

Булли Л.И., Гурьева И.С., Николаева А.Н.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ КЕФАЛЕЙ (СЕМ. MUGILIDAE)

Аннотация. В работе обобщены многолетние материалы по морфологическому и общему биохимическому анализу развивающейся в оптимальных условиях икры кефалей. Показано, что изменения состава икры в ходе эмбрионального развития связаны в основном с процессами осморегуляции и метаболизма. В течение набухания оплодотворенной икринки, образования бластодиска и первых стадий дробления расходуется гликоген, затем на энергетические траты в основном расходуются липиды. После завершения эпиболии отмечается увеличение содержания липидов в развивающейся икринке кефалей за счет расходования белка и углеводов. По-видимому, все обменные процессы в течение эмбрионального развития кефалей взаимосвязаны и направлены на оптимизацию роста и развития организма в пелагиале. Использование в качестве основных источников энергии гликогена и липидов в начале эмбриогенеза, а затем белков, экстрактивных веществ и, вероятно, вновь синтезированного гликогена обеспечивает накопление липидов в количестве, позволяющем икре и предличинкам кефали сохранять положительную плавучесть в течение эмбрионального развития.

Ключевые слова: Азово-Черноморский бассейн, кефали, сухая масса икры, эмбриогенез, энергетические траты, содержания липидов, плавучесть икры.

Bulli L.I., Guryeva I.S., Nikolaeva A.N.

MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL-BIOCHEMICAL CHANGES IN THE EMBRYOGENESIS OF MULLET OF THE FAMILY MUGILIDAE

Abstract. The paper summarizes long-term materials on morphological and general biochemical analysis of mullet caviar developing under optimal conditions. It is shown that changes in the composition of caviar during embryonic development are mainly associated with the processes of osmoregulation and metabolism. During the swelling of a fertilized egg, the formation of a blastodisk and the first stages of crushing, glycogen is consumed, then lipids are mainly consumed for energy expenditure. After the completion of the epiboly, an increase in the lipid content in the developing eggs of mullets begins due to the expenditure of protein and carbohydrates. Apparently, all metabolic processes during the embryonic development of mullets are interconnected and are aimed at optimizing and adapting the growth and development of the organism in the pedagogical. The use of glycogen and lipids as the main energy sources at the beginning of embryogenesis, and then proteins, extractives and, probably, newly synthesized glycogen, ensures the accumulation of lipids in an amount that allows the eggs and mullet pre-larvae to maintain positive buoyancy during embryonic development.

Keywords: Azov-Black Sea basin, mullets, dry weight of caviar, embryogenesis, energy expenditure, lipid content, buoyancy of caviar.

Введение. Развитие работ по разведению рыб сталкивается с рядом проблем и тормозится отчасти из-за отсутствия достаточной информации по биологии и физиологии отдельных видов. Несмотря на имеющуюся обширную библиографию по биологии и значительные успехи в аквакультуре, ряд вопросов экологии нереста и развития в раннем онтогенезе некоторых видов требуют дальнейших исследований. Как отмечено в монографии А.П. Макеевой «Эмбриология рыб»: «разнообразие условий развития и путей исторического становления разных систематических групп обусловили появление в раннем онтогенезе рыб большого разнообразия эколого-морфологических особенностей, имеющих адаптивное значение» [1].

В Азово-Черноморском бассейне такой группой рыб являются представители семейства Mugilidae. В центре ареала у большинства видов этого семейства нерест и развитие происходят в океанической солености при 34-37 ‰. Икра кефалей пелагическая, эмбриогенез завершается благополучно только в воде, плотность которой способна удерживать икринки в пелагиале.

До работ Ю.П. Зайцева [2] о биологии размножения этих ценных промысловых рыб было известно очень мало. Автором впервые было показано, что благодаря крупной жировой капле икра лобана способна развиваться в Черном море у самой поверхности, в нейстоне.

Укрупнение жировой капли и повышение обводнения желтка зрелого яйца азово-черноморских кефалей обеспечивают снижение удельного веса и положительную плавучесть их икре в черноморской воде соленостью 17-18 ‰, которая значительно ниже, чем в основном ареале распространения видов [3].

Азово-Черноморский бассейн является северной границей ареала распространения большей части видов кефалей, где их численность подвержена резким колебаниям из-за неблагоприятных внешних условий в ранние периоды их жизненного цикла, приводящих к формированию поколений различной мощности [4, 5].

В связи с этим исследования биологических особенностей раннего онтогенеза отдельных видов и адаптационных механизмов их репродуктивной системы и все еще остаются актуальными и представляют большой интерес, как для определения эффективности нереста естественных популяций, так и для решения ряда проблем при искусственном разведении.

Ранее было показано, что процент оплодотворения икры и выживаемость личинок кефалей зависит не только от условий среды, но и от степени завершенности трофоплазматического роста ооцитов, а также от запаса и сбалансированности состава питательных веществ в зрелых овулировавших ооцитах. Были выявлены тесные корреляционные связи между качеством предличинок и показателями зрелого яйца, таких как содержание сухого обезжиренного вещества, липидов, сухой массы [6, 7].

