

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



26

1987

7. Schachter D. Etude comparative du metabolisme respiratoire de *Sphaeroma hookeri* Leach (Crustace, Isopoda) de la Durancole et des etangs mediterraneus // C. r. Acad. Sci. — 1974. — 259, N 2. — P. 44—67.

Ин-т биологии юж. морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР,
Севастополь

Получено
23.11.84

G. I. ABOLMASOVA

TEMPERATURE EFFECT ON THE METABOLISM INTENSITY AND GROWTH RATE OF ISOPODA — SPHAEROMA SERRATUM FABR.

Summary

Metabolism intensity and growth rate of *Sphaeroma serratum*, representative of Isopoda, inhabiting the Black Sea littoral zone, have been studied under the temperature (5, 8, 15 and 23°C) effect. Experiments were conducted on three dimensional groups with the average dry body weight 1.82, 4.59 and 13.18 mg. The energy metabolism rate/body weight equations are presented for four investigated temperatures. The absolute diurnal gain of sphaeromas, mean specific growth rate for the whole dimensional range of isopods, energy expenditures for the energy and plastic metabolism as well as the growth coefficient K_2 are calculated. The maximal value of K_2 at 15°C is marked.

УДК 597.08.591.1.3

В. Б. ВЛАДИМИРЦЕВ

ТЕРМОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ЭМБРИОНОВ ЧЕРНОМОРСКОЙ СУЛТАНКИ MULLUS BARBATUS PONTICUS ESSIPOV НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ

Морское рыбоводство в настоящее время является перспективной отраслью народного хозяйства, но его развитие сдерживается трудностью получения жизнестойкой молоди рыб. Условием получения жизнестойкой молоди является создание оптимального температурного режима на ранних стадиях онтогенеза, так как незначительные нарушения температурного режима могут отрицательно сказываться на более поздних стадиях [1, 5, 10, 11].

Биология черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus* Essipov хорошо изучена. Нерест происходит в прибрежной зоне на глубинах до 20 м с мая по август при температуре 14—25°C и солёности 13,5—19,3‰. Икринки мелкие (диаметр 0,61—0,92 мм), пелагические [3, 4, 9]. Термочувствительность эмбрионов султанки изучена слабо. Л. С. Овен [8] и А. И. Смирнов [9] описали развитие икры при разных постоянных температурах, но определения диапазонов оптимальных температур по этапам в литературе нами не обнаружены.

В связи с этим целью нашей работы было определить и обосновать оптимальные температурные режимы для каждого этапа эмбрионального развития султанки. Эти данные необходимы при искусственной инкубации икры с целью получения жизнестойкой молоди.

Методика. Производителей отлавливали в прибрежной зоне моря и содержали в бассейне ёмкостью 6 м³ с постоянными протоком и аэрацией. Зрелые половые продукты получали в 23—24 ч путем сцеживания; оплодотворение производили полусухим методом при температуре 19—20°C и солёности 18‰. Оплодотворение составляло 65%. Оплодотворенную икру отделяли от некачественной путем седиментации вначале в воде, опресненной до солёности 16‰ для отделения всплывших поврежденных оболочек и жировых капель, а затем в воде солёностью 20‰ для отделения оседающих незрелых и неразвивающихся икринок. Затем оплодотворенную икру помещали в три стеклянные чашки ёмкостью 300 мл по 150 шт. и в течение 2—3 ч задавали температуру:

Таблица 1. Длительность этапов развития и дробления blastomeres эмбрионов черноморской султанки (экспериментальные данные)

Температура, °C	Длительность этапов, ч						Длительность дробления, мин
	I—II	III	IV	V	VI	V—VI	
15	17,5	17,0	15,5	13,5	23,0	36,5	45
18	12,0	11,5	8,5	9,5	8,5	18,0	33
21	9,8	8,5	6,3	6,0	5,5	11,5	26
22	8,1	7,2	5,2	4,0	5,5	9,5	23
24	7,8	6,8	3,8	3,3	4,7	8,0	19
27	7,5	6,5	3,5	2,7	3,8	6,5	18
30	6,3	5,6	3,8	1,4	3,5	4,9	16

