

Małgorzata Witeska, Katarzyna Bilaska

Zakład Fizjologii Zwierząt, Instytut Biologii, Uniwersytet Przyrodniczo-Humanistyczny w Siedlcach

## Woreczek żółtkowy u ryb kostnoszkieletowych

### Wstęp

Jaja ryb kostnoszkieletowych są bogate w żółtko, które stanowi źródło substancji odżywczych dla rozwijającego się zarodka i wczesnego stadium larwalnego, kiedy ryba nie pobiera jeszcze samodzielnie pokarmu. Woreczek żółtkowy jest gęsto unaczyniony, dzięki czemu – zanim rozwiną się skrzela – pełni funkcję larwalnego narządu wymiany gazowej. Jest on także pierwotnym narządem krwiotwórczym. Woreczek żółtkowy jako narząd zarodkowo-larwalny odgrywa więc niezmiernie ważną rolę we wczesnym rozwoju ryb.

Celem pracy było omówienie, na podstawie prac różnych autorów, morfologii i funkcji woreczka żółtkowego ryb oraz czynników środowiskowych wpływających na tempo zużycia żółtka podczas rozwoju.

### Morfologia

Woreczek żółtkowy u różnych gatunków ryb może przyjmować różny kształt: wydłużony, owalny, cylindryczny lub przewężony. U większości ryb woreczek żółtkowy ma formę kulistą lub zbliżoną do kuli, natomiast u niektórych ryb karpioatych (np. *Abramis brama*, *Leucaspis delineatus*, *Alburnus alburnus*, *Scardinius erythrophthalmus*) podlega on bardzo szybkim i wyraźnym podziałom na dwie części: proksymalną, która stanowi 3/4 objętości woreczka i zachowuje kształt kulisty oraz kaudalną o 1/4 objętości, przyjmującą kształt podłużny, aż do walcowatego (Winnicki i in. 2001). U niektórych gatunków podczas resorpcji woreczka żółtkowego następuje stopniowa zmiana jego kształtu, np. u *Chondrostoma nasus* jest on na początku kulisty, z niewielkim ogonowym wygięciem, później staje się gruszkowaty, następnie przyjmuje kształt stożkowaty, a ostatecznie staje się cylindryczny (Penaz 1974). Na powierzchni woreczka mogą znajdować się komórki barwnikowe (Doi i in. 2004).

Wielkość woreczka żółtkowego jest związana z czasem trwania rozwoju embrionalnego, a także zależy od tego, jak długo wyklułe larwy nie pobierają pokarmu. Ryby zimnolubne wykluwające się wczesną wiosną mają duże woreczki żółtkowe, aby przetrwać czas, gdy w środowisku brak jest pokarmu (Goryczko 2001). U ryb, które wykluwają się późną wiosną i latem woreczek żółtkowy jest niewielki

i po wykluciu zostaje zresorbowany w ciągu kilku dni. Od wielkości woreczka żółtkowego zależy w dużej mierze długość okresu larwalnego. Wielkość zapasów żółtka i tempo jego zużycia związane są bezpośrednio z wymiarami jaj. Gatunki produkujące małe jaja mają małe rezerwy żółtka i resorbują je szybciej (Escaffre i Bergot 1984, Calta 2001, Falk-Petersen 2005). W obrębie tego samego gatunku większe samice składają zwykle większe jaja, z których wykluwają się większe larwy o większych woreczkach (Kennedy i in. 2007, Iguchi 2012).

### Funkcja odżywcza

Najważniejszą rolą woreczka żółtkowego jest funkcja odżywcza, polegająca na dostarczaniu substancji energetycznych i budulcowych w czasie, kiedy organizm nie zdobywa jeszcze pokarmu samodzielnie (Yufera i Darias 2007). Żółtko jest głównym składnikiem świeżo zapłodnionego jaja rybiego, a według Skjaerven i in. (2003), u świeżo wykluwanych larw *Pleuronectes platessa* woreczek żółtkowy stanowi prawie 3/4 masy ciała. U większości gatunków ryb żółtko jest jedynym źródłem energii podczas okresu odżywiania endogennego. Wyjątkiem są ryby żyworodne, u których źródłem substancji odżywczych dla zarodka jest także płyn jajnikowy i zresorbowana niezapłodniona ikra (Wourms 1981, Boehlert i in. 1986). Wartość energetyczna żółtka zależy od jego wielkości i składu chemicznego, który determinuje kaloryczność i stanowi ona około 70% wartości kalorycznej jaja (Kamler 2006). Przyjmuje się, że kaloryczna wartość żółtka jest podczas rozwoju niemal stała (Kamler i Kato 1983, Conceicao i in. 1993). Escaffre i Bergot (1984) stwierdzili, że larwy pstrąga tęczowego *Salmo gairdneri* wyklułe z mniejszych jaj szybciej resorbowały żółtko, choć wielkość jaj nie miała wpływu na skład żółtka i efektywność jego wykorzystania. Skjaerven i in. (2003) podają, że u *Pleuronectes platessa* jedynie 20-25% żółtka zużywane jest podczas rozwoju zarodkowego, natomiast 75-80% przez larwy, niezależnie od wielkości jaj. Podczas rozwoju zarodkowego niemal całość substancji odżywczych żółtka zostaje wbudowana w ciało zarodka, natomiast po wykluciu duża część pokrywa koszty metaboliczne coraz bardziej ruchliwych larw. Autorzy podają, że średnio 68% materii zawartej w żółtku zostaje przekształcona w tkanki.

