

УДК 597-13 : [57 : 504]

Влияние абиотических и биотических факторов среды на выживаемость эмбрионов и молоди рыб

Н.Г. Журавлёва

Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН;
Биологический факультет МГТУ, кафедра биоэкологии

Аннотация. Дан анализ представлений о критических периодах в раннем онтогенезе рыб. Рассмотрены особенности реактивности эмбрионов разных видов рыб на разных этапах эмбриогенеза и в связи с экологией.

Abstract. The analysis of critical periods in early ontogenesis of fishes has been given. Peculiarities of reactivity of fish embryos on different stages of embryogenesis and in connection with environment ecology have been considered.

Ключевые слова: критические периоды, эмбриональное развитие, стадии развития, пресноводные рыбы, морские рыбы
Key words: critical periods, embryonal development, development stages, fresh-water fish, salt-water fish

1. Введение

Чувствительность эмбрионов к действию различных повреждающих агентов среды, и в первую очередь абиотических факторов, таких как кислородная недостаточность, резкие колебания температуры, выходящие за пределы оптимумов, механические повреждения и другие воздействия, оказывают влияние на ход морфогенетических процессов, нарушая скорости развития отдельных органов, вызывая появление уродливо развитых зародышей, а во многих случаях приводя к летальным исходам.

Начиная с работ С.Р. Стоккарда (*Stockard*, 1907; 1921) и С. Келликота (*Kellicott*, 1916), проведенных на эмбрионах *Fundulus heteroclitis*, начата серия многочисленных исследований так называемых критических периодов в ходе развития эмбрионов позвоночных, особенно рыб. С.Р. Стоккард (*Stockard*, 1921) критическими периодами назвал нарушение темпов развития отдельных закладок органов у эмбрионов, четко выявленных у *Fundulus heteroclitis*, например, при действии низких температур. Представления С.Р. Стоккарда о нарушении темпов эмбрионального развития после действия различных повреждающих агентов получили дальнейшее развитие в работах Р. Гольдшмита (*Goldschmidt*, 1938), создавшего представление о координированной системе скоростей в перемещении клеточного материала, которое особенно легко нарушается в период закладки органов.

Среди отечественных работ особый интерес представляет большой экспериментальный материал, относящийся преимущественно к эмбриональному и личиночному развитию различных рыб (*Трифорова*, 1935; 1949; 1957; *Привольнев*, 1957; *Никифоров*, 1956; *Вернидуб*, 1957).

А.Н. Трифонова и ее сотрудники исходили из двух основных предпосылок: 1) одинаковые достаточно сильные воздействия на эмбрионы различных организмов ведут к образованию одинаковых уродств; 2) их критические (наиболее чувствительные к внешним воздействиям) периоды совпадают. В 1949 году А.Н. Трифонова писала "В нашем представлении особо чувствительными к внешним воздействиям являются периоды эмбрионального развития, на которых весь эмбрион или отдельные его участки характеризуются особым состоянием, при котором они легче повреждаются (т.е. денатурируются) внешними воздействиями (*Насонов*, *Александров*, 1940). Такое состояние белков протоплазмы, в нашем представлении, должно обуславливаться или, во всяком случае, быть связанным с особым типом обмена веществ. В развитии яйцеклеток этот тип коррелятивно связан с процессами дифференцировки" (*Трифорова*, 1957).

2. Критические периоды у рыб

Критические периоды у рыб обнаружены на стадиях дробления, гастрюляции и у эмбрионов со сформированными органами. Однако наличие чувствительных периодов не всегда связано с процессами дифференциации, например, началом дробления, периодом вылупления эмбрионов рыб из оболочек. В дальнейшем вносятся ряд уточнений: так, критические периоды *А.Н. Трифонова* (1957) относит к "продромической" стадии повреждения по Введенскому и отмечает в чувствительные периоды изменения диссимиляционного обмена, ослабление способности связывать прижизненные красители, уменьшение в цитоплазме количества РНК и количества сульфгидрильных групп, связанных с белком. "Понижение реактивности эмбриона в критические периоды морфогенеза можно объяснить ослаблением белкового обмена веществ и уменьшением количества реактивных групп белка" (*Трифорова*, 1957).

