

УДК 639.2/3.034

Н. Ю. Евтушенко, А. Г. Шерело

**ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ
РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ ИКРЫ РАЗНЫХ ВИДОВ
РЫБ (ОБЗОР)**

На основе обобщения литературных данных представлена информация о показателях качества икры разных видов рыб, о влиянии на него качества корма, возраста производителей, химического состава их тела и обменных процессов организма самок, условий нагула и содержания производителей, а также экологических факторов среды.

Ключевые слова: рыбы, условия нагула, содержание производителей, качество корма, возраст, химический состав тела, экологические факторы.

Анализ литературных данных свидетельствует о том, что химический состав зрелых яиц различных видов рыб неодинаковый. Различается он и у производителей одного и того же вида [9, 10, 20, 34]. То есть, многими исследованиями констатируется понятие разнокачественности половых продуктов. В этой связи возникает вопрос о влиянии качества зрелой икры (ее химического состава) на динамику процессов эмбриогенеза, постэмбрионального развития рыб и жизнестойкость их потомства. С другой стороны, важно иметь информацию о показателях, определяющих степень полноценности химического состава икры разных видов рыб.

Не менее важным является вопрос о факторах, влияющих на качество половых продуктов рыб, что может быть одним из отправных моментов к изучению их разнокачественности, процессов протекания эмбриогенеза и раннего постэмбриогенеза. Они весьма изменчивы и не имеют общих унифицированных критериев [45]. В связи с этим, актуальной проблемой является поиск универсального показателя качества икры для разных видов рыб.

В литературе имеются результаты исследований многих авторов, однако они разрознены и не создают цельного представления об этой проблеме. В этой работе мы попытались обобщить материалы, касающиеся факторов, определяющих качество икры различных видов рыб.

Химический состав икры и показатели ее качества. Известно, что эмбриональное и раннее постэмбриональное развитие рыб осуществляется за

© Н. Ю. Евтушенко, А. Г. Шерело, 2016

счет компонентов, сосредоточенных в самом яйце. Основным местом накопления этих компонентов является желток, который формируется на заключительной стадии созревания ооцитов, в период вителлогенеза. За счет накопленных в желтке питательных веществ происходит развитие зародыша, формирование органов и структур, обеспечивающих функционирование различных систем организма до перехода вылупившихся предличинок на экзогенный тип питания. В период оогенеза, особенно на заключительной стадии созревания ооцитов (вителлогенеза), в них сосредотачивается определенное количество белков, жиров, углеводов, а также биологически активных соединений, ферментов, микро- и макроэлементов [62]. Степень накопления необходимых компонентов в процессе вителлогенеза определяет уровень обеспеченности пластического роста эмбриона и его энергетических затрат, поскольку до перехода на внешнее питание желток является их единственным источником [35].

Известно, что определенная часть компонентов желтка синтезируется непосредственно самим ооцитом. Уже на стадиях, предшествующих вителлогенезу, в ооцитах происходят существенные метаболические и структурные изменения: усиление биосинтетической активности, скопление в цитоплазме рибосом, интенсивное развитие мембран эндоплазматического ретикулула и аппарата Гольджи. Известно, что эндогенный желток является продуктом деятельности эндоплазматического ретикулула и аппарата Гольджи [40].

Значительная часть компонентов желтка рыб имеет экзогенное происхождение [1, 2, 69]. Соотношение экзогенного и эндогенного путей поступления резервных веществ желтка у разных видов рыб неодинаковое, что определяется многими факторами. Ооциты, завершающие вителлогенез, имеют специфические для каждого вида размеры, форму и характер распределения желтка, строение оболочек и размеры самих икринок [49]. Особенности концентрации и количества желточных включений сказываются на протекании процессов морфогенеза у зародыша и длительности зародышевого периода и на характере обменных процессов [14]. Накопление тех или иных веществ в желтке в определенной степени зависит от длительности процессов развития. Так, например, яйца медленно развивающихся рыб (лососевых), содержат до 9,2% липидов, тогда как быстро развивающихся — около 2% [57]. У акулообразных и химеровых рыб яйца обычно снабжены огромными запасами желтка, за их счет развитие может длиться много месяцев, иногда более года [14].

Разные виды рыб характеризуются специфическим химическим составом половых продуктов и их строением. Эти особенности зависят от разных наследственных и ненаследственных факторов. Приобретенные в процессе онтогенеза качества проявляются и в икре, и в личинках, еще не перешедших на активное питание. Таким образом, их биохимический состав находится в определенной связи с биохимическим составом производителей [32]. Так, количество протеинов в икре сазана составляет около 25%, сома — 30%, а судака — лишь 16,9%. Количество жира в икре осетра Волго-Каспийского и Азово-Черноморского бассейнов составляет около 14%, тогда как у сома и сазана оно не превышает 2—4%, а у судака — 9% [24].