Składniki żółtka są wykorzystane głównie do budowy tkanek, a pozostała część jest zużywana jako substraty energetyczne. Istnieją jednak różnice międzygatunkowe w wykorzystaniu zasobów żółtka. U *Clarias gariepinus* więcej energii z woreczka zostało zużyte na wzrost tkanek, mniej było wydatkowane na procesy metaboliczne, zaś u *Tinca tinca* odwrotnie (Jaworski i Kamler 2002). Według Finn i in. (1995), 53% energii zawartej w żółtku *Gadus morhua* zostało wykorzystane do budowy tkanek, 42% do produkcji energii, a jedynie 5% utracone jako metabolity. Oprócz dostarczania energii, woreczek żółtkowy jest źródłem hormonów i enzymów (Kamler 2008). Enzymy, które metabolizują żółtko powstają już w okresie bruzdowania (Fishelson 1995). Sire i in. (1994) stwierdzili, że enzymem degradującym białko żółtka u embrionów pstrąga tęczowego jest katepsyna L, zlokalizowana w warstwie syncytialnej otaczającej woreczek żółtkowy. Syncytium okołożółtkowe jest wielojądrzastą warstwą cytoplazmy leżącą pod blastodermą zarodka. Powstaje ono na wczesnym etapie rozwoju – w czasie 9 lub 10 podziału komórek i jest wynikiem zlania się części blastomerów położonych na brzegu blastodermi (Kimmel i Law 1985). Syncytium okołożółtkowe pośredniczy w transporcie substancji odżywczych z żółtka do ciała ryby, a tempo wykorzystania żółtka zależy od powierzchni syncytium i aktywności jego enzymów hydrolitycznych (Conceicao i in. 1993, Skjaerven i in. 2003). Ostaszewska (2002) zaobserwowała podział tej warstwy na dwie strefy: przylegającą bezpośrednio do żółtka, biorącą udział w rozpuszczaniu i odszczepianiu płytek żółtkowych oraz drugą – cytoplazmatyczną zawierającą rybosomy, mitochondria, aparat Golgiego i retikulum endoplazmatyczne, pełniącą funkcję wydzielniczą. Graniczy ona ze śródbłonkiem naczyń krwionośnych krążenia żółtkowego lub z komórkami wątroby. Z obrzeży żółtka do naczyń wyrastają wypustki, zwiększające powierzchnię kontaktu z naczyniami włosowatymi. Po wykluciu zmniejsza się sieć naczyń żółtkowych i zaczynają się tworzyć komórki wątroby (Fishelson 1995), która przejmuje funkcję hydrolizy zapasów żółtka. W zależności od gatunku, składniki odżywcze mogą przenikać do tkanek ciała ryby: z zewnętrznej powierzchni syncytium do zatoki żyłnej otaczającej woreczek, następnie do reszty ciała lub przez krążenie żyłne do wątroby (Falk-Petersen 2005).

Żółtko ryb zawiera przede wszystkim wolne aminokwasy, białka i tłuszcze oraz substancje mineralne (Heming i Buddington 1988). Ronnestad i in. (1999) stwierdzili, że około 50% puli aminokwasów zawartych w jajach morskich ryb pelagicznych to aminokwasy wolne, które powstają w końcowej fazie dojrzewania oocytów w wyniku hydrolizy białek żółtka i zużywane są przede wszystkim jako źródło energii, w drugiej kolejności zaś jako materiał budulcowy.