Так, у эмбрионов окуня и ерша (весенне-нерестующие рыбы) в условиях гипоксии обнаруживаются критические периоды на начальных этапах дробления, перед началом гастрюляции, а также в период формирования осевых органов.

Работы, посвященные критическим периодам у эмбрионов рыб, с самого начала были тесно связаны с практикой рыборазведения.

Но, однако, даже в период максимального увлечения критическими периодами и первого накопления фактов было обнаружено, что на чувствительность эмбрионов весьма существенно влияют не только видовые особенности морфофизиологической реактивности, но и характер повреждающего агента. Эмбриологические и генетические исследования шли координировано (*Goldschmidt*, 1938; *Newman*, 1917; *Bonnevie*, 1936 и др.).

Весьма отчетливо обнаруживалась стойкая вариабельность в ответе эмбрионов на повреждение, в зависимости от его характера, что позволило предлагать даже пути для снижения реактивности эмбрионов в чувствительные периоды (*Привольнев*, 1935а; *Трифенова*, *Коновалов*, 1937).

Даже действие одного и того же повреждающего агента, например, температуры, оказывает различное действие на ход зародышевого развития (*Привольнев*, *Разумовский*, 1939).

Т.И. Привольнев (1941) выделены три типа икры – окуневый (характерный для весенне-нерестующих рыб), сиговый и форелевый (характерный для осенне-нерестующих рыб). Для сигового и форелевого типов икры характерна значительная стойкость к действию повреждающих агентов в период дробления, уменьшение стойкости перед наступлением гастрюляции и в период гастрюляции.

Различие в реактивности сига и форели *Т.И. Привольнев* (1941) связывает с количеством желтка и соответственно измененными морфогенетическими процессами в период формирования и роста зародыша.

М.Ф. Вернидуб (1947) отмечено, что растворы NaCl, одинарный, двойной и тройной раствор Рингера влияют на ход морфогенеза эмбрионов окуня, ерша, судака, леща. Оказалось, что "более концентрированные солевые растворы вызывают резко выраженное повреждение, проявляющееся в нарушении нормального хода развития, но принципиально в иной форме, чем та, которая наблюдается при действии агентов другой природы" (*Вернидуб*, 1947).

Причины противоречивости выводов из многих исследований критических периодов становятся понятны в свете экспериментального анализа их в ходе развития некоторых рыб и амфибий, проведенных *В.М. Коровиной* (1945а; 1945б; 1947; 1952; 1957). Остановимся на основных фактах, обнаруживаемых в ходе развития вьюна *Misgurnus fossilis* (*Коровина*, 1950). Икра вьюна подвергалась на разных стадиях развития действию высокой температуры (33°C), низкой температуры (0°C), контрольные икринки вьюна содержались при температуре 14°C. Результаты опытов показательны. После действия высокой температуры на эмбрионы вьюна обнаруживаются три чувствительных периода – на стадиях от 8 до 64 бластомеров, стадии, предшествующей гастрюляции, и на стадии формирования эмбриона.

Снижение стойкости эмбрионов наблюдается перед вылуплением. По отношению к низкой температуре в эмбриональном развитии имеется только один чувствительный период, совпадающий с первым чувствительным периодом к высокой температуре. Это период от стадии 8 до стадии 128 бластомеров (*Коровина*, 1952). Однако нужно отметить, что критические периоды на ранних этапах развития вьюна, как и у многих других рыб, более или менее совпадают.

Особый интерес представляют наблюдения *В.М. Коровиной* (1952) за устойчивостью эмбрионов вьюна к механическим повреждениям – свободному падению с различной высоты. Оказалось, что эмбрионы вьюна резистентны к механическим воздействиям на начальных этапах развития и перед вылуплением.

Одной из важных закономерностей является возрастание специфичности в реагировании зародышей на внешнее воздействие.