Учитывая важную роль питательных веществ яйца для будущего потомства, представляет большой интерес рассмотреть особенности их преобразований в раннем онтогенезе.

Цель исследования – изучение особенностей динамики расходования запасов икры кефалей в течение эмбрионального развития, от оплодотворения до вылупления предличинки.

Материалы и методы исследования. Эксперименты по инкубации икры проводились в оптимальных для каждого вида температурных и соленосных условиях, которые были определены в более ранних работах [3, 8, 9].

Зрелую икру кефалей лобана *Mugil cephalus* L. (1758), сингиля *Liza aurata* Risso (1810) и пиленгаса *Planiliza haematocheila* Temminck & Schlegel (1845) получали в условиях искусственного воспроизводства, применяя метод гормональной стимуляции созревания рыб. Производителей с завершенной IV стадией зрелости гонад отбирали из уловов в Керченском проливе во время их нерестовых миграций в Черное море.

После осеменения икры на стадии 8-16 бластомеров определяли количество икринок с нормальным дроблением. На этапах дробления, гастрюляции, органогенеза, стадии начала сердцебиения и подвижного состояния эмбриона измеряли диаметр жировой капли, общий диаметр икринки и диаметр собственно яйца, определяли размер перивителлинового пространства. Для этого отбирали пробы по 10-15 икринок и проводили измерения с помощью бинокля при увеличении (об. х ок.) 7x8.

При анализе полученных результатов использовали показатели только по икре отличного рыбоводного качества: с оплодотворяемостью более 70 %, высокими показателями нормально развивающихся эмбрионов (от 80 % до 100 %) и дружным (синхронным) вылуплением предличинок.

В работе проанализировано изменение морфологических показателей и общего

химического состава овулировавшей и развивающейся икры 27 самок.

Для определения средней массы икринки подсчитывали количество их в навеске, взвешенной на аналитических весах. Содержание влаги в икринках определяли высушиванием навески 0,5-1,5 г при температуре 65 °С до постоянной массы. По массе высушенной этой же навески и числу в ней икринок определяли сухую массу одной икринки.

Для оценивания содержания (% сырой массы) обезжиренного сухого вещества (ОСВ), липидов и экстрактивных веществ икру экстрагировали хлороформ-метанолом 2:1, а затем анализировали как описано В.И. Лапиным и Е.Г. Черновой [10].

О динамике содержания белка в течение эмбрионального развития кефалей (от оплодотворения до вылупления) судили по содержанию обезжиренного сухого вещества (ОСВ), так как известно, что между содержанием ОСВ и количеством сырого протеина у рыб существует тесная прямолинейная связь [11].

Плотность закладки икры на инкубацию оставляла 70-100 шт/л. Икру лобана и пиленгаса инкубировали в воде соленостью 16-18 ‰, сингиля – 18-20 ‰.

В период инкубации содержание растворенного кислорода поддерживалось не ниже 80% насыщения, освещение – 400-500 лк, рН – 7,8-8,3. При температуре 18-21 °С продолжительность развития икры сингиля составляла 53-58 часов, икры пиленгаса – 48-52 часа при температуре 20-22 °С, лобана – 48-50 часов при 21-23 °С.

Результаты исследования и их обсуждение

Икра кефалей пелагическая, прозрачная с одной крупной жировой каплей. Диаметр овулировавших яиц варьируют в следующих пределах: 663,1-713,0 мкм у лобана, 714,4-883,6 мкм у сингиля и 763,8-926,8 мкм у пиленгаса. Средний диаметр овулировавшей икры, отобранной для настоящего исследования, составил, соответственно, $657,8 \pm 3,4$; $759,5 \pm 5,1$ и $832,6 \pm 4,6$ мкм, жировой капли – $313,7 \pm 2,8$; $331,6 \pm 3,2$ и $419,3 \pm 3,3$ мкм.

В ходе анализа данных было отмечено, что у всех видов кефалей диаметр оплодотворенной икры в процессе набухания увеличивается примерно на 20-30 мкм, что составляет около 3 % от размера овулировавшего яйца (рис. 1).

После оплодотворения и набухания в икринках образуется перивителлиновое пространство, величина которого на этапе гастрюляции достигает своего максимума до $43,5 \pm 0,3$ мкм у лобана, $29,4 \pm 0,3$ у сингиля и $31,2 \pm 0,2$ мкм у пиленгаса.

Процесс набухания икры кефалей сопровождается, с одной стороны, некоторым увеличением диаметра икринки за счет поступления морской воды, с другой – уменьшением собственно яйца.

Кефалей можно отнести к видам, у которых после осеменения икры происходит некоторое уменьшение размеров собственно яйца – желтка. Подобная картина наблюдается у лососевых, сельдевых, а также у миноги, морских ежей и некоторых наземных позвоночных [12]. В то же время, у отдельных видов рыб, объем собственно яйца при набухании не изменяется [13, 14]. По мнению А.И. Зотина [12] особенность образования перивителлинового пространства зависит от экологии вида и от осмотических свойств среды.

Благодаря образовавшейся перивителлиновой жидкости зародыш получает возможность вращаться под влиянием силы тяжести. При этом жировая капля пелагической икры кефалей находится всегда сверху и в течение всего периода эмбрионального развития выполняет гидростатическую функцию.