Химический состав половых клеток изменяется в зависимости от степени их зрелости и от места обитания. Икра горбуши из р. Большой Такой (Сахалин) содержит в среднем 9,02% жира и 47,81% белка в сыром веществе, а икра горбуши из р. Кола (Кольский полуостров) — соответственно 4,00% и 34,90% [23]. У лосося Азово-Черноморского бассейна икра содержит 27,7% протеинов и 4,7% жиров, а лосося Волго-Каспийского бассейна — соответственно 14,1% и 6,2% [24]. Предполагается, что различия определяются кормовыми условиями во время формирования половых продуктов.

Интенсивный вителлогенез у рыб северных водоемов кратковременный, а у рыб тропических широт этот процесс может протекать в течение всего года [27].

Одним из важнейших показателей качества зрелых яиц является содержание в них белка [66], что подтверждается тесной взаимосвязью между этим показателем и выживаемостью эмбрионов и личинок [7, 25, 26]. Обнаружена положительная корреляция между долей нормально развивающихся зародышей и количеством белка в икринке до ее активации, по мере снижения среднего содержания белка и повышения содержания воды качество икры заметно ухудшаются. Установлена тесная связь между темпами роста молоди и биохимическим составом ее тела с качественными показателями икры, из которой она получена [6]. В икре осетровых (севрюги) с достаточно высокой степенью (70%) оплодотворения содержание общих липидов было более высоким [4].

В имеющейся литературе не удалось найти информации об оптимальном количестве и соотношении компонентов овулировавшей икры отдельных видов рыб, необходимых для нормального развития зародыша и высокой степени выживаемости в ранний период онтогенеза.

В природе и в условиях аквакультуры качество гамет сильно варьирует и находится под влиянием различных факторов. Некоторые из них остаются неизвестными или плохо изученными. Кроме того, очень мало известно о клеточных и молекулярных механизмах, контролирующих качество яйцеклетки и сперматозоида [46].

Качество икры также определяют по показателям, характеризующим ее состояние, морфометрическим параметрам или биологическим критериям состояния потомков. Такими показателями являются выход личинок [43], оплодотворяемость искусственно осемененной икры, количество аномальных эмбрионов в конце инкубации и выживаемость личинок, выращенных в течение одного месяца [10], относительное увеличение массы икры при ее набухании в воде [60, 61], расположение жировых капель на желточной оболочке [50, 63], способность к оплодотворению и развитию до нормального эмбриона [56], размер яиц [46], морфология клеток зародыша [52] и др.

Физическая или визуальная оценка качества икры субъективна и не всегда адекватна. С экономической точки зрения важно эффективно оценивать качество получаемой икры, чтобы не тратить ресурсы на низкокачественную [65]. Универсального параметра для оценки ее качества не существует.

ует — критерий, используемый для одного вида, часто не может быть использован для других. Например, количество каротиноидов в икре большинства лососевых рыб положительно коррелирует с выживаемостью икры, тогда как у озерной форели эта закономерность не подтверждается [50]. Высокая скорость оплодотворения икры не всегда положительно коррелирует с оптимальным развитием на разных стадиях эмбрионального периода [48, 58]. Известно, что влияние некоторых факторов или компонентов желтка на качество икры достаточно противоречиво. У некоторых видов размер икры считается хорошим показателем качества, но этот показатель не универсален, например, для трески, которая производит мелкие икринки, он непригоден [59]. Большой размер коррелирует с выживаемостью личинок, но при благоприятных условиях среды он не влияет на выживаемость личинок [47, 53, 64]. Из более крупных икринок вылупляются более крупные личинки, но это не всегда связано с их лучшим выживанием и ростом.

Оценка качества половых продуктов рыб в условиях искусственного воспроизводства является важным моментом биотехники. Однако в практической деятельности рыбоводных хозяйств рассматриваются, как правило, лишь биологические или рыбоводные характеристики развивающейся икры (размеры, доля оплодотворения, характер развития и др.) [20]. Обычно выживаемость икры характеризуют по степени оплодотворения и выходу личинок, однако этих данных недостаточно для селекционной оценки качества производителей. Необходима не только констатация результатов, но и выяснение причин той или иной выживаемости эмбрионов и личинок [33]. При выборе критериев качества производителей, икры и личинок следует руководствоваться тем, что значения того или иного показателя должны иметь не только статистические отличия от аналогов в группах худшего качества, но и иметь достоверную связь (либо нелинейные регрессии) с основными рыбоводными показателями инкубации, определение которых является арбитражным методом контроля [21].

Влияние условий нагула и содержания производителей рыб. Накопление достаточного количества соответствующих компонентов желтка, необходимых в дальнейшем для обеспечения нормального уровня развития эмбрионов и получения высококачественных жизнестойких потомков, зависит от определенных условий. Многочисленные связи, установленные между размерами и плодовитостью самок и размером икринок и запасом желтка в них, указывают на то, что ненаследственная изменчивость количества и качества гамет может быть достаточно сильной [18].

Условия и степень нагула самок перед нерестом влияют на качество потомства [9]. Созревание половых желез сопровождается все большим отложением резервного жира и белка в них и мышцах. Максимальное содержание жира в печени предшествует его максимальному содержанию в половых продуктах. Необходимое содержание жира в икре достигается главным образом в результате перераспределения жира, накопленного рыбой во время нагула.