В.М. Коровина на основании анализа собственных наблюдений и имеющихся в литературе данных о реактивности рыб в период зародышевого развития делает вывод, значение которого для практики рыборазведения чрезвычайно важно. "Практикам-рыбоводам необходимо точно знать зависимость развития зародыша рыб на разных этапах эмбрионального развития от внешних факторов среды, и в первую очередь, от механического воздействия, высокой и низкой температуры и гипоксии. Опыты с икрой вьюна показали, что периоды повышенной чувствительности к механическому воздействию не совпадают с чувствительными периодами к перегреву и охлаждению. Характер реакции зародыша вьюна к теплу и холоду однотипен только в начале развития и резко различен в середине и в конце эмбрионального периода. Исследователи, полностью отождествляющие действие разнообразных факторов среды на зародышей рыб, неправильно решают проблему взаимоотношений внутреннего и внешнего в развитии организма и тем самым неправильно ориентируют рыбоводческую практику. Выявление специфичности во взаимодействии развивающегося организма с условиями внешней среды для промысловых рыб различных систематических и экологических групп с целью совершенствования методов искусственного рыборазведения является очередной задачей" (*Коровина*, 1952).

3. Особенности реактивности эмбрионов и личинок рыб

Особую важность для рыбоводов имеют конкретные сведения о реактивности тех или иных рыб на разных этапах онтогенеза. Приведем имеющиеся сведения о критических периодах у лососевых рыб.

К. Хата (*Hata*, 1927) не обнаружил период повышенной чувствительности во время дробления у эмбрионов симы. Анализируя реактивность эмбрионов, он пришел к выводу, что раннее дробление является стадией, устойчивой к действию высокой и низкой температуры, механическим повреждениям.

Согласно наблюдениям *Т.И. Привольнева* (1941), форелевый тип развития икры характеризуется значительной устойчивостью к ряду повреждающих агентов во время дробления. Первый чувствительный период к механическим воздействиям наступает перед гастрულიей. Процессы формирования эмбриона сопровождаются резким повышением чувствительности до завершения этапа гастрულიи. Во время пигментации глаз также отмечается некоторое усиление чувствительности эмбрионов (*Привольнев, Никифоров*, 1959).

Имеется большое количество сведений о критических периодах у эмбрионов и личинок осетровых (*Трифенова*, 1949; *Олифан*, 1957), а также рыб, относящихся к различным отрядам костистых рыб: плотвы (*Вернидуб, Гузева*, 1950), окуня (*Трифенова*, 1935; *Привольнев*, 1935б), леща (*Привольнев, Разумовский*, 1939), ерша (*Вернидуб*, 1939), осетра, севрюги (*Закиян*, 1949).

Фактом, не вызывающим сомнения, является особая чувствительность многих рыб в конце стадии дробления, перед этапом гастрულიи и на различных стадиях формирования эмбриона. Весьма важны наблюдения *Е.С. Ральниковой* (1954), проведенные на икре рипуса (*Coregonus albula infraspecies ladogensis*) и окуня (*Perca fluviatilis*). *Е.С. Ральникова* показала, что лабильность эмбрионов в значительной степени зависит от количества сульфгидрильных групп в blastomeres и тканях зародышей. Согласно наблюдениям *А.Н. Трифеновой* (1954), в критические периоды в клетках эмбриона уменьшается количество РНК, а также усиливаются окислительные процессы и снижаются анаэробные диссимиляционные процессы.

В. И. Олифан (1957) предполагает, что критические стадии в ходе онтогенеза осетровых рыб, как и у многих других организмов, связаны с меняющейся нейрогормональной регуляцией формообразовательных процессов. Критическими периодами *В.И. Олифан* называет кратковременные стадии, на которых дифференцируются очередные по ходу онтогенеза органы. Критические стадии, таким образом, могут обнаруживаться и в период, когда ткани эмбриона сформированы.

Ряд исследователей (*Привольнев*, 1957; *Трифенова*, 1954) одной из причин повышенной чувствительности эмбрионов перед вылуплением считают нарушение функции желез вылупления.

Следует отметить еще одну особенность в реактивности эмбрионов рыб после действия повреждающих агентов: процессы роста нередко усиливаются (*Трифенова*, 1949; 1958; *Вернидуб*, 1939). *А.Н. Трифенова* (1949) и ее ученики отмечали усиление процесса роста и при действии повреждающих агентов в стойкие периоды.