В оплодотворенной икре размер жировой капли несколько увеличивается. По-видимому, это вызвано слиянием мелкодиспергированных в желтке жировых капелек. Подобное явление происходит и в оплодотворенных яйцах осетровых [15].

На отдельных этапах развития зародыша объем жировой капли может меняться, снижаясь на этапе гастрюляции и в течение стадии подвижного состояния эмбриона и повышаясь на этапе органогенеза в среднем до 3 %.

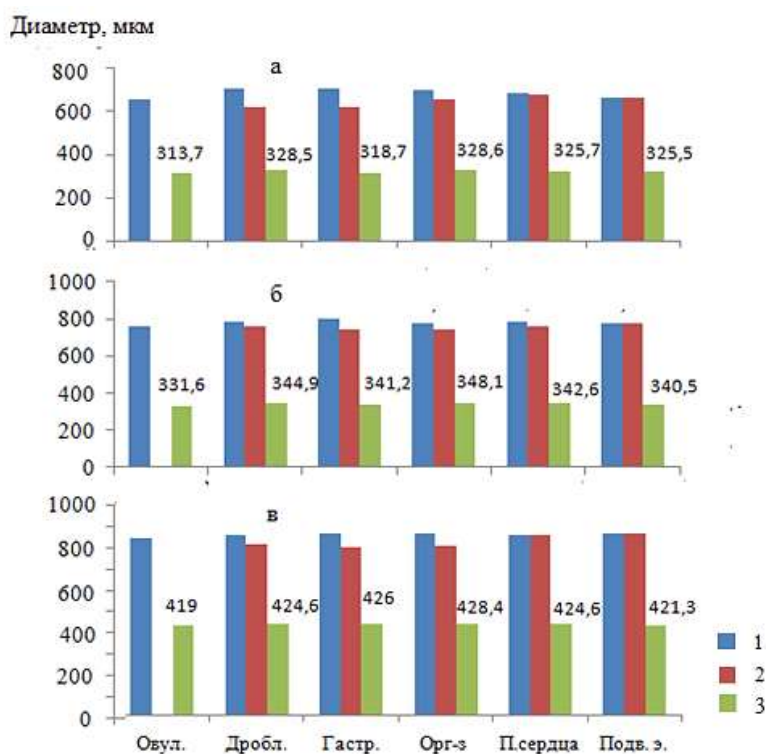


Рисунок 1 – Динамика морфологических показателей развивающейся икры кефалей: лобана (а), сингиля (б) и пиленгаса (в): 1 – диаметр икринки, 2 – диаметр собственно яйца, 3 – диаметр жировой капли (Овул. – овулировавший ооцит, этапы развития: Дробл. – дробление, Гастр. – гастрюляция, Орг-з – органогенез; стадии: П.сердца – начало пульсация сердца, Подв. э. – подвижное состояние эмбриона)

После набухания сырая масса икринки увеличивается на 12-19 %, сухая масса также увеличивается, по-видимому, за счет поступления вместе с морской водой минеральных солей, затем ее величина изменяется на отдельных этапах развития, по-видимому, в соответствии с ростом зародыша и интенсивностью энергетических трат (рис. 2). В начале этапа гастрюляции эти показатели достигают максимальных значений, и после обрастания желтка перидермой отмечается их снижение.

Изменение содержания влаги и сырой массы икры кефалей в течение второй половины развития, вероятно, зависит от проницаемости оболочки и осмотических процессов, обусловленных, по всей видимости, экологическими условиями нереста каждого вида. Похожие процессы В.И. Лапин и В.Е. Мацук [13, 14] отмечали у тресковых рыб. По их мнению, это связано с образованием осмотических активных веществ для регуляции осмотического давления в собственно яйце и перестройками запасенных в икринке веществ. У многих видов рыб в течение эмбрионального развития, с начала бластулы до завершения эпиболии, основная доля продуктов распада запасенных в желтке органических веществ не выводится из собственно яйца. Как правило, только после завершения эпиболии происходит постепенная потеря органических веществ яйца за счет выведения шлаков.

У кефалей некоторое повышение сухой массы икры может происходить на этапе органогенеза. На завершающих стадиях подвижного состояния эмбриона сухая масса икринки уменьшается в среднем на 10-11 % относительно её количества в овулировавшем яйце.

Для более полного понимания процессов, происходящих в эмбриогенезе кефалей, проанализировано изменение физиолого-биохимических показателей в развивающейся икре трех самок сингиля, характеризующейся наиболее высоким рыбоводно-биологическим качеством и высокой жизнеспособностью потомства.

Как известно, гликоген является основным энергетическим источником в организме теплокровных животных, но в икре рыб его содержание незначительно и расходуется почти полностью во время образования бластодиска (около 50 %) и на первых стадиях дробления. Основными источниками энергии в организме рыб являются липиды и белки.

