

УДК 597.593.4.591.39

## ДИНАМИКА ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ЧЕРНОМОРСКОЙ КЕФАЛИ ЛОБАНА *MUGIL CEPHALUS* В ПЕРИОД РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА И ЕЁ ЗАВИСИМОСТЬ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ И СОЛЁНОСТИ

© 2011 г. О. Н. Маслова

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва  
E-mail: ktotam2@post.ru

Поступила в редакцию 21.12.2010 г.

Представлены результаты экспериментов по исследованию влияния температуры и солёности на динамику химического состава кефали лобана *Mugil cephalus* в эмбрионально-личиночный период развития. В течение периода эндогенного питания (от начала дробления икры до перехода личинок на активное питание) липиды расходуются с большей скоростью, чем белок. После перехода личинок на экзогенное питание рост абсолютного содержания белка по сравнению с липидами начинается раньше и происходит более интенсивно. Стадия необратимого голодания у личинок лобана наступает при потере 39–44% белка и столько же липидов от их исходного содержания в момент вылупления. Наименьшие потери белка за период эмбрионального развития лобана, а также белка и липидов к моменту завершения резорбции желточного мешка наблюдаются в диапазоне температуры 21–25°C. В условиях низкой солёности (13–15‰) в процессе резорбции желточного мешка липиды расходуются более экономно, чем при высокой (17–19‰) за счёт увеличения потерь белка. Таким образом достигается уменьшение удельного веса, способствующее сохранению плавучести личинок в воде низкой плотности.

**Ключевые слова:** кефаль лобан, эмбрионы, личинки, белок, липиды, калорийность, точка необратимого голодания.

Различия в количестве запасных питательных веществ, их соотношении в икре разных видов рыб отражают особенности их биологии и определяют выживание личинок при переходе на активное питание (Крыжановский, 1949, 1960; Blaxter, 1969; May, 1974b; Новиков, 2000; Kjøsvik et al., 2004; Павлов, 2004; Pavlov et al., 2004).

В ходе эмбрионального и личиночного развития рыб существует определённая очерёдность трат энергии запасных питательных веществ для обеспечения процессов жизнедеятельности развивающегося организма (Шатуновский, 1980). Так, например, личинки камбалы *Pleuronectes platessa* и сельди *Clupea harengus* в первую очередь расходуют запасы углеводов и белка (Ehrlich, 1974a, 1974b); для личинок сига *Coregonus lavaretus* главную роль в обеспечении энергетических потребностей играют липиды, энергия запасных белков приобретает большое значение лишь в период перед смертью от голода (Dabrowski, 1976).

Переход личинок на активное питание, как правило, происходит до завершения резорбции желточного мешка (Blaxter, 1988). В дальнейшем переход на активное питание обеспечивается энергией липидов жировой капли. Вместе с тем для ряда видов рыб установлено, что на завершающих этапах резорбции желточного мешка на-

ступает дефицит энергии и личинки приступают к использованию органических веществ тела (Lasker, 1962; Marr, 1966; Laurence, 1973; Heming, 1982). По представлению этих авторов, выживание личинок в период перехода на активное питание в большой степени зависит от длительности переносимого личинками периода голодания. Поэтому большое внимание исследователей направлено на определение времени наступления стадии необратимого голодания и изучение динамики запасных питательных веществ у личинок разных видов рыб в период эндогенного питания (Lasker, 1962; May, 1971; Ehrlich, 1974a, 1974b; Аронович, Шатуновский, 1975; Dabrowski, 1976; McGurk, 1984; Gongzhao et al., 1985; Jorgensen, 1985; Rana, 1985; Baraginato, 1986; Yamashita, Aoyama, 1986). Установлено, что именно в момент завершения резорбции желточного мешка наблюдается массовая гибель личинок рыб, в том числе и кефали лобана *Mugil cephalus* (Nash, Kuo, 1975; Аронович, 1977; Nash, Shehadeh, 1980; Аронович, Стеценко, 1984). Повышению выживаемости личинок в этот критический интервал развития может способствовать минимизация расхода ресурсов желточного мешка. Выявление закономерностей влияния температуры и солёности на динамику энергетических трат на ранних этапах

онтогенеза рыб создаёт предпосылки для управления их развитием и ростом путём моделирования режимов инкубации икры и содержания личинок (Новиков, 2000).

Цель настоящей работы – изучить динамику содержания белков и липидов в период эндогенного питания и после перехода на экзогенное питание кефали лобана, а также выявить степень воздействия температуры и солёности на темп расхода основных компонентов запасных веществ желтка.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в 1976–1987 гг. на экспериментальной базе ЮгНИРО “Заветное” (Керченский пролив), Экспериментальном кефалевом заводе (северо-западная часть Чёрного моря) и Научно-экспериментальном комплексе марикультуры ВНИРО “Большой Утриш” (северо-восточная часть Чёрного моря). Производителей лобана с гонадами IV стадии зрелости отлавливали подъёмным кефалевым заводом в Керченском проливе во время их хода на нерест из Азовского моря в Чёрное. Икру получали от самок после гормональной стимуляции их созревания и оплодотворяли “полусухим” способом (Куликова, Апекин, 1980; Аронович и др., 1986).

Динамику химического состава исследовали в период от этапа дробления икры до возраста 13 сут. после вылупления при оптимальной температуре и солёности воды – 23–24°C и 16.8–17.5‰ (Аронович и др., 1986). Пробы развивающейся икры и личинок отбирали из инкубационных аппаратов (объёмом 10–150 л) и выростных бассейнов (2.5–3.0 м<sup>3</sup>), в которых проводили массовую инкубацию икры и выращивание личинок.