Ronnestad i in. (1992) obliczyli, że u larw skarpa (turbota) *Scophthalmus maximus* 70% wolnych aminokwasów żółtka to substraty energetyczne, a jedynie około 30% jest wykorzystywane do syntezy białek ciała larw. Według Finn i in. (2002) wczesne stadia larwalne *Gadus morhua* czerpią 70-95% energii z aminokwasów. Ohkubo i in. (2006), badając przeznaczenie składników żółtkowych u *Theragra chalcogramma* podzielili resorpcję na dwa etapy: w pierwszym zaobserwowali głównie zużycie wolnych aminokwasów, zaś w drugim – lipidów. Ohkubo i Matsubara (2002) zanotowali następującą kolejność zużywania substancji odżywczych żółtka przez larwy *Verasper moseri*: najpierw wykorzystane zostały wolne kwasy tłuszczowe (endogenne szybciej niż egzogenne), następnie lipowitellina (główne białko żółtka), na końcu zaś lipidy. Podobnie, Skjaerven i in. (2003) obserwowali intensywne zużycie wolnych aminokwasów przez zarodki *Pleuronectes platessa*, natomiast białek – dopiero w okresie larwalnym. Według Ronnestad i in. (1993) larwy *Hipoglossus hipoglossus* zużyły ponad 70% wolnych aminokwasów we wczesnym stadium larwalnym, podczas gdy wielkość zapasu białek nie uległa w tym czasie istotnym zmianom. Według Finn i in. (1995) energia wytwarzana podczas pierwszego miesiąca rozwoju *Gadus morhua* jedynie w 32% pochodziła z katabolizmu tłuszczów. Ronnestad i in. (1998) odnotowali początek pochłaniania kul tłuszczowych dopiero w momencie, kiedy woreczek był zresorbowany już w 70%. Williams i in. (2004) stwierdzili, że u larw *Lutianus campechanus* w 70 godzinie po zapłodnieniu, kiedy żółtko było już niemal wyczerpane, pozostało jeszcze około 2% tłuszczu. Resorpcję tłuszczu po wykorzystaniu większości zasobów żółtka obserwowano także u innych gatunków ryb: *Leiostomus xanthurus* (Govoni 1980), *Lates calcarifer* i *Signatus guttatus* (Bagarinao 1986, Avila i Juario 1987), *Scophthalmus maximus* (Ronnestad i in. 1992) i *Sparus auratus* (Ronnestad i in. 1994).

## Funkcja oddechowa

Woreczek żółtkowy odgrywa także bardzo ważną rolę jako larwalny narząd oddechowy, gdyż larwy wykluwają się bez wykształconych skrzel. Tlen pobierany jest więc początkowo głównie przez dużą powierzchnię silnie ukrwionej ściany woreczka żółtkowego. W najprostszym przypadku na woreczku istnieje tylko jeden szeroki przewód Cuviera, jak to jest u ryb karpiowatych. U niektórych gatunków, np. u *Esox lucius* najpierw rozwija się zatoka żylna, która dopiero później przekształca się w sieć naczyniową. Gęsta sieć naczyniowa występuje na dużych woreczkach np. u ryb łososiowatych, zaś najsilniej rozwija się u ryb żyworodnych. Larwalne narządy oddechowe istnieją do czasu pojawienia się pierwszych blaszek skrzelowych, które przejmują ich czynności.

## Funkcja krwiotwórcza

Woreczek żółtkowy u niektórych gatunków ryb spełnia też funkcję pierwotnego narządu krwiotwórczego. U wczesnych stadiów zarodkowych ryb zawiązek przyszłych naczyń i krwinek w postaci grubego sznura komórek mezodermalnych zwanego angioblastem rozwija się pod szkieletem osiowym. Część komórek angioblastu przechodzi na woreczek żółtkowy i tu tworzy sieć naczyńową oraz pierwsze zarodkowe komórki krwi, którymi są dużych rozmiarów eryocyty (Długosz 1973, Detrich i in. 1995).

## Wpływ czynników środowiska na tempo resorpcji

Ryby w okresie larwalnym charakteryzują się dużą wrażliwością na wpływy środowiska. Na tempo przemiany materii i związany z nim czas resorpcji woreczka żółtkowego wpływają różne czynniki środowiska, m.in. temperatura, zawartość tlenu, dostępność pokarmu, oświetlenie oraz zanieczyszczenia wody.

Temperatura jest jednym z najważniejszych czynników, od których zależy tempo resorpcji żółtka. Wraz ze wzrostem temperatury tempo resorpcji zwykle wzrasta. Taką prawidłowość zanotowano m.in. u *Morone saxatilis* (Rose i in. 1993), *Chondrostoma nasus* (Kamler i in. 1998), *Leuciscus idus* (Rechulicz i in. 2002), *Anarhichas minor* Sund i Falk-Petersen (2005) i *Sprattus sprattus* (Petereit i in. 2008). Jednak nie zawsze tempo zużycia żółtka jest wprost proporcjonalne do temperatury. W temperaturach poza zakresem optymalnym dla rozwoju, nawet jeśli są wyższe, może ono spadać. Spadek tempa resorpcji woreczków żółtkowych larw rozwijających się w temperaturze wyższej od optymalnej w porównaniu z temperaturą niższą, lecz mieszczącą się w zakresie optimum zanotowano u *Coregonus albula* Luczynski i in. (1984) i *Hippoglossus hippoglossus* Lein i in. (1997). Brak

wpływu temperatury na tempo resorpcji żółtka u larw *Pagellus erythrinus* zanotowali Klimogianni i in. (2004).