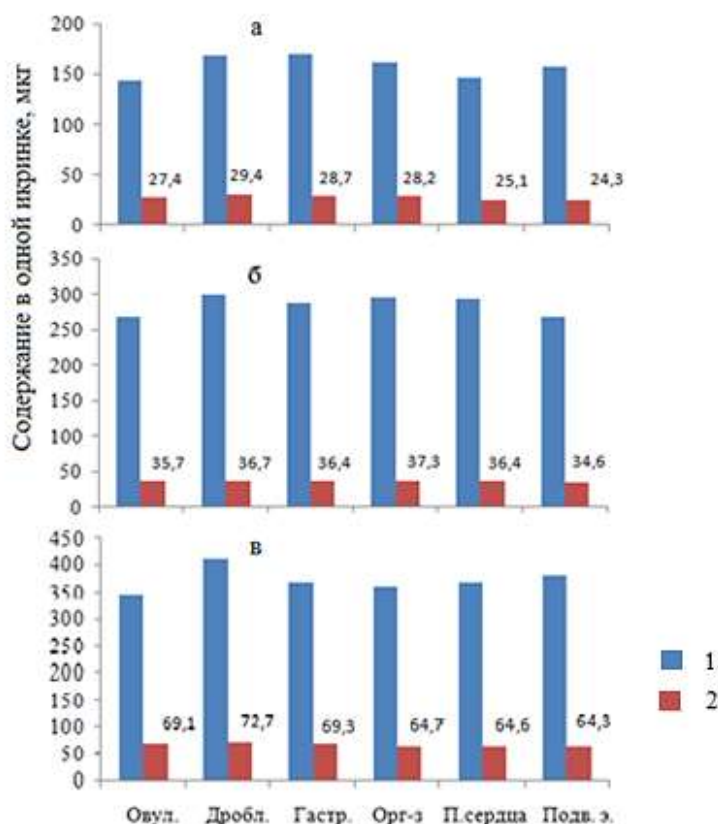


Рисунок 2 – Изменение сырой (1), сухой (2) массы и содержания влаги в икре кефалей: а – лобана, б – сингиля, в – пиленгаса, в течение эмбрионального развития: (Овул. – овулировавший ооцит, этапы развития: Дробл. – дробление, Гастр. – гастрюляция, Орг-з – органогенез; стадии: П. сердца – пульсация сердца, Подв. э. – подвижное состояние эмбриона)

В оплодотворенной икринке сингиля уже на первых стадиях дробления содержание общих липидов может снижаться на 10-12 % относительно их содержания в зрелом яйце (рис. 3, а). Как видно на рисунке, во время набухания увеличивается содержание сухого обезжиренного вещества (СОВ) и экстрактивных веществ, увеличивается также и сухая масса икры (рис. 3, б).

По-видимому, увеличение СОВ в процессе образования бластодиска и набухания икры происходит в основном за счет минеральных солей, поступающих в икринку с морской водой [13], а увеличение экстрактивных веществ – за счет накопления безазотистых продуктов в ходе окисления гликогена и, вероятно, некоторых фракций липидов.

С началом дробления бластодиска, продолжается увеличение СОВ, вероятно, вследствие начала синтеза молекул белка. Это подтверждается повышением содержания РНК в яйце во время дробления, а также перед гастрюляцией у морского ежа, выявленное более ранними исследованиями [16].

С увеличением числа бластомеров, очевидно, интенсифицируется расход углевода на энергетические потребности зародыша, и образовавшийся запас молекул АТФ может использоваться для синтеза некоторых фракций липидов, что, по-видимому, и вызывает повышение общих липидов на стадии морулы крупных клеток (рис. 3, а). Затем, на стадии морулы мелких клеток происходит снижение липидов (по-видимому, в ходе энергетических трат) и увеличение содержания белка, о чем свидетельствует снижение фракции

экстрактивных веществ. Возможно, для синтеза молекул белка на этой стадии, как и на предыдущих стадиях дробления, может использоваться азотистая часть экстрактивных веществ, в том числе свободные аминокислоты, образовавшиеся в процессе гидратации желтка на последних фазах созревания яйцеклетки [17].

Во время бластуляции сухая масса икринки уменьшилась на 20 % относительно показателя набухшей икры. Как видно (рис. 3), ее уменьшение происходило в результате снижения содержания липидов и СОВ на энергетические потребности.

