

УДК 539.219.1: 639.215.2

В. В. Залепухин

Волгоградский государственный университет

**РАЗМЕРЫ И ВЫЖИВАЕМОСТЬ ЛИЧИНОК
КАК ПРОЯВЛЕНИЕ ЭНДОГЕННОЙ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ
В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ РЫБ (НА ПРИМЕРЕ САЗАНА)**

Рыбы относятся к живым организмам, динамика численности которых во многом определяется смертностью на самых ранних этапах их развития – эмбриональном и постэмбриональном. В условиях как естественного, так и искусственного воспроизводства рыб большое значение придается изучению условий формирования численности поколений и продуктивности популяций. В природных условиях усиленная элиминация в раннем онтогенезе определяется прежде всего качеством и количеством пищи, наличием хищников, неблагоприятными воздействиями температуры, газового и солевого состава водной среды и другими факторами, объединяемыми под названием экзогенных (внешних по отношению к развивающемуся организму). Анализ такого влияния на индивидуальное развитие рыб часто привлекал внимание исследователей, ему посвящено множество работ отечественных и зарубежных авторов [1].

Гораздо менее изученной является группа эндогенных факторов, связанных с качеством и жизнеспособностью молоди и определяемых свойствами, полученными от родительских особей. Их анализ представляет собой важную составную часть концепции эндогенной разнокачественности, в которой взаимосвязаны параметры производителей, их половых продуктов и молоди. Вполне понятно, что в природной среде решающую роль в выживаемости играют факторы экзогенной разнокачественности, а при искусственном воспроизводстве в контролируемых условиях возрастает роль эндогенных факторов. Проявления эндогенной разнокачественности можно проследить главным образом до перехода личинок на внешнее питание, поскольку в дальнейшем решающим становится качественный и количественный состав кормовых организмов. Следовательно, влияние родительских свойств лучше всего рассматривать на примере непитавшихся личинок при практически полном отсутствии пищи (при полном голодании).

При анализе жизнестойкости личинок возникают три основных вопроса:

1. Каковы количественные параметры выживаемости?
2. Существует ли зависимость между качеством производителей и выживаемостью личинок?
3. С какими характеристиками овулировавшей и развивающейся икры связана жизнестойкость голодающих личинок?

Ответ на поставленные вопросы мы дадим на примере сазана (*Cyprinus carpio* L.) – одного из представителей семейства карповых.

Материал и методы

Экспериментальная часть работы выполнена на личинках, полученных от 42-х самок сазана, завезенных в действующий инкубационный цех

с тоневого участка дельты Волги. Вылупившиеся из икры предличинки (100 ± 2 от каждой самки) были помещены в кристаллизаторы вместимостью 1 л, в которых два раза в сутки проводился отбор и подсчет погибших личинок. Температура воды в емкостях колебалась в пределах $18-20$ °С. По итогам опытов определялось время гибели 50 и 100 % особей: соответственно L_{50} и L_{100} . Методики проведения биологического анализа производителей, разделения овулировавшей икры по качеству и определения ее биохимического состава описаны нами ранее [2]. О взаимосвязях длины и выживаемости личинок с различными характеристиками эндогенной разнокачественности судили по статистическим методам, расчетам линейных коэффициентов корреляций и кривых нелинейной регрессии – по программам, содержащимся в стандартном пакете Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

Длина вылупившихся и внешне нормальных предличинок сазана на этапе А колеблется от 5,1 до 6,7 мм. Установлено, что этот показатель и другие характеристики эндогенной разнокачественности достаточно сильно зависят от качества икры, полученной после гипофизарных инъекций (табл. 1).

Таблица 1

Зависимость параметров эндогенной разнокачественности от качества икры у сазана (1986 г.)