Условия нагула самок также оказывают влияние на формирование ооцита и количество желтка в нем. У видов с различными экологическими харак-

теристиками состояние половых желез и степень зрелости половых продуктов в течение определенного календарного периода неодинаковое. Эти различия связаны преимущественно с неодинаковой интенсивностью и временем максимального накопления в них питательных веществ. У многих видов с весенне-летним размножением накопление питательных веществ в ооцитах заканчивается уже к зиме, самки зимуют с половыми продуктами в конечных фазах вителлогенеза (щуковые, окуневые, некоторые карповые). У некоторых видов (красноперка, пескарь, салака) интенсивный вителлогенез осуществляется весной, незадолго до нереста. У видов с осенне-зимним нерестом (сиги и другие виды) этот процесс очень кратковременный и приходится на осенний период [28].

Изменение условий среды, в частности воздействие антропогенных факторов, в период вителлогенеза приводит к замедлению его скорости, что обусловлено использованием значительной части веществ и энергии усвоенного корма на процессы адаптации, при этом возможно снижение качества и количества выметываемых половых продуктов. С использованием рыбободно-биологических тестов показано, что самки белого толстолобика, обитающие в Каховском водохранилище, обладают не только более высокой рабочей плодовитостью, но и качеством овулировавшей икры, чем самки из прудов, что подтверждается более высоким выходом личинок на одну самку [19]. Ооциты самок из водохранилищ также характеризуются более высоким содержанием общего белка, а также альбуминов и глобулинов [7, 19].

Качество икры особей одного вида, полученной от фермерских и природных производителей, также различается [51]. Например, икра и личинки природных производителей атлантической трески по морфологическим, биохимическим и физиологическим характеристикам были выше качеством, чем фермерских [46]. Культивируемые производители черного каменного окуня продуцируют икру с большим содержанием линолевой кислоты и с меньшим — докозгексаеновой и арахидоновой кислот, чем природные производители, а степень оплодотворения прямо коррелировала с содержанием в икре докозгексаеновой и арахидоновой кислот и обратно — с содержанием линолевой [67].

Влияние возраста производителей на качество икры. Раньше считалось, что качество икры определяется возрастом самок [4, 10, 34, 54]. Однако согласно некоторым современным источникам качество икры в большей степени зависит от повторности нереста, что связано с изменениями в генеративном обмене [45]. Размер и масса свободных эмбрионов от впервые нерестующих трехлетних самок значительно меньше, чем у старших возрастных групп [11]. Масса икринок осетра возрастает с повторностью нереста. С повторностью нереста увеличивается содержание белка в икре и калорийность, достигая максимума на третьем нересте [4]. У производителей младшего возраста размеры, масса икринок и содержание в них сухого вещества и жира, меньше, чем у производителей более старшего возраста, но не очень старых [10].

У рыб, созревающих в раннем возрасте, в начале периода трофоплазматического роста размеры ооцитов несколько меньше, чем у производителей

того же поколения, созревающих на год позже [42]. Уменьшение дефинитивных размеров ооцитов авторы связывают с сокращением или замедлением периода трофоплазматического роста. Механизм уменьшения дефинитивных размеров ооцитов у созревающих рыб отдельных популяций одного поколения очень сложен и еще до конца не исследован [30]. Предполагается, что у раносозревающих особей, которые быстро растут и накапливают жир, период трофоплазматического роста сокращен, а процессы вителлогенеза у них начинаются при меньших размерах ооцитов. Однако дальнейшее увеличение размеров и массы развивающихся ооцитов авторы связывают также с количеством белков и липидов, которые организм рыб может выделить на развитие половых продуктов. У рано созревающих производителей это количество в абсолютном и относительном выражении меньше, чем у позже созревающих особей того же поколения. Таким образом, особи, созревающие в более раннем возрасте, отличаются от поздно созревающих особей того же поколения более низкой индивидуальной продуктивностью, меньшими размерами и массой зрелой икры и низким содержанием в ней сухого вещества и жира [42].

Наиболее высокой степенью оплодотворения характеризуется икра самок средних возрастных групп [9, 22]. В эксперименте показано, что наибольшее количество протеина и жира содержится в икре самок карпа средневозрастных групп [34].

При получении икры в заводских условиях (со стимуляцией производителей гонадотропным гормоном гипофиза) дисперсионный анализ показал отсутствие достоверных связей между возрастом самок и биологическими характеристиками овулировавшей икры (диаметр, плотность), показателями развивающейся икры (оплодотворяемость, жизнеспособность эмбрионов) и ее биохимическими характеристиками (содержание влаги, белка, липидов, фракционный состав белков и липидов, ряда макро- и микроэлементов) [8].

Влияние качества корма и кормовых условий на качество икры. На накопление в икринке питательных веществ, ее развитие и жизнестойкость влияет качество и количество корма, которым питаются производители в период нагула или непосредственно перед нерестом [16, 54, 61]. Питание маточного стада считается наиболее важным фактором, формирующим качество потомства [58]. В преднерестовый период происходит окончательное созревание половых продуктов и подготовка рыб к нересту, что требует мобилизации всех резервных веществ организма, которые в значительной степени использованы за время зимнего голодания [17].