10; 13; 15; 18; 21; 22; 24; 27 и 30 °C (с точностью $\pm 0,2$ °C) при солености 18‰. Наблюдения за развитием икры велись круглосуточно, этапы развития определяли по методике Т. В. Дехник [4]. Установить конец V и начало VI этапа не всегда удавалось с достаточной точностью, поэтому в большинстве случаев в результатах и расчетах эти этапы объединены. За время начала отдельных этапов развития принимали момент, в который 50% эмбрионов достигали определенного этапа. По завершению каждого этапа отбирали и просчитывали осевшую икру и производили смену воды. Последнюю предварительно фильтровали через бумажный фильтр, аэрировали и стерилизовали ультрафиолетом.

Из-за явления партеногенетического развития [7] мы не могли разделить полностью оплодотворенную и неоплодотворенную икру. Этим объясняется повышенный отход икры на первых этапах при всех температурах за счет оседания в первую очередь партеногенетически развивающихся икринок. За период дробления blastomeres принимали среднее значение периодов между 1-й и 2-й, 2-й и 3-й, 3-й и 4-й бороздами дробления.

Результаты. При температурах 10 и 13 °C развитие икры шло медленно и через 60 и 44 ч соответственно при достижении второго этапа наблюдался ее массовый отход. Гастрюляция при этих температурах не начиналась. При температуре 15—30 °C икра проходила весь цикл развития до выклева. Продолжительность этапов развития икры представлена в табл. 1. При повышении температуры скорость развития икры возрастала, однако не на всех этапах эмбрионального развития изменения скорости развития были пропорциональны повышению температуры. На рис. 1 представлено изменение длительности каждого этапа в процентах общего срока эмбрионального развития. Наименьшее возрастание скорости развития с повышением температуры наблюдалось на первых трех этапах, когда относительная длительность каждого из них повышается. Это свидетельствует об отрицательном воздействии высоких температур на ранние этапы развития. Обратное явление наблюдалось на поздних (V—VI) этапах, в течение которых угнетающее воздействие оказывали низкие температуры, что проявлялось в непропорционально большой продолжительности этих этапов (табл. 1).

Если отношение продолжительности этапа к продолжительности дробления принять за количество «условных дроблений», то получаем, что на ранних этапах (I—III) изменение температуры не влияет на количество «условных дроблений», т. е. зависимость скорости развития от температуры в этот период тождественна таковой на стадиях дробления (табл. 2). На более поздних этапах пропорциональность нарушается. Количество «условных дроблений» за весь период эмбрионального развития сравнительно постоянно в диапазоне 18—30 °C и увеличивается при 15 °C.

Наибольший отход икры наблюдался при самой низкой (15 °C) и высокой (30 °C) температурах (рис. 2). Максимальная выживаемость

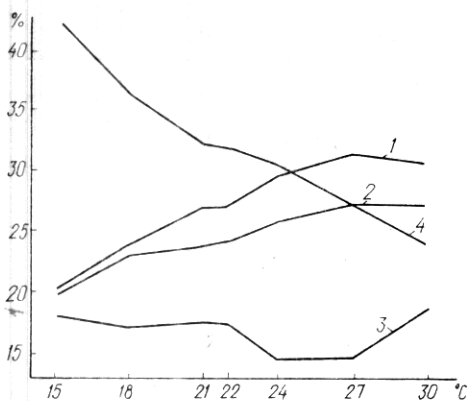
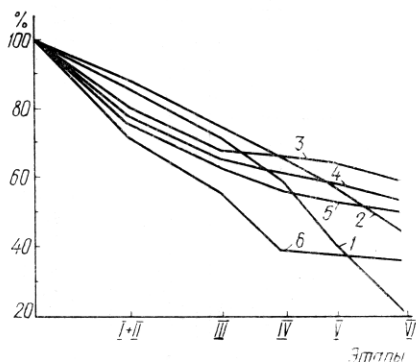


