УДК 597.555.5(265.52) DOI: 10.15853/2072-8212.2020.59.5-26

ДИНАМИКА МАССЫ И ИНДЕКСОВ ПЕЧЕНИ ТРЕСКОВЫХ РЫБ ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ В СВЯЗИ С СОЗРЕВАНИЕМ ГОНАД

Н.П. Сергеева

Главный специалист; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО»)
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел.: 8 (4152) 42-57-96. E-mail: sergeeva.n.p@kamniro.ru

МИНТАЙ, ТРЕСКА, НАВАГА, ПЕЧЕНЬ, МАССА, ИНДЕКСЫ ПЕЧЕНИ И ГОНАД, СТАДИИ ЗРЕЛОСТИ

Проанализированы многолетние данные о массе печени, гепатосоматическом (ГПСИ) и гонадосоматическом (ГСИ) индексах минтая, трески и наваги, обитающих у восточного побережья Камчатского полуострова, рассмотренные в сезонном аспекте и по мере созревания половых желез. Индивидуальные значения этих показателей сильно варьируют и зависят от размеров рыб, сезона и состояния зрелости гонад. Динамика ГПСИ согласуется с изменениями ГСИ как в течение года, так и в зависимости от степени зрелости гонад. Максимальные показатели ГПСИ характерны для особей минтая и трески с гонадами III стадии зрелости. Наибольшие значения индекса у наваги отмечаются у половозрелых особей с незрелыми гонадами. Минимальные показатели имеют рыбы, гонады которых находятся на стадии завершения икрометания и посленерестового восстановления. Самцы и самки минтая и трески в ходе их годичного полового цикла реализуют различные сценарии расходования и накопления жира, депонированного в печени. Если максимум ГПСИ наблюдается у рыб, имеющих половые железы III стадии зрелости, то у самцов минимальные показатели специфичны для особей с текучими половыми продуктами, а у самок — после икрометания. Это может быть связано с возможностью потребления особью пищи. У завершивших недавно нерест самцов наблюдается возрастание массы печени и ее индекса, у самок это отмечается только на стадии посленерестового восстановления.

THE DYNAMICS OF THE LIVER WEIGHT AND LIVER INDICES IN THE COURSE OF GONAD MATURATION OF GADID SPECIES ON EASTERN KAMCHATKA

Nadezhda P. Sergeeva

Leading Specialist; Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (“KamchatNIRO”)
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya Str., 18
Tel.: +7 (4152) 42-57-96. E-mail: sergeeva.n.p@kamniro.ru

WALLEYPOLLOCK, PACIFIC COD, SAFFRON COD, LIVER, WEIGHT, LIVER AND GONAD INDICES, MATURITY STAGES

Longterm data on the liver weight, hepatosomatic (HSI) and gonadosomatic (GSI) indices of walleye pollock, Pacific cod and saffron cod are analyzed on Eastern Kamchatka in seasonal aspect and in the course of gonad maturation. Individual values of the indices extensively vary and depend on the fish body length, season and stage of gonad maturity. The dynamics of the HSI is agree to the dynamics of the GSI during the year and depending on gonad maturity. The maximum values of the HSI are typical for walleye pollock and Pacific cod individuals with the gonads of the III stage of maturity. The maximum values of the index in saffron cod are found in mature individuals with immature gonads. The minimum values are demonstrated by the fish with the gonads at the stage of final spawning or of post-spawning recovery. During the annual reproduction cycle males and females of walleye pollock and cod realize different scenarios of spending and accumulating liver fat. Whereas the maximum HSI is observed in the fish with the gonads at the III maturity stage, the minimum values in males are typical for individuals with smelting gonads, and in females – on finishing the spawn. That can be connected to possible feeding for the individual. Liver weight and liver index can increase in males just shortly after finishing spawning, in females that is found only at the stage of post-spawning recovery.

Основным источником энергии для поддержания жизнедеятельности рыб служат жиры. Жир имеет первостепенное значение в связи с обеспечением обмена в период зимовки, что отражается на выживаемости, а также процессов, связанных с синтезом генеративной ткани. Кроме того, жировые резервы постепенно переходят в гонады и включаются в качестве питательного материала в желток ооцитов, выполняя после вымета и оплодотворения икры роль источника эндогенной пищи при развитии эмбриона (Шульман, 1972).

Известно, что тресковые рыбы относятся к категории «тощих» рыб, у которых основное количество жировых запасов (около 70%) сконцентрировано в печени. По образному выражению Н.С. Строганова (1962), печень является «химической лабораторией тела», в которой происходят разнообразные процессы синтеза белков и углеводов. Очень важна депо-

нирующая роль печени при исследовании ее как морфофизиологического индикатора: в ней происходит накопление запасных питательных веществ и, соответственно, изменение ее веса, химического состава. Использование физиологических индикаторов позволяет оценить «степень благополучия» популяции и отдельных особей (Шульман, 1972).

Минтай (*Theragra chalcogramma*), треска (*Gadus macrocephalus*) и навага (*Eleginus gracilis*) — массовые и широко распространенные виды в дальневосточных морях. Они отличаются по продолжительности жизни, протяженности миграций, пищевому поведению и особенностям питания, обладают специфичной экологией и стратегией нереста, темпом роста и полового созревания.

Вопросы, связанные с изучением динамики содержания жира в теле рыб, широко применяются в эколого-физиологических исследованиях. Некоторые авторы, изучая связь между жиронакоплением и питанием тресковых рыб, использовали отношение веса печени к весу рыбы или весу тушки («жирность», коэффициент жирности печени, индекс печени) (Новикова, 1963; Ипатов, 1972; Турук, 1972; Кривобок, Токарева, 1972; и др.). Особенное распространение эти термины получили при исследованиях тресковых рыб Балтийского и Баренцева морей. На Дальнем Востоке этот показатель не нашел заметного применения, за исключением приведенных значений индекса у охотоморского минтая разных стадий зрелости, пола и длины (Волков и др., 2003; Варкентин, 2015). В 1990-е годы и позднее стали появляться сообщения об «упитанности» минтая, в которых этот показатель отражал относительное количество депозитного жира в печени.

Если изучению жиронакопления минтая в онтогенезе и в связи с сезонным созреванием гонад, в основном североохотоморской популяционной группировки, посвящен ряд публикаций (Швыдкий, Вдовин, 1991, 1994; Швыдкий и др., 1994; Абрамова, Балыкин, 1997; Варкентин, 2015; Горбатенко, Лаженцев, 2016), то минтай восточнокамчатской популяции в этом аспекте не рассматривался. Также не освещалась динамика абсолютных и относительных показателей печени других видов дальневосточных тресковых рыб: трески и наваги в разных районах их обитания.

Цель работы — выяснить закономерности изменчивости массы и ГПСИ минтая, трески и наваги, обитающих в водах Восточной Камчатки, связанных с ростом рыб и созреванием гонад.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Свежих особей (30–100 экз.) минтая из уловов снюрреводами в Авачинском, Кроноцком заливах и у юго-восточных берегов Камчатки (МРТК-316 и суда, сдававшие сырец на рыбозаводы г. Петропавловска-Камчатского) доставляли в лабораторию, где выполняли полный биологический анализ. Для оценки состояния рыб учитывали индивидуальную длину, массу, пол, состояние зрелости гонад, возраст. Длина рыб измерялась с точностью до 0,1 см, масса — до 1 г. Печень, гонады и масса сеголетков взвешивались на электронных весах с точностью до 0,001 г. Привлечены также материалы, собранные из траловых уловов в морских экспедициях в 1978–2005 гг. Всего проанализировано свыше 10 тыс. рыб (табл. 1).