Na resorpcję woreczka żółtkowego może także wpływać dostępność pokarmu w środowisku. Przyspieszenie zużywania przez larwy zasobów żółtka w warunkach niedoboru pokarmu egzogenego zanotowali Mookerji i Rao (1999), natomiast Sarnowski (2003) odnotował spadek tempa zużycia żółtka u głodzonych larw *Cyprinus carpio* w porównaniu z larwami karmionymi.

Trabelsi i in. (2013) wskazują, że tempo resorpcji żółtka jest związane z czasem wyklucia: u wcześniej wyklutych larw *Esox lucius* początkowa wielkość żółtka i tempo jego zużycia były wyższe niż u wyklutych później.

Istnieją także dane dotyczące wpływu zanieczyszczenia wody na tempo resorpcji żółtka u ryb. Spowolnione tempo zużycia żółtka u larw ryb poddanych działaniu subletalnych stężeń miedzi zanotowali: u *Oreochromis mossambicus* – Hwang i in. (1995), u *Cyprinus carpio* – Stouthart i in. (1996) i Jezierska i in. (2004), u *Danio rerio* – Johnson i in. (2007). Podobnie, zmniejszenie tempa resorpcji żółtka stwierdzono u larw ryb poddanych subletalnemu działaniu kadmu: Christensen (1975) u *Salvelinus fontinalis*, Woodworth i Pascoe (1982) u *Salmo gairdneri* oraz Peterson i in. (1983) u *Salmo salar*. Z drugiej strony, niektórzy autorzy odnotowali przyspieszenie resorpcji woreczka żółtkowego u ryb poddanych działaniu metali: Somasundaram i in. (1984) u larw *Clupea harengus* poddanych działaniu cynku oraz Klein-Macphee i in. (1984) u *Pseudopleuronectes americanus* eksponowanych na srebro. Stwierdzono także wpływ innych czynników na tempo resorpcji woreczka, np. Swanson (1996) zanotował spowolnienie u *Chanos chanos* pod wpływem wzrostu zasolenia, Wright i Tillitt (1999) u *Oncorhynchus mykiss* poddanego działaniu węglowodorów aromatycznych, Keinanen i in. (2000, 2004), u *Esox lucius* pod wpływem glinu przy niskim pH.

TABELA 1

Uszkodzenia woreczka żółtkowego ryb pod wpływem różnych czynników środowiska wodnego

Gatunek	Czynnik	Zmiany	Autor
<i>Gadus morhua</i>	Pasożytnicze pierwotniaki	Obecność pasożytów w woreczku	Pedersen i in. (1993)
<i>Scophthalmus maximus</i>	Pasożytnicze pierwotniaki	Obecność pasożytów w woreczku	Pedersen (1993)
<i>Maccullochella peeli</i>	Niedobory pokarmowe u tarlaków	Obrzęk	Gunaskerera i in. (1998)
<i>Danio rerio</i>	Dioksyna TCDD	Obrzęk	Hill i in. (2004)
<i>Catostomus commersoni</i>	Ropa naftowa	Obrzęk	Colavecchia i in. (2006)
<i>Oryzias latipes</i>	Wielopierścieniowe węglowodory aromatyczne	Obrzęk	Farwell i in. (2006)
<i>Plectropomus leopardus</i>	Inwazja Ichthyodinium sp.	Obecność pasożytów w woreczku	Mori i in. (2007)
<i>Danio rerio</i>	Saksitoksyna	Obrzęk	Lefebvre i in. (2004)
<i>Cyprinus carpio</i>	Azotyny	Obrzęk	Kroupova i in. (2010)
<i>Oncorhynchus gorboscha</i>	Słaba kondycja, infekcja grzybicza	Pęknięcie woreczka, koagulacja żółtka	Marty i Heintz (2010)
<i>Danio rerio</i>	Mieszanina leków	Obrzęk	Madureira i in. (2011)
<i>Danio rerio</i>	Pb	Obrzęk	Chen i in. (2012)
<i>Thunnus orientalis</i>	Inwazja Ichthyodinium sp.	Obecność pasożytów w woreczku	Ishimaru i in. (2012)
<i>Cyprinus carpio</i>	Ścieki papiernicze	Deformacje	Tyor i in. (2012)
<i>Danio rerio</i>	Butachlor	Obrzęk	Tu i in. (2013)

Wyniki licznych badań wskazują także, że różne czynniki środowiska wodnego mogą powodować uszkodzenia i deformacje woreczka żółtkowego ryb, najczęściej obrzęk (tab. 1). Morfologia woreczka żółtkowego może być więc wskaźnikiem niekorzystnych warunków środowiskowych.