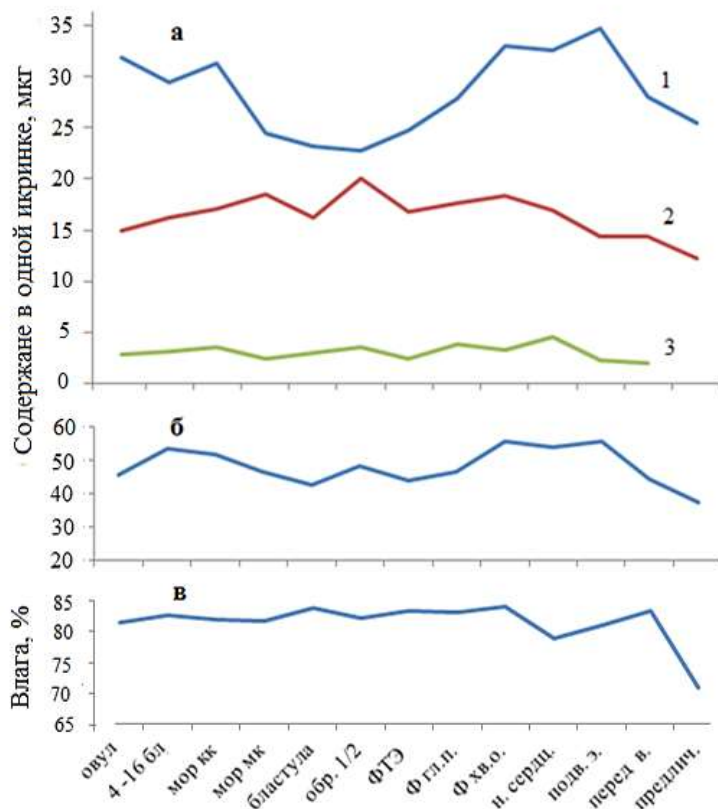


Рисунок 3 – Изменение физиолого-биохимического состава икры сингиля в процессе эмбрионального развития: а – содержания общих липидов (1), сухого обезжиренного вещества (2) и экстрактивных веществ (3); б – сухая масса икринки; в – влага (овул. – овулировавший ооцит, 4-16 бл – 4-16 бластомеров, мор кк – морула крупных клеток, мор мк – морула мелких клеток, обр. 1/2 – обрастание желтка на половину, ФТЭ – формирование тела эмбриона, Ф гл.п. – формирование глазных пузырей, Ф хв.о. – формирование хвостового отдела, н. сердц. – начало пульсации сердца, Подв. э. – подвижное состояние эмбриона, перед в. – перед вылуплением, предлич. – предличинка)

В течение гастрюляции липиды продолжали снижаться, и на стадии обрастания желтка на 1/2 их содержание составляло около 72 % от количества общих липидов в овулировавшей икринке. В то же время, содержание СОВ увеличилось в среднем на 35 % (рис. 3 а; рис. 4). Однако после завершения эпиболии начинался рост липидов, по-видимому, за счет использования энергии и продуктов метаболизма при окислении белков и углеводов.

Как видно на рисунках 3 и 4, во время органогенеза, на стадиях формирования глазных пузырей (Ф гл. п.) и формирования хвостового отдела (Ф.хв.о.) зародыша одновременно с увеличением липидов отмечается рост СОВ. Можно предположить, что (на стадии Ф.хв.о. и перед вылуплением) их увеличение на указанных стадиях, происходило за счет синтеза белков, поскольку наблюдалось снижение экстрактивных веществ. На следующих стадиях развития эмбриона содержание белка постепенно уменьшалось, и у предличинок после

вылупления его количество оказалось в среднем на 18 % меньше, чем в зрелом ооците (с учетом потери яйцевых оболочек).

Как следует из полученных данных, в течение развития от завершения обрастания желтка до подвижного состояния эмбриона, содержание общих липидов может увеличиваться более чем на 50-52 %, что на 8,8 % больше их содержания в овулировавшем яйце (см. рис. 3, рис. 4). Затем в течение стадии подвижного состояния эмбриона и перед вылуплением происходят интенсивные их траты. У предличинок после вылупления и потери оболочек содержание липидов составляло около 80 % от содержания в зрелом овулировавшем яйце.