С целью изучения влияния температуры и солёности на темп расхода белков и липидов в период эндогенного питания кефали лобана проведены три эксперимента. Эксперимент I проведён на икре и личинках трёх самок лобана (3 серии опытов). Наблюдениями охвачен период от оплодотворения икры до перехода личинок на активное питание. Эксперимент II выполнен на личинках, полученных из икры двух самок лобана (2 серии опытов). Наблюдениями охвачен период от момента вылупления личинок до перехода их на активное питание. Материалом служили личинки, полученные после инкубации икры при оптимальной температуре воды (23 ± 1°C). Каждая серия экспериментов I и II включала 5 вариантов температуры в диапазоне от 17–19°C до 27°C с интервалом между ними 2–3°C; солёность находилась в пределах оптимальных значений. Для изучения влияния солёности воды на динамику химического состава лобана проведён эксперимент III на икре и личинках трёх самок (3 серии

опытов). Наблюдениями охвачен период от начала дробления до завершения резорбции желточного мешка. Оплодотворённую в воде солёностью 17.5‰ икру на этапе дробления размещали на инкубацию в условия разной солёности: 13, 15, 17 и 19‰. Температура воды в период проведения эксперимента во всех ёмкостях была одинаковой – +23 ± 0.2°C. В каждой серии экспериментов I–III использована икра одной самки.

Все опыты проводили в термостатированных 120-литровых ёмкостях с автоматическим регулированием температуры. При проведении экспериментов I и III оплодотворённую в воде солёностью 17.5‰ икру на этапе дробления помещали в отсадники объёмом 1 л (около 1000 шт/л), плавающие в этих ёмкостях, и инкубировали при температуре (солёности) опыта. Вылупившиеся личинки выходили через щели отсадников, в дальнейшем их выдерживали в этих же 120-литровых ёмкостях. При проведении эксперимента II личинки после вылупления (при 23 ± 0.2°C) акклимировали к температуре опыта и помещали в термостатированные ёмкости по 6000–8000 экз. в каждую. В каждой ёмкости поддерживали определённую температуру воды; колебания температуры, как правило, не превышали ±0.2°C. Стабилизацию гидрохимических параметров среды в пределах оптимума, а также очистку воды обеспечивали при помощи внутренних биофильтров (“двойное дно”); аэрацию воды и её перемешивание – при помощи эрлифтов. Освещение круглосуточное: около 500 лк при инкубации икры и около 1000 лк – при выдерживании личинок.

На этапах дробления, гастрюляции и органогенеза, а также у личинок сразу же после вылупления и в период резорбции желточного мешка определяли калорийность, содержание белка и липидов. Кроме того, определяли число эмбрионов, погибших в период инкубации, количество вылупившихся личинок и количество личинок с различными нарушениями в развитии. Стадия считалась наступившей, когда её достигало 50% развивающихся эмбрионов или личинок. При изучении влияния температуры и солёности воды все измерения проводили на одних и тех же стадиях развития. За основу принята классификация периодов развития Крыжановского (1949), а также данные по эмбриональному развитию лобана в экспериментальных условиях (Аронович и др., 1978, 1986).

Калорийность эмбрионов (целой икринки) и личинок кефали определяли методом мокрого бихроматного сжигания (Остапеня, 1965), белок – методом Лоури (Lowry et al., 1951), липиды – сульфосфосфованилиновым методом (Johnson et al., 1977). Химический состав эмбрионов и личинок определяли по групповым пробам: 50–100 экз. гомогенизировали в стеклянном гомогенизаторе и

**Таблица 1.** Химический состав икры и личинок кефали лобана *Mugil cephalus* на разных этапах развития при  $23 \pm 2^\circ\text{C}$ 

Этап развития (возраст, сут. после вылупления)	Абсолютное содержание, мкг/экз.		Б/(Б + Л), %	Калорийность, ккал/экз.
	белок (Б)	липиды (Л)		
Оплодотворённая икра	7.4–9.4	19.2–28.3	25–28 ( $n = 13$ )	0.208–0.297 ( $n = 24$ )
Личинки:				
– вылупление (1-е)	6.9–8.6	15.5–24.3	25–31 ( $n = 11$ )	0.175–0.260 ( $n = 22$ )
– перед переходом на активное питание (4–5-е)	5.6–7.6	12.2–20.0	26–34 ( $n = 7$ )	0.130–0.190 ( $n = 20$ )
– в период установившегося питания (11–13-е)	16.8–24.0	18.3–27.9	40–46 ( $n = 6$ )	0.210–0.390 ( $n = 19$ )

Примечание:  $n$  – число самок.

разбавляли 5–10 мл фильтрованной морской воды. Из полученной пробы отбирали аликвоты для определения белка и липидов; в качестве “холостой” пробы служила фильтрованная морская вода.

При расчётах использовали следующие энергетические эквиваленты (Бретт, Гроувс, 1983): оксикалорийный коэффициент – 4.63 ккал/мл  $\text{O}_2$ ; оксикалорические эквиваленты белков и липидов – соответственно 4.58 и 4.69 ккал/л  $\text{O}_2$ ; теплота их сгорания – 5.65 и 8.66 ккал/г.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Динамика химического состава кефали лобана в раннем онтогенезе

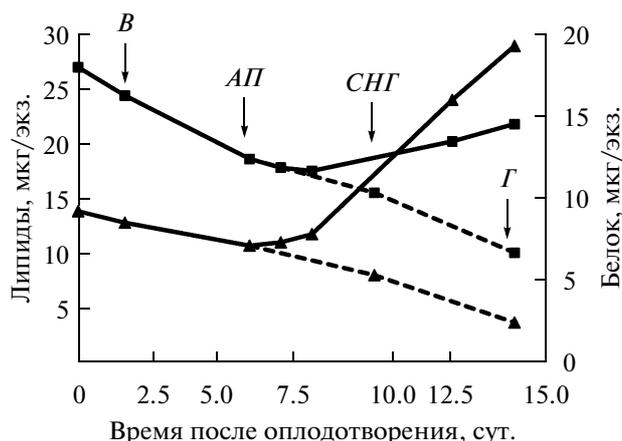
Динамику химического состава и калорийности икры и личинок лобана изучали в период развития от оплодотворения до достижения личинками возраста 13 сут. после вылупления (установившееся внешнее питание) при температуре, соответствующей оптимуму на всех этапах –  $23 \pm 2^\circ\text{C}$  (Маслова, 1989). Икра, полученная от разных самок, различалась по содержанию белка, липидов и калорийности (табл. 1). В процессе развития лобана происходят постоянные изменения как абсолютного, так и относительного содержания белка и липидов в икре и личинках (рис. 1), а также изменения их калорийности. Так, за период от оплодотворения до вылупления отмечено снижение всех изучаемых показателей относительно их исходных значений: содержание белка уменьшается на 6.8–8.2%, липидов – на 13.1–15.2%, калорийность – на 8.8–15.0%.