Параметры	Недозрелая икра	Зрелая икра	Постовулярно перезревшая икра
Репродуктивные характеристики самок			
Количество полученной икры, г	475,0* (320÷600)**	766,8 (520÷1300)	585 (400÷850)
Абсолютная рабочая плодовитость, тыс. шт.	326,1 (214÷409)	492,1 (309÷832)	384,2 (277÷557)
Относительная рабочая плодовитость, тыс. шт. на 1 кг массы самок	55,4 (24÷77)	77,2 (51÷101)	75,8 (62÷99)
Характеристики овулировавшей и развивающейся икры			
Масса овулировавших икринок, мг	$1,46 \pm 0,02$	$1,53 \pm 0,03$	$1,56 \pm 0,03$
Диаметр овулировавших икринок, мм	$1,57 \pm 0,03$	$1,60 \pm 0,04$	$1,64 \pm 0,04$
C_V диаметра овулировавших икринок	7,80	5,44	7,05
Плотность овулировавших икринок (расчетная)	$0,72 \pm 0,04$	$0,71 \pm 0,04$	$0,67 \pm 0,05$
Диаметр набухших икринок, мм	$1,72 \pm 0,05$	$1,86 \pm 0,05$	$1,78 \pm 0,06$
C_V диаметра набухших икринок	9,50	5,76	8,84
Характеристики предличинок и личинок			
Длина вылупляющихся предличинок, мм	$5,32 \pm 0,11$	$6,23 \pm 0,17$	$5,73 \pm 0,13$
C_V длины вылупляющихся предличинок	6,45	4,62	5,81
Длина личинок при переходе на смешанное питание, мм	$5,88 \pm 0,11$	$7,24 \pm 0,21$	$6,54 \pm 0,11$
Прирост за период эндогенного питания, мм	$0,56 \pm 0,03$	$1,01 \pm 0,15$	$0,81 \pm 0,12$
<i>n</i>	6	28	8

* – средние значения; ** – минимальные и максимальные значения.

Достоверную тенденцию к увеличению с возрастом у самок сазана мы выявили ранее для массы овулировавших икринок ($r_{xy} = + 0,745$) и для длины вылупляющихся личинок ($r_{xy} = + 0,409$) [2]. Это подтвердилось и в настоящем исследовании: в пределах изученного возрастного ряда (4+...13+) длина пред-

личинки связана четкой зависимостью не только с возрастом, но и с рабочей плодовитостью и незначительно снижается с ростом упитанности самок. Уравнения нелинейной регрессии выглядят следующим образом:

$$Y = -0,002 X^2 + 0,106 X + 5,34,$$

где X – возраст самок;

$$Y = -0,09 X^2 + 0,39 X + 5,62,$$

где X – упитанность самок;

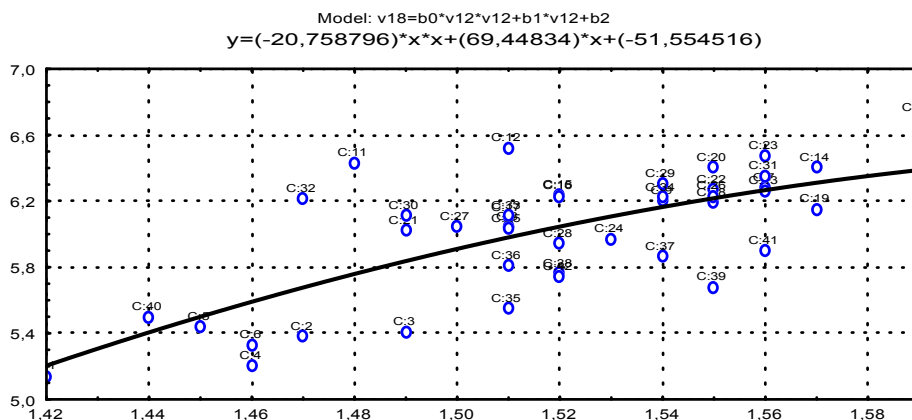
$$Y = -0,0000166 X^2 + 0,005 X + 4,41,$$

где X – рабочая плодовитость.