Рис. 1. Длительность этапов эмбрионального развития султанки (% от всего периода эмбрионального развития) при разных температурах:

1 — I—II этапы, 2 — III, 3 — IV, 4 — V—VI этапы

Рис. 2. Выживаемость эмбрионов султанки (%) в процессе развития при разных температурах инкубации:

1 — 15 °C, 2 — 18, 3 — 21, 4 — 24, 5 — 27, 6 — 30 °C



наблюдалась при температуре 21—22 °C, которая соответствовала температуре поверхностных слоев воды прибрежной зоны во время нереста. Известно, что наибольшей выживаемости при инкубации икры в искусственных условиях можно добиться путем создания переменного температурного режима [1, 6, 10, 11]. Для этого необходимо определить диапазон оптимальных температур на каждом этапе эмбрионального развития султанки (рис. 3). Принимая за диапазон оптимальных температур значения, при которых наблюдается наименьшая смертность эмбрионов, можно выделить следующие оптимальные температурные условия: I—II этапы — 15—21 °C, III — 15—27, IV — 18—27, V — 20—28, VI — 20—30 °C. Заметно, что по мере развития икры эти значения варьируют и повышаются (рис. 4).

При инкубации икры отмечены различные нарушения в развитии эмбрионов, которые сказывались на выклюнувшихся личинках. Наиболее частой аномалией у личинок было искривление хорды. Наибольший процент аномальных личинок (67—81%) выклеивался при 15 и 30 °C, наименьший (6—14) — при 18—24 °C (рис. 4).

Обсуждение. Выживаемость эмбрионов является основным критерием при определении оптимального температурного режима инкубации икры. Используя графическое изображение поэтапных оптимальных температур (см. рис. 4), можно предположить, что линия, проведенная приблизительно по центру оптимальных зон, будет отражать оптимальный температурный режим эмбрионального развития султанки. По нашему мнению, при инкубации икры температура должна плавно повышаться от 17 до 23 °C, т. е. I—II этапы инкубировать при 17—19 °C,

Таблица 2. Количество «условных дроблений» на разных этапах эмбрионального развития султанки (расчетные данные). Объяснения в тексте

Температура, °C	Этапы развития						
	I—II	III	IV	V	VI	V—VI	I—VI
15	23	23	21	18	31	49	115
18	22	21	15	17	15	32	90
21	23	20	14	14	13	27	83
22	21	19	14	10	14	24	78
24	24	21	12	10	15	25	83
27	25	22	12	9	12	21	80
30	23	21	14	5	13	18	77

III — при 19—20,5, IV — при 20,5—21,5, V—VI — при 21,5—23 °C. Мы предлагаем температуру выклева (23 °C) ниже средней температуры (25 °C) оптимальной зоны VI этапа исходя из того, что наименьший выклев аномальных личинок наблюдался в диапазоне 18—24 °C с минимумом при 22 °C. На рис. 4 длительность каждого этапа рассчитана (см. ниже) исходя из предлагаемого температурного режима. Весь период развития икры в этом режиме длится около 37—38 ч.

Для интерполяции данных по длительности этапов и более полной характеристики эмбрионального развития при различных температурах мы использовали уравнение Белерадека (цит. по [7] и [11]), которое применяется в двух видах:

$$D = \left(\frac{a}{T} \right)^b \quad (1)$$

$$D = \left(\frac{a}{T_a} \right)^b, \quad (2)$$

где D — длительность развития; T — температура (°C); T_a — эффективная температура $T_a = T - T_0$, где T_0 — температура биологического нуля (°C); a и b — константы. Графически сравнив расчеты по обоим уравнениям, мы пришли к выводу, что следует использовать уравнение (2), которое значительно точнее аппроксимирует экспериментальные данные. Для определения T_0 пользуются также двумя методами. Пер-