Массив данных о массе печени трески, массе гонад и их относительных величинах получен по результатам полных биологических анализов, выполненных на береговых предприятиях, на научно-исследовательских судах и в лаборатории в 1967–2018 гг. Орудиями лова были тралы, снюрреводы,

Таблица 1. Объем использованного материала (экз.) / Table 1. The sample size used (ind.)

Месяц Month	Минтай / Walleye pollock (1978–2013)		Треска / Pacific cod (1967–2018)		Навага / Saffron cod (2008–2019)	
	Самцы / Males	Самки / Females	Самцы / Males	Самки / Females	Самцы / Males	Самки / Females
1	818	676	362	330	–	–
2	248	223	469	463	46	21
3	649	883	644	574	64	97
4	1011	705	406	298	–	–
5	1025	741	222	193	–	–
6	345	268	230	217	5	6
7	150	101	144	157	–	–
8	21	19	119	139	–	–
9	85	57	72	80	–	–
10	414	394	392	312	–	–
11	694	674	205	178	48	63
12	244	221	125	147	–	–
Всего / Total	5704	4962	3390	3088	163	187

переметы и яруса. До 1990-х годов рыбу, печень и гонады взвешивали на рычажных или чашечных весах с точностью 5–10 г. Впоследствии применялись электронные весы, с точностью 1 или 5 г. Печень и гонады взвешивались с точностью 1 г. Весовые характеристики молоди в возрасте 1 и 2 года и их печени определялись в лаборатории с точностью 0,1–1,0 г. Анализу повергнуто 4,6 тыс. рыб.

Материалы по наваге собирали в Авачинском заливе из снюрреводных уловов, в оз. Калыгирь — из уловов ставных сетей, в Авачинской губе — из уловов рыбаков-любителей закидными неводами и удами. Полные биологические анализы выполняли в лаборатории, аналогично минтаю и треске. Для характеристики сезонных изменений дополнительно использованы результаты анализов наваги из Карагинской подзоны, добытой снюрреводами и вентерями в 2005–2017 гг.

Полевые определения стадий зрелости гонад минтая и трески были адаптированы в соответствии со шкалами зрелости гонад этих видов (Сергеева и др., 2011; Сергеева, Варкентин, 2016). Стадии зрелости гонад наваги оценивали по 6-бальной шкале (Сакун, Буцкая, 1963).

В ихтиологических исследованиях уровень энергетического резерва оценивается традиционными показателями гепатосоматического индекса (ГПСИ) и коэффициентов упитанности Фультона и Кларк ($К_{уп.}$). Считается, что эти показатели не характеризуют массу депозитного жира рыб, у которых жир аккумулируется в печени (Шатуновский, 1980а). Г.В. Швыдкий и А.Н. Вдовин (1994), исходя из зависимости инструментально определенной жирности печени от ее влажности, предложили определять массу депозитного жира минтая по формуле: $Q_{жира} = 8{,}42 \times Q_{liv}^{0,5}$, где Q_{liv} — масса печени. Так как в пробах могут присутствовать разно размерные особи, они предложили пользоваться относительными величинами этого показателя: $Q_{отн.} = Q_{жира} / L^3 \times 10^4$, называя его «упитанностью», относительной массой депозитного жира, в то же время утверждая, что при одинаковой массе печени вариабельность содержания жира довольно высока. В формуле для расчета используется длина рыб по Смиту (L).

В данной работе в качестве показателей накопления и расходования жира минтая, трески и наваги использовали традиционные показатели: массу печени, гепатосоматический индекс (ГПСИ), (индекс печени) как отношение массы печени к массе рыбы без внутренностей, выраженное в %. Гонадосоматический индекс рассчитывали как процентное отношение массы гонад к массе тушки. Для минтая также определяли относительную массу депозитного жира по приведенным выше формулам. Для трески и наваги подобной зависимости не известно. Возраст рыб определялся на поперечном сломе отолита.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Минтай

Этот вид тресковых рыб — наиболее многочисленный и распространенный на Дальнем Востоке. Особи минтая восточнокамчатской популяции населяют тихоокеанские воды Северных Курильских островов и Восточной Камчатки (Золотов, Антонов, 1986). В нагульный период рыбы интенсивно откармливаются на внешнем шельфе и в верхней части материкового склона, не совершая значительных миграций в открытую часть океана, смещаясь вдоль свала глубин в южном и северном направлении. В зимний период (ноябрь–декабрь) минтай концентрируется на свале глубин (Буслов, 2005; Буслов, Великанов, 2013). В январе–феврале концентрации смещаются в сторону шельфа и свала каньонов. Массовый нерест происходит в апреле–мае на шельфе Юго-Восточной Камчатки и у островов Шумшу и Парамушир, а также в Авачинском и Кроноцком заливах, в основном в районах каньонов.

Минтай — очень пластичный планктофаг, в онтогенезе пищевой спектр его значительно меняется. Если сеголетки потребляют в основном эвфаузиид и копепод, а более старшие неполовозрелые рыбы ориентируются на макропланктон, то с возрастом в пище уменьшается доля копепод и эвфаузиид и возрастает — объектов нектона (Шунтов и др., 1993; Напазаков и др., 2001). В пищевом комке крупных особей представители нектона, нектобентоса становятся обычными.

Общее количество жира в организме минтая на 65–70% сосредоточено в печени, в мясе — 15–20%, во внутренностях (без печени) содержится 15–18% жира (Кизеветтер, 1949). Нормальная печень имеет окраску от бледно-кремовой до желто-буро-оранжевой; часто встречаются экземпляры с печенью темной окраски, особенно в посленерестовый период. Печень минтая по содержанию жира и витамина А является очень ценным сырьем для приготовления медицинских жиров и препаратов. Среднее содержание жира в печени 49%. По данным И.В. Кизеветтера (1971), выход печени минтая составляет 1,6–10%. Из печени минтая путем вытопки получается 22–30% жира.

Исследователи, изучающие динамику жиронакопления тресковых рыб, имеют единое мнение, что максимальное содержание жира в печени и максимальная относительная масса печени отмечаются осенью, в конце периода нагула, когда гонады находятся на III стадии зрелости, а минимальное — у отнерестившихся рыб. Это показано на треске, сайде, пикше (Миндер, Миндер, 1967; Турук, 1972; Шевченко, 1972; Сторожук, Шатуновский, 1975). Подобная динамика изменений этих показателей свойственна и минтаю из Японского и Охотского морей (Швыдкий и др., 1994; Абрамова, Балыкин, 1997; Варкентин, 2015; Горбатенко, Лаженцев, 2016).

У восточнокамчатского минтая одного пола, возраста индивидуальные значения массы печени, ГПСИ сильно варьируют и зависят от сезона и состояния зрелости гонад. За период наблюдений максимальная масса печени отмечена в октябре у самца длиной 53 см и в ноябре у самки длиной 68 см: 172 и 278 г соответственно. У рыб одинакового размера и стадии зрелости гонад амплитуда колебаний массы печени и ГПСИ также значительна.

Характер изменений показателей массы печени, ГПСИ и количества депозитного жира одинаков для особей обоих полов, как в разные месяцы, так и у рыб разных стадий зрелости: с увеличением длины минтая масса печени возрастает, а относительная масса депозитного жира уменьшается по виду степенной функции. Для иллюстрации характера изменений показателей массы печени, ГПСИ и количества депозитного жира у минтая разной длины использованы данные, собранные в ноябре (рис. 1).