Известно, что рыбы обитают в водоемах разного типа, в разных зонах рыбоводства, поэтому одни и те же виды могут потреблять неодинаковые по химическому составу естественные корма, что влияет на количественные и качественные показатели половых продуктов. Не в каждом водоеме рыбы могут отыскать оптимальный корм. При наступлении неблагоприятных кормовых условий многие из них переходят на так называемое вынужденное кормление и используют несвойственные им кормовые объекты. Так, например, почти все хищные рыбы могут потреблять беспозвоночных, а плотоядные мирные рыбы — корма растительного происхождения. Все это мо-

жет отразиться на динамике созревания половых продуктов, их качестве, продукционных характеристиках производителей и качестве их потомства.

Известно, что в процессе трофоплазматического роста ооцитов происходит сначала медленное, а потом интенсивное накопление питательных веществ в развивающихся половых клетках, что требует значительных энергетических затрат со стороны материнского организма и существенно влияет на интенсивность метаболических процессов в нем. Основными факторами, обеспечивающими этот период оогенеза, является наличие достаточного количества высококачественного сбалансированного корма и оптимального для вида температурного режима. Отсутствие этих условий приводит к существенным изменениям в развитии половых клеток и прохождении половых циклов рыб. Накопление в органах и тканях, особенно в печени и в полости тела, определенного количества резервных веществ способствует нормальному протеканию процессов созревания половых продуктов [28]. У особей, в организме которых не создается определенный уровень резервных веществ, процесс перехода ооцитов в период трофоплазматического роста замедляется, то есть продолжается период протоплазматического роста [42].

При сбалансированном по незаменимым аминокислотам кормлении маточного стада дорады улучшается синтез вителогенина, что позитивно отражается на развитии эмбрионов [68]. При уменьшении содержания белка в корме производителей с 51 до 34% и увеличении содержания углеводов с 10 до 32% жизнеспособность икры морского окуня снижается [49]. Считается, что оптимально сбалансированный рацион питания самок во время созревания улучшает морфологию эмбрионов и их жизнеспособность. Повышение содержания жирных кислот, необходимых для нормального развития эмбрионов дорады, в корме производителей повышает их содержание в икринке [55].

Питание производителей существенно влияет на жизнестойкость потомства на всех стадиях развития, включая эмбриональный и ранний постэмбриональный периоды [16, 54]. Известно, что при кормлении самок наименее питательным кормом среди зародышей наблюдается наибольшее количество отклонений и наименьшая выживаемость личинок. У самок тарани и леща с увеличением количества протеина в мышцах увеличивается его содержание в икре, от которого существенно зависит жизнеспособность личинок [32]. Количество белка в корме оказывает положительное влияние на количество и качество половых продуктов и потомства карпа [36]. При кормлении его самок репродукционным комбикормом КРС-О и стандартным комбикормом К-110, предназначенным для сеголеток, но повсеместно используемым для кормления маточного стада и производителей, в период осенней подготовки к нересту не отразилось на морфологических признаках половых желез. В большей степени влияние условий питания проявилось в различиях массы икры и личинок. У самок, питавшихся репродукционным комбикормом, этот показатель был больше, чем в контроле соответственно на 3,0 и 14,5%, общее количество сырого протеина — на 7 и 17%, углеводов — на 20%, энергии — на 13%, в то же время содержание липидов не различалось. Таким образом, питание самок репродукционным комбикормом

КРС-О активизирует трофоплазматический рост ооцитов, способствуя накоплению дополнительного количества веществ и энергии в икре и личинках [44].

Наибольший выход личинок до сеголеток осетровых рыб (50%) был у производителей, выращиваемых на естественном корме, у выращиваемых на комбикорме — 35,4%, на комбикорме с рыбной мукой — 30%, на комбикорме с дрожжами — 40% [12].

Обогащение кормосмесей для производителей карпа жирорастворимыми витаминами и каротиноидами за счет витаминного премикса, микродорослевой и травяной муки позволяет повысить качество половых продуктов (показатель нормального развития икры и выход личинок, абсолютная и рабочая плодовитость) [37].

Наилучшие показатели качества получаемого потомства (масса, размер икринок и личинок) получены при содержании карпа в условиях разреженных посадок с кормлением высокобелковыми смесями [36]. Морфологические показатели икры, степень ее оплодотворения, выживаемость на разных стадиях развития икринок, интенсивность выклева личинок и масса выклюнувшихся личинок свидетельствуют о том, что производители, содержащиеся в оптимальных условиях (0,5N плотность посадки с кормлением), дают физиологически более полноценную икру, чем производители, содержащиеся на естественной кормовой базе без кормления и содержащиеся при высоких плотности посадки с кормлением [35]. Более низкое качество половых продуктов у производителей, содержащихся при высоких плотностях посадки, очевидно обусловлено снижением обилия кормовых организмов и недостаточным потреблением корма.