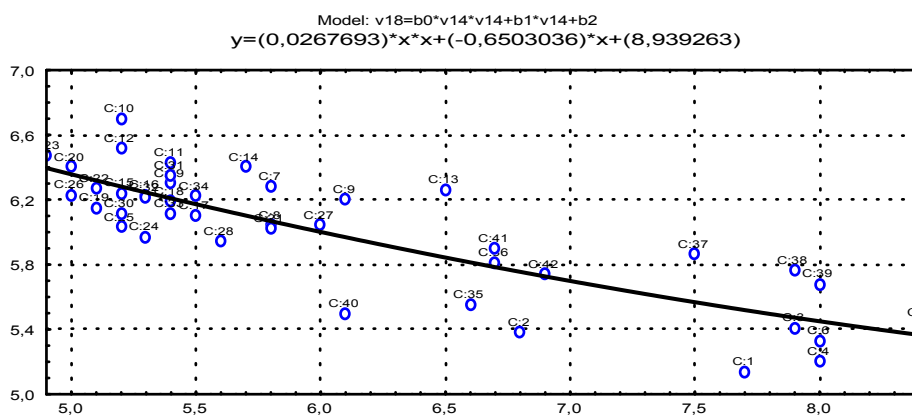
Y в этих уравнениях – длина вылупляющихся предличинок.

Судя по данным табл. 1, от качества икры зависят также размеры личинок, переходящих на внешнее питание, и их прирост за период эндогенного питания. Как и следовало ожидать, наибольшие значения отмечены для высококачественной зрелой икры, меньшие – для постовулярно перезревшей и еще более низкие – для недозрелой, причем различия между группами икры статистически достоверны. Анализ кривых нелинейной регрессии показывает, что рост длины вылупляющихся предличинок сазана согласуется с увеличением не только массы овулировавших икринок, но и с размерами набухших (рис. 1). Это указывает на то, что для развивающегося зародыша важен не только запас эндогенного желтка, но и условия набухания и газообмена в раннем эмбриональном периоде. В то же время высокая вариабильность диаметра овулировавших икринок, свидетельствующая о низком качестве икры, связана с уменьшением длины предличинок (рис. 1).

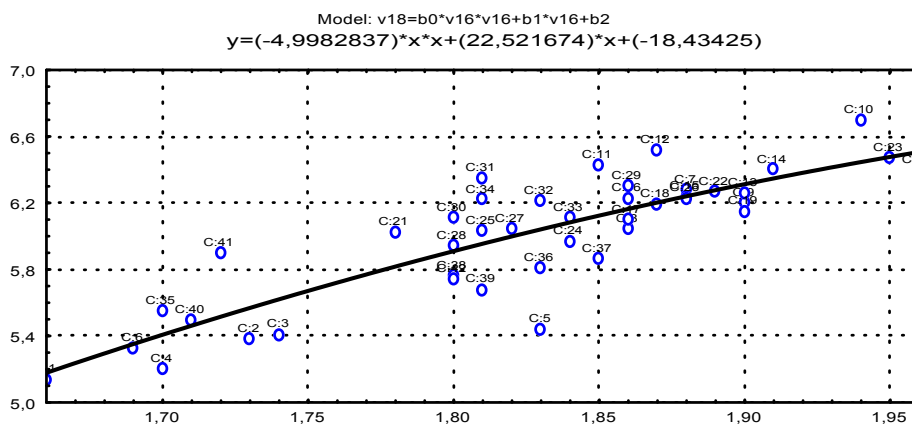
Длина вылупляющихся предличинок увеличивается при росте содержания белка и гликогена в овулировавшей икре – это вполне понятно, если учитывать важную роль этих пластических и энергетических компонентов в раннем онтогенезе рыб. В то же время определенной неожиданностью являются отрицательные корреляции длины вылупляющихся предличинок с общим количеством липидов в овулировавшей икре (рис. 2). Однако мы уже отмечали подобные зависимости и для других рыбоводных показателей в ходе инкубации – уровня оплодотворения, количества нормально развивающихся эмбрионов и выхода предличинок [2]. Возникают два предположения. Во-первых, для видов, сохраняющих в условиях VI зоны рыбоводства порционное икрометание, рыбоводные показатели развивающейся икры могут быть связаны не с каким-то отдельным биохимическим компонентом овулировавшей икры, а с их комплексом. И действительно, для сазана мы выявили положительную и достоверную корреляцию значений оплодотворения и длины вылупляющихся предличинок с массой овулировавших икринок ($r_{xy} = +0,539$ и $+0,592$ соответственно при $p < 0,01$), для количества нормально развивающихся эмбрионов и выхода эти зависимости оказались слабыми и недостоверными. Во-вторых, нам представляется, что для эмбрионального развития более важно не общее содержание липидов, которое подвержено к тому же значительным сезонным колебаниям, а оптимальный состав и соотношение отдельных фракций, участвующих в формировании структур развивающегося зародыша (прежде всего – фосфолипидов и свободного холестерина).