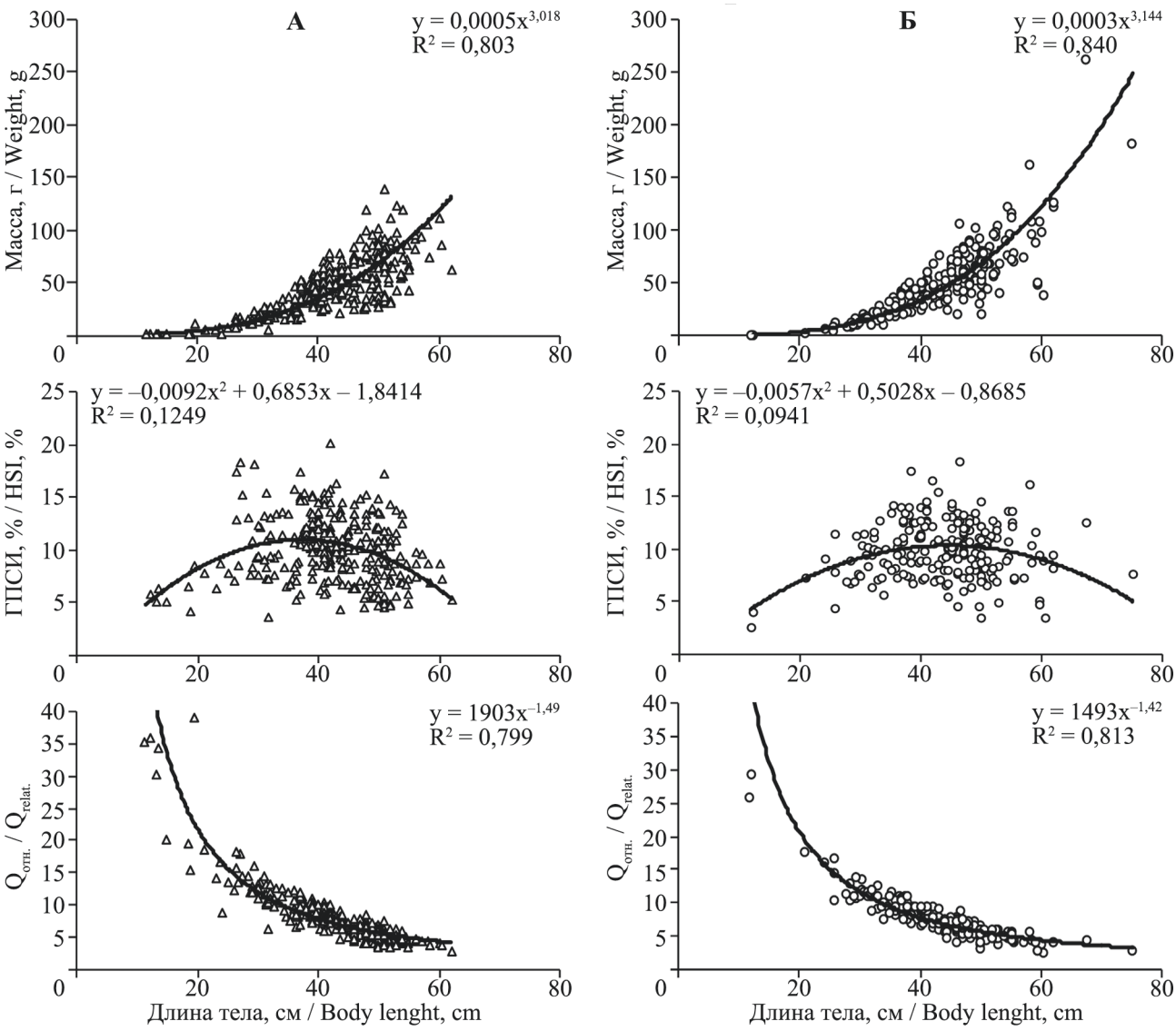

Рис. 1. Масса печени, гепатосоматический индекс и относительное количество депозитного жира минтая в ноябре 2008–2013 гг. А — самцы, Б — самки
Fig. 1. The liver weight, hepatosomatic index and relative amount of deposited fat of walleye pollock in November for 2008–2013. A – males, Б – females

ГПСИ имеет большие значения у рыб средних размеров (около 35–50 см), его изменение более всего соответствует полиному 2-й степени. Похожий характер изменения индекса печени был отмечен у трески Балтийского моря на разных стадиях зрелости гонад: наибольшие значения отмечались у особей модальных возрастных когорт (Богоявленская, Вельтищева, 1972). М.И. Шатуновский (1980а) также показал, что масса печени, масса печени по отношению к массе тела и содержание жира в печени трески и пикши достигают максимума у рыб средних возрастных когорт. Уменьшение ГПСИ крупных рыб вполне объяснимо. В соответствующий период эти рыбы имеют более зрелые гонады, чем рыбы средних размеров, а значит, и меньшие показатели ГПСИ, а также то, что у старых особей начинают проявляться признаки обменного дисбаланса. Физиологическое старение проявляется в снижении эффективности белкового роста, интенсивности синтеза жира, в снижении образования генеративных тканей, а в ряде случаев и потери репродуктивной функции (Шатуновский, 1980б).

Амплитуда колебаний массы печени у восточнокамчатского минтая разного возраста достигает в среднем 5–15 минимальных значений. Вариации значений ГПСИ также значительны и могут изменяться в 10 и более раз. Относительная масса жира разнится у рыб одного пола и возраста в 2–4 раза (табл. 2). Наименьшие показатели массы печени и ее индекса отмечаются в апреле, наибольшие — в сентябре–ноябре. Так, у трехгодовиков в апреле средняя масса печени составляет 7 г, а в ноябре достигает 30 г и более. После зимовки масса печени у этих рыб снижается в 3 раза. У особей старшего возраста снижение абсолютной массы печени более значительно, однако она также снижается в 2–3 раза. Из приведенных данных следует, что за период зимовки индекс печени минтая любого возраста уменьшается в среднем в 2–3 раза, а относительная масса депозитного жира — в 2 раза.

В большинстве приведенных в таблице 2 значений показатели массы печени и ГПСИ больше у самок по сравнению с самцами, о чем также свидетельствует показатель степени зависимости массы печени от длины рыб (рис. 1).