Необходимы дальнейшие исследования влияния кормления производителей на формирование качества половых продуктов, а также его механизмов, поскольку биохимический состав кормов играет решающую роль в процессах формирования половых продуктов, особенно на заключительной стадии их созревания.

Влияние загрязнения водоемов на формирование качества икры. Известно, что процесс созревания половых продуктов у рыб в значительной степени определяется уровнем обмена веществ в их организме. При нормальных экологических условиях происходит реализация потребленных рыбой питательных веществ, которые обеспечивают функциональный, пластический и генеративный обмен. При ухудшении экологических условий (содержания растворенного кислорода, углекислого газа и др.) даже в пределах, естественных для конкретного вида, происходит перераспределение метаболизма в пользу функционального обмена и его снижение на пластический и генеративный [41].

Загрязнение водоемов разной природы вызывает значительные изменения в функционировании систем организма рыб, в том числе и репродуктивной. Токсическому влиянию подвергаются как половые железы, так и половые клетки на разных стадиях их развития [3, 38]. Наиболее часто

встречаются такие нарушения репродуктивной функции, как ассиметричное развитие гонад и их структурная деформация, раннее половое созревание, изменение длительности периодов развития гонад, резорбция половых клеток самок и самцов на всех фазах развития, в том числе и зрелых, увеличение количества особей, пропускающих нерест, и снижение плодовитости.

Значительный рост количества микроэлементов в гонадах связывают с их физиологическими функциями, направленными на накопление веществ белкового и липидного происхождения, тогда как процессы экскреции в этих органах происходят более медленно [15].

Существует мнение, что причиной появления аномалий в репродуктивной системе при загрязнении среды во многих случаях является не непосредственное влияние токсических веществ на половые клетки, а нарушение общего обмена веществ и гормональный дисбаланс в организме рыб. На участках рек с высокой концентрацией тяжелых металлов численность рыбного населения в целом и отдельных видов снижается, что связывают с низким качеством половых продуктов и снижением выживаемости личинок в раннем онтогенезе [15].

Изменения в белковой и липидной структуре ооцитов, возникающие в результате воздействия загрязнения, приводят к нарушению в морфологии желтка и оболочки [12, 13]. Тяжелые металлы (медь, свинец, кадмий, ртуть, марганец) влияют на размеры и строение икры рыб, в частности происходят существенные изменения внутренних компонентов — желтка, плазмы, перивителлинового пространства [31]. Изменение объема перивителлинового пространства и нарушение процесса рассасывания желтка приводит к аномальному развитию, функциональным расстройствам и гибели эмбрионов.

Под воздействием антропогенных факторов происходят отклонения от нормы гонадосоматического индекса и количества половых продуктов, снижается индивидуальная рабочая плодовитость самок в целом [29].

Заключение

Успешность рыбоводных мероприятий невозможна без знаний о закономерностях формирования качества половых продуктов разных видов рыб. Как и плодовитость, оно формируется как приспособление к условиям среды существования и меняется под влиянием этих условий.

Анализ литературных источников показал, что качество икры прямо и опосредованно зависит от индивидуальных особенностей производителей (физиологического состояния, возраста, упитанности, кратности нереста), а также от качества корма, экологических условий нагула и нереста и других факторов. Изучение этих закономерностей необходимо для разработки теоретических аспектов биологии индивидуального развития рыб, для установления причин колебания численности их популяций в природных водоемах, причин разной жизнестойкости и продуктивных характеристик производителей, а также для поиска путей повышения

качества половых продуктов и получения из них жизнестойкого рыбопосадочного материала и молоди.

**

На основі узагальнених літературних даних представлена інформація щодо показників якості ікри різних видів риб, впливу на неї особливостей виду, умов нагулу та утримання плідників, якості корму, віку плідників, хімічного складу їх тіла та обмінних процесів в організмі самок, а також екологічних факторів середовища.

**

Based on the generalized literature data information was provided on indicators of fish eggs quality of different species. The impact of peculiarities of fish species, conditions of maintenance of fish sires and aged sires fish, their chemical body composition and metabolism of the organism of fish's females and environmental factors.

