

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ISSN 0203-4646

ЭКОЛОГИЯ МОРЕЯ

1871



ИНБЮМ

32

1989

В. Б. ВЛАДИМИРЦЕВ

ОСОБЕННОСТИ РОСТА ПРЕДЛИЧИНОК ЧЕРНОМОРСКОЙ СУЛТАНКИ *MULLUS BARBATUS* *PONTICUS* ESSIPOV В ИСКУССТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Основная задача морского рыбоводства на современном этапе — разработка технологии получения жизнестойкого посадочного материала. Создание такой технологии требует изучения развития икры и личинок морских рыб в искусственных условиях. Одним из ценных промысловых видов Черного моря является султанка. Сравнительно высокая устойчивость к воздействию биотических и абиотических факторов среды, с одной стороны, и отличные пищевые качества — с другой, позволяют рассматривать ее в качестве перспективного объекта маринкультуры.

Однако ранние стадии развития султанки изучены слабо, а имеющиеся данные [3, 4, 5] не могут служить основой для рекомендаций по ее искусственному выращиванию. Цель нашей работы — выявление закономерностей роста и развития предличинок султанки для определения оптимальных температурных условий при искусственном культивировании.

Материал и методика. Материал для проведения экспериментальных работ получен в искусственных условиях. Половозрелых производителей, выловленных в Севастопольской бухте, содержали в бассейне (6 м³) с постоянным протоком и аэрацией. В темное время суток (23—24 часа) сцеживали половые продукты и проводили искусственное оплодотворение «полусухим» методом. Оплодотворенную икру инкубировали в устройствах [1] объемом 50 л при постоянных температурах 15, 18, 21, 22, 24, 27 и 30 °С, при которых в дальнейшем содержали предличинок. Температура поддерживалась с точностью до $\pm 0,1$ °С.

Устройства для инкубации икры и выдерживания личинок рыб были подключены к общей замкнутой системе ранее описанного типа [6]. Постоянный проток со скоростью 5—10 л·ч⁻¹ и сравнительно большой объем замкнутой системы (0,8 м³) обеспечили удовлетворительный гидрохимический режимы в устройствах. Плотность посадки предличинок составляла 50—100 шт.·л⁻¹.

Наблюдения за ростом и развитием предличинок вели круглосуточно. Линейные параметры замеряли у 5—10 предличинок и использовали среднее значение. Всего замерено около 400 предличинок. С помощью микроскопа МБС-9 замеряли следующие линейные размеры предличинок: абсолютную длину (L), длину (l_v) и высоту (H_v) желточного мешка, диаметр жировой капли (d), длину туловища (ad), высоту головы (H_c), горизонтальный диаметр глаза (o). Объем жировой капли ($V_{ж.к}$) вычисляли по формуле объема шара, т. е. $V_{ж.к} = \pi d^3/6$, а объем желточного мешка ($V_{y.s}$) — по применяемой [7] формуле объема эллипсоида:

$$V_{y.s.} = \frac{1}{6} \pi l_v H_v^2.$$

Приравнивание формы желточного мешка к эллипсоиду, естественно, вносит ошибку в абсолютные значения его объема и, как правило, завышает их, но вполне позволяет проводить сравнительный анализ резорбции желтка и эффективности его утилизации в разных условиях выдерживания предличинок. Эффективность утилизации желтка ($E_{y.u}$) определяли по величине линейного прироста предличинок на единицу объема израсходованного желтка, т. е.

$$E_{y.u.} = \Delta L / \Delta V_{y.s.} \text{ (мм прироста/мм}^3 \text{ желтка),}$$