Зависимости массы печени и относительной массы депозитного жира у взрослых особей минтая разных стадий зрелости гонад также подчинены указанным связям, однако теснота связи заметно меньше, что объясняется значительной вариабельностью физиологического состояния особей даже на сходных стадиях зрелости гонад (табл. 3). Изменения ГПСИ с увеличением длины тела у минтая обоих полов также соответствуют виду полиномов 2-й степени, но коэффициенты аппроксимации были низки и находились в пределах 0,01–0,07. Таким образом, если масса печени возрастает, а относительная масса депозитного

Таблица 2. Масса печени, ГПСИ и $Q_{отн.}$ минтая разного возраста в апреле и ноябре (мин.–макс. (среднее)). Верхняя строка — самцы, нижняя — самки
Table 2. The liver weight, HSI and $Q_{relat.}$ of Walleye pollock by different ages in April and November (min–max (average)). The upper line – males, the lower line – females

Возраст Age	Масса печени, г / Liver weight, g		ГПСИ, % / HSI, %		$Q_{отн.}$ / $Q_{relat.}$		Кол-во рыб, экз. N
	Апрель April	Ноябрь November	Апрель April	Ноябрь November	Апрель April	Ноябрь November	
0+	–	менее 1 (0,2) менее 1 (0,2)	–	1,3–5,6 (2,7) 1,7–3,7 (2,4)	–	19,9–44,3 (28,9) 21,4–46,0 (28,0)	66 20
1, 1+	–	менее 2 (0,3) менее 2 (0,3)	–	1,3–6,3 (2,9) 1,6–3,9 (2,5)	–	12,1–41,7 (26,5) 15,6–30,4 (23,3)	87 34
2, 2+	1–2 (1,4) 1–7 (2,7)	9–34 (19,9) 10–26 (16,5)	2,1–3,0 (2,5) 0,8–1,7 (1,4)	6,0–18,3 (11,5) 6,4–18,7 (12,4)	5,4–7,5 (6,5) 4,0–7,4 (5,7)	9,2–18,3 (11,8) 8,7–19,7 (13,6)	26 17
3, 3+	4–15 (7,2) 2–20 (7,5)	6–58 (35,0) 11–60 (32,8)	2,9–8,8 (5,4) 1,9–10,9 (4,8)	3,5–15,8 (11,1) 5,6–19,1 (11,4)	5,8–10,4 (7,9) 4,4–10,5 (7,5)	6,1–13,2 (9,4) 6,9–16,2 (10,1)	60 92
4, 4+	3–35 (11,7) 2–35 (10,2)	16–78 (44,8) 22–76 (47,6)	1,6–9,5 (4,3) 1,2–7,5 (4,0)	5,9–20,1 (11,2) 6,9–16,7 (11,5)	4,0–9,0 (5,9) 2,5–8,8 (5,7)	6,0–12,0 (8,8) 5,7–13,2 (8,6)	116 110
5, 5+	4–59 (20,2) 6–65 (18,2)	10–102 (52,4) 24–125 (59,9)	2,0–10,3 (4,8) 1,7–12,6 (4,8)	2,4–15,0 (10,4) 5,5–18,3 (11,8)	3,1–7,8 (4,9) 3,0–9,9 (5,1)	3,1–11,1 (7,2) 1,8–9,5 (7,4)	170 105
6, 6+	4–60 (23,4) 7–95 (31,6)	7–100 (56,9) 24–120 (69,1)	1,2–10,3 (4,6) 1,8–11,6 (5,8)	1,9–15,2 (9,7) 4,4–16,6 (11,0)	2,4–6,9 (4,4) 2,5–6,3 (4,6)	2,4–9,0 (6,4) 3,8–9,5 (6,6)	280 127
7, 7+	6–86 (24,8) 10–90 (33,6)	12–118,0 (65,7) 4–167 (68,9)	1,4–13,0 (4,8) 2,2–10,9 (5,5)	2,8–15,2 (10,0) 0,7–18,8 (9,9)	2,2–6,6 (4,2) 2,2–6,4 (4,2)	2,6–8,3 (5,9) 1,3–9,2 (5,7)	361 206
8, 8+	8–90 (30,3) 5–140 (48,8)	10–130 (56,0) 6–278 (80,6)	1,1–9,5 (4,8) 0,7–19,2 (6,8)	1,6–14,9 (8,1) 1,1–15,8 (9,7)	1,7–5,4 (3,9) 1,3–8,2 (4,1)	2,0–7,5 (4,9) 1,5–7,2 (5,1)	117 129
9, 9+	12–65 (33,8) 23–140 (66,6)	32–122 (73,0) 6–175 (63,3)	1,9–7,6 (4,8) 3,4–18,2 (8,3)	5,0–13,8 (8,9) 1,6–12,4 (7,9)	2,1–5,2 (3,7) 3,0–6,7 (4,4)	3,6–6,3 (5,1) 1,4–6,6 (4,3)	59 52
10, 10+	17–90 (45,1) 16–183 (76,4)	28–96 (65,9) 48–150 (85,6)	2,1–8,1 (5,3) 2,5–17,5 (7,6)	3,8–12,4 (8,1) 6,9–14,7 (9,3)	2,4–4,7 (3,7) 2,4–5,7 (3,7)	2,8–4,9 (4,2) 3,8–6,0 (4,8)	27 41

жира уменьшается с увеличением длины, то индекс печени максимален у рыб, составляющих основную часть промысловых уловов минтая.

С началом трофоплазматического роста ооцитов у самок и с образованием сперматоцитов у самцов (Сергеева и др., 2011) завершается период неполовозрелых рыб, который у восточнокамчатского минтая может длиться до 7–8 лет. Известно, что процессы первичного роста половых клеток не связаны со значительными затратами пластических и энергетических веществ. Обменные процессы направлены на обеспечение оптимальных условий для линейного и весового роста. Генеративный обмен на этом этапе онтогенеза существует в форме пластического обмена, практически не влияет на процессы соматического роста и осуществление других функций организма (Шатуновский, 1980а).

Гонадосоматический индекс у неполовозрелых рыб в течение всего года изменяется несущественно и находится на уровне 0,1–0,6% у самцов и 0,1–0,9% — у самок. Наименьшие показатели массы печени, ГПСИ и относительной массы жира наблюдаются в марте–мае и составляют у рыб на пятом году жизни в среднем 12,6 г, 4,8% и 6,3 соответственно у самцов, 15,7 г, 5,3% и 7,1 — у самок. В сентябре ГПСИ возрастает до 10,6 у самцов и 14,5% у самок, а относительное количество жира — до 9,9 и 11,1. Впоследствии показатели жиронакопления снижаются (рис. 2). Такая динамика характерна для молоди минтая разного возраста. Сезонные изменения индекса печени и от-

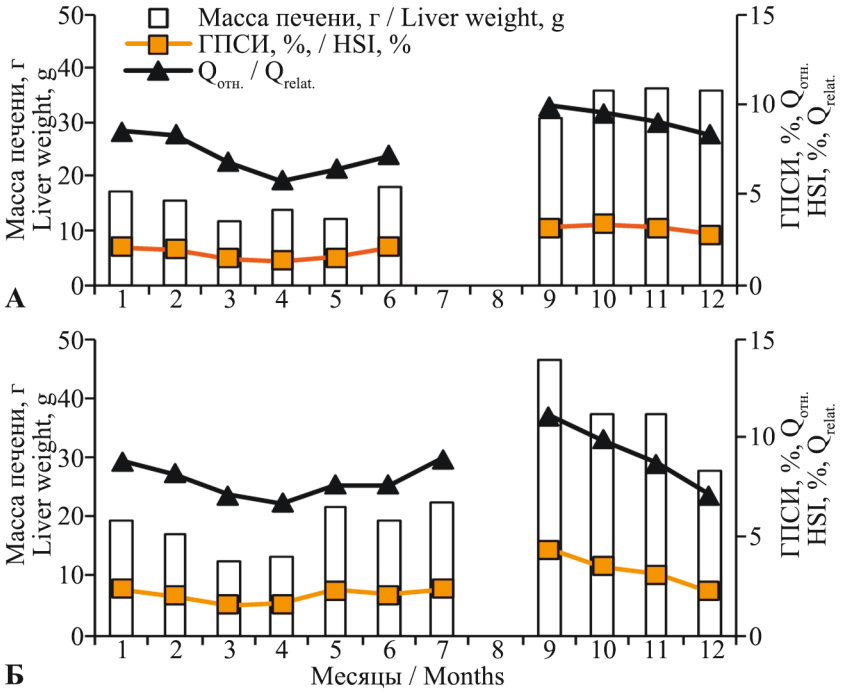

Рис. 2. Сезонные изменения массы печени, гепатосоматического индекса и относительного количества депозитного жира у неполовозрелого минтая (возраст 4, 4+). А — самцы, Б — самки
Fig. 2. The seasonal changes of the liver weight, hepatosomatic index and relative amount of deposited fat in immature walleye pollock (the age 4, 4+). A – males, Б – females