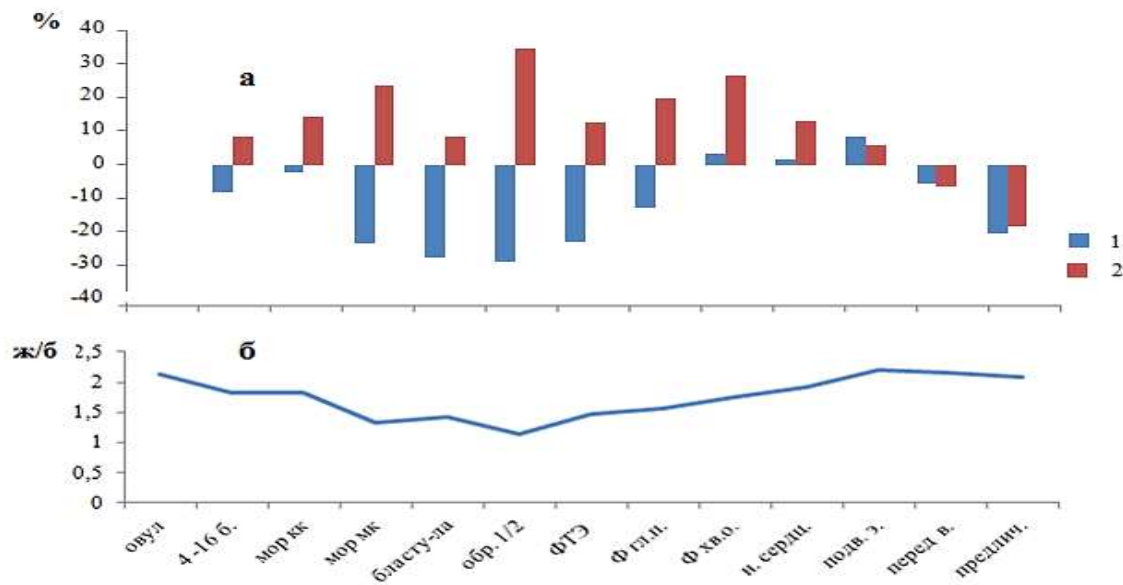


Рисунок 4 – Динамика расходования и накопления липидов (1) и сухого обезжиренного вещества (2) относительно содержания в зрелом ооците (а) и изменение соотношения «жир/белок» (б) в течение эмбрионального развития сингиля (овул. – овулировавший ооцит, 4-16 бл – 4-16 бластомеров, мор кк – морула крупных клеток, мор мк – морула мелких клеток, обр. 1/2 – обрастание желтка на половину, ФТЭ – формирование тела эмбриона, Ф гл.п. – формирование глазных пузырей, Ф хв.о. – формирование хвостового отдела, н. сердц. – начало пульсации сердца, Подв. э. – подвижное состояние эмбриона, перед в. – перед вылуплением, предлич. – предличинка)

Изменения обмена веществ в эмбриогенезе отмечаются и у других видов рыб. У лососевых, например, перед вылуплением, требующим дополнительных затрат энергии, ускоряется расходование углеводов, и несколько увеличивается содержание липидов, видимо, за счет синтеза из продуктов распада белков [18]. В эмбриогенезе осетровых рыб также отмечено использование для энергетических целей запасенных в икре белков [19].

У кефалей в течение периода органогенеза происходит накопление (прирост) общих липидов, что имеет большое значение для сохранения положительной плавучести и обеспечения предличинок энергетическими запасами для дальнейшего развития.

Запас липидов и, соответственно, размер жировой капли, помимо обеспечения энергетических потребностей зародыша, выполняют не менее важную гидростатическую роль. Как видно на рисунке 4 б, в течение всего периода развития, несмотря на значительное снижение липидов на этапе гастрюляции, отношение ж/б в икре и у предличинок оставалось выше единицы. В начале эмбриогенеза, как правило, икра несколько заглубляется в связи с увеличением плотности яйца, а к концу развития плавучесть их повышается, и это связано с увеличением количества липидов. Так, на этапе дробления плотность икры лобана составляет 1,003686–1,283075 г/см³ у разных самок, а на стадии подвижного состояния эмбриона – 0,842436–1,010639 г/см³ [3].

Изменение плавучести в эмбриогенезе кефалей – важное приспособление, обеспечивающее наиболее благоприятные условия освещенности, температуры и содержания растворенного кислорода в воде для развития зародыша. Кроме того, повышение плавучести в конце развития зародыша способствует своевременному переходу предличинок на экзогенное питание.

Выводы. Таким образом, по-видимому, в развивающейся икре кефалей уже на ранних стадиях развития могут успешно происходить обменные интеграционные процессы – взаимопревращение жиров, белков и углеводов, свойственные живым организмам. Белок становится важным энергетическим компонентом в яйцах при снижении липидов ниже определенного уровня. Этот процесс, по всей видимости, является ключевым при обеспечении потребностей развивающегося зародыша, как в продуктах пластического обмена, так и в необходимом количестве энергии. По-видимому, для этих целей белки, углеводы и липиды яйца используются поочередно (за исключением критических стадий, требующих значительных трат энергии) и в зависимости от количества накопленных в яйце азотистых или безазотистых экстрактивных веществ – продуктов диссимиляции веществ, включавшихся в энергетический обмен на предшествующих стадиях развития.

Использование в качестве источников энергии углеводов и липидов в начале развития, а затем белков и включение их в интеграционные процессы по восстановлению липидов, способствует сохранению положительной плавучести икры в течение всего периода развития от оплодотворения до вылупления, а также способствует запасанию липидов для дальнейшего благополучного развития предличинок.

Список использованной литературы:

1. *Макеева А.П.* Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 1992. 216 с.
2. *Зайцев Ю.П.* О распределении и биологии ранних стадий развития кефалей (*Mugilidae*) в Черном море // Вопросы ихтиологии. 1964. Т. 4. Вып. 3 (32). С. 512-522.
3. *Куликова Н.И., Макухина Л.И.* О некоторых факторах, определяющих плавучесть икры черноморского лобана *Mugil cephalus* L. // Культивирование кефалей в Азово-Черноморском бассейне. М.: ВНИРО, 1991. С. 30-37.
4. *Алеев Ю.Г.* О некоторых закономерностях роста рыб // Вопросы ихтиологии. 1966. Вып. 6. С. 75-95.
5. *Павловская Р.М.* Урожайность поколений пелагофильных летнерестящихся рыб Черного моря и определяющие ее факторы // Вопросы ихтиологии. 1975. Т. 15. Вып. 4 (93). С. 636-645.
6. *Булли Л.И.* О биологическом качестве икры кефалей Азово-Черноморского бассейна // Вестник КГМТУ. 2020. № 1. С. 8-21.
7. *Булли Л.И., Мазалова Н.Ф.* Влияние физиолого-биохимических показателей зрелой икры кефалей на эмбриональное и личиночное развитие // Вестник КГМТУ. 2021. № 2. 20-31.
8. *Маслова О.Н.* Совместное влияние температуры и солености на эмбриональное развитие кефали (*Mugil cephalus* L.) Культивирование морских организмов. М.: ВНИРО, 1985 а. С. 88-97.
9. *Демьянова Н.И.* Морфо-экологические особенности раннего онтогенеза черноморской кефали сингиля *Liza aurata* (Risso) при выращивании в замкнутых системах водоснабжения: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Наталья Ивановна Демьянова. М, 1989. 24 с.
10. *Латин В.И., Чернова Е.Г.* О методике экстракции жира из сырых тканей рыб // Вопросы ихтиологии. 1970. Т. 10. Вып. 4. С. 753-756.
11. *Шульман Г.Е., Кокос Л.М.* Содержание обезжиренного сухого вещества в теле некоторых черноморских рыб // Вопросы ихтиологии. 1971. Т. 11. Вып. 2 (67). С. 339-344.
12. *Зотин А.И.* Физиология водного обмена у зародышей рыб и круглоротых. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 319 с.