## Literatura

- Avila E.M., Juario J.V. 1987 – Yolk and oil globule utilization and developmental morphology of the digestive tract epithelium in larval rabbitfish, *Siganus guttatus* – Aquaculture 65: 319-331.
- Bagarinao T. 1986 – Yolk resorption, onset of feeding and survival potential of larvae of three tropical marine fish species reared in the hatchery – Mar. Biol. 91: 449-459.
- Boehlert G.W., Kusakari M., Shimizu M., Yamada J. 1986 – Energetics during development in kurosoi, *Sebastes schlegelii* Hilgendorf – J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 101: 239-256.
- Calta M. 2001 – The effect of egg on yolk utilization and growth of rainbow trout alevins (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) – Acta Biol Hung. 52: 117-123.
- Chen J., Chen Y., Liu W., Bai C., Liu X., Liu K., Li R., Zhu J.H., Huang C. 2012 – Developmental lead acetate exposure induces embryonic toxicity and memory deficit in adult zebrafish – Neurotoxicol. Teratol. 34: 581-586.
- Christensen G.M. 1975 – Biochemical effects of methylmercuric chloride, cadmium chloride, and lead nitrate on embryos and alevins of the brook trout, *Salvelinus fontinalis* – Toxicol. Appl. Pharmacol. 32: 191-197.
- Colavecchia M.V., Hodson P.V., Parrott J.L. 2006 – Cyp1A induction and blue sac disease in early life stages of white suckers (*Catostomus commersoni*) exposed to oil sands – J. Toxicol. Environ. Health 69A: 967-994.
- Conceicao L.E.C., Verreth J.A.J., Scheltema T., Machiels M.A.M. 1993 – A simulation model for the metabolism of yolk-sac larvae of *Clarias gariepinus* – Aquacult. Fish Manage. 24: 431-443.
- Detrich H.W., Kieran M.W., Chan F.Y., Barone L.M., Yee K., Rundstadler J.A., Prat S., Ransom D., Zon L.I. 1995 – Intraembryonic hematopoietic cell migration during vertebrate development – Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 92: 10713-10717.
- Długosz M. 1973 – Rozwój komórek krwi układu czerwono- i białokrwinkowego pstrąga tęczowego (*Salmo gairdneri* Richardson 1836) w okresie od wyklucia się larwy do resorpcji woreczka żółtkowego – Roczn. Nauk Rol. 95: 17-24.
- Doi T., Aoyama S., Kinoshita I. 2004 – Ontogeny of the mandarinfish *Siniperca chuatsi* (Perciformes: Siniperacidae) reared in aquarium – Ichthyol. Res. 51: 337-342.
- Edmondson W.T., Winberg G.G. 1971 – Manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters – IBP Handbook. Blackwell, Oxford 17: 358.
- Escaffre A.M., Bergot P. 1984 – Utilization of the yolk in rainbow trout alevins (*Salmo gairdneri* Richardson): effect of egg size – Reprod. Nutr. Dévelop. 24: 449-460.
- Falk-Petersen I.B. 2005 – Comparative organ differentiation during early life stages of marine fish – Fish & Shellfish Immunol. 19: 397-412.
- Farwell A., Nero V., Croft M., Bal P., Dixon D.G. 2006 – Modified Japanese medaka embryo-larval bioassay for rapid determination of developmental abnormalities – Arch. Environ. Contam. Toxicol. 51: 600-607.
- Finn R.N., Henderson J.R., Fyhn H.J. 1995 – Physiological energetics of developing embryos and yolk-sac larvae of Atlantic cod (*Gadus morhua*). II Lipid metabolism and enthalpy balance – Mar. Biol. 124: 371-379.
- Finn R.N., Ronnestad I., van der Meeren T., Fyhn H.J. 2002 – Fuel and metabolic scaling during the early life stages of Atlantic cod *Gadus morhua* – Mar. Ecol. Prog. Ser. 243: 217-234.
- Fishelson L. 1995 – Ontogenesis of cytological structures around the yolk sac during embryologic and early larval development of some cichlid fishes – J. Fish Biol. 47: 479-491.
- Goryczko K. 2001 – Pstrągi. Chów i hodowla. Poradnik hodowcy – Wyd. IRS, Olsztyn.
- Govoni J.J. 1980 – Morphological, histological, and functional aspects of alimentary canal and associated organ development in larval *Leiostomus xanthurus* – Rev. Can. Biol. 39: 69-80.
- Gunaskera R.M., Gooley G.J., De Silva S.S. 1998 – Characterisation of “swollen yolk-sac syndrome” in the Australian freshwater fish Murray cod, *Maccullochella peelii peelli*, and associated nutritional implications for large scale aquaculture – Aquaculture 169: 69-85.
- Heming T.A., Buddington R.K. 1988 – Yolk absorption in embryonic and larval fishes – W: Hoar W.S., Randall D.J. (Red). Fish Physiology. Academic Press, New York. XIA: 407-446.
- Hill A.J., Bello S.M., Prasad A.L., Peterson R.E., Heideman W. 2004 – Water permeability and TCDD-induced edema in zebrafish early life stages – Toxicol. Sci. 78: 78-87.