Таблица 3. Значения коэффициентов степенной зависимости массы печени и относительного содержания депозитного жира от длины самцов и самок минтая разных стадий зрелости гонад
Table 3. The coefficients of the power correlation between the body length of males or females and liver weight and relative weight of deposited fat by gonad maturity stages

Стадия зрелости Maturity stage	Длина рыб – масса печени Fish length – liver weight			Длина рыб – относительная масса депозитного жира Fish length – relative weight of deposited fat			Кол-во рыб Fish number
	A	b	R^2	A	b	R^2	
Самцы / Males							
II*	10×10^{-4}	4,067	0,969	291,4	-0,96	0,877	246
III	16×10^{-4}	2,704	0,292	3325,3	1,648	0,381	685
IV	2×10^{-4}	3,196	0,352	1088,7	1,402	0,295	1021
V	1×10^{-4}	3,248	0,398	823,7	1,376	0,322	659
VI	2×10^{-4}	3,133	0,224	1058,7	1,433	0,195	242
VI–II	9×10^{-4}	2,672	0,263	2591,4	1,664	0,356	549
Самки / Females							
II*	1×10^{-5}	4,103	0,957	276,1	0,940	0,828	211
III	60×10^{-5}	2,994	0,429	1997,5	1,503	0,431	504
IV	4×10^{-5}	3,611	0,502	562,7	1,221	0,303	1125
V	1×10^{-5}	3,884	0,517	271,0	1,061	0,243	822
VI	2×10^{-5}	3,755	0,388	326,8	1,123	0,184	46
VI–II	6×10^{-5}	3,436	0,343	651,6	1,282	0,225	388

*Ноябрь / November

носительной массы депозитного жира в печени, несомненно, связаны с интенсивностью питания. Так, в октябре–апреле средний балл наполнения желудков составлял 0,7, а в мае–сентябре — 2,2. Снижение интенсивности питания молоди минтая в осенне-зимний период связывают с ухудшением кормовой базы (Шунтов и др., 1993).

В период достижения половой зрелости наблюдаются резкие перестройки в характере обмена веществ. В систему общего обмена включается генеративный, и обеспечиваются оптимальные метаболические условия для роста и развития гамет. Половые клетки — специфические, как по биологическому назначению, так и в отношении протекающих в них процессов. В яйцеклетках начинается отложение питательных веществ, а в семенниках происходит развитие и рост сперматид (Сергеева и др., 2011). Гонады рыб быстро увеличиваются в размерах и массе. Генеративный обмен требует расхода значительной части накопленных ресурсов, тормозит процессы соматического роста.

Сезонные и возрастные изменения жировых резервов организма носят циклический характер и связаны с интенсивностью питания, а также с особенностями расходования жировых резервов, необходимых для развития половых желез. Наиболее высокой интенсивность питания минтая бывает в период посленерестового нагула, который длится с мая по октябрь. У восточнокамчатского минтая средний балл наполнения желудков в этот период составлял, как и у молоди, 2,2. Осенью, когда начинается очередной этап развития половых желез, интенсивность питания снижается до 0,6 балла, что вызвано сезонным ухудшением кормовой базы. В марте–апреле средний балл наполнения желудков восточнокамчатского минтая еще более падает. Как считает В.П. Шунтов с соавторами (1993), осенью сохраняется «поддерживающий» режим, а полное прекращение питания у минтая наблюдается в очень короткий период во время брачных игр и нереста.

С интенсивностью питания хорошо согласуются изменения морфофизиологических показателей половозрелого минтая. В качестве примера использованы индексы печени и гонад и относительная масса депозитного жира у рыб восьмого года жизни (рис. 3). Наименьшие значения гепатосоматического индекса (5,2% у самцов и 6,9–7,2% — у самок) и относительной массы жира в печени (4,3 и 4,4–4,5 соответственно) наблюдаются в период нереста, в

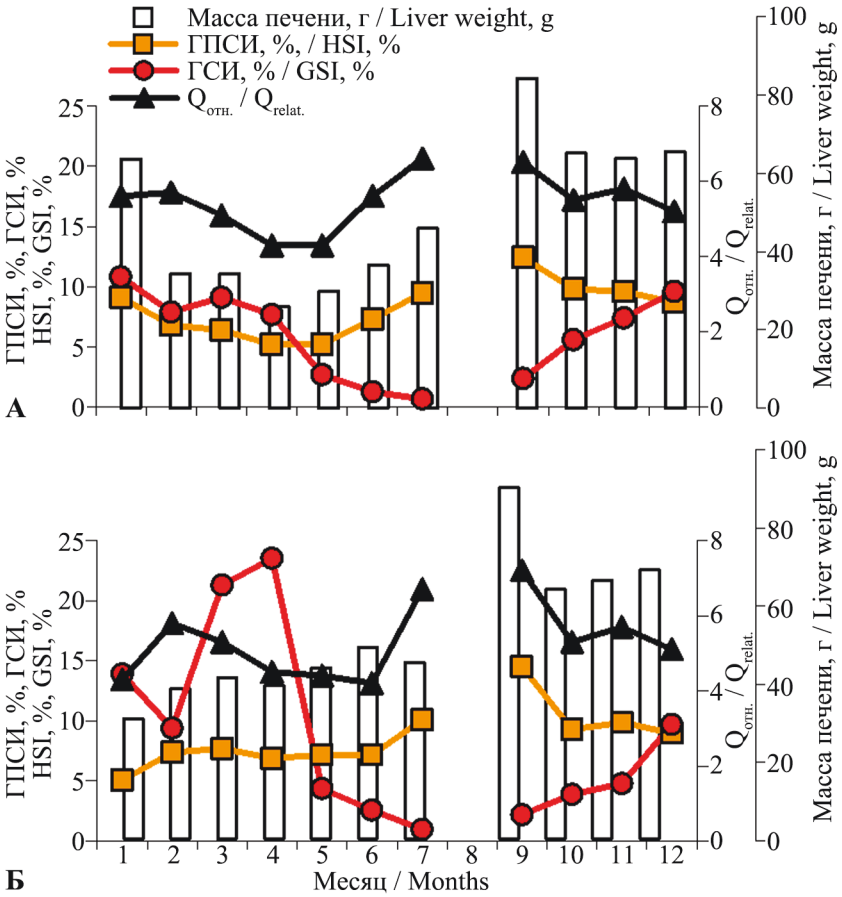

Рис. 3. Сезонные изменения массы печени, гепатосоматического и гонадосоматического индексов и относительного количества депозитного жира у половозрелого минтая (возраст 7, 7+). А — самцы, Б — самки
Fig. 3. The seasonal changes of the liver weight, hepatosomatic and gonadosomatic indices and relative amount of deposited fat in mature walleye pollock (the age 7, 7+). A – males, Б – females

апреле и мае. В период нагула, когда происходит посленерестовая регенерация ткани половых желез и индексы гонад имеют минимальные значения, масса печени увеличивается в 1,5–2 раза, относительная масса печени и масса жира также возрастают до максимальных значений. В осенне-зимний период, когда в гонадах активизируются процессы генеративного роста и развития половых клеток, индексы печени снижаются. В такой же последовательности изменяется коэффициент упитанности по Кларк. В апреле–мае он составляет 0,66 и 0,61 соответственно у самцов и самок, к июлю возрастает до 0,70 и 0,69 соответственно. Но до конца года остается на этом уровне, что можно связать с активным ростом рыб.