13. Лапин В.И., Мацук В.Е. Утилизация желтка и изменение биохимического состава икры наваги *Eleginus navaga* (Pallas) в процессе эмбрионального развития // Вопросы ихтиологии. 1979. Т. 19. Вып. 2 (115). С. 341-346.
14. Лапин В.И., Мацук В.Е. Динамика общего химического состава развивающейся пелагической икры сайки *Boreogadus saida* (Lepetchin) и трески *Gadus morhua marisalbi* Derjugin Белого моря // Вопросы ихтиологии. 1981. Т. 21. Вып. 3. С. 482-488.
15. Гинзбург А.С. Оплодотворение у рыб и проблемы полиспермии. М.: Наука, 1968. 358 с.
16. Браше Ж. Биохимическая эмбриология. М.: Иностранная литература, 1961. 327 с.
17. Craik J.C.A., Harvey S.M. Biochemical changes occurring during final maturation of eggs of some and freshwater teleosts // J. Fish. Biol. 1984. V. 26. P. 599-510.
18. Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 283 с.
19. Кривобок М.Н., Тарковская О.И. Некоторые особенности обмена веществ у осетра и севрюги на ранних стадиях развития // Вопросы ихтиологии. 1970. Т. 10. Вып. 3 (62). С. 469-474.

References:

1. Makeeva A.P. *Embriologiya ryb*. [Embryology of fish]. Moscow, MSU Publ., 1992, 216 p. (In Russian).
2. Zajcev Yu.P. O raspredelenii i biologii rannih stadij razvitiya kefalej (Mugilidae) v Chernom more [On the distribution and biology of the early stages of development of mullets (Mugilidae) in the Black Sea]. *Voprosy ihtiologii* [Questions of ichthyology], 1964, vol. 4, no. 3 (32), pp. 512-522. (In Russian).
3. Kulikova N.I., Makuhina L.I. O nekotoryh faktorah, opredelyayushchih plavuchest' ikry chernomorskogo lobana *Mugil cephalus* L. [On some factors determining the buoyancy of caviar of the Black Sea loban *Mugil cephalus* L.]. *Kul'tivirovanie kefalej v Azovo-Chernomorskom bassejne* [Cultivation of mullets in the Azov-Black Sea basin]. Moscow, VNIRO Publ., 1991, pp. 30-37. (In Russian).
4. Aleev Yu.G. O nekotoryh zakonomernostyah rosta ryb [On some regularities of fish growth]. *Voprosy ihtiologii* [Questions of ichthyology], 1966, vol. 6, pp. 75-95. (In Russian).
5. Pavlovskaya R.M. Urozhajnost' pokolenij pelagofil'nyh letnenerestyashchihsya ryb Chernogo morya i opredelyayushchie ee faktory [The productivity of generations of pelagophilic summer-spawning fish of the Black Sea and its determining factors]. *Voprosy ihtiologii* [Questions of ichthyology], 1975, vol. 15, no. 4 (93), pp. 636-645. (In Russian).
6. Bulli L.I. O biologicheskom kachestve ikry kefalej Azovo-Chernomorskogo bassejna [About the biological quality of mullet caviar of the Azov-Black Sea basin]. *Vestnik KGMTU* [Bulletin of KSMTU], 2020, no. 1, pp. 8-21. (In Russian).
7. Bulli L.I., Mazalova N.F. Vliyanie fiziologo-biohimicheskikh pokazatelej zreloj ikry kefalej na embrional'noe i lichinochnoe razvitie [The influence of physiological and biochemical parameters of mature mullet eggs on embryonic and larval development]. *Vestnik KGMTU* [Bulletin of KSMTU], 2021, no. 2, pp. 20-31. (In Russian).
8. Maslova O.N. Sovmestnoe vliyanie temperatury i solenosti na embrional'noe razvitie kefali (*Mugil cephalus* L.) [The combined effect of temperature and salinity on the embryonic development of mullet (*Mugil cephalus* L.)]. *Kul'tivirovanie morskikh organizmov* [Cultivation of marine organisms]. Moscow, VNIRO Publ., 1985 a, pp. 88-97. (In Russian).
9. Dem'yanova N.I. *Morfo-ekologicheskie osobennosti rannego ontogeneza chernomorskoj kefali singilya Liza aurata* (Risso) pri vyrashchivanii v zamknytyh sistemah vodosnabzheniya. *Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk* [Morpho-ecological features of the early ontogenesis of the Black Sea mullet singil *Liza aurata* (Risso) when grown in closed water supply systems. Cand. biol. sci. diss. abstr.]. Moscow, 1989, 24 p. (In Russian).
10. Lapin V.I., Chernova E.G. O metodike ekstrakcii zhira iz syryh tkanej ryb [On the method of fat extraction from raw fish tissues]. *Voprosy ihtiologii* [Questions of ichthyology], 1970, vol.