- Hwang P.P., Lin S.W., Lin H.C. 1995 – Different sensitivities to cadmium in tilapia larvae (*Oreochromis mossambicus* Teleostei) – Arch. Environ. Contam. Toxicol. 29: 1-7.
- Iguchi K. 2012 – Egg size plasticity corresponding to maternal food conditions in an annual fish, Ayu *Plecoglossus altivelis* – Ichthyol. Res. 59: 14-19.
- Ishimaru K., Iida N., Okada T., Miyashita S. 2012 – Ichthyodinium infection in the embryos and yolk sac larvae of Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* – Fish Pathol. 47: 143-146.
- Jaworski A., Kamler E. 2002 – Development of a bioenergetics model for fish embryos and larvae during the yolk feeding period – J. Fish Biol. 60: 785-809.
- Jezińska B., Ługowska K., Sarnowski P., Witeska M. 2004 – Heavy metal-induced mortality of early stages of fish in polluted environment – W: 55 years of the study programme of the Fishery specialization at Mendel University of Agriculture and Forestry in Brno: 221-236.
- Johnson A., Carew E., Sloman K.A. 2007 – The effects of copper on the morphological and functional development of zebrafish embryos – Aquat. Toxicol. 84: 431-438.
- Kamler E. 2006 – Parent-egg-progeny relationships in teleost fishes: an energetics perspective – Rev. Fish Biol. Fisheries 15: 399-421.
- Kamler E. 2008 – Resource allocation in yolk-feeding fish – Rev. Fish Biol. Fisheries. 18: 143-200.
- Kamler E., Kato T. 1983 – Efficiency of yolk utilization by *Salmo gairdneri* in relation to incubation temperature and egg size – Pol. Arch. Hydrobiol. 30: 271-306.
- Kamler E., Keckeis H., Bauer-Nemeschkal E. 1998 – Temperature-induced changes of survival, development and yolk partitioning in *Chondrostoma nasus* – J. Fish Biol. 53: 658-682.
- Keinanen M., Peuranen S., Nikinmaa M., Tigerstedt C., Vuorinen P.J. 2000 – Comparison of the responses of the yolk-sac fry of pike (*Esox lucius*) and roach (*Rutilus rutilus*) to low pH and aluminium: sodium influx, development and activity – Aquat. Toxicol. 47: 161-179.
- Keinanen M., Tigerstedt C., Peuranen S., Vuorinen P.J. 2004 – The susceptibility of early developmental phases of an acid-tolerant and acid-sensitive fish species to acidity and aluminium – Ecotoxicol. Environ. Saf. 58: 160-172.
- Kennedy J., Geffen A.J., Nash R.D.M. 2007 – Maternal influences on egg and larval characteristics of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) – Jour. Sea Res. 58: 65-77.
- Kimmel C.B., Law R.D. 1985 – Cell lineage of zebrafish blastomeres: II. Formation of the yolk syncytial layer – Dev. Biol. 108: 86-93.
- Klein-MacPhee, Cardin J.A., Berry W.J. 1984 – Effects of silver on eggs and larvae of the winter flounder – Trans. Am. Fish Soc. 113: 247-251.
- Kroupova H., Prokes M., Macova S., Penaz M., Barus V., Novotny L., Machova J. 2010 – Effects of nitrite on early-life stages of common carp (*Cyprinus carpio* L.) – Environ. Toxicol. Chem. 29: 535-540.
- Lefebvre K.A., Trainer V.L., Scholz N.L. 2004 – Morphological abnormalities and sensorimotor deficits in larval fish exposed to dissolved saxitoxin – Aquat. Toxicol. 66: 159-170.
- Lein I., Holmefjord I., Rye M. 1997 – Effects of temperature on yolk sac larvae of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) – Aquaculture 157: 123-135.
- Luczyński M., Długosz M., Szutkiewicz M., Kirklewska A. 1984 – The influence of the incubation temperature on the body length and the yolk sac volume of *Coregonus albula* (L.) eleutheroembryos – Acta Hydrochim. Hydrobiol. 12: 615-628.
- Madureira T.V., Cruzeiro C., Rocha M.J., Rocha E. 2011 – The toxicity of pharmaceuticals found in the Douro River estuary (Portugal) – experimental assessment using a zebrafish embryo test – Environ. Toxicol. Pharmacol. 32: 212-217.
- Marty G.D., Heintz R.A. 2010 – Ruptured yolk sac and visceral fungi in emergent pink salmon alevins: histopathology and relation to marine survival – Dis. Aquat. Organ. 88: 115-126.
- Mookerji N., Rao T.R. 1999 – Rates of yolk utilization and effects of delayed initial feeding in the larvae of the freshwater fishes rohu and singhi – Aquacult. Int. 7: 45-56.
- Mori K., Yamamoto K., Teruya K., Shiozawa S., Yoseda K., Sugaya T., Shirakashi S., Itoh N., Ogawa K. 2007 – Endoparasitic dinoflagellate of the genus *Ichthyodinium* infecting fertilized eggs and hatched larvae