В целом, при наступлении половой зрелости и в течение годичного полового цикла у восточнокамчатского минтая происходят следующие изменения морфофизиологических характеристик. Максимальные значения ГПСИ отмечаются у особей с гонадами III стадии зрелости. По мере развития гамет средние его показатели, а также относительной массы депозитного жира, закономерно меняются в зависимости с изменениями гонадосоматического индекса. Наименьшие значения ГПСИ и $Q_{отн.}$ (5,2% и 4,2) свойственны нерестовым самцам и завершившим икрометание самкам (6,3% и 4,1 соответственно) (рис. 4). После икрометания у самок наблюдается значительное повышение показателей ГПСИ до 8,4% и относительного количества депозитного жира до 5,0. У самцов, в отличие от самок, увеличение ГПСИ отмечается уже на стадии VI. По всей вероятности, некоторое запаздывание накопления относительной массы печени у самок по отношению к самцам обусловлено особенностями возможности потребления пищи. У самок, находящихся в нерестовом состоянии, гонадосоматический индекс достигает максимальных значений, иногда доходит до 50% и более, гонады занимают практически всю полость тела. Высокие показатели ГСИ характерны для разных

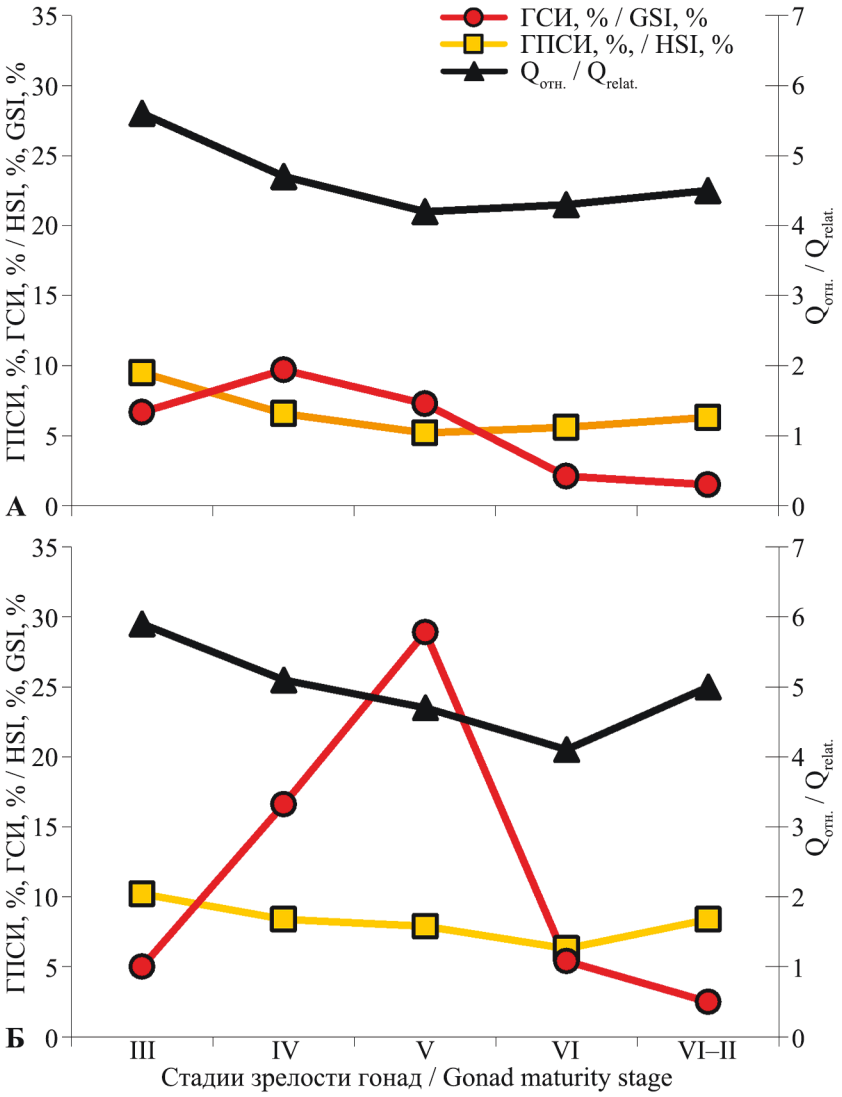

Рис. 4. Изменение гепатосоматического и гонадосоматического индексов и относительного количества депозитного жира самцов (А) и самок (Б) минтая длиной 44–54 см разных стадий зрелости
Fig. 4. The changes of the hepatosomatic and gonadosomatic indices and relative amount of deposited fat in males (A) and females (Б) of walleye pollock with the body length 44–54 cm at different stages of maturity

фаз периода икрометания, который длится около месяца (Hinckley, 1990). Поэтому около 70% нерестующих самок восточнокамчатского минтая не питались. Интенсивность питания самок возрастает, в среднем, до 1,3 балла только после завершения икрометания. Находящиеся в состоянии нереста самцы, имея менее значимую массу семенников и гонадосоматический индекс, раньше начинают интенсивно потреблять пищу. Средний балл наполнения их желудков в это время 1,0.

Как показали исследования биохимического состава, минимальные значения липидов в яичниках североохотоморского минтая отмечаются у незрелых и отнерестившихся, максимальные показатели — в железах III–IV и IV стадий зрелости. У самцов значительное увеличение липидов в половых железах отмечается уже на III стадии и снижается до показателя неполовозрелых сразу после завершения нереста. Максимальное содержание депозитного жира — у рыб с гонадами этих стадий зрелости, а минимальные характерны для отнерестившихся особей (Горбатенко, Лаженцев, 2016). Очевидно, что часть депозитного жира трансформируется в гонады, от этого зависит успешность нереста и оплодотворения икры. Авторы предполагают, что процесс жиронакопления в печени продолжается 1–2 месяца, в зависимости от интенсивности питания.

Также на основании наблюдений за изменением физиологических показателей в процессе созревания гонад, нереста и посленерестовой регенерации можно заключить, что энергетические траты самок и самцов различны. Средний ГПСИ самцов за весь годичный цикл созревания у рыб указанной размерной группы равен 6,5%, у самок — 8,2%. Показатели относительного количества жира составили 4,6 и 4,9 соответственно. Средний ГПСИ рыб от III стадии до минимальных показателей уменьшился на 45% у самцов и на 38% у самок. Относительное содержание депозитного жира снижается на 25% у самцов и 31% у самок. Это объясняется неодинаковой тратой энергии рыб разного пола. Если потери индекса печени самцов превышают таковые самок, то расходование «мышечных» резервов, наоборот, больше у самок. Об этом свидетельствует изменение коэффициента упитанности по Кларк: у самцов его значения уменьшаются с 0,70 до 0,67, у самок — с 0,70 до 0,59 (4 и 31% соответственно). На большее снижение массы мышечной ткани у самок североохотоморского минтая по сравнению с самцами, а также содержания в ней белковых компонентов при созревании гонад и в период нереста указывали Л.С. Абрамова и П.А. Балыкин (1997).