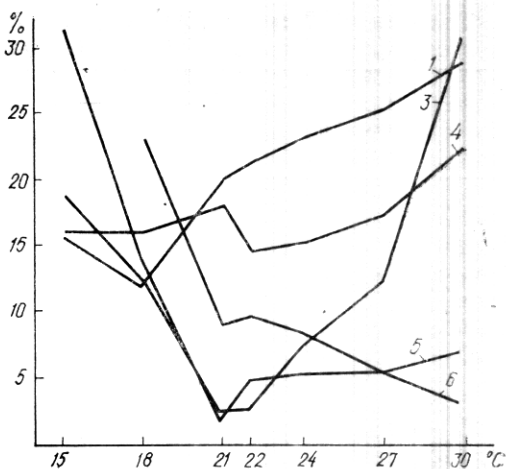


Рис. 3. Смертность эмбрионов султанки (%) на разных этапах развития в зависимости от температуры:

1 — I—II этапы, 2 — III, 3 — IV, 4 — V, 5 — VI этап

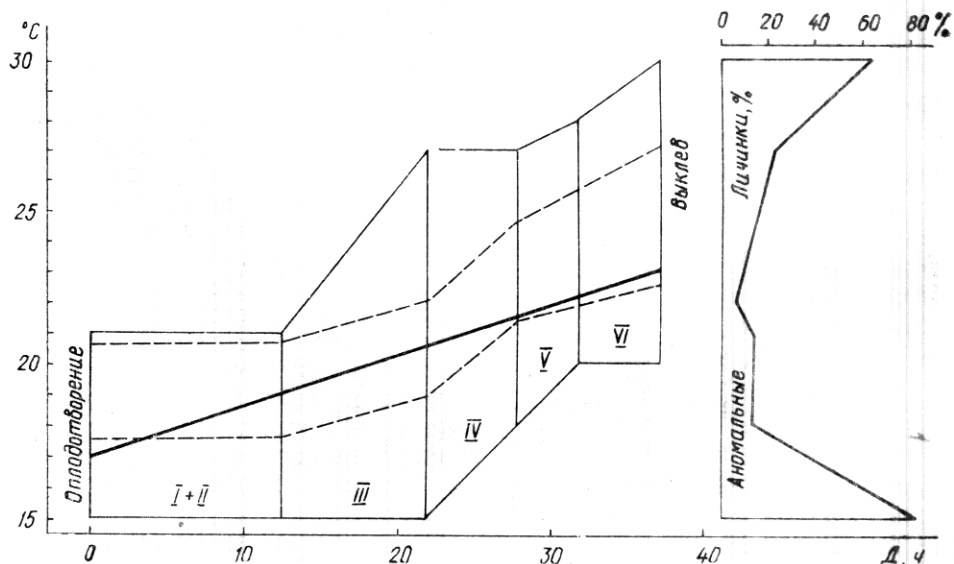


Рис. 4. Диапазоны оптимальных температур, процент выклева аномальных личинок и предлагаемый температурный режим. Объяснения в тексте

Таблица 3. Значения констант T_0 , a и b уравнения Белерадека и расчетных температур

Константа	Этапы					
	I—II	III	IV	V—VI	I—VI	Дробление
T_0 , °C	8,0	9,4	11,9	12,6	10,3	6,8
a	172,47	140,72	67,40	90,22	364,04	324,31
b	0,878	0,866	0,883	1,006	1,015	1,034
T , °C при $Q_{10}=2,5$	17,5	18,9	21,5	23,6	21,4	18,1
T , °C при $Q_{10}=2,0$	20,7	21,9	24,7	27,1	24,9	21,7
T_a , °C при $Q_{10}=2,5$	9,6	9,5	9,6	11,0	11,1	11,3
T_a , °C при $Q_{10}=2,0$	12,7	12,5	12,7	14,5	14,6	14,9