- observed in the seed production of leopard coral grouper *Plectropomus leopardus* – Fish Pathol. 42: 49-57.
- Ohkubo N., Matsubara T. 2002 – Sequential utilization of free amino acids, yolk proteins and lipids in developing eggs and yolk-sac larvae of barfin flounder *Verasper moseri* – Mar. Biol. 140: 187-196.
- Ohkubo N., Sawaguchi S., Hamatsu T., Matsubara T. 2006 – Utilization of free amino acids, yolk proteins and lipids in developing eggs and yolk-sac larvae of walleye pollock *Theragra chalcogramma* – Fish. Sci. 72: 620-630.
- Ostaszewska T. 2002 – Zmiany morfologiczne i histologiczne układu pokarmowego i pęcherza pławnego w okresie wczesnej organogenezy larw sandacza (*Stizostedion luciopectra* L.) w różnych warunkach chowu – Rozprawy Naukowe i Monografie, Wyd. SGGW, Warszawa.
- Pedersen B.H. 1993 – Embryos and yolk-sac larvae of turbot *Scophthalmus maximus* are infested with an endoparasite from gastrula stage onwards – Dis. Aquat. Org. 17: 57-59.
- Pedersen B.H., Buchmann K., Koie M. 1993 – Baltic larval cod *Gadus morhua* are infested with a protistan endoparasite in the yolk sac – Dis. Aquat. Org. 16: 29-33.
- Penaz M. 1974 – Early development of the nase carp, *Chondrostoma nasus* – Zool. Listy 23: 275-288.
- Petereit C., Haslob H., Kraus G., Clemmesen C. 2008 – The influence of temperature of Baltic Sea sprat (*Sprattus sprattus*) eggs and yolk sac larvae – Mar. Biol. 154: 295-306.
- Peterson R.H., Metcalfe J.L., Ray S. 1983 – Effects of cadmium on yolk utilization, growth, and survival of Atlantic Salmon alevins and newly feeding fry – Arch. Environ. Contam. Toxicol. 12: 37-44.
- Rechulicz J., Ostaszewska T., Wojda R. 2002 – Wpływ temperatury wody na inkubację ikry i wybrane parametry larw jazia *Leuciscus idus* (L.) – Acta Sci. Pol. Piscaria 1: 35-46.
- Rønnestad I., Fyhn H.J., Gravningen K. 1992 – The importance of free amino acids to the energy metabolism of eggs and larvae of turbot (*Scophthalmus maximus*) – Mar. Biol. 114: 517-525.
- Rønnestad I., Groot E.P., Fyhn H.J. 1993 – Compartmental distribution of free amino acids and protein in developing yolk-sac larvae of Atlantic halibut (*Hipoglossus hipoglossus*) – Mar. Biol. 116: 349-354.
- Rønnestad I., Koven W., Tandler A., Harel M., Fyhn H.J. 1994 – Energy metabolism during development of eggs and larvae of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) – Mar. Biol. 120: 187-196.
- Rønnestad I., Koven W., Tandler A., Harel M., Fyhn H.J. 1998 – Utilisation of yolk fuels in developing eggs and larvae of European sea bass *Dicentrarchus labrax* – Aquaculture 162: 157-170.
- Rønnestad I., Thorsen A., Finn R.N. 1999 – Fish larval nutrition: a review of recent advances in the role of amino acids – Aquaculture 177: 201-216.
- Rose K.A., Cowan J.H., Houde E.D., Coutant C.C. 1993 – Individual based modeling of environmental quality effects on early stages of fish: A case study using striped bass – Am. Fish. Soc. Symp. 14: 125-145.
- Sarnowski P. 2002 – Użycie mikroskopu i komputerowego systemu analizy obrazu MultiScan do oszacowania wzrostu larwalnego – Komun. Ryb. 4: 28-29.
- Sarnowski P. 2003 – The effect of metals on yolk sac resorption and growth of starved and fed common carp (*Cyprinus carpio* L.) larvae – Acta Sci. Pol. Piscaria 2: 227-236.
- Sire M.F., Babin P.J., Vernier J.M. 1994 – Involvement of the lysosomal system in yolk protein deposit and degradation during vitellogenesis and embryonic development in trout – J. Exp. Zool. 269: 69-83.