После вылупления в период эндогенного питания происходит дальнейшее снижение абсолютного содержания белка, липидов в теле личинок, а также снижение калорийности, которые достигают минимальных значений в момент перехода личинок на активное питание (табл. 1). Абсолютное содержание белка уменьшается на 13–20, липидов – на 17–21, калорийность – на 25–28% по сравнению с этими показателями у

личинок в момент вылупления. Причём в течение всего периода эндогенного питания (от начала дробления икры до перехода личинок на активное питание) абсолютное содержание липидов по сравнению с содержанием белка снижается с большей скоростью. В связи с этим происходит постепенное увеличение относительного содержания белка от суммы белка и липидов с 25–28% в оплодотворённой икре до 26–34% в теле личинок к концу периода эндогенного питания.

После перехода личинок на экзогенное питание увеличение абсолютного содержания белка по сравнению с липидами начинается раньше и происходит более интенсивно (рис. 1).

В специальных опытах на голодание на 8-е сут. после вылупления при снижении абсолютного содержания белка до 5.0–5.3 мкг/экз. (в момент вылупления – 8.3–8.6 мкг/экз.) личинки лобана достигали стадии необратимого голодания, при



**Рис. 1.** Динамика абсолютного содержания белка (▲) и липидов (■) в икре и личинках кефали лобана *Mugil cephalus* при  $23 \pm 2^\circ\text{C}$ . Обозначения: B – вылупление, АП – переход на активное питание, CHГ – стадия необратимого голодания, Г – гибель от истощения; (---) – непитающиеся личинки.

**Таблица 2.** Расчёт времени выживания личинок кефали лобана *Mugil cephalus* от вылупления до стадии необратимого голодания при  $23 \pm 1^\circ\text{C}$ 

Стадия развития (возраст, сут. после вылупления)	Среднее содержание, мкг/экз.		Количество кислорода, израсходованного на окисление, мкг/экз.*		Отношение расхода липидов к расходу белка
	белок	липиды	белка	липидов	
Вылупление (1-е)	8.6	21.1	—	—	—
Перед переходом на активное питание (4-е)	7.6	19.5	1.23	8.49	4.6
Стадия необратимого голодания (8-е)	5.26	14.8	2.89	8.68	2.0
Перед гибелью от истощения (13-е)	2.26	10.0	3.70	8.86	1.6

Примечания. \* Расчёт выполнен с использованием энергетических эквивалентов для рыб по: Бретт, Гроувс, 1983. Общее среднее количество кислорода, израсходованного на окисление белка и липидов до наступления стадии необратимого голодания, — 21.29 мкл  $\text{O}_2/\text{экз}$ . Скорость дыхания голодающих личинок — 2.64 мкл  $\text{O}_2/\text{экз}/\text{сут}$ . Расчётное время наступления стадии необратимого голодания — 8.06 сут.

которой они, даже посаженные в высокие концентрации корма (до 7–10 экз/мл), не питались и погибали на 12–13-е сут. при снижении содержания белка до 2.3–2.5 мкг/экз. (рис. 1).

К моменту наступления стадии необратимого голодания личинки лобана израсходовали 39–44% белка и столько же липидов от их исходного содержания в момент вылупления. Из общего количества израсходованной за этот период энергии 80% было обеспечено липидами и 20% — белками. Однако в период развития личинок от вылупления до стадии необратимого голодания и далее до их гибели от истощения соотношение энергии, обеспечиваемой липидами и белками, постепенно меняется. Так, в период до перехода на активное питание отношение расхода липидов к белку составляло 4.6 : 1. Затем до наступления стадии необратимого голодания значение белка в обеспечении энергии существенно возрастает — это отношение в период от перехода на активное питание до стадии необратимого голодания — 2.0 : 1, в период до гибели — 1.6 : 1. Таким образом, в процессе голодания личинок постепенно увеличивается значение энергии, получаемой от белка (табл. 2).

Рассчитанное на основании данных по динамике химического состава личинок и скорости дыхания голодающих личинок время выживания личинок имеет сходное с наблюдаемым в опыте значение (табл. 2). С использованием температурных коэффициентов для скорости дыхания личинок лобана (Маслова, 1979, 1989) было рассчитано теоретическое время выживания личинок при разной температуре. Согласно этим расчётам в диапазоне температуры 19–27°C стадии необратимого голодания личинки достигают в возрасте 10.2 (19°C), 8.5 (21°C), 8.1 (23°C), 7.5 (25°C) и 5.9 (27°C) сут. после вылупления.

На этапе начала функционирования жаберно-челюстного аппарата более или менее значительная часть личинок лобана (от общего числа, полученного от каждой самки) опускается в нижние слои выростных ёмкостей. Морфологические различия между распределяющимися по разным горизонтам личинками не обнаружены, однако находящиеся в нижних горизонтах личинки постепенно погибают. Аронович и Стеценко (1984) объясняют опускание личинок в нижние горизонты увеличением их удельного веса к моменту завершения резорбции желточного мешка.

Результаты сравнительного изучения химического состава личинок на этапе начала функционирования жаберно-челюстного аппарата, распределяющихся в выростных ёмкостях в разных горизонтах — у поверхности воды и у дна, приведены в табл. 3. Анализ полученных данных показал, что абсолютное содержание липидов в теле личинок, распределяющихся в верхних горизонтах, на 18–25% выше, чем у личинок, опустившихся в нижние слои воды; различия по содержанию белка в теле личинок из разных горизонтов не выявлены.