А. Ось X – масса овулировавших икринок

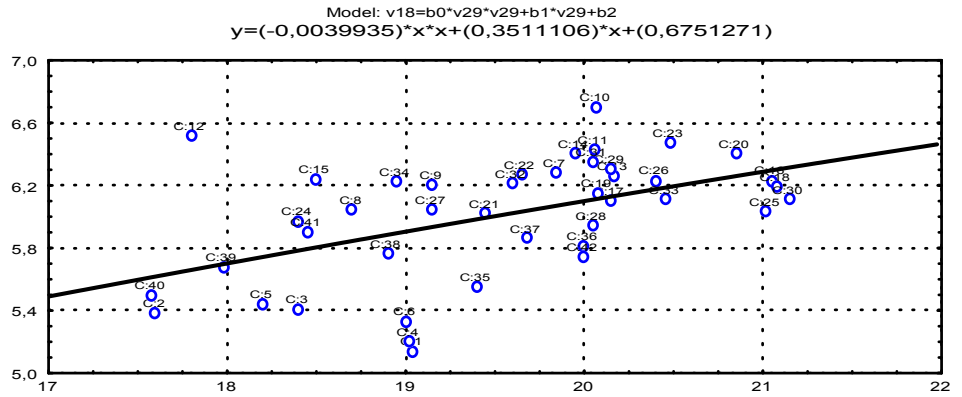


Б. Ось X – вариабельность диаметра овулировавших икринок

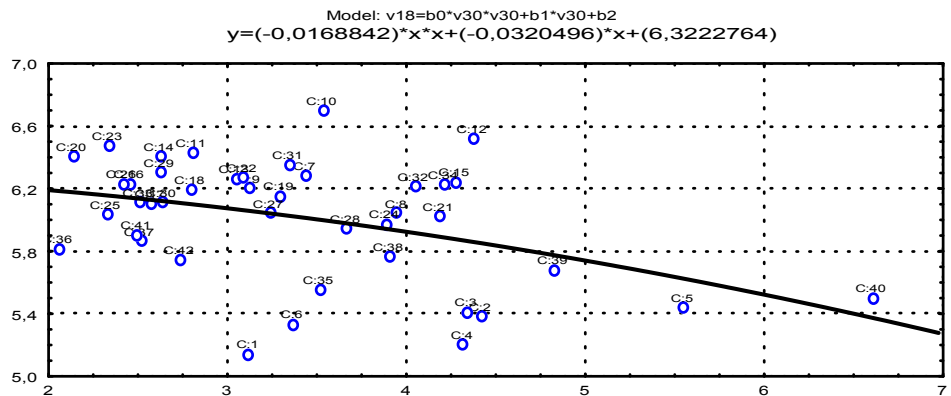


В. Ось X – диаметр набухших икринок

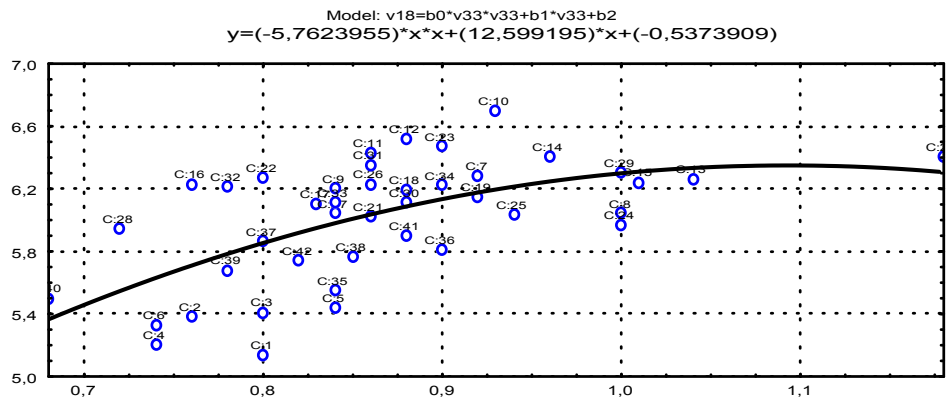
Рис. 1. Взаимосвязи между характеристиками икры (ось X) и длиной выпяляющихся предличинки сазана (ось Y):
 А – масса овулировавших икринок; Б – вариабельность диаметра овулировавших личинок; В – диаметр набухших икринок



А. Ось X – содержание белка, % от сырой массы



Б. Ось X – содержание липидов, % сырой массы



В. Ось X – содержание гликогена, % сырой массы

Рис. 2. Взаимосвязь между биохимическими компонентами овулировавшей икры (ось X) и длиной вылупляющихся предличинок сазана (ось Y):
 А – содержание белка; Б – содержание общих липидов; В – содержание гликогена

Выживаемость голодающих личинок сазана составила в среднем: $L_{50} = 157,8$ ч и $L_{100} = 220,0$ ч (без учета качества икры), т. е. без пищи и в неблагоприятных условиях опыта они прожили примерно 9 суток. Следовательно, гибель голодающих личинок происходит далеко не сразу после рассасывания желточного мешка, и этот промежуток времени соответствует периоду необратимых изменений в кишечнике, описанных А. А. Костомаровой [3]. Однако данный показатель демонстрирует значительную зависимость от качества икры, получаемой после