**

1. Айзенштагт Т.Б. Рост ооцитов и вителлогенез // Современные проблемы оогенеза. — М.: Наука, 1977. — С. 5—50.
2. Айзенштагт Т.Б. Цитология оогенеза. — М.: Наука, 1984. — 247 с.
3. Алтуфьев, Ю.В., Романов А.А. Региональные различия роста осетровых в ювенильный период онтогенеза // Вопр. ихтиологии. — 1988. — Т. 28, Вып. 3. — С. 426—433.
4. Арутюнова Н.В. Лизенко Е.И. Соотношение липидных компонентов в икре у самок севрюги с различным процентом оплодотворения // VI Всесоюзн. конф. по экологической физиологии и биохимии рыб: Тез. докл. — Вильнюс: Мокслас, 1985. — С. 284—285.
5. Афонич Р.В., Гордуенко О.Л., Кривобок М.Н., Тарковская О.И. О влиянии возраста самок осетра на качество их икры и личинок // Осетровые СССР и их воспроизводство. — 1971. — Т. III — С.14—18.
6. Белова Н.В. Общий биохимический состав икры разного качества у молоди, выращенной из нее, у белого толстолобика // Рыбохозяйственное освоение растительноядных рыб: Тез. докл. II совещания, г. Кишинев, август 1988 г. — М., 1988. — С. 134—136.
7. Белова Н.В., Кенгерлинский Ф.Ц. Некоторые биохимические показатели икры и молоди разного качества при заводском воспроизводстве белого толстолоба // Тез. докл. I Симпоз. по экологической биохимии рыб. — Ярославль, 1987. — С. 22—23.
8. Брумштейн Ю.М., Залепухин В.В. Статистическая оценка влияния возраста самок растительноядных рыб на показатели овулировавшей и развивающейся икры // Рыбохозяйственное освоение растительноядных рыб: Тез. докл. II совещания, Кишинев, август 1988 г. — М.: 1988. — С. 136—137.
9. Владимиров В.И. Влияние степени нагула самок на качество потомства в ранние периоды жизни у рыб // Влияние качества производителей на потомство у рыб. — Киев: Наук. думка, 1965. — С. 35—93.
10. Владимиров В.И. Зависимость качества эмбрионов и личинок карпа от возраста самок, содержания аминокислот в икре и добавок их в воду в

- начале развития // Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб. — Киев: Наук. думка, 1974. — С. 94—113.
11. Галасун П.Т., Булатович М.А. Влияние возраста самок радужной форели на жизнестойкость и рост сеголеток // Селекция в прудовом рыбоводстве: Тез. докл., Киев, 8—11 июня 1975 г. — М., 1975. — С. 67—68.
 12. Гераскин П.П., Баль Н.В., Мишин Э.А. Фракционный состав белков ооцитов русского осетра и его изменения в современных условиях Волго-Каспия // Осетровое хоз-во водоемов СССР: Кратк. тез. науч. докл. Ч. 1. — Астрахань, 1989. — С. 62—64.
 13. Гераскин П.П., Алтуфьев Ю.В., Шевелева Н.Н., Металлов Г.Ф. и др. Механизмы появления некоторых видов нарушений воспроизводительной системы осетровых под влиянием загрязнений среды // Вторая Всесоюзная конф. по рыбохоз. токсикологии: Тез. докл. —С-Пб., 1991. — Т. 1. — С. 114—116.
 14. Гинзбург А.С. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии. — М.: Наука, 1968. — 358 с.
 15. Горкин И.Н. Эколого-физиологические аспекты концентрирования микроэлементов гидробионтами в природных условиях // Эколого-физиологические и токсикологические аспекты и методы рыбохозяйственных исследований. — М., 1990. — С. 21—34.
 16. Жидков И.А. Репродуктивные свойства и качество потомства самок карпа (*Cyprinus carpio* L.) в зависимости от условий питания при подготовке к нересту: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 2008. — 40 с.
 17. Жидков И.А., Салькова И.А., Бондаренко О.А. Влияние качества корма, используемого в переднерестовый период, на репродуктивные свойства самок карпа // Актуальные вопросы пресноводной аквакультуры: Сб. науч. тр. — М., 2006. — Вып. 81 — С. 70—78.
 18. Жукинский В.Н. Физиолого-биохимическая разнокачественность половых продуктов и ее значение для жизнеспособности рыб // Эколог. физиология рыб: Тез. докл. III Всесоюз. конф., Киев, ноябрь 1976 г. — Киев: Наук. думка, 1976. — Ч. 1. — С. 5—7.
 19. Жукинский В.М., Билько В.П., Гош Р.И. и др. Репродуктивная ценность растительноядных рыб Каховского водохранилища. — Киев: Наук. думка, 1994. — 172 с.
 20. Залепухин В.В. О разнокачественности икры белого амура при искусственном воспроизводстве // Физиология основных объектов рыбоводства: Сб. науч. тр. — М.: 1984. — Вып. 42 — С. 96—102.
 21. Залепухин В.В. Гликоген в овулировавшей икре карповых рыб при искусственном разведении // Материалы 2-й Междунар. науч. конф., Саранск 2009 г. — Саранск, 2009. — С. 53—55.
 22. Ильмаст Н.В. Введение в ихтиологию. — Петрозаводск, 2005. — 148 с.
 23. Калашникова З.М., Камышная М.С., Смирнов А.И. Некоторые биохимические показатели икры горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Wallbaum) // Биол. науки. —1967. — № 11. — С. 46—52.
 24. Клейменов И.Я. Пищевая ценность рыбы. — М.: Пищ. пром-сть, 1971. — 151 с.