Таким образом, результаты проведённых исследований показали, что увеличение удельного веса и снижение плавучести личинок к концу периода эндогенного питания объясняется более быстрым расходом липидов, чем белков, в этот период. Показатель смертности личинок лобана перед переходом на активное питание в основном определяется числом особей с более низким (на 18–25%) содержанием липидов по сравнению с основной массой личинок, полученных от каждой самки. При оптимальных для развития условиях температуры и солёности в период эндогенного питания сохраняют пелагическое состояние и выживают личинки, у которых отношение белка к сумме белка и липидов к завершению

**Таблица 3.** Сравнительная характеристика химического состава личинок кефали лобана *Mugil cephalus* на этапе начала функционирования жаберно-челюстного аппарата, распределяющихся в поверхностном (над чертой, I) и придонном (под чертой, II) горизонтах

№ самки	Содержание, мкг/экз.		Б <sub>I</sub> /Б <sub>II</sub>	Л <sub>I</sub> /Л <sub>II</sub>	Б/(Б + Л), %
	белок (Б)	липиды (Л)			
1	$6.8 \pm 0.07$	$20.6 \pm 0.78$	1.08	1.23	$24.8$
	$6.3 \pm 0.21$	$16.8 \pm 0.64$			$27.3$
2	$6.9 \pm 0.28$	$21.1 \pm 0.42$	1.08	1.24	$24.6$
	$6.4 \pm 0.57$	$17.8 \pm 0.71$			$27.4$
3	$7.1 \pm 0.14$	$19.2 \pm 0.85$	1.00	1.25	$27.0$
	$7.1 \pm 0.35$	$15.3 \pm 0.99$			$31.7$
4	$8.0 \pm 0.35$	$21.8 \pm 1.13$	1.01	1.18	$26.8$
	$7.9 \pm 0.28$	$18.5 \pm 0.71$			$29.9$

этого периода не превышает 27%. Стадия необратимого голодания у личинок лобана наступает к моменту потери 39–44% белка от его содержания в момент вылупления.

#### Влияние температуры и солёности воды на динамику химического состава личинок лобана в период эндогенного питания

Исследованный диапазон температур 17–27°C охватывает весь интервал, в котором эмбрионы и личинки черноморской кефали лобана сохраняют способность к развитию. В вариантах опыта, входящих в зоны оптимума для развития эмбрионов (22–24°C) и личинок в период эндогенного питания (21–25°C), показатели выживаемости имеют сходные значения. Понижение температуры вызывает увеличение смертности: при 19°C число вылупившихся личинок относительно такового при оптимальной температуре для потомства разных самок варьировало в пределах 50–70%, а при 17°C составило всего 15% (в этом варианте опыта все личинки погибли на этапе пигментации глаз). Инкубация икры при температуре выше оптимальной (25 и 27°C) не сопровождается столь высокой смертностью эмбрионов, однако в этих вариантах опыта вследствие большого числа личинок с аномалиями развития показатель вылупления нормальных личинок варьировал в пределах соответственно 50–60 и 30–40% относительно такового при оптимальной температуре для потомства разных самок. В период от вылупления до завершения резорбции желточного мешка максимальная смертность личинок (относительно этого показателя при оптимальной температуре) также наблюдалась при низкой температуре – 70–80% при 19°C против 30–40% – при 27°C. Продолжительность развития от оплодотворения до вылупления при повышении температуры от 17 до 27°C сокращается

более чем в два раза – с 65 до 28 ч; от вылупления до завершения резорбции желточного мешка она составляет при 19 и 27°C соответственно 73 и 33 ч.

В отличие от температуры влияния солёности на длительность развития лобана не выявлено; различия по показателю выживаемости личинок при разной солёности выражены в меньшей степени. Выживаемость личинок к моменту завершения резорбции желточного мешка в исследованном диапазоне находится в прямой зависимости от солёности воды: при 13, 15 и 17‰ число нормально развивающихся личинок составляет в среднем (для трёх серий опытов) соответственно 50, 70 и 85% от показателя вылупления при 19‰. Сравнительно низкие показатели при 13–15‰ обусловлены увеличением доли личинок с нарушениями в развитии по мере снижения солёности за пределы оптимальных значений.

В процессе эмбрионального развития лобана при разной постоянной температуре воды в диапазоне 17–27°C содержание белка и липидов снижается во всех вариантах опытов. При этом наименьшие потери белка за период от начала дробления икры до вылупления личинок (включая потери белка, содержащегося в оболочке) отмечены в диапазоне температуры 21–25°C – 6.7–11.6% от содержания белка в оплодотворённой икре (минимальный расход белка 1.5%, зарегистрированный при 17°C, вероятно, обусловлен выживанием в условиях экстремально низкой температуры личинок с содержанием белка, превышающим его среднее значение). Потери белка за этот период при более высокой (27°C) и более низкой (19–20°C) температуре составляют соответственно 18.6–30 и 24.2–26.0% (рис. 2). В связи с этим в результате инкубации икры лобана при 21–25°C, а также при 17°C происходит вылупление личинок с наибольшим абсолютным содержанием белка (рис. 3а). Чёткой зависимости сни-

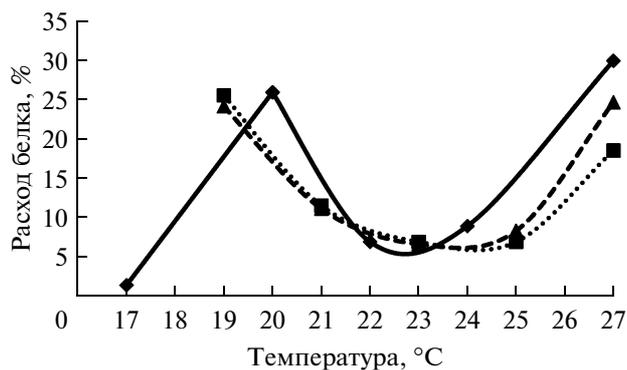


Рис. 2. Расход белка за период от начала дробления до вылупления личинок кефали лобана *Mugil cephalus* при разной температуре. Здесь и на рис. 3–5: потомство самок 1 (◆), 2 (◼), 3 (▲).

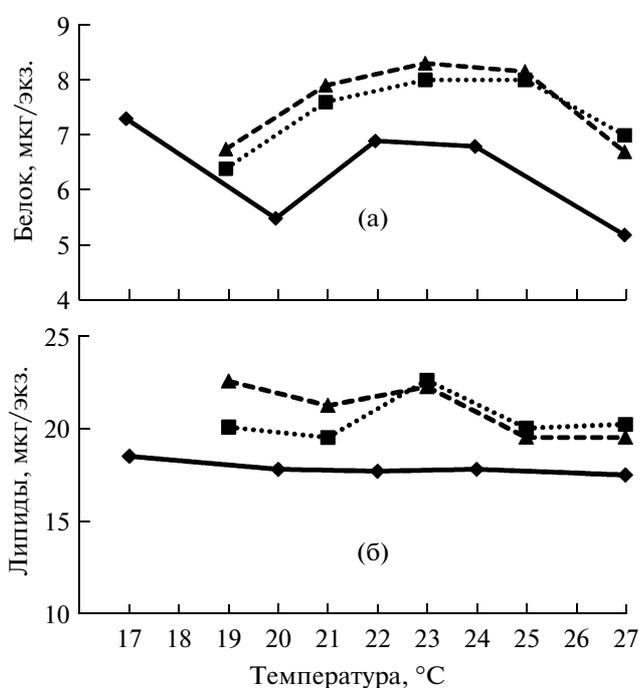


Рис. 3. Зависимость содержания белка (а) и липидов (б) у личинок кефали лобана *Mugil cephalus* (потомство трёх самок) в момент вылупления от температуры инкубации.

