 5. С. 377–381.
- Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. М.: Мир, 1988. 567 с.
- Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.
- Devenport J., Lonning S. Oxygen uptake in developing eggs and larvae of the cod *Gadus morhua* L. // J. Fish. Biol., 1980. V. 64. P. 249–256.
- Gromadzka J. Respiratory metabolism of the Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Ekol. Polska. 1968. V. A16. № 17. P. 375–383.
- Hochachka P.W., Somero G.N. Biochemical adaptation. Mechanism and process in physiological evolution. Oxford University Press, Oxford, 2002.
- Klyachko O.S., Ozernyuk N.D. The effect of temperature on the kinetic properties of lactate dehydrogenase from various fish species // Comp. Biochem. Physiol., 1994, Vol. 107B, P. 593–595.

Klyachko O.S., Ozernyuk N.D. Functional and structural properties of lactate dehydrogenase from embryos of different fishes // *Comp. Biochem. Physiol.* 1998. Vol. 119B, P. 77–80.

Ozernyuk N.D., Polosukhina E.S., Beniumov A.O., Klyachko O.S. Developmental expression of lactate dehydro-

genase isoforms in *Danio rerio*: functional and structural properties of H₄- and M₄-LDH. *Zebrafish // Development & Genetics.* Cold Spring Harbor Meeting, Cold Spring Harbor, New York. 1996. P. 67.

Zotin A.I. Thermodynamic aspects of developmental biology. Basel: S. Karger, 1972. 159 p.

Adaptive Specific Features of Energy Metabolism in Fish Ontogenesis

N. D. Ozernyuk

*Kol'tsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119334 Russia
e-mail: ozernyuk@mail.ru*

Abstract—A review of data on the pattern of change of the intensity of oxygen consumption during early ontogenesis of different fish species (rainbow trout, loach, zebrafish, carp, and grass carp) is provided. It has a similar pattern: this index increases in the period of embryonic and larval development and, after passing of larvae to an active feeding, it begins to gradually decline. This dynamics is determined by specific features of an increase in the rate of oxygen uptake and body weight in the course of early stages of fish ontogenesis. For determining optimal temperature conditions of development, a method of total (for a definite stage of development) oxygen uptake was suggested, which makes it possible to determine minimal energy expenditures necessary for the process of a particular stage of embryogenesis to take place. Analysis of temperature dependence of kinetic properties of enzymes with reference to the Michaelis constant (K_m) for lactate dehydrogenase demonstrated that minimal K_m , corresponding to maximal enzyme-substrate affinity, for embryos of different fish species differs in correspondence with differences in temperature conditions of development of these species in nature. For embryos of one species developing at changing temperature conditions (salmonids), this index changes in accordance with a temperature drift in nature.

Сдано в набор 12.01.2011 г.	Подписано к печати 08.04.2011 г.	Формат бумаги 60 × 88 ¹ / ₈
Цифровая печать	Усл. печ. л. 10.0	Усл. кр.-отт. 1.1 тыс.
	Тираж 102 экз.	Уч.-изд. л. 9.9
		Бум. л. 5.0
		Зак. 1297

Учредитель: Российская академия наук,
Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

Издатель: Российская академия наук. Издательство “Наука”, 117997 Москва, Профсоюзная ул., 90
Оригинал-макет подготовлен МАИК “Наука/Интерпериодика”
Отпечатано в ППП “Типография “Наука”, 121099 Москва, Шубинский пер., 6