Таким образом, у минтая происходят циклические изменения физиологического состояния, связанные с интенсивностью питания и уровнем метаболических процессов, связанных с определенными фазами репродуктивного цикла.

У минтая период половозрелого статуса занимает значительную часть жизненного цикла. Каждый последующий нерест протекает при ином физиологическом состоянии, происходят необратимые возрастные изменения. Абсолютная масса печени возрастает, однако ее относительная масса колеблется не столь значительно и достигает наибольшего уровня в средневозрастных когортах. С возрастом существенно уменьшается относительная масса депозитного жира (рис. 5, табл. 2). Амплитуда сезонных колебаний ГПСИ значительна как у молодых, так и у рыб среднего и более старшего возраста, а колебания относительной массы депозитного жира постепенно затухают.

Треска

Популяционная структура трески в настоящее время окончательно не выяснена. Последние представления свидетельствуют, что к выделенной «центральной группировке» трески относят популяции, обитающие в Охотском, Беринговом морях, в зал. Аляска и в тихоокеанских водах Камчатки и Курил (Строганов, Орлов, 2014). Их принято рассматривать как отдельные единицы запаса, ареал которых соответствует современному рыбопромысловому районированию.

В Петропавловско-Командорской подзоне треска распределяется неравномерно. Основные концентрации обнаруживаются у Юго-Восточной Камчатки, в Авачинском и Кроноцком заливах. Для трески характерны сезонные батиметрические миграции. Концентрации преднерестовой трески отмечаются на глубинах 130–370 м. Здесь же в конце февраля – марте происходит нерест (Токранов, Винников, 1991). После нереста одни особи трески, не совершая протяженных миграций, перемещаются на мелководье, а другие — смещаются в северном направлении, в Камчатский и Карагинский заливы. В сентябре начинается обратная миграция в места зимнего обитания на внешний край шельфа и верхний отдел склона (Савин, 2014).

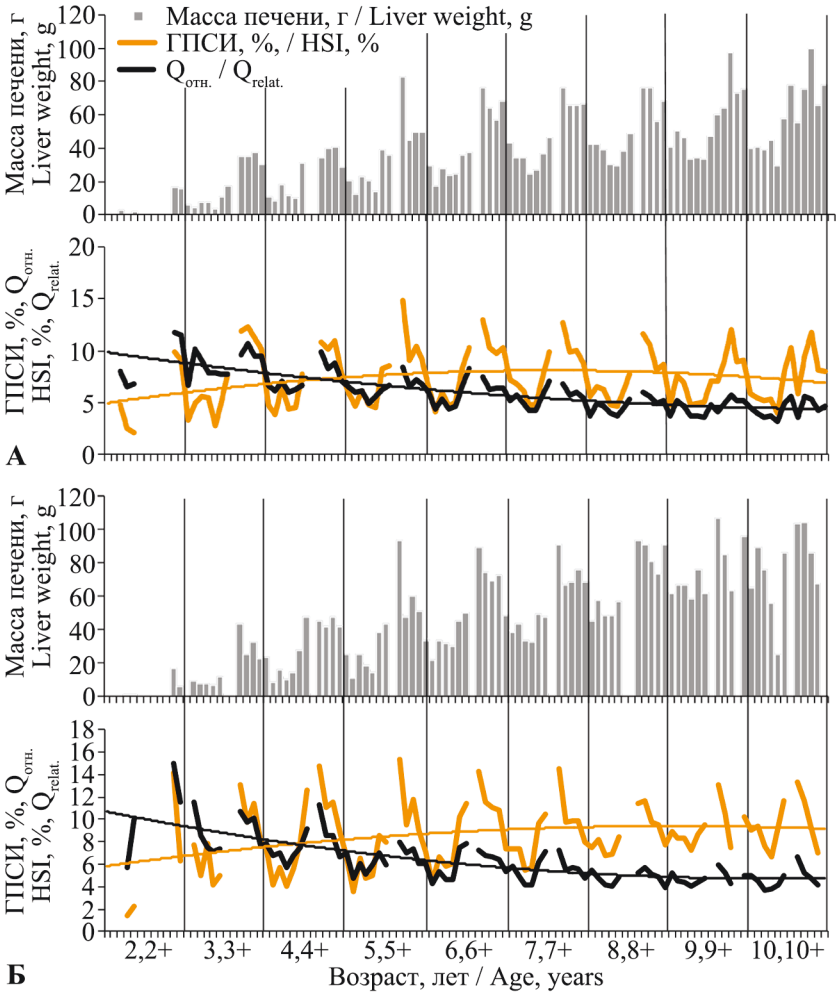

Рис. 5. Циклические изменения массы печени, гепатосоматического индекса и относительной массы депозитного жира самцов (А) и самок (Б) минтая в возрасте 2–10 лет
Fig. 5. The cyclic changes of the liver weight, hepatosomatic index and relative amount of deposited fat in 2–10-year old males (A) and females (Б) of walleye pollock

Треска — факультативный хищник с элементами каннибализма и высокой степенью пищевой пластичности. У трески наблюдаются два пика сезонной активности питания: в апреле — после нереста, затем интенсивность снижается и становится минимальной в июле. Второй пик отмечается в ноябре (Токранов, 1986).

У трески выражены возрастные изменения состава пищи (Токранов, 1986; Чучукало, Напазаков, 2014). Молодь восточнокамчатской трески питается преимущественно мизидами, бокоплавами, креветками. У особей длиной 40–50 см в пище уменьшается доля креветок и мизид и возрастает потребление крабов и рыб. Главными объектами питания половозрелой трески служат различные рыбы, в основном минтай (составляющий более половины массы пищи), песчанка, представители коттид, стихеевых (Токранов, 1986).

Окраска печени трески связывается с содержанием в ней жира: печень с высоким содержанием имеет желтый или светло-кремовый цвет. С уменьшением содержания жира появляются красно-коричневые тона (Кизеветтер, 1971).

Содержание жира в печени трески изменяется от 10,7 до 67,0%. Среднее содержание жира у трески Авачинского залива возрастает в течение периода нагула от 18% в мае до 36% в сентябре (Кривец, 1954). В печени трески из Охотского и Берингова морей максимальное содержание жира отмечено в сентябре, а наиболее высокое содержание в печени витамина А — в июле (Долбиш, 1954). Известно, что печень трески, как и минтая, служит сырьем для получения витамина А.

Масса печени у трески может достигать больших величин. Так, наибольшая масса печени — 1350 г — отмечена в феврале у 10-летней самки длиной 95 см. В октябре масса печени у 12-летнего самца длиной 102 см достигала 1036 г. Изменения массы печени у трески с увеличением длины значительны. У рыб длиной 40 см средняя масса печени в октябре составляет 19 и 21 г соответственно у самцов и самок, у особей длиной 60 см увеличивается до 110 и 117 г, а при длине 90 см масса печени возрастает до 614 и 663 г. Возрастание массы печени рыб разной длины соответствует степенной зависимости, показатели степени

которых незначительно отличаются у рыб разного пола (рис. 6).

Относительная масса печени также возрастает с увеличением длины рыб и снижается только у рыб длиной более 90 см. Однако из-за значительного разброса индивидуальных показателей связь слабая.

Индивидуальная масса печени у трески разного возраста может изменяться во много раз. Так, у 5–7-летних рыб крайние ее значения могут составлять 10 и более крат. Показатель ГПСИ более инертный, по сравнению с массой печени, в марте и октябре обычны его 4–8-кратные колебания (табл. 4). Как и у минтая разных возрастных групп, у трески показатели массы печени и ГПСИ самок превышают таковые самцов.