жения содержания липидов от температуры инкубации не обнаружено (рис. 3б).

В результате дальнейшего развития личинок при температуре воды, при которой проходила инкубация (эксперимент I), наибольшее содержание белка к моменту завершения резорбции желточного мешка отмечено при 25, липидов — при 23 и 19°C (рис. 4). Причём, при 19°C абсолютное содержание липидов у личинок превышает их количество у личинок в момент вылупления.

У личинок, полученных в результате инкубации при 23°C и содержавшихся в разных температурных условиях (эксперимент II), к моменту завершения резорбции желтка абсолютное содержание белка находится в обратной зависимости от температуры (рис. 4а). При этом повышение температуры от 21 до 25°C в меньшей степени сказывается на конечном содержании белка, чем её повышение от 19 до 21°C или от 25 до 27°C. Наибольшее содержание липидов отмечено у личинок, содержавшихся при 21–25°C, а также при 19°C (рис. 4б). Как и в эксперименте I, при 19°C абсолютное содержание липидов несколько выше, чем у личинок, вылупившихся при этой температуре. Такое увеличение содержания липидов можно объяснить тем, что при низкой температуре в период эмбрионального развития и в период резорбции желточного мешка наблюдается значительная смертность эмбрионов и личинок и, вероятно, выживают лишь личинки с повышенным содержанием липидов.

Таким образом, в результате анализа полученных данных установлено, что потери белка за период эмбрионального развития лобана наименьшие, а содержание белка у вылупившихся личинок — наибольшее в диапазоне температуры 21–25°C. К моменту завершения резорбции желточного мешка наибольшее количество белка и липидов наблюдается у личинок, содержавшихся при температуре 21–25°C.

В результате выдерживания личинок в период резорбции желточного мешка в воде разной солёности установлено, что с повышением солёности от 13 до 19‰ расход липидов несколько увеличивается. В результате этого к моменту полной резорбции желточного мешка личинки при 13 и 15‰ содержат в среднем больше липидов, чем личинки в вариантах опыта с оптимальной и повышенной солёностью — 17 и 19‰: соответственно 22.2 и 20.3 против 17.7 и 15.6 мкг/экз. (рис. 5б). В то же время при 13–15‰ за этот период происходит некоторое увеличение среднего содержания липидов относительно исходного показателя при вылуплении, что, как и в случае выдерживания личинок при низкой температуре (19°C), можно объяснить выживанием в экстремальных условиях лишь личинок с повышенным содержанием липидов.

Содержание белка в теле личинок к моменту завершения резорбции желточного мешка по мере повышения солёности от 13 до 19‰ незначительно увеличивается в среднем с 7.4 до 8.4 мкг/экз. (рис. 5а).

Таким образом, в процессе резорбции желточного мешка у личинок лобана в условиях разной солёности происходит изменение соотношения белка и липидов: понижение солёности от 17–19 до 13–15‰ сопровождается уменьшением доли белка и увеличением доли липидов, что, в свою

очередь, ведёт к снижению удельного веса и повышению плавучести личинок.

### ОБСУЖДЕНИЕ

В период развития кефали лобана до перехода на активное питание происходит снижение абсолютного содержания белка и липидов, причём скорость убыли белка и липидов различна на разных этапах развития. Постоянное изменение соотношения содержания органических веществ в процессе раннего онтогенеза установлено для разных видов рыб рядом авторов (Lasker, 1962; Love, 1970; May, 1971; Ehrlich, 1974a, 1974b; Аронович, Шатуновский, 1975; Dabrowski, 1976; Шатуновский, 1980; Воробьева, Семененко, 1984; Jorgensen, 1985; Новиков и др., 1985).

Основное значение в обеспечении энергетических потребностей личинок лобана в период от вылупления до перехода на активное питание имеет энергия липидов. Отношение расхода липидов к белку за этот период в весовых и энергетических единицах составляет соответственно 4.6 : 1 и 7.0 : 1. Аналогичная закономерность установлена для личинок *C. lavaretus* (Dabrowski, 1976). Вместе с тем для личинок сельди и камбалы установлено более быстрое расходование белка в этот период и большее его значение в обеспечении энергетических потребностей личинок (Ehrlich, 1974a, 1974b). Причиной установленных различий в значении энергии белка и липидов в обеспечении энергетических потребностей личинок в период эндогенного питания, вероятно, является различное исходное содержание и соотношение белка и липидов в личинках в момент вылупления. Так, если содержание липидов в личинках камбалы не превышает 8%, то в личинках сига — свыше 30% (по сухому веществу). Абсолютное содержание липидов в личинках лобана благодаря большой жировой капле в 2.5–3.0 раза превышает абсолютное содержание белка. Однако по мере развития личинок лобана после завершения резорбции желточного мешка всё большее значение приобретает энергия белка: скорость снижения его содержания постоянно увеличивается. При этом если дальнейшее снижение содержания липидов после завершения резорбции желточного мешка в случае, когда личинки не имеют возможности захватывать корм, вероятно, происходит за счёт содержащихся в жировой капле липидов, то снижение содержания белка может происходить только за счёт потерь массы тела личинок. При этом соотношение расхода липидов и белка до стадии необратимого голодания составляет 2 : 1, а в период до гибели личинок сокращается до 1.6 : 1. Вероятно, увеличение скорости убыли белка является приспособлением личинок поддерживать их пелагическое состояние за счёт сохранения большо-