экзогенного стимулирования созревания: для незрелой икры L_{50} составила $96 \pm 14,4$ ч, $L_{100} = 134,0 \pm 11,4$ ч; для зрелой икры соответственно $188,2 \pm 17,9$ ч и $274,7 \pm 15,3$ ч; для постовулярно перезревшей – $117,0 \pm 17,3$ и $195,4 \pm 20,6$ ч. При анализе соотношения L_{50} и L_{100} видно, что личинки из незрелой икры быстрее погибают при переходе с этапа А на этап В (т. е. большей частью в первые четверо суток – за период эндогенного питания), а гибель вылупившихся из постовулярно перезрелой икры растянута во времени. Личинки, полученные из высококачественной икры, живут гораздо дольше. Это можно связать с лучшим биохимическим составом зрелой икры, даже с учетом использования тех или иных компонентов в течение раннего онтогенеза – из литературных источников известно, что от оплодотворения до перехода на внешнее питание лосося теряют до 60 % жира и до 40 % белка [4], ленский осетр – 30 % белка, более 50 % липидов и 64 % углеводов [5].

Нам не удалось выявить достоверных связей выживаемости голодающих личинок сазана с экстерьерными признаками и возрастом самок. А вот с основными характеристиками овулировавшей и развивающейся икры изучаемый показатель связан, как правило, сильными корреляциями, для рабочей плодовитости коэффициенты несколько меньше (табл. 2). Значения коэффициентов r_{xy} для L_{50} и L_{100} весьма сходны.