вый — за T_0 принимают нижнюю температуру, при которой прекращается развитие. Второй — графический метод [7], который, по нашим расчетам, более приемлем. В данном случае на графике зависимости скорости развития $\frac{100}{D}$ от температуры выбирается прямолинейный

участок, который продлевается до пересечения с осью абсцисс. Точка пересечения и будет являться T_0 [7]. Используя метод наименьших квадратов, мы рассчитали скорость развития на этом участке по уравнению $\frac{100}{D} = m + nT$ (m и n — коэффициенты), откуда $T_0 = -\frac{m}{n}$. Полу-

ченные значения T_0 , a и b приведены в табл. 3. Константа b для V—VI этапов, всего эмбрионального развития и длительности дробления blastomeres близка к единице, следовательно, на этих этапах скорость развития можно описать уравнением линейной зависимости $\frac{100}{D} = kT_a$,

предложенной Кожанчиковым [6] и к этим этапам применимо правило постоянства градусо-часов. На I—IV этапах развития константа b значительно отличается от единицы, и правило постоянства градусо-часов для них неприменимо. Рассчитанные по уравнению Белерадека кривые продолжительности этапов (рис. 5) иллюстрируют лимитирующее воз-

действие низких температур на поздние этапы развития и высоких температур — на ранние этапы. Считается [2], что оптимальными температурными условиями развития водных животных являются такие, которым соответствует температурный коэффициент $Q_{10}=2,0-2,5$, так как в этих пределах находится значение Q_{10} оптимального энергетического обмена.

Рассчитанные на основе уравнения Белерадека значения температур, при которых Q_{10} становится равным 2,0—2,5, приведены в табл. 3 и нанесены на рис. 4 пунктирными линиями. Расчетные значения оптимальных температур хорошо согласуются со значениями, определенными по выживаемости эмбрионов. Следовательно, больше оснований считать, что зоны оптимальных температур лежат в указанных выше

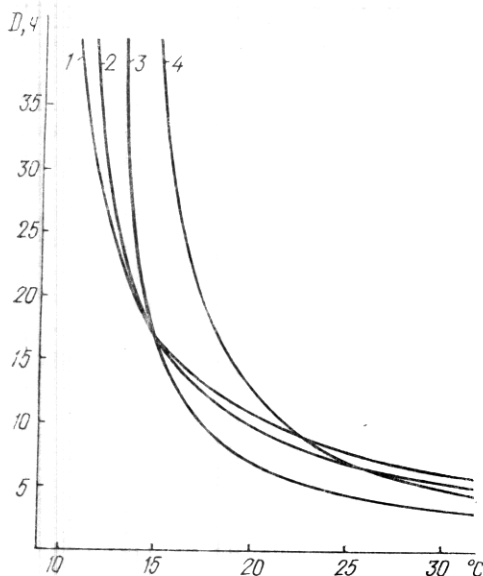


Рис. 5. Расчетные кривые продолжительности этапов эмбрионального развития султанки при разных температурах:

1 — I—II этапы, 2 — III, 3 — IV, 4 — V—VI этапы

границах. С другой стороны, исходя из расчетов [2], оптимальная эффективная температура (T_0) эмбрионального развития находится в пределах 10,9—14,4 °С. Вычисленные нами значения оптимальной T_0 для султанки (см. табл. 3) согласуются с известными данными.

Таким образом, эмбрионы султанки обладают сравнительно высокой термолабильностью, нормальное их развитие происходит в диапазоне 17—27 °С. На поздних этапах развития эмбрионы более термолабильны, чем на ранних. Чувствительность эмбрионов на ранних этапах повышена по отношению к высоким температурам, а на поздних — к низким (рис. 1). Высокие температуры оказывают угнетающее действие на скорость развития эмбрионов на I—III этапах; на V—VI этапах развития угнетающее действие оказывают низкие температуры. Это объясняется тем, что нерест султанки происходит в придонных, еще непрогретых слоях воды, а развивающаяся икра всплывает в поверхностные слои прибрежной зоны, где температура воды значительно колеблется и бывает сравнительно высокой. Перепад температур, испытываемый эмбрионами в естественных условиях в весенне-летний период, достигает 10 °С. Нахождение икринок при температуре 13,1 °С [9], вероятно, объясняется случайностью, так как при этой температуре развитие икры прекращается.