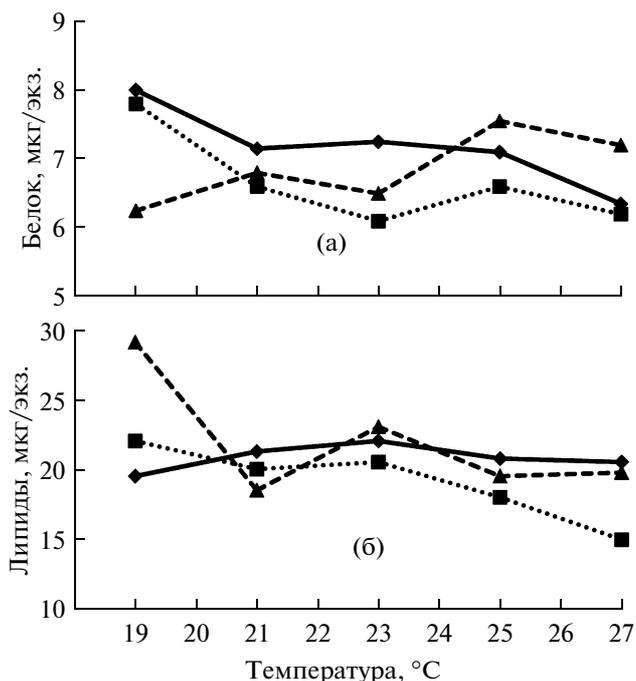


Рис. 4. Зависимость содержания белка (а) и липидов (б) у личинок кефали лобана *Mugil cephalus* (потомство трёх самок) в момент полной резорбции желточного мешка от температуры. Личинки самок 1 и 2 получены в результате инкубации при 23°C; икру самок 3 инкубировали при той же температуре, при которой содержали личинок до завершения резорбции желточного мешка.

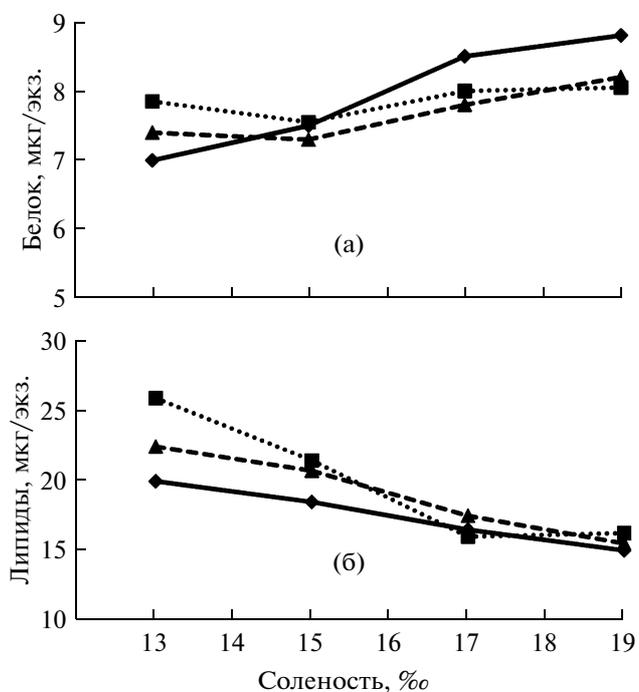


Рис. 5. Зависимость содержания белка и липидов в личинках *Mugil cephalus* (потомство трёх самок) в момент завершения резорбции желточного мешка в зависимости от солёности.

го количества липидов (May, 1971; Ehrlich, 1974a, 1974b).

Переход личинок лобана на активное питание начинается после завершения резорбции желточного мешка. Энергетические потребности личинок в период перехода на активное питание обеспечиваются энергией липидов жировой капли и частично энергией белка их тела. Поэтому продолжительность периода обратимого голодания у них в зависимости от температуры воды составляет 5–10 сут. после вылупления. Потери белка в момент достижения личинками стадии необратимого голодания составляют 39–44% от его содержания в момент вылупления. Эти данные близко совпадают с имеющимися в литературе данными для личинок других видов рыб. По данным Аронович и Шатуновского (1975), стадия обратимого голодания личинок трески *Gadus morhua marisalbi*, наваги *Eleginus nawaga* и сайки *Boreogadus saida* наступает при потере соответственно 40, 38 и 36% сухого вещества. При этом значительно различается возраст личинок этих видов рыб при достижении ими стадии необратимого голодания: для личинок трески – 7, наваги – 17 и сайки – 18 сут. после вылупления. Личинки камбалы и сельди к моменту наступления стадии необратимого голодания через 13 сут. после вылупления теряют 38–44% белка (Ehrlich, 1974a, 1974b). Личинки сига к моменту наступления стадии необратимого голодания в возрасте 14–15 сут. расходуют до 44% сухого вещества, в том числе 31% белка (Dabrowski, 1976).

Длительность периода необратимого голодания, количество запасных питательных веществ желтка и последовательность их использования в период эндогенного питания до перехода на активное питание обусловлены экологией вида (Крыжановский, 1960). Развитие лобана на ранних этапах онтогенеза проходит в пелагиали. Поэтому высокое содержание липидов в икре и личинках лобана, сконцентрированных в жировой капле, играет большую роль не только в обеспечении энергетических потребностей развивающегося организма в период эндогенного питания, но и выполняет гидростатическую функцию – обеспечивает плавучесть икры и личинок. Резорбция жировой капли завершается уже в период установившегося активного питания после заполнения плавательного пузыря воздухом, выполняющего в дальнейшем гидростатическую функцию. Нерест, развитие икры и личинок большинства популяций лобана происходит в воде океанической солёности – 30–35‰ (Nash, Shehadeh, 1980; Lee, 2000). Отличительной особенностью черноморского лобана является адаптация к размножению в условиях более низкой солёности. Его икра характеризуется несколько меньшим размером, чем у океанических популяций, но сходным с ними

размером жировой капли. Вследствие этого относительный размер жировой капли черноморского лобана несколько выше – 46% диаметра икринки (Аронович, Маслова, 1984; Маслова, 1989), чем жировой капли океанического лобана – 35–42% (Kuo et al., 1973; Tung, 1973). Благодаря этому икра черноморского лобана имеет меньший удельный вес по сравнению с данным показателем икры океанического лобана: 0.7–0.8 г/см<sup>3</sup> (Зайцев, 1964), 1.0085 г/см<sup>3</sup> (Тимошек, Павловская, 1979), 0.835 г/см<sup>3</sup> (Аронович, Стеценко, 1984) против 1.0263 г/см<sup>3</sup> (Kuo et al., 1973). Снижение удельного веса икры черноморского лобана обеспечивает её положительную плавучесть в условиях низкой солёности Чёрного моря.