Таблица 2

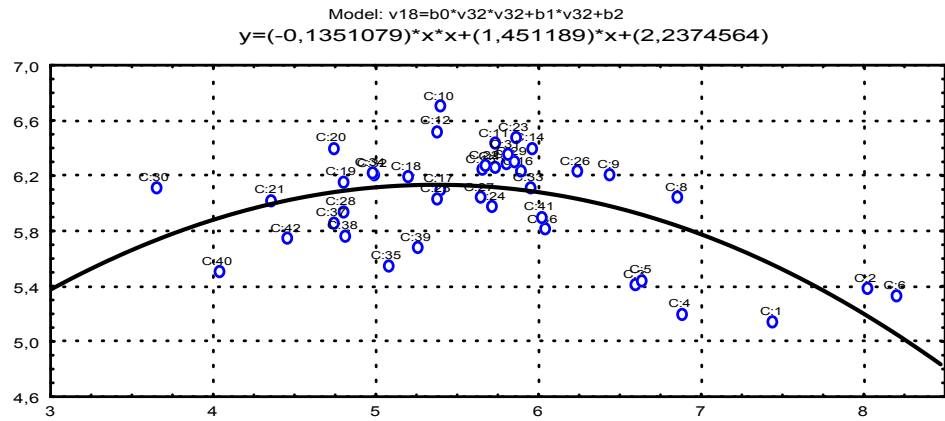
Корреляции (r_{xy}) между жизнестойкостью личинок и параметрами эндогенной разнокачественности у сазана

Показатели производителей	L		Показатели плодовитости овулировавшей и развивающейся икры	L	
	50	100		50	100
Возраст	+0,11	+0,03	Рабочая плодовитость	+0,27	+0,28
Масса P	+0,13	+0,06	Масса овулировавших икринок	+0,42	+0,39
Длина L	+0,16	+0,07	Диаметр овулировавших икринок	-0,12	-0,12
Длина l	+0,15	+0,07	Вариабельность овулировавших икринок	-0,74	-0,82
Высота тела H	+0,13	+0,08	Плотность овулировавших икринок	+0,29	+0,28
Отношение l/H	+0,09	+0,01	Диаметр набухших икринок	+0,46	+0,50
Упитанность по Фульгону	-0,19	-0,07	Вариабельность набухших икринок	-0,69	-0,72

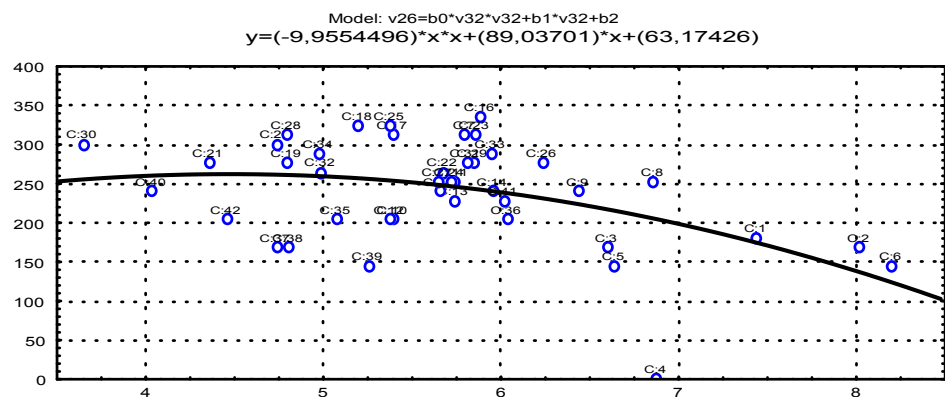
Следует отметить положительные и высокодостоверные зависимости между всеми размерными показателями личинок (длиной при вылуплении и при переходе на смешанное питание, приростом за период эндогенного питания) и их выживаемостью: коэффициенты корреляции изменяются от +0,51 до

+0,71. Напротив, с ростом вариабельности вылупляющихся предличинки их выживаемость резко снижается: r_{xy} составляет от $-0,54$ до $-0,61$.

Взаимосвязи выживаемости личинок с биохимическим составом овулировавшей икры почти не отличаются от соответствующих зависимостей для длины вылупляющихся предличинки (рис. 2), о чем можно судить по кривым нелинейной регрессии. Наиболее сильно выражены отличия для содержания минеральных веществ в овулировавшей икре (рис. 3).