25. Кондратьева Т. П. Изменение содержания общего белка и фракционного состава белков сыворотки крови некоторых черноморских рыб в период нереста // Гидробиол. журн. — 1977. — Т. 13, № 4 — С. 75—80.
26. Коновалов Ю.Д. Белки и их реактивные группы в раннем онтогенезе рыб. — Киев: Наук. думка, 1984. — 196 с.
27. Кошелев Б.В. Эколого-морфологические исследования размножения и развития рыб в связи с изменением среды // Вопросы раннего онтогенеза рыб: Тез. докл. II Всесоюзн. конф. — Киев: Наук. думка, 1978. — С. 11—12.
28. Кошелев Б.В. Изучение размножения рыб (гаметогенез, скорость полового созревания, половая цикличность, ритм икротетания и экология нереста) // Исследования размножения рыб. — М.: Наука, 1981. — С. 5—16
29. Кошелев Б.В. Закономерности гаметогенеза и половых циклов у рыб разных широт // Проблемы раннего онтогенеза рыб: Тез. докл., Калининград, 25—26 мая 1983 г. — Калининград, 1983. — С. 7—9.
30. Кузнецов Ю.К. О функциональных основах адаптивной реакции в пределах вида *Osmerus eperlanus* (L.) // Вопр. ихтиологии. — 1964. — Вып. 3. — С. 453—462.
31. Лебедева О.А., Тихомирова Л.И., Филиппова Г.П., Завьялова М.Н. Изменения в характере эмбриогенеза карася: долгосрочные наблюдения и экспериментальные исследования // Докл. АН СССР. — 1990. — № 1. — С. 196—199.
32. Маляревская А.Я., Биргер Т.И. Биохимический состав производителей, икры и личинок тарани и леща // Влияние качества производителей на потомство у рыб. — Киев: Наук. думка, 1965. — С. 5—34.
33. Мантельман И.И. Разработка способов оценки самок сиговых рыб по выживаемости потомства в эмбриогенезе // Селекция в прудовом рыбоводстве: Тез. докл., Киев, 8—11 июня 1975 г. — М., 1975. — С. 86—87.
34. Мартышев Ф.Г., Анисимова И.М., Привезенцев Ю.А. Возрастной подбор в карповодстве. — Киев: Колос, 1967. — 80 с.
35. Мартышев Ф.Г., Кудряшова Ю.В., Маслова Н.И. Морфологические показатели икры и характеристика молоди карпа в ранний постэмбриональный период в зависимости от уровня кормления и возраста производителей // Доклады ТСХА: Зоотехника. — 1972. — Вып. 185. — С. 105—111.
36. Пронин Г.М. Влияние условий преднерестового содержания на некоторые показатели самок карпа и их потомства // Разведение и выращивание прудовых рыб: Сб. науч. тр. — 1977. — Вып. 18. — С. 70—81.
37. Проценко Л.Д., Желтов Ю.А. К вопросу влияния условий выращивания производителей украинского чешуйчатого карпа на качество потомства // Селекция в прудовом рыбоводстве.: Тез. докл., Киев, 8—11 июня 1975 г. — М.: 1975. — С. 61—62.
38. Романов А.А., Алтуфьев Ю.В. Новообразования в половых железах и печени осетровых рыб (Acipenseridae) Каспийского моря // Вопр. ихтиологии. — 1990. — Т. 30, № 6. — С. 1040—1044.
39. Рабазанов Н.И., Шихмабеков М.М., Агуева Д.Р., Бархалов Р.М. Функциональные основы размножения рыб в водоемах Терской системы // Био-

- логическое разнообразие Кавказа: Материалы 11 Междунар. конф. Магас, 16—18 октября 2009 г. — С. 385—386.
40. Семенов В.В. Ультраструктурные изменения в печеночных клетках сиговых рыб в ходе вителлогенеза // Промышленная гибридизация рыб: Сб. науч. тр. — Л.: 1983. — Вып. 195. — С. 115—127.
 41. Строганов Н.С. Роль среды в пластическом обмене у рыб // Обмен веществ и биохимия рыб. — М.: Наука, 1967. — С. 23—30.
 42. Шатуновский М.И., Беянина Т.Н. Созревание и плодовитость рыб в пределах поколения в связи с их физиологической неоднородностью // Обмен веществ и биохимия рыб. — М.: Наука, 1967. — С. 38—44.
 43. Шингавина Н.И. Влияние производителей радужной форели на выживаемость потомства в раннем онтогенезе // Экологические основы рыбохозяйственного освоения внутренних водоемов: Сб. науч. тр. — Л., 1986. — Вып. 247. — С. 64—67.
 44. Щербина М.А., Салькова И.А., Жидков И.А. О влиянии предзимнего питания самок карпа на химический состав половых желез, икры и личинок // Инновационные технологии аквакультуры: Тез. докл. Междунар. науч. конф., Ростов-на-Дону, 21—22 сентября 2009 г., — Ростов-на-Дону, 2009. — С. 153—155.
 45. *Bangcaya J.* IGF-I, IGF-II and IGF-IR expression as molecular markers for egg quality in mullet and grouper // Masters by Research thesis, Queensland University of Technology. — 2004. — 93 p.
 46. *Bobe J., Labbé C.* Egg and sperm quality in fish // *Gen. Comp. Endocrinol.* — 2010. — Vol. 165, N 3. — P. 535—548.
 47. *Bromage N.R., Jones J., Randall C. et al.* Broodstock management, fecundity, egg quality and the timing of egg production in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Aquaculture.* — 1992. — Vol. 100. — P. 141—166.
 48. *Bromage N., Roberts R.* Broodstock management and egg and larval quality. — Cambridge: University Press, 1995. — 424 p.
 49. *Cerda J., Zanuy S., Carillo M. et al.* Short- and long-term dietary effects on female sea bass (*Dicentrarchus labrax*): seasonal changes in plasma profiles of lipids and sex steroids in relation to reproduction // *Comp. Biochem. Physiol. C.* — 1995. — Vol. 111. — P. 83—91.
 50. *Ciereszko A., Wojtczak M., Dietrich G.J. et al.* A lack of consistent relationship between distribution of lipid droplets and egg quality in hatchery-raised rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // *Aquaculture.* — 2009. — Vol. 289. — P. 150—153.
 51. *Furuita H., Ohta H., Unuma T. et al.* Biochemical composition of eggs in relation to egg quality in the Japanese eel (*Anguilla japonica*) // *Fish Physiol. Biochem.* — 2003. — Vol. 29. — P. 37—46.
 52. *Giménez G., Estévez A., Lahnsteiner F. et al.* Egg quality criteria in common dentex (*Dentex dentex*) // *Aquaculture.* — 2006. — Vol. 260. — P. 232—243.
 53. *Gisbert E., Willot P.* Advances in the larval rearing of Siberian sturgeon // *J. Fish Biol.* — 2002. — Vol. 60. — P. 1071—1092.
 54. *Gorospe J.N., Tubio E.G., Quiñones M.B. et al.* Age and reproductive potential of domesticated golden spinefoot, *Siganus guttatus* (Bloch) // *Breeders J. Environ. Aq. Res.* — 2011. — Vol. 2. — P. 1—10.