Таблица 1. Морфометрические показатели предличинки султанки

T°, C	D , ч	L , мм	$V_{y.s.}$ мм ³	$V_{ж.к.}$ мм ³ 10 ⁶	ad , мкм	ad/L , %	H_c , мкм	σ , мкм
15	12	1,737	0,108	4803	737	42,4	151	140
	18	1,938	0,137	5089	764	39,4	162	155
	30	2,123	0,110	4488	783	36,9	186	166
	50	2,036	0,092	3697	757	—	200	171
	71	2,064	0,056	3869	757	—	257	171
18	0	1,581	0,266	4511	793	50,2	141	143
	36	2,319	0,085	3576	824	35,5	219	188
	63	2,431	0,045	3004	776	31,9	271	184
	86	2,476	0,026	2690	741	29,9	298	188
	111	2,600	Следы	1964	746	28,7	—	191
	135	2,489	„	—	659	—	398	186
21	12	2,033	0,111	5215	788	38,8	179	154
	24	2,190	0,087	4452	788	36,0	204	171
	36	2,374	0,040	4235	776	32,7	238	174
	51	2,519	0,027	3405	774	30,7	269	198
	72	2,486	Следы	2552	706	—	329	186
	99	2,210	„	2569	691	—	—	181
22	0	1,591	0,226	4268	763	47,9	140	143
	24	2,391	0,121	3946	854	35,7	206	183
	36	2,500	0,102	3527	843	33,7	249	200
	60	2,473	Следы	2404	750	—	311	188
	84	2,438	„	2090	695	—	—	188
24	0	1,591	0,220	4575	776	48,8	141	143
	24	2,491	0,089	3957	843	33,8	217	—
	39	2,553	0,071	3147	835	32,7	276	204
	60	2,467	Следы	2112	733	—	308	194
	84	2,400	„	2395	726	—	431	191
27	0	1,643	0,178	5147	752	45,8	139	138
	24	2,237	0,046	4331	786	35,1	237	186
	36	2,433	0,018	3818	733	30,1	314	191
	48	—	Следы	2995	—	—	314	—
30	0	1,614	0,224	4564	779	48,2	136	129
	14	2,069	0,123	3561	817	39,5	186	160
	24	2,311	0,101	3036	832	36,0	239	175
	34	2,157	0,036	3187	757	—	274	—
	46	2,139	Следы	2637	697	—	309	169
	62	2,357	„	—	686	—	429	171

где ΔL — средняя скорость прироста предличинки в течение определенного периода (τ); $\Delta V_{y.s.}$ — средняя скорость расхода желтка в течение того же периода времени. Как правило, этот период времени был равен 24 и 36 часам и отсчитывался с момента выклева предличинки.

Результаты. На основании большого экспериментального материала получены данные о росте и развитии предличинки черноморской султанки в условиях различных постоянных температур (15—30°C). Эти данные (табл. 1) послужили основанием для дальнейших расчетов и заключений.

Линейный рост. Длина тела предличинки сразу после выклева значительно увеличивается в течение 1—1,5 сут (рис. 1). Скорость роста (ΔL) на этой стадии при повышении температуры от 15 до 22—24°C в среднем возрастает с 13 до 31 $\text{мк} \cdot \text{ч}^{-1}$ (табл. 2). При температурах выдерживания 24—30°C скорость роста предличинки достоверно не различается. Таким образом, при повышении температуры личинки достигают максимальной скорости роста при 22—24°C. В возрасте 1,5—3 сут скорость роста предличинки плавно уменьшается до полного прекращения роста, что связано с истощением запасов желтка и про-

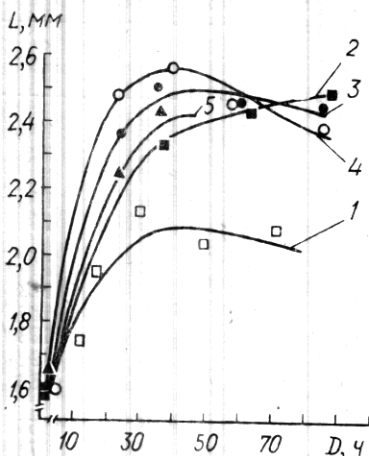


Рис. 1. Линейный рост предличинки султанки при разных температурах выдерживания, °C:
1 — 15, 2 — 18, 3 — 22, 4 — 24, 5 — 27.

должающимся развитием организма. К моменту перехода предличинки на экзогенное питание длина тела несколько уменьшается. Следует обратить внимание, что при температурах выдерживания 15° и 30 °C предличинки росли аномально. В этих условиях они не достигли максимальных размеров на 0,2—0,4 мм и у большинства наблюдалось искривление хорды, что свидетельствует о близости этих температур к летальным значениям.