Периоды повышенной реактивности в ходе эмбрионального и личиночного развития характерны не только для рыб. Это явление широко распространено среди беспозвоночных, амфибий (*Вернидуб*, 1939).

У млекопитающих и человека критические периоды на ранних стадиях развития наблюдаются в периоды имплантации и формирования плаценты. Работы *П.Г. Светлова* позволили понять многие разрозненные факты, накопившиеся в патологии развития человека и ряда млекопитающих. Особую роль в появлении нарушений морфогенеза играет снижение окислительных процессов в критические периоды формирования млекопитающих. После действия самых различных агентов – ядов, недостатка кислорода, авитаминозов, охлаждения и перегревания эмбрионов – нарушается координация биохимических процессов и, прежде всего, тормозятся окислительные процессы, в ряде случаев начинают превалировать более древние процессы – процессы анаэробного дыхания, гликолиза.

Имеется много данных, говорящих о том, что процессы органогенеза, протекающие у эмбрионов гетерохронно, в начальные периоды оказываются весьма чувствительными к действию самых различных неблагоприятных факторов среды.

Необходимо остановиться, однако, на тех принципиально новых предположениях, которые сделаны *П.Г. Светловым* (1935; 1960). На основании накопившихся фактов по дискретности морфофизиологических перестроек, наблюдаемых в ходе эмбрионального развития, *П.Г. Светлов* не противопоставляет процессы дифференциации и роста подобно тому, как делали *А.Н. Трифенова* (1954) и другие исследователи.

Согласно *П.Г. Светлову* (1960), "...каждый из естественных этапов развития начинается относительным периодом, за которым следуют периоды, в течение которых происходят видимые процессы морфогенеза (дифференциация и рост). Главным признаком, характеризующим критические периоды развития, является высокая чувствительность клеток зародышей к действию внешних агентов, обусловленная пониженной регулятивной деятельностью в эти периоды".

Закономерное чередование морфогенетических процессов в пределах этапа развития является схемой, приложимой как ко всему зародышу в целом, так и к его органическим составным частям (зачаткам органов, метамерам, клеткам). Каждая из них имеет один или несколько критических периодов развития, в общем случае не совпадающих друг с другом во времени. Эмбриологический смысл критических периодов заключается в том, что в течение их происходит детерминация процессов развития до конечного состояния, достигаемого теми или иными единицами развивающейся системы к концу данного этапа онтогенеза.

Закономерное кратковременное повышение чувствительности зародышей и их частей обеспечивает возможность ответа их на раздражения ничтожной силы, которыми включаются цепи морфогенетических реакций. Тем самым, критические периоды развития являются средством, реализующим наследственные потенции организма.

Модификация онтогенеза (а равным образом и мутации) возникают преимущественно в критические периоды эмбрио- и гаметогенеза как результат воздействия на организм внешней среды. Поэтому теория критических периодов развития является одним из обобщений, имеющих принципиальное значение для понимания процессов эволюции.

Последние два вывода *П.Г. Светлова* (1960) открывают путь для новых эмбриологических данных и гипотез и в то же время позволяют экспериментально подойти к решению кажущегося противоречия – удивительной эмансипации развивающихся эмбрионов системой сложнейших морфофизиологических механизмов от воздействия внешней среды (*Needham*, 1961).

Следует особо отметить одну, почти универсальную особенность реактивности эмбрионов. Морфологически в ходе действия повреждающих агентов, иногда после прекращения действия, наблюдается, как уже указывалось у эмбрионов рыб, анархическое разрастание отдельных групп эмбриональных (зачатков) клеточных элементов.

А.П. Дыбан (1948) уделяет этому факту особое внимание и выделяет три неспецифические фазы реактивности эмбрионов на повреждение. Первая фаза характеризуется задержкой и остановкой развития. Вторая фаза – нарушением функции сердечно-сосудистой системы. Третья фаза – пролиферация и дистрофия клеточных элементов, дезинтеграция зародыша и его постепенная гибель.