- Skjaerven K.H., Finn R.N., Kryvi H., Fyhn H.J. 2003 – Yolk resorption in developing plaice (*Pleuronectes platessa*) – The Big Fish Bang. Proc. 26 Annual Larval Fish Conference. Institute of Marine Research, Bergen Norway, Browman H.I., Skifsrevik A.B. (Ed.), 193-209.
- Somasundaram B., King P.E., Shackley S. 1984 – The effects of zinc on postfertilization development in eggs of *Clupea harengus* L. – Aquat. Toxicol. 5: 167-178.
- Stouthart X.J.H.X., Haans J.L.M., Lock A.C., Wendelaar Bonga S.E. 1996 – Effects of water pH on copper toxicity to early life stages of the common carp (*Cyprinus carpio*) – Environ. Toxicol. Chem. 15: 376-383.
- Sund T., Falk-Petersen I.B. 2005 – Effects of incubation temperature on development and yolk sac conversion efficiencies of spotted wolffish (*Anarhichas minor* Olafsen) embryos until hatch – Aquacult. Res. 36: 1133-1143.
- Swanson C. 1996 – Early development of milkfish: effects of salinity on embryonic and larval metabolism, yolk absorption and growth – J. Fish Biol. 48: 405-421.
- Trabelsi A., Gardeur J.N., Teletchea F., Brun-Bellut J., Fontaine P. 2013 – Hatching time effect on the intra-spawning larval morphology and growth in Northern pike (*Esox lucius* L.) – Aquacult. Res. 44: 657-666.
- Tu W., Niu L., Liu W., Xu C. 2013 – Embryonic exposure to butachlor in zebrafish (*Danio rerio*): Endocrine disruption, developmental toxicity and immunotoxicity – Ecotoxicol. Environ. Saf. 89: 189-195.
- Tyor A.K., Fulia A., Sharma R.K. 2012 – Anomalies in *Cyprinus carpio* larvae exposed to paper mill effluent – J. Biol. Sci. 12: 321-326.
- Williams K., Papanikos N., Phelps R.P., Shardo J.D. 2004 – Development, growth, and yolk utilization of hatchery-reared red snapper *Lutjanus campechanus* larvae – Mar. Ecol. Prog. Ser. 275: 231-239.
- Winnicki A., Korzelecka A., Bonisławska M., Formicki K. 2001 – Bipartity of the yolk sac in cyprinid embryos – Arch. Pol. Fish. 9: 279-286.
- Woodworth J., Pascoe D. 1982 – Cadmium toxicity to rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson: a study of eggs and alevins – J. Fish. Biol. 21: 47-57.
- Wourms J.P. 1981 – Viviparity- the maternal-fetal relationship in fishes – Am. Zool. 21: 473-515.
- Wright P.J., Tillitt D.E. 1999 – Embryo toxicity of Great Lakes lake trout extracts to developing rainbow trout – Aquat. Toxicol. 47: 77-92.
- Yufera M., Darias M.J. 2007 – The onset of exogenous feeding in marine fish larvae – Aquaculture 268: 53-63.

Przyjęto po recenzji 18.09.2013 r.

## TELEOST FISH YOLK SACS

Małgorzata Witeska, Katarzyna Bilka

**Abstract.** Yolk is a source of nutrients for developing embryos and for early fish larval stages that lack the ability to feed actively. Thanks to abundant networks of capillaries, yolk sacs are responsible for larval respiration before the development of gills, and in some fish species they are also the site of primary *hematopoiesis*. Fish yolk sac shapes and sizes differ among species. Cold-water fish with long periods of embryonic and larval development have larger yolk sacs as compared to those of warm-water species. Yolk comprises free amino acids, proteins, lipids, and minerals that are taken up by developing organisms through the yolk syncytial layers. Free amino acids and proteins are utilized before lipids. Yolk nutrients are divided between growth and energy production. The efficiency of yolk utilization for growth is higher in embryos, and then decreases with the increase in larval locomotion. The rate of yolk resorption depends mainly on water temperature, but it can also be modified by other environmental factors such as the availability of exogenous food or water that is contaminated with toxic compounds.

**Key words:** embryos, larvae, yolk, resorption