Вместе с тем к моменту завершения резорбции желточного мешка при сокращении запасов липидов удельный вес личинок увеличивается до значения, близкого или даже превышающего плотность морской воды (Nash, Shehadeh, 1980; Аронович, Стеценко, 1984). Личинки, неэкономно расходовавшие до этого момента запасы липидов или имевшие более низкое начальное относительное содержание липидов, приобретая отрицательную плавучесть, опускаются в придонные слои выростных ёмкостей и постепенно погибают. Крыжановский и Потеряев (1936) зарегистрировали опускание на дно личинок кефали в возрасте 3 сут. Опускание личинок кефали в придонные слои в естественных водоёмах также сопровождается их гибелью в результате заиления, пониженного содержания кислорода, большого количества донных и придонных хищников и т.д. (Зайцев, 1954).

Таким образом, одним из основных факторов, определяющих смертность личинок в течение “критического” периода (завершение резорбции желточного мешка) является снижение ниже определённого минимума содержания липидов, которые обеспечивают плавучесть личинок. Преимущественное использование белков в обеспечении энергетических потребностей личинок в период перехода на активное питание экономит липиды и может рассматриваться в качестве приспособления личинок к сохранению способности вести пелагический образ жизни.

Количество белка и липидов, содержащихся в личинках лобана к моменту завершения резорбции желточного мешка, определяется условиями среды (температура и солёность), при которых проходило развитие до этого момента. Личинки, развитие которых проходит при пониженной солёности (13–15‰), к моменту завершения резорбции желточного мешка имеют большее количество липидов и меньшее – белка по сравнению с личинками, развивавшимися в условиях высокой солёности (17–19‰), т.е. имеют меньший удельный вес. Причиной этого может быть увеличение использования белка и понижение исполь-

зования липидов для обеспечения энергетических потребностей личинок в этот период с целью сохранения нейтральной плавучести в условиях низкой плотности воды. Однако развитие личинок при низкой солёности сопровождается, как правило, повышенной смертностью личинок, поэтому не исключена возможность элиминации личинок с большим удельным весом. Для проверки этой гипотезы об изменении соотношения использованной энергии белка и липидов необходимо проведение в дальнейшем анализа как живых, так и погибающих личинок при разной солёности.

Наибольшее содержание белка и липидов к моменту завершения резорбции желточного мешка сохраняется у личинок лобана при 21–25°C, т.е. в оптимальном диапазоне температуры. При этом максимальное содержание липидов зарегистрировано у личинок при 23°C. Таким образом, проведение инкубации икры и выдерживания личинок в период резорбции желточного мешка при 23°C позволяет несколько понизить смертность личинок в “критический” период за счёт получения экземпляров с более высоким содержанием липидов по сравнению с личинками, полученными при более низкой или более высокой температурах.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аронович Т.М. 1977. Результаты экспериментов по искусственному разведению морских рыб в СССР // Тез. докл. I съезда сов. океанологов. М.: Наука. С. 139.
- Аронович Т.М., Маслова О.Н. 1984. Эколого-физиологическая характеристика ранних стадий развития кефали в связи с ее культивированием // Морское рыбководство. М.: Изд-во ВНИРО. С. 52–63.
- Аронович Т.М., Стеценко Л.Н. 1984. Влияние солёности воды на морфо-экологические особенности ранних стадий развития черноморских кефалей (*Mugil cephalus* и *M. auratus*) // Там же. С. 76–92.
- Аронович Т.М., Шатуновский М.И. 1975. Эколого-морфологические и биохимические особенности тресковых рыб (наваги, сайки и трески) Белого моря в раннем онтогенезе. М.: ОНТИ ВНИРО, 27 с.
- Аронович Т.М., Маслова О.Н., Воробьева Н.К. и др. 1978. Временные рекомендации по инкубации икры, выращиванию личинок и мальков кефали. М.: ОНТИ ВНИРО, 21 с.
- Аронович Т.М., Маслова О.Н., Лапина Н.М. и др. 1986. Инструкция по разведению кефали лобана. М.: ОНТИ ВНИРО, 54 с.
- Бретт Дж.Р., Гроувс Д.Д. 1983. Физиологическая энергетика // Биоэнергетика и рост рыб / Под ред. Коуи К. и др. М.: Лег. и пищ. пром-сть. С. 203–274.
- Воробьева Н.К., Семенов Н.Г. 1984. Оценка биологического качества икры кефалей (*Mugil cephalus*, *M. auratus*), инкубируемой в экспериментальных условиях // Морское рыбководство. М.: Изд-во ВНИРО. С. 73–76.
- Зайцев Ю.П. 1954. Определение плавучести пелагической икры некоторых видов черноморских рыб // ДАН СССР. Т. 94. № 3. С. 577–579.
- Зайцев Ю.П. 1964. Распределение и биология ранних стадий развития кефалей // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 3. С. 512–522.
- Крыжановский С.Г. 1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб // Тр. ИМЖ АН СССР. Вып. 1. 331 с.
- Крыжановский С.Г. 1960. О значении жировых включений в яйцах рыб // Зоол. журн. Т. 39. Вып. 1. С. 111–123.
- Крыжановский С.Г., Потеряев Е.А. 1936. Материалы для изучения икротетания и развития кефали // Тр. Новорос. биол. станции. Т. 1. Вып. 6. С. 3–7.
- Куликова Н.И., Апекин В.С. 1980. Методика промышленного получения зрелой икры лобана с целью его искусственного разведения. М.: ОНТИ ВНИРО, 74 с.
- Маслова О.Н. 1979. Энергетический обмен и пищевые потребности личинок и молоди кефали-лобана при выращивании в искусственных условиях // Тр. ВНИРО. Т. 138. С. 39–46.
- Маслова О.Н. 1989. Эколого-физиологическая характеристика ранних стадий развития кефали-лобана в условиях искусственного воспроизводства: Дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 174 с.
- Новиков Г.Г. 2000. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе. М.: Эдиториал УРСС, 296 с.
- Новиков Г.Г., Зайцева И.И., Строганов А.Н. 1985. Энергетические затраты в эмбрионально-личиночном развитии радужной форели: влияние температуры и солёности // Тез. докл. 6-й Всесоюз. конф. “Экологическая физиология и биохимия рыб”. Вильнюс. С. 337–338.
- Остапеня А.П. 1965. Полнота окисления органического вещества водных беспозвоночных методом бихроматного окисления // ДАН БССР. Т. 9. № 4.
- Павлов Д.А. 2004. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб и её эволюционное значение: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 48 с.
- Тимошек Н.Г., Павловская Р.М. 1979. Кефали // Сырьевые ресурсы Черного моря. М.: Пищ. пром-сть. С. 175–208.
- Шатуновский М.И. 1980. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 283 с.
- Baraginao T. 1986. Yolk resorption, onset of feeding and survival potential of larval of free tropical marine fish species reared in the hatchery // Mar. Biol. V. 91. № 4. P. 449–459.
- Blaxter J.H.S. 1969. Development: eggs and larvae // Fish physiology. V. 3. Reproduction and growth: bioluminescence pigments and poisons / Eds. Hoar W.S., Randall D.J. N.Y.: Acad. Press. P. 177–252.
- Blaxter J.H.S. 1988. Pattern and variety in development // Fish physiology. V. 11A / Eds. Hoar W.S., Randall D.J. N.Y.: Acad. Press. P. 1–58.
- Dabrowski K. 1976. An attempt to determine the survival time for starving fish larvae // Aquaculture. V. 8. № 2. P. 189–193.