Следует отметить, что пролиферация и дистрофия являются неспецифической реакцией, возникающей при самых различных повреждениях, независимо от характера повреждающего агента.

Ф. Молл (*Mall*, 1910) рассматривает пролиферативные явления как основную первичную воспалительную реакцию. В то же время иммунологические реакции принимают непосредственное участие в морфогенетических процессах в период эмбриогенеза и метаморфоза личинок.

Установлено, что момент перехода на экзогенное питание является для личинок рыб критическим периодом. Отмечено отставание в развитии у непитающихся личинок.

При длительном голодании личинок изменяется их внешний вид и пропорции тела. Вскоре после начала голодания наступает остановка роста, предшествующая предсмертному укорочению тела личинок. У истощенных личинок тело искривлено. Пищевод у таких личинок имеет гладкую слизистую, складок нет, имеются лишь небольшие выступы. Слизистые клетки неразличимы. Подслизистого слоя нет. В кишечнике нет поперечных складок, ядра эпителиальных клеток пикнотические. Кишечник личинок находится в состоянии дегенерации.

При голодании личинок трески в течение 14-15 дней с момента вылупления в кишечнике отмечаются необратимые изменения. С этого момента начинается массовый отход личинок, они – обречены, независимо от наличия корма в дальнейшем. Неспособность к усвоению корма обусловлена глубокими деструктивными процессами, происшедшими в их пищеварительном тракте.

При выращивании молоди пелагических рыб отмечены деформации нотохорда, ведущие в дальнейшем к кифозу либо лордозу позвоночника. Причины возникновения вышеуказанных деформаций разные. Многие авторы отмечают следующие причины: неоптимальные абиотические (температура, насыщение кислородом, соленость, освещенность) и биотические условия (нарушение питания).

Как правило, деформации нотохорда наблюдаются в результате: 1) переполнения плавательного пузыря газами; 2) переполнения кишечника пищей, 3) то и другое вместе оказывают давление на нотохорд и деформируют его.

Причины возникновения деформаций нотохорда, а в дальнейшем – кифоза позвоночника, на наш взгляд, заключаются в нарушениях биотехнологии выращивания молоди.

В ряде случаев в кишечнике отмечены слишком крупные ракообразные, которые своими острыми конечностями могут травмировать эпителий кишечника либо нарушать целостность стенки кишечника. Последнее может приводить к асциту брюшной полости. Водянка брюшной полости и переполнение кишечника могут приводить к деформациям нотохорда, а в дальнейшем – к кифозу позвоночника.

С другой стороны, развитие структуры и становление функции плавательного пузыря у молоди является также критическим периодом (с момента перехода личинок на смешанное питание и до двухмесячного возраста) в раннем онтогенезе рыб. Переполнение плавательного пузыря происходит вследствие необходимости молоди трески постоянно держаться в поверхностных слоях воды из-за неглубоких емкостей выращивания. Переполнение плавательного пузыря газами и давление на нотохорд может явиться причиной нарушения размерно-массовых пропорций, а именно соотношения антеанального расстояния и массы тела, из-за чего меняется плавучесть молоди.

4. Заключение

С.Р. Стоккард, развивая учение о критических периодах, представлял онтогенез как ряд последовательных этапов, различающихся скоростью развития. По мнению С.Р. Стоккарда, критические периоды характеризуются наибольшей скоростью развития организма, поэтому он становится чувствительным к различным вредным воздействиям. Внешние факторы, к которым особенно велика чувствительность в эти периоды, могут ускорять, замедлять или приостанавливать развитие организма.

Все критические периоды можно разделить на следующие типы:

1. периоды, критические для всего организма, когда вредные воздействия могут привести к гибели зародыша или молоди;
2. периоды, критические для каждого органа;
3. периоды, критические для каждого вида тканей;
4. периоды, критические для клетки.

Таким образом, критическими периодами для организма в целом являются: 1. период развития половых клеток – гаметогенез; 2. оплодотворение; 3. этап гастрюляции; 4. развитие осевых зачатков (нотогенез), гистогенез и органогенез. Вредные факторы среды в это время могут вызвать различные аномалии развития; 5. выход зародыша из оболочек. Оно связано с резким изменением окружающей среды; 6. переход на внешнее питание. Каждый эмбриональный зачаток и развивающийся из него орган имеют период повышенной чувствительности к повреждающим факторам (свой критический период), и их действие нарушает нормальный ход эмбриогенеза и постэмбрионального развития.