А. Ось Y – длина вылупляющихся предличинки, мм



Б. Ось Y – выживаемость голодающих личинок, ч

Рис. 3. Зависимость показателей личинок сазана (ось Y) от содержания минеральных веществ в овулировавшей икре сазана (ось X)

С ростом количества минерального остатка (зола) в овулировавшей икре от 3 до 5,5 % (в расчете на сырую массу) увеличиваются размеры вылупляющихся предличинки: длине свыше 6 мм соответствует диапазон от 4,5 до 6,5 %. Жизнестойкость голодающих личинок снижается уже при

содержании в неоплодотворенной икре 5 % минеральных веществ. Следовательно, для повышения выживаемости личинок более приемлемым является увеличение в овулировавшей икре содержания органических, а не минеральных компонентов.

Судя по кривым нелинейной регрессии, выживаемость голодающих икринок возрастает при увеличении количества белка и гликогена в овулировавшей икре и снижается при повышенном содержании липидов – как и для размеров предличинок. Наибольшей выживаемости (свыше 220 ч) соответствует содержание воды в овулировавшей икре 69,8–70,8 % и сухого вещества от 28,5 до 30,8 % (в расчете на сырую массу).

Интересной особенностью является уменьшение размеров и выживаемости голодающих личинок с ростом содержания никеля в овулировавшей икре сазана. Уравнения нелинейной регрессии выглядят следующим образом:

$$Y = 16,17 X^2 - 12,01 X - 7,77,$$

где Y – длина вылупляющихся предличинок, а X – содержание никеля в овулировавшей икре;

$$Y = 963,4 X^2 - 1096 X + 424,4,$$

где Y – выживаемость голодающих личинок (L_{100}), а X – количество никеля в овулировавшей икре.

Выводы

Таким образом, на основании полученных экспериментальных данных и их математической интерпретации:

1. Показаны разнообразные зависимости параметров эндогенной разнокачественности от качества икры, получаемой после гипофизарных инъекций.

2. На примере сазана выявлены количественные характеристики размеров и выживаемости голодающих личинок – важнейших показателей, характеризующих качество молоди в раннем онтогенезе.

3. Выявлены значения ряда показателей, пригодных для объективной оценки личинок сазана, получаемых в условиях искусственного воспроизводства. Рост размеров и выживаемости личинок связан как с репродуктивными признаками (рабочая плодовитость, масса овулировавших икринок), так и с биохимическими параметрами овулировавшей икры (количество белка и гликогена). Противоположные отрицательные корреляции получены для варибельности размеров икры и личинок, содержания липидов и никеля в овулировавшей икре.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Жукинский В. Н. Влияние абиотических факторов на разнокачественность и жизнеспособность рыб в раннем онтогенезе. – М.: Агропромиздат, 1986.
2. Залепухин В. В. Биологическая и физиолого-биохимическая разнокачественность самок и икры карповых рыб в условиях заводского воспроизводства: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: ВНПО по рыбоводству, 1985. – 25 с.

3. *Костомарова А. А.* Влияние голодания на развитие личинок костистых рыб // Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова. – М., 1962. – Вып. 40. – С. 55–76.
4. *Шатуновский М. И.* Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. – М.: Наука, 1980.
5. *Щербина М. А., Мельченкова М. В., Мельченков Е. А.* Утилизация запасов икры в процессе эмбрионального развития ленского осетра в заводских условиях // III Междунар. науч.-практ. конф. «Аквакультура осетровых рыб, достижения и перспективы развития». – Астрахань, 2004. – С. 220–225.

Получено 4.04.05

**SIZES AND SURVIVAL RATE OF LARVAE AS MANIFESTATION
OF ENDOGENOUS DIFFERENT QUALITIVENESS
DURING EARLY FISH ONTOGENESIS (AS AN EXAMPLE WILD CARP)**

V. V. Zalepukhin

Various parameters of endogenous different qualitiveness were considered during early carp ontogenesis in terms of young fishes vitality. Increase of sizes and survival rate of hungry larvae is connected with reproductive characters (working fertility of females and mass of ovulated eggs) and biochemical components of unfertilized eggs of various quality (protein and glycogen). Diameter changes of ovulated and swollen eggs, amount of lipids and nickel (Ni) in roe have negative effect on sizes and vitality of carp larvae.