- Ehrlich K.F.* 1974a. Chemical changes during growth and starvation of larvae *Pleuronectes platessa* // *Mar. Biol.* V. 24. № 1. P. 39–48.
- Ehrlich K.F.* 1974b. Chemical changes during growth and starvation of herring larvae // *Proc. Int. symp. "The early life history of fish"* / Ed. Blaxter J.H.S. N.Y.: Springer Verlag. P. 301–323.
- Gongzhao X., Chengwei Z., Chunwu Y. et al.* 1985. Feeding behavior of cultured mullet (*Mugil so-iuy*) fry // *ICLARM Newslett.* V. 8. № 4. P. 359.
- Heming T.A.* 1982. Effects of temperature on utilization of yolk by chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) eggs and alevins // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 39. № 1. P. 184–190.
- Johnson K.R., Ellis C., Toothill C.* 1977. The sulfophosphovanilin reaction for serum lipids: a reappraisal // *Clin. Chem.* V. 23. P. 1669.
- Jorgensen L.* 1985. Carbon and nitrogen utilization in developing eggs and larvae of cod (*Gadus morhua* L.) and variation among different parents // *Fish. Res.* V. 3. № 4. P. 337–342.
- Kjosvik E., Pittman K., Pavlov D.* 2004. From fertilization to the end metamorphosis – functional development // *Culture of cold-water marine fish* / Eds. Moksness E. et al. Oxford: Blackwell Publ. Ltd. P. 204–278.
- Kuo C.M., Shehadeh S.H., Millisen K.K.* 1973. A preliminary report on the development, growth and survival of laboratory reared larvae of the grey mullet (*Mugil cephalus* L.) // *J. Fish. Biol.* V. 5. P. 459–470.
- Lasker R.* 1962. Efficiency and rate of yolk utilization by developing embryos and larvae of the Pacific sardine *Sardinops caerulea* (Girard) // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 19. P. 867–875.
- Laurence C.C.* 1973. Influence of temperature on energy utilization of embryonic and prolarval tautog, *Tautoga onitis* // *Ibid.* V. 30. P. 435–442.
- Lee C.S.* 2000. Mullet culture // *Encyclopedia of aquaculture* / Ed. Stickney R.R. N.Y. et al.: John Willey & Sons, Inc. P. 552–561.
- Love R.M.* 1970. The chemical biology of fishes. L.; N.Y.: Acad. Press, 247 p.
- Lowry O.N., Rosenrough N.I., Pere A.X. Randall R.* 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent // *J. Biol. Chem.* V. 193. P. 265–275.
- Marr D.H.A.* 1966. Influence of temperature on the efficiency of growth of salmonid embryos // *J. Nature.* V. 212. № 5065. P. 957–963.
- May R.C.* 1971. Effects of delayed initial feeding on larvae of the grunion, *Leuresthes tenuis* (Ayres) // *Fish. Bull.* V. 69. № 2. P. 411–425.
- May R.C.* 1974b. Larval mortality in marine fishes and critical period concept // *Proc. Int. symp. "The early life history of fish"* / Ed. Blaxter J.H.S. N.Y.: Springer Verlag. P. 3–19.
- McGurk M.D.* 1984. Effects of delayed feeding and temperature on the age of irreversible starvation and on rates of growth and mortality of Pacific herring larvae // *Mar. Biol.* V. 84. № 1. P. 13–26.
- Nash C.E., Kuo C.M.* 1975. Hypotheses for problems impeding the mass propagation of grey mullet and other finfish // *Aquaculture.* V. 5. P. 119–133.
- Nash C.E., Shehadeh Z.H.* 1980. Review of breeding propagation techniques for grey mullet, *Mugil cephalus* L. // *ICLARM.* Manila, Philippines. 87 p.
- Pavlov D., Kjosvik E., Refsti T., Andersen Ø.* 2004. Brood stock and egg production // *Culture of cold-water marine fish* / Eds. Moksness E. et al. Oxford: Blackwell Publ. Ltd. P. 129–203.
- Rana K.J.* 1985. Influence of egg size on the growth, onset of feeding, point-of-no-return, and survival of unfed *Oreochromis mossambicus* fry // *Aquaculture.* V. 46. № 2. P. 119–131.
- Tung I.H.* 1973. On the egg development and larval stages of grey mullet (*Mugil cephalus* L.) // *Bull. Inst. Fish. Biol. Min. Econ. Aff. Nat. Taiwan Univ.* V. 3. № 1. P. 187–215.
- Yamashita Y., Aoyama T.* 1986. Hatching time yolk sac absorption onset of feeding and early growth of the Japanese sand eel *Ammodytes personatus* // *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* V. 52. № 4. P. 635–639.