55. Izquierdo M.S, Fernández-Palacios H.A., Tacon G.J. Effect of broodstock nutrition on reproductive performance of fish // Aquaculture. — 2001. — Vol. 197. — P. 25—42.
56. Jia Y., Lei J. Advances in teleost egg quality research // J. Fish. Sci. China. — 2012. — N 3. — P. 545—555.
57. Kaitaranta J.K., Ackman R.G. Total lipids and lipid classes of fish roe // Comp. Biochem. Physiol. B. — 1981. — Vol. 69. — P. 725—729.
58. Kjørsvik E., Mangorjensen A., Holmefjord I. Egg quality in fish // Adv. Mar. Biol. — 1990. — Vol. 26. — P. 71—113.
59. Kjørsvik E. Egg Quality in wild and broodstock cod (*Gadus morhua* L.) // J. World Aquacult. Soc. — 1994. — Vol. 25. — P. 22—29.
60. Lahnsteiner F., Berger B., Weismann T. Sperm metabolism of the teleost fishes *Chalcalburnus chalcoides* and *Oncorhynchus mykiss* and its relation to motility and viability // J. Exp. Zool. — 1999. — Vol. 284. — P. 454—465.
61. Lahnsteiner F., Patzner R.A. Rainbow trout egg quality determination by the relative weight increase during hardening: a practical standardization // J. Appl. Ichthyol. — 2002. — Vol. 18. — P. 24—26.
62. Lavens P., Lebegue E., Jaunet H. et al. Effect of dietary essential fatty acids and vitamins on egg quality in turbot broodstocks // Aquaculture Internat. — 1999. — Vol. 7. — P. 225—240.
63. Mansour N., Lahnsteiner F., Patzner R.A. Distribution of lipid droplets is an indicator for egg quality in brown trout (*Salmo trutta fario*) // Aquaculture. — 2007. — Vol. 273. — P. 744—747.
64. Morehead D., Hart P., Dunstan G. et al. Differences in egg quality between wild striped trumpeter (*Latris lineata*) and captive striped trumpeter that were fed different diets // Ibid. — 2001. — Vol. 192. — P. 39—53.
65. Planas M., Cunha I. Larviculture of marine fish: problems and perspectives // Ibid. — 1999. — Vol. 177. — P. 171—190.
66. Samaee S.M., Patzner R.A., Mansour N. Morphological differentiation within the population of Siah Mahi, *Capoeta capoeta gracilis*, (Cyprinidae, Teleostei) in a river of the south Caspian Sea basin: a pilot study // J. Appl. Ichthyol. — 2009. — Vol. 25. — P. 583—590.
67. Seaborn G., Smith T.I.J., Denson M.R. et al. Comparative fatty composition of eggs from wild and captive Black Sea lass (*Centropristis striata*) // Aquacult. Res. — 2009. — Vol. 40, N 6. — C. 656—668.
68. Tandler A., Harel M., Koven W.M., Kolkovski S. Broodstock and larvae nutrition in gilthead seabream (*Sparus aurata*) — new findings on its mode of involvement in improving growth, survival and swimbladder inflation // Isr. J. Aquaculture. — 1995. — Vol. 47, N 3—4. — P. 95—111.
69. Wallas R.A., Selman K. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts // Amer. Zool. — 1981. — Vol. 21. — P. 325—343.