Резорбция желтка. Скорость резорбции желточного мешка является одним из показателей оптимальности условий выдерживания личинок в период эндогенного питания [8] и рассматривается в сочетании с другими морфометрическими параметрами развития. Для более объективного анализа процессов роста и утилизации желтка мы интерполировали данные резорбции с помощью степенного уравнения:

$$V_{y.s.} = a(D + D_0)^{-b},$$

где a и b — коэффициенты; D — возраст предличинки; D_0 — длительность эмбрионального периода (ч) при определенной температуре. Введение в формулу значения D_0 потребовалось для более точного отражения процесса резорбции. Необходимость введения в формулу D_0 , по нашему мнению, объясняется тем, что считать началом развития следует не момент выклева, а момент начала развития эмбриона. Значения D_0 и коэффициентов a и b для определенных температур приведены в табл. 2. С целью достоверного отражения процесса резорбции желтка при интерполяции данных мы использовали дополнительные промежуточные замеры желточного мешка, которые в табл. 1 не включены.

Коэффициенты b характеризуют интенсивность и равномерность резорбции желточного мешка. Ясно, что чем b ближе по значению к единице, тем равномернее происходит утилизация желтка в течение всего периода развития предличинки. Равномерность утилизации свидетельствует о рациональном использовании желтка на внутренний метаболизм личинок и об эффективности его трат на процессы роста [8]. В нашем случае коэффициент b наиболее близок к единице при температуре выдерживания предличинки равной 22—24 °C.

Приведенные на рис. 2 расчетные кривые резорбции желточного мешка условно начинаются из одной точки. Это необходимо для лучшей иллюстрации сравнительной характеристики уменьшения его объема. Наименьшие траты желтка происходят при 22—24 °C. Малая резорбция желтка при 15 °C объясняется замедленным и аномальным ростом и развитием предличинки при этой близкой к летальной температуре. Наиболее интенсивный расход желтка наблюдался при температурах 18° и 30 °C.

Эффективность утилизации желтка является одним из основных критериев определения оптимальных условий выдерживания предличинки [10]. Определяющим фактором в оптимизации условий является температурный фактор. Значительное влияние температуры на эффективность утилизации желтка подтверждается нашими данными. В диапазоне 15—30 °C эффективность утилизации желтка ($E_{y.u.}$) у предличинки султанки колеблется в пределах 3,08—7,86 мм прироста/мм³ желтка (см. табл. 2). Наибольший прирост тела на единицу израсходованного

желтка (6,53—7,86 мм·мм⁻³) происходит при температуре 22—24°C. Данную температуру выдерживания предличинок султанки следует принять за оптимальную.

Резорбция жировой капли. Объем жировой капли уменьшается пропорционально возрасту предличинок и продолжает уменьшаться на стадии замедления и прекращения ее линейного роста, т. е. резорбция жировой капли не зависит от размеров предличинок и описывается уравнением $V_{ж.к} = 0,0046 - \Delta V_{ж.к} \cdot D$, где $V_{ж.к}$ — объем жировой капли; D — возраст предличинки, $\Delta V_{ж.к}$ — скорость резорбции жировой капли, мм³·ч⁻¹.

Скорость резорбции, в свою очередь, находится в прямой зависимости от температуры выдерживания предличинок (рис. 3), т. е. $\Delta V_{ж.к} = (1,4t - 0,5) \cdot 10^{-6}$. Интересно отметить, что теоретически скорость резорбции жировой капли будет равна нулю примерно при 0°C. Если пренебречь незначительной величиной поправочного коэффициента 0,5 и подставить значение скорости резорбции в формулу объема жировой капли, то получим окончательное уравнение резорбции капли в виде зависимости от возраста и температуры выдерживания: $V_{ж.к} = 0,0046 - 1,4 \cdot 10^{-6} \cdot D \cdot t$.

Постоянный коэффициент 0,0046 (начальный объем жировой капли при выклеве предличинок) определен общим для всех температур инкубации путем усреднения всех замеров жировой капли в момент выклева.

Антеанальное расстояние. На стадии роста предличинок относительное антеанальное расстояние равномерно уменьшается с 47—50% во время выклева до 30—34% при длине личинок, равной 2,4—2,5 мм (рис. 4). Таким образом, рост предличинок обусловлен увеличением хвостового отдела, тогда как туловищный отдел в процессе роста практически не увеличивается (см. табл. 1).

Наличие зависимости скорости уменьшения относительного антеанального расстояния на стадии роста от температуры выдерживания предличинок достоверно не доказано, хотя и наблюдается некоторое ее увеличение при повышении температуры. Зависимость антеанального расстояния от размеров предличинок на стадии линейного роста при температурах выдерживания 18—30°C описывается уравнением $ad = 77,5 - 18,4L$.