- 10, no. 4, pp. 753-756. (In Russian).
11. Shul'man G.E., Kokoz L.M. Soderzhanie obezzhirennoy suhogo veshchestva v tele nekotorykh chernomorskih ryb [The content of fat-free dry matter in the body of some Black Sea fish]. *Voprosy ihtiologii* [Questions of ichthyology], 1971, vol. 11, no. 2 (67), pp. 339-344. (In Russian).
 12. Zotin A.I. *Fiziologiya vodnogo obmena u zarodyshej ryb i kruglorotyh* [Physiology of water metabolism in fish embryos and roundworms]. Moscow, USSR Academy of Sciences Publ., 1961, 319 p. (In Russian).
 13. Lapin V.I., Macuk V.E. Utilizaciya zheltka i izmenenie biohimicheskogo sostava ikry navagi *Eleginus navaga* (Pallas) v pcesse embrional'nogo razvitiya [Utilization of yolk and changes in the biochemical composition of caviar of navaga *Eleganus navaga* (Pallas) in the process of embryonic development]. *Voprosy ihtiologii* [Questions of ichthyology], 1979, vol. 19, no. 2 (115), pp. 341-346. (In Russian).
 14. Lapin V.I., Macuk V.E. Dinamika obshchego himicheskogo sostava razvivayushchejsya pelagicheskoy ikry sajki *Boreogadus saida* (Lepechin) i treski *Gadus morhua marisalbi* Derjugin Belogo morya [Dynamics of the general chemical composition of the developing pelagic caviar of saika *Boreogadus saida* (Lepechin) and cod *Gadus morhua marisalbi* Derjugin of the White Sea]. *Voprosy ihtiologii* [Questions of ichthyology], 1981, vol. 21, no. 3, pp. 482-488. (In Russian).
 15. Ginzburg A.S. *Oplodotvorenije u ryb i problemy polispermii* [Fertilization in fish and the problems of polyspermia]. Moscow, Nauka Publ., 1968, 358 p. (In Russian).
 16. Brashe Zh. *Biohimicheskaya embriologiya* [Biochemical embryology], Moscow, Inostrannaya literatura Publ., 1961, 327 p. (In Russian).
 17. Craik J.C.A., Harvey S.M. Biochemical changes occurring during final maturation of eggs of some and freshwater teleosts. *J. Fish. Biol.*, 1984, vol. 26, pp. 599-510. (In English).
 18. Shatunovskij M.I. *Ekologicheskie zakonomernosti obmena veshchestv morskikh ryb* [Ecological regularities of marine fish metabolism]. Moscow, Nauka Publ., 1980, 283 p. (In Russian).
 19. Krivobok M.N., Tarkovskaya O.I. Nekotorye osobennosti obmena veshchestv u osetra i sevryugi na rannih stadiyah razvitiya [Some features of metabolism in sturgeon and sevryuga in the early stages of development] *Voprosy ihtiologii* [Questions of ichthyology], 1970, vol. 10, no. 3 (62), pp. 469-474. (In Russian).

Сведения об авторах / Information about authors

Булли Любовь Ивановна	канд. биол. наук, доцент кафедры технологии продуктов питания Керченский государственный морской технологический университет 298309, Республика Крым, г. Керчь, ул. Орджоникидзе, 82 l_bulli@mail.ru
Bulli Lyubov Ivanovna	Ph.D. (Biol.), Associate Professor of the Department of technology food Kerch State Maritime Technological University 298309, Republic of Crimea, Kerch, Ordzhonikidze str., 82 l_bulli@mail.ru
Гурьева Ирина Сергеевна	магистрант 2-го курса направления подготовки «Экология и природопользование» Керченский государственный морской технологический университет 298309, Республика Крым, г. Керчь, ул. Орджоникидзе, 82 guri3vair@yandex.ru

Gurieva Irina Sergeevna	master's student of the 2nd year of the training direction “Ecology and Nature management” Kerch State Maritime Technological University 298309, Republic of Crimea, Kerch, Ordzhonikidze str., 82 guri3vair@yandex.ru
Николаева Анастасия Николаевна	студент 3-го курса направления подготовки «Экология и природопользование» Керченский государственный морской технологический университет 298309, Республика Крым, г. Керчь, ул. Орджоникидзе, 82
Nikolaeva Anastasia Nikolaevna	student of the 2nd year of the training direction “Ecology and Nature management” Kerch State Maritime Technological University 298309, Republic of Crimea, Kerch, Ordzhonikidze str., 82