Знание периодов повышенной чувствительности необходимо для создания оптимальных условий в период инкубации эмбрионов и выращивания молоди с целью повышения их выживаемости, поскольку основным сдерживающим фактором для устойчивого развития марикультуры является невозможность получения жизнестойкой молоди в промышленных масштабах.

Литература

- Bonnevie K.R.** Pseudocephalie als spontane recessive Mutation bei der Hausmaus. *Vid. Acad. Scr. 1, Mat. Naturwissensch*, Bd.9, S.39-45, 1936.
- Goldschmidt R.** Physiological genetics. *New York – London, McGraw-Hill Book Comp.*, p.375, 1938.
- Hata K.** On the influence of four kinds of vibration upon the eggs of *Oncorhynchus masou*. *Journ. Imp. Fish. Inst.*, v.XXIII, N 3, p.3-15, 1927.
- Kellicott C.** The effects of low temperatures upon the development of *Fundulus*. *Amer. J. Anat.*, v.20, N 3, p.92-108, 1916.
- Mall F.** Die Pathologies des menschlichen Eies. *Hand. die Entw. Gesch. die Menschen. F. Keibel und F. Mall*, Bd. 1, S.9, 1910.
- Needham A.E.** Adaptive value or regenerative ability. *Nature*, v.191, N 4789, p.720-721, 1961.
- Newman H.** On the production of monsters by hybridization. *Biol. Bull.*, v.35, N 5, p.306, 1917.
- Stockard C.R.** Development alrate and structural expression; an experimental study of twins "double monsters" and single deformities and interaction among embryonic organs during their origin and development. *Amer. J. Anat.*, v.28, p.115-226, 1921.
- Stockard C.R.** The artificial production of a single median cyclopean eye in the fish embryo by means of sea water solutions of magnesium chlorid. *Arch. Entw.-Mech., Organismen*, v.23, p.249-258, 1907.
- Вернидуб М.Ф.** О некоторых закономерностях взаимоотношения организма с внешней средой в раннем онтогенезе рыб. *II совещание эмбриологов СССР. Тезисы докладов, изд. МГУ*, с.28-29, 1957.
- Вернидуб М.Ф.** О специфичности действия солевых растворов на развивающиеся яйца рыб. *ДАН СССР*, т.58, № 3, с.493-496, 1947.
- Вернидуб М.Ф.** Обмен развивающегося эмбриона рыб при повреждении. I. Пастер-Мейергофская реакция в нормальных и поврежденных яйцах некоторых весеннерестующих рыб. *Архив анатомии гист. и эмбриол.*, т.22, № 1, с.106, 1939.