Антеанальное расстояние продолжает уменьшаться на стадии замедленного линейного роста и далее при уменьшении общей длины тела (на рис. 4 не показано), однако скорость уменьшения относительного антеанального расстояния на этой стадии значительно меньше. В это время укорачивается туловищный отдел и это обуславливает либо замедление линейного роста при продолжающемся росте хвостового отдела, либо уменьшение размеров предличинок при прекращении роста хвостового отдела.

Высота головы. В процессе развития предличинок султанки происходит интенсивное формирование отделов головного мозга и их резкое увеличение в размерах. В момент выклева образующиеся отделы мозга располагаются один за другим вдоль тела, что обуславливает удлиненную форму головы. После выклева формирующиеся отделы головного мозга надвигаются друг на друга и перестраиваются в вертикаль-

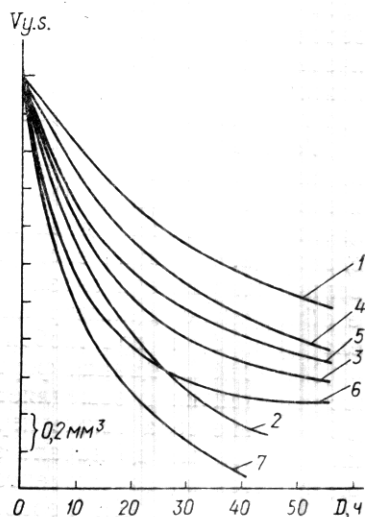


Рис. 2. Резорбция желточного мешка предличинок султанки при разных температурах выдерживания, °C:

1 — 15, 2 — 18, 3 — 21, 4 — 22, 5 — 24, 6 — 27, 7 — 30.

Таблица 2. Скорость роста (ΔL), резорбция ($\Delta V_{y.s}$) и эффективность утилизации личинок черноморской султанки

Параметры	Температура, °C				
	15	18	21	22	24
t , ч	30—50	24—36	24—36	24—36	24—39
ΔL , мкм·ч ⁻¹	17,4—8,7	23,4—20,5	24,6—21,5	33,3—25,3	37,5—24,7
a	994,4	1529	317,1	9,3	17,7
b	1,908	2,221	2,077	1,074	1,322
D_0 , ч ⁻¹	86	50	35	32	28
$\Delta V_{y.s}$, (мм ³ ·10 ⁻³)ч ⁻¹	2,94—2,41	6,24—5,01	5,43—4,21	4,24—3,47	5,02—3,78
$E_{y.s}$, мм·мм ⁻³	5,92—3,62	3,75—4,09	4,53—5,11	7,86—7,29	7,48—6,53

ное расположение, при этом длина головы практически не изменяется, а высота резко увеличивается. Увеличение высоты головы продолжается даже тогда, когда общая длина тела личинок перестает увеличиваться. Следовательно, изменение пропорций головы не связано с изменением линейных размеров и пропорций тела, а является результатом развития предличинок, т. е. зависит от их возраста. Таким образом, высота головы находится в линейной зависимости от возраста предличинок: $H_c = 140 + \Delta H_c \cdot D$, где H_c — высота головы; ΔH_c — скорость увеличения высоты головы; D — возраст предличинок. Скорость увеличения высоты головы (ΔH_c) прямо пропорциональна температуре выдерживания предличинок (рис. 5) и описывается уравнением $\Delta H_c = 0,2t - 1,6$. Следовательно, $H_c = 140 + (0,2t - 1,6) \cdot D$.

Горизонтальный диаметр глаза. Зрение наряду с пищеварительной системой играет важнейшую роль в процессе перехода предличинок на экзогенное питание. От своевременного развития зрительной системы значительно зависит доля личинок, адаптировавшихся к условиям поиска пищи. В наших экспериментах достоверной зависимости скорости увеличения размера глаза от температуры выдерживания предличинок не обнаружено. Диаметр их глаза прямопропорционален общей длине тела (рис. 6) и при любой температуре описывается уравнением $o = 0,042 + 0,06 L$. Данная формула верна и в тот период, когда линейный рост предличинок замедляется и прекращается, т. е. размер глаза подобно длине тела также перестает увеличиваться и остается практически неизменным до начала экзогенного питания. На этом этапе происходит интенсивная пигментация сетчатки и роговицы глаза.