Полученные нами данные позволяют проводить инкубацию икры султанки в искусственных условиях с целью получения жизнестойкой молоди и управлять ее развитием с учетом границ оптимальных температур.

Выводы. 1. На I—III этапах скорость развития эмбрионов черноморской султанки пропорциональна скорости дробления бластомеров, на более поздних этапах пропорциональность соблюдается лишь в узком диапазоне температур. 2. В процессе эмбрионального развития султанки диапазон оптимальных температур смещается в сторону повышения температуры. 3. Инкубацию икры в искусственных условиях, как показывают наши данные, целесообразно проводить при постепенном повышении температуры от 17 до 23 °С, а именно: I—II этапы — 17—19 °С, III — 19—20,5, IV — 20,5—21,5, V—VI — 21,5—23 °С.

1. Битюкова Ю. Е., Ткаченко Н. К., Чепурнов А. В. Термочувствительность калкана *Psetta maotica* (Pallas) (Scophthalmidae) в период эмбрионального развития при искусственном выращивании // *Вопр. ихтиологии*. — 1984. — 24, вып. 3. — С. 459—463.
2. Винберг Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // *Журн. общ. биологии*. — 1983. — 44, № 1. — С. 31—42.
3. Дехник Т. В. и др. Размножение и экология массовых рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза / Т. В. Дехник, Л. А. Дука, Э. М. Калинина и др. — Киев: Наук. думка, 1970. — 212 с.
4. Дехник Т. В. Ихтиопланктон Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1973. — 234 с.
5. Игнатьева Г. М. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий (сравнительный анализ временных закономерностей развития). — М.: Наука, 1979. — 175 с.
6. Кожанчиков И. В. О лабильности процессов развития насекомых в отношении термических влияний // *Зоол. журн.* — 1946. — 25, № 1. — С. 27—35.
7. Медников Б. М. Температура как фактор развития // *Внешняя среда и развивающийся организм*. — М.: Наука, 1977. — С. 7—49.
8. Овен Л. С. Выживание и развитие черноморской султанки (*Mullus barbatus ponticus* Essipov) в воде с различной соленостью // *Тр. Карадаг. биол. станции*. — 1960. — Вып. 16. — С. 30—42.
9. Смирнов А. И. Биология размножения и развития черноморской султанки (*Mullus barbatus ponticus* Essipov) // *Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол.* — 1953. — 58, № 4. — С. 35—46.
10. Hokanson K. E. F., Kleiner Ch. F. Effect of constant and rising temperatures on survival and development rates of embryonic and larval yellow perch, *Perca flavescens* (Mitchill) // *Early life history of fish* / Ed. by J. H. S. Blaxter. — Berlin: Springer. — 1974. — P. 437—448.
11. Ryland J. S., Nichols J. H. Effect of temperature on the embryonic development of the plaice *Pleuronectes platessa* L. (Teleostei) // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* — 1975. — 18, N 2. — P. 121—137.

**THERMOSENSITIVITY OF MULLUS BARBATUS PONTICUS
ESSIPOV EMBRYOS AT DIFFERENT DEVELOPMENTAL STAGES**

Summary

Thermosensitivity of *Mullus barbatus ponticus* Essipov embryos at early stages is higher to high (24-30 °C) temperatures and at late stages — to low (15-18 °C) ones. Basing on the experimental data on development and survivability of embryos it is suggested to conduct incubation of *Mullus barbatus ponticus* spawn under artificial conditions within the range of temperatures elevating from 17° to 23 °C.