- Вернидуб М.Ф., Гузева М.И.** О морфофизиологических этапах в развитии личинок рыб. *ДАН СССР*, т.71, № 3, с.585-588, 1950.
- Дыбан А.П.** Очерки патологической эмбриологии человека. *Л., Наука*, 205 с., 1948.
- Закиян М.Х.** Критические периоды в эмбриональном развитии осетровых рыб. *ДАН СССР*, т.66, № 5, с.1005-1008, 1949.
- Коровина В.М.** Влияние некоторых факторов внешней среды на развивающийся зародыш вьюна в различных стадиях его развития. *Ученые записки Карело-Финского ин-та. Биол. науки*, т.4, вып.3, с.42-70, 1952.
- Коровина В.М.** Влияние некоторых факторов среды на развивающийся зародыш вьюна в различные периоды его развития. *Труды ВММА им. С.М. Кирова*, т.22, с.209-252, 1950.
- Коровина В.М.** Изменение стойкости к высокой температуре и эмбриогенеза бесхвостых амфибий. *Труды ВММА им. С.М. Кирова*, т.5, ч. I, с.82-85, 1945б.
- Коровина В.М.** Изменение чувствительности по отношению к кислотности среды на разных стадиях эмбрионального развития у бесхвостых амфибий. *Труды ВММА им. С.М. Кирова*, т.5, ч. I, с.25-36, 1945а.
- Коровина В.М.** Изменение чувствительности эмбриона к внешним воздействиям. *Труды научной сессии ВММА им. С.М. Кирова*, т.7, ч. 1, с.50-53, 1947.
- Коровина В.М.** Изменение эмбриогенеза рыб и амфибий под влиянием некоторых внешних факторов. *II совещание эмбриологов СССР. Тезисы докладов, изд. МГУ*, с.88-89, 1957.
- Насонов Н.В. Александров В.Я.** Реакция живого вещества на внешние воздействия. Денатурационная теория повреждения и раздражения. *М.-Л., Изд-во АН СССР*, с.251, 1940.
- Никифоров Н.Д.** Влияние температуры на ход эмбриогенеза у лососевых рыб. *Л., Научно-техн. бюлл. ВНИОРХ*, № 3/4, с.68-78, 1956.
- Олифан В.И.** Критические стадии в индивидуальном развитии животных. *II совещание эмбриологов СССР. Тезисы докладов, изд. МГУ*, с.130, 1957.
- Привольнев Т.И.** Влияние высокой температуры на развитие икры рыб. *Л., Тр. Петергоф. биол. ин-та*, № 13/14, с.12-27, 1935а.
- Привольнев Т.И.** Влияние высокой температуры на разные стадии развития окуня (*Perca fluviatilis*). *Тр. Петергоф. биол. ин-та*, № 13/14, с.45-67, 1935б.
- Привольнев Т.И.** Периоды различной чувствительности в развитии рыб. *II совещание эмбриологов СССР. Тезисы докладов, изд. МГУ*, с.147-148, 1957.
- Привольнев Т.И.** Периоды различной чувствительности в эмбриональном развитии свирского сига и лосося и дыхание икры сига. *Изв. ВНИОРХ*, т.24, с.26-27, 1941.
- Привольнев Т.И., Никифоров Н.Д.** Некоторые показатели рН по физиологии рыб. *М., Рыбное хозяйство*, с.1-37, 1959.
- Привольнев Т.И., Разумовский А.М.** Влияние пониженной температуры на разные стадии развития икры леща (*Abgamis brama*). *ДАН СССР*, т.23, № 6, с.602-605, 1939.
- Ральникова Е.С.** Критические периоды развития и реактивные группы белковых тел. *ДАН СССР*, т.95, № 4, с.909-912, 1954.
- Светлов П.Г.** Теория критических периодов в развитии и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез. *В кн.: Вопросы цитологии и общей физиологии. М.-Л., Изд-во АН СССР*, с.263-285, 1960.
- Светлов П.Г.** Учение об "организаторах" и теория развития. *Природа*, № 1, с.46-58, 1935.
- Трифорова А.Н.** Влияние асфиксии на развитие кариокинетического деления у эмбрионов рыб. *Архив биол. наук*, т.37, вып.3, с.757-749, 1935.
- Трифорова А.Н.** Изменение жизнестойкости икры рыб при смене стадий развития и при адаптации к неблагоприятным воздействиям. *В кн.: Тезисы докладов на XVI годичной научной сессии Института. 16-19 марта 1954. Свердловск*, № 2, с.9-11, 1954.
- Трифорова А.Н.** Изменение реактивности в эмбриональном развитии рыб. *II совещание эмбриологов СССР. Тезисы докладов, изд. МГУ*, с.186-187, 1957.
- Трифорова А.Н.** Критические периоды эмбрионального развития. *Усп. соврем. биол.*, т.28, вып. 4, с.154-168, 1949.
- Трифорова А.Н.** Повышение общей жизнеспособности при адаптации к действию повреждающих агентов. *Журн. общ. биол.*, т.19, вып. 3, с.197-201, 1958.
- Трифорова А.Н., Коновалов П.И.** Развитие икры рыб при совместном действии измененной концентрации водородных ионов и повышенном парциальном давлении кислорода. *Тр. Петергоф. биол. ин-та*, т.6, № 2, с.40-48, 1937.