Заключение. На первом этапе развития черноморской султанки можно выделить две стадии — интенсивного и замедленного линейного роста. Для каждой из этих стадий характерны особенности роста частей тела.

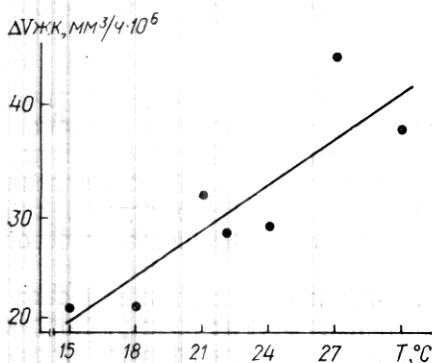


Рис. 3. Скорость резорбции жировой капли при разных температурах выдерживания предличинок

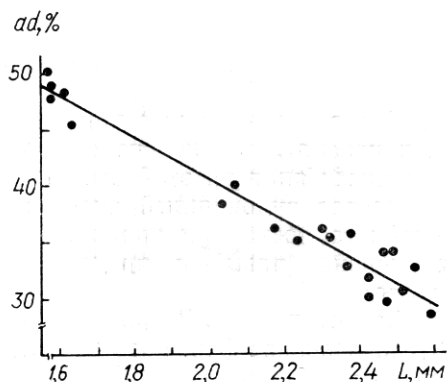


Рис. 4. Изменение относительной длины туловища предличинок султанки в процессе роста

27	30
24—36	14—24
24,8—21,9	32,5—29,2
269,1	25,7
2,316	1,565
23	19
6,37—4,66	10,56—7,68
3,89—4,71	3,08—3,80

Стадия интенсивного линейного роста длится около 1,5—2 сут и характеризуется высокой скоростью роста, достигающей 31 мкм·ч⁻¹. На этой стадии длина тела изменяется в основном за счет роста хвостового отдела, который увеличивается в 1,5—1,6 раза. Такое значительное увеличение относительных размеров хвостового отдела, вероятно, объясняется функциональной адаптацией предличинки к началу экзогенного питания, когда потребуются высокая скорость и маневренность для поиска и добычи пищевых организмов. Значительное увеличение скорости движения предличинки, кроме того,

обеспечивает им избегание хищников и повышает выживаемость. Интенсивная резорбция желточного мешка на этой стадии облегчает также движение предличинки, улучшая обтекаемость тела. Эта стадия характеризуется пропорциональным длине тела увеличением диаметра глаза и уменьшением относительного антеанального расстояния, независимыми от температуры выдерживания предличинки.

Вторая стадия длится около 1—1,5 сут и характеризуется замедлением линейного роста и его полным прекращением к моменту перехода на экзогенное питание. Значительное уменьшение скорости роста предличинки на этой стадии вплоть до полного прекращения роста наблюдается у ряда рыб, в частности у средиземноморской султанки [9]. Скорость резорбции желточного мешка значительно уменьшается, желток в основном расходуется не на процессы роста, а на развитие предличинки. На этой стадии происходят интенсивная пигментация глаз, развитие отделов головного мозга и пищеварительного тракта, продолжается равномерная резорбция жировой капли. Эти процессы находятся в прямой зависимости от температуры выдерживания предличинки и являются определяющими в успешном переходе предличинки на экзогенное питание.

Непрерывное увеличение высоты головы в течение всего периода эндогенного питания за счет развития и изменения расположения отделов головного мозга независимо от линейных размеров тела предличинки свидетельствует о важности развития нервной системы к моменту перехода на экзогенное питание. Использование энергетических ресурсов на пигментацию глаза, а не на дальнейшее увеличение его

$\Delta H, \text{мкм/ч}$

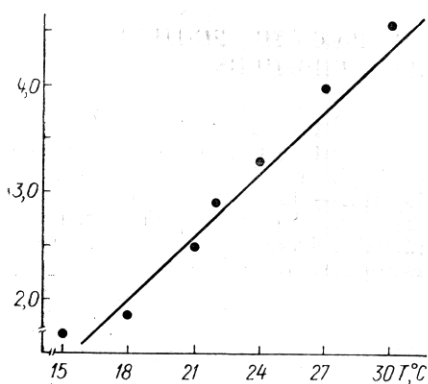


Рис. 5. Скорость увеличения высоты головы при разных температурах выдерживания предличинки

$Q, \text{мкм}$

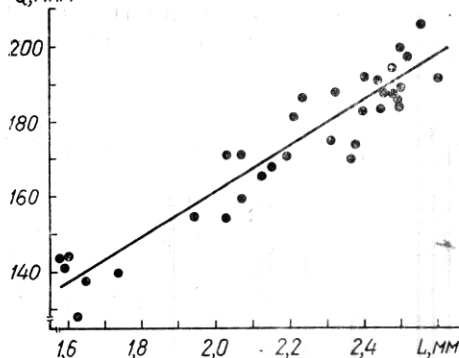


Рис. 6. Изменение горизонтального диаметра глаза предличинки султанки в процессе роста

размеров, подтверждает важность своевременного развития зрения на второй стадии.

Учитывая, что максимальные темпы роста, наибольшие эффективность утилизации и равномерность резорбции желтка наблюдаются при температуре 22—24 °С, следует считать эти температуры близкими к оптимальным значениям. Ранее установлено [2], что оптимальной температурой инкубации икры султанки в момент выклева является 23 °С, что согласуется с этими данными. Следовательно, при культивировании султанки в искусственных условиях выклюнувшихся при 23 °С предличинок необходимо выдерживать при температуре 23—24 °С.

Описанные выше особенности и закономерности роста предличинок черноморской султанки позволяют контролировать и оптимизировать условия выдерживания, способствующие их нормальному развитию.

1. Владимирцев В. Б. Оптимизация гидрологического режима инкубации пелагической икры морских рыб в эксперименте // Материалы конф. «Рациональное использование ресурсов моря — важный вклад в реализацию продовольственной программы». — Севастополь, 1984 г. — Ч. 11. — С. 201—205. Деп. в ВИНТИ 16.04.85, № 2556—85.
2. Владимирцев В. Б. Термочувствительность эмбрионов черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus* Essipov на разных этапах развития // Экология моря. — 1987. — Вып. 26. — С. 82—88.
3. Дехник Т. В. Ихтиопланктон Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1973. — 235 с.
4. Овен Л. С. Выживание и развитие черноморской султанки (*Mullus barbatus ponticus* Essipov) в воде с различной соленостью // Тр. Карадаг. биол. ст. — 1960. — Вып. 16. — С. 30—42.
5. 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.
6. Чепурнов А. В., Владимирцев В. Б. К вопросу функционирования замкнутой экосистемы при культивировании морских рыб // Материалы конф. «Рациональное использование ресурсов моря — важный вклад в реализацию продовольственной программы». — Севастополь, 1984. — Ч. 1. — С. 170—179. — Деп. в ВИНТИ 16.04.85, № 2556—85.
7. Blaxter J. H. S., Hempel G. The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.) // J. Cons. Int. Expl. Mer. — 1963. — 28. — P. 211—240.
8. Blaxter J. H. S., Hempel G. Utilization of yolk by herring larvae // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. — 1966. — 46. — P. 219—234.
9. Menu B., Girin M. Spawning, incubation and larval development of the red mullet (*Mullus surmuletus*) in the laboratory // Vie et milieu. — 1978/1979, — AB 28/29, N 3. — P. 517—530.
10. Ryland J. S., Nichols J. H. Effect of temperature on the embryonic development of the plaice *Pleuronectes platessa* L. (Teleostei) // J. Expl. Mar. Biol. and Ecol. — 1975. — 18, N 2. — P. 121—137.

Ин-т биологии юж. морей

им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено 03.02.88

V. B. VLADIMIRTSEV

GROWTH PECULIARITIES OF MULLUS BARBATUS PONTICUS ESSIPOV UNDER ARTIFICIAL CONDITIONS

Summary

Growth regularities of prelarvae body parts at constant temperatures of exposure within the range of 15-30 °С are described. Two stages are distinguished at the first stage of *Mullus barbatus ponticus* Essipov development — stages of intensive and slow growth, which are characterized by the development peculiarities of morphometric indications. The highest efficiency of the yolk utilization takes place at a temperature of 22-24 °С, which is considered optimal for the exposure of prelarvae.