Учитывая эти особенности, сезонные изменения массы печени и индексов печени и гонад анализировались у неполовозрелых рыб длиной 40–50 см и на 4-м году жизни и у половозрелых — длиной 60–75 см, в возрасте 6–7 полных лет.

Анализируя динамику показателей печени неполовозрелой трески в течение года, замечено, что масса печени и ГПСИ уменьшаются от февраля к апрелю–маю, затем до августа эти показатели возрастают (рис. 7). Снижение массы печени и ГПСИ в сентябре и меньшие их значения в последующие 2–3 месяца по сравнению с июлем–августом пока

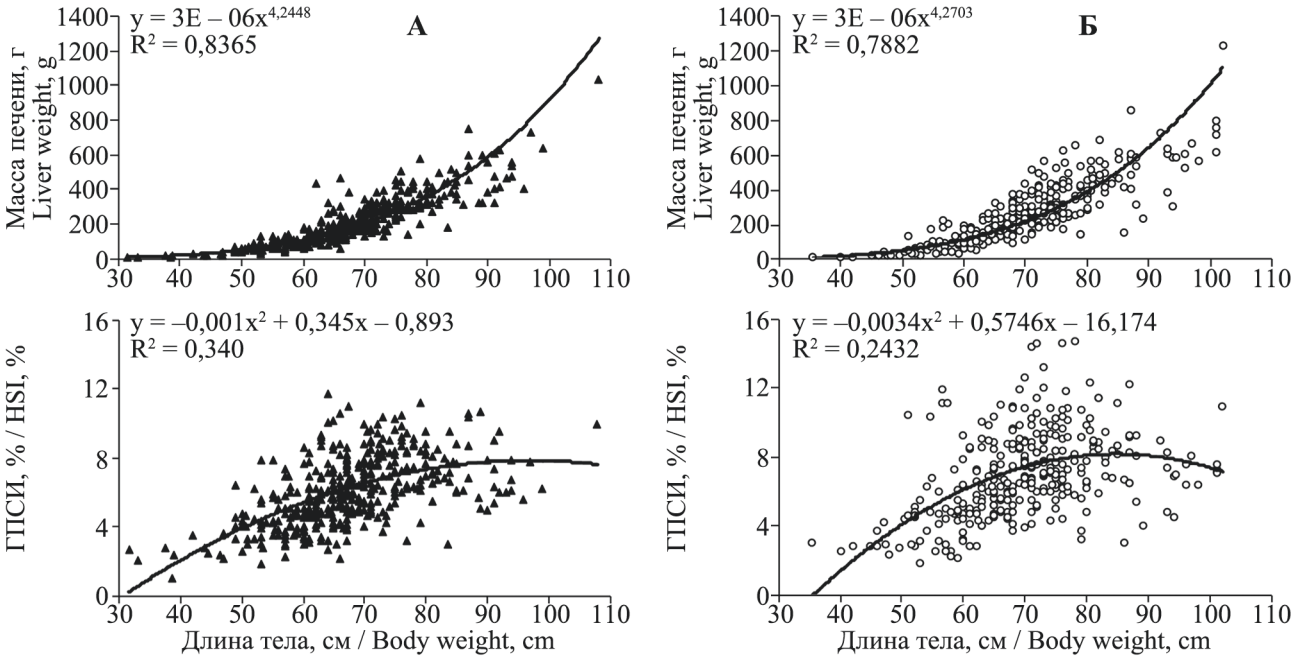

Рис. 6. Масса печени и гепатосоматический индекс самцов (А) и самок (Б) трески в октябре 2008–2018 гг.
Fig. 6. The liver weight and hepatosomatic index in males (A) and females (Б) of Pacific cod in October for 2008–2018

Таблица 4. Масса печени и ГПСИ трески разного возраста в марте и октябре (мин.–макс. (среднее)). Верхняя строка — самцы, нижняя — самки
Table 4. The liver weight and HSI of Pacific cod by different ages in March and October (min–max (average)). The upper line – males, the lower line – females

Возраст Age	Масса печени, г / Liver weight, g		ГПСИ, % / HSI, %		Кол-во рыб Fish number
	Март / March	Октябрь / October	Март / March	Октябрь / October	
2, 2+	5–40 (17,7) 4–35 (13,8)	–	2,0–8,0 (4,1) 2,0–5,5 (3,6)	–	22 24
3, 3+	10–100 (36,6) 10–100 (36,0)	–	2,0–16,7 (4,8) 1,9–14,8 (5,1)	–	53 40
4, 4+	10–169 (50,6) 14–150 (47,1)	–	1,1–15,4 (4,6) 1,2–14,3 (4,7)	–	72 60
5, 5+	10–240 (80,0) 20–253 (92,1)	25–132 (64,7) –	1,3–8,8 (4,4) 1,6–9,9 (5,2)	1,8–7,8 (4,3) –	120 54
6, 6+	20–300 (110,2) 20–560 (181,6)	47–430 (118,8) 38–330 (121,8)	1,4–10,9 (5,3) 1,7–13,5 (6,6)	2,8–18,0 (5,4) 2,2–10,3 (5,4)	214 107
7, 7+	40–475 (150,6) 80–705 (277,1)	59–504 (205,1) 98–572 (262,3)	1,7–12,9 (4,9) 2,7–11,7 (7,5)	2,1–16,0 (6,5) 3,7–14,4 (7,6)	193 133
8, 8+	80–370 (218,4) 140–600 (302,5)	108–517 (306,5) 141–632 (343,2)	2,3–10,0 (5,6) 2,8–12,2 (7,2)	3,2–10,2 (7,5) 3,2–14,6 (7,7)	66 78
9, 9+	160–500 (292,8) 220–840 (487,3)	196–574 (361,8) 160–662 (397,4)	3,6–9,9 (6,2) 4,3–12,1 (8,4)	4,2–11,2 (7,4) 3,1–14,6 (7,7)	28 32
10, 10+	162–430 (316,4) 160–620 (434,3)	274–747 (467,9) 241–1230 (544,7)	4,6–8,0 (6,0) 3,3–12,1 (7,9)	5,1–10,7 (7,6) 4,0–11,4 (7,7)	22 19

не объяснимы. Такое же явление прослеживается при анализе массы печени и ГПСИ у неполовозрелых рыб других возрастных групп (табл. 5).

Едва ли снижение активности питания трески в июле (Токранов, 1986) является единственной тому причиной. В сентябре треска начинает мигрировать на внешний край шельфа (Савин, 2014), что связано со значительными энергетическими тратами особей. Снижение массы печени и ее индекса в это время отчасти можно объяснить и активным сезонным ростом массы тела.

У половозрелых особей характер изменения массы печени и ГПСИ имеет сходные с неполовозрелыми рыбами черты: уменьшение показателей в зимне-весенний период и их возрастание — в нагульный (рис. 8). После нереста треска откармливается, и индекс печени увеличивается до максимальных значений к августу–сентябрю. Затем отмечается уменьшение ГПСИ, которое связывают с активным созреванием половых желез.

М.И. Шатуновский (1980а) считает, что у тресковых рыб, обитающих в Балтийском море (сайды, пикши и трески), характерно быстрое восстановление исходного уровня жировых резервов. Уже через 1–2 месяца после нереста запасы жира в организме восстанавливаются до уровня максимума прошлого года, причем пиковое значение содержания жира в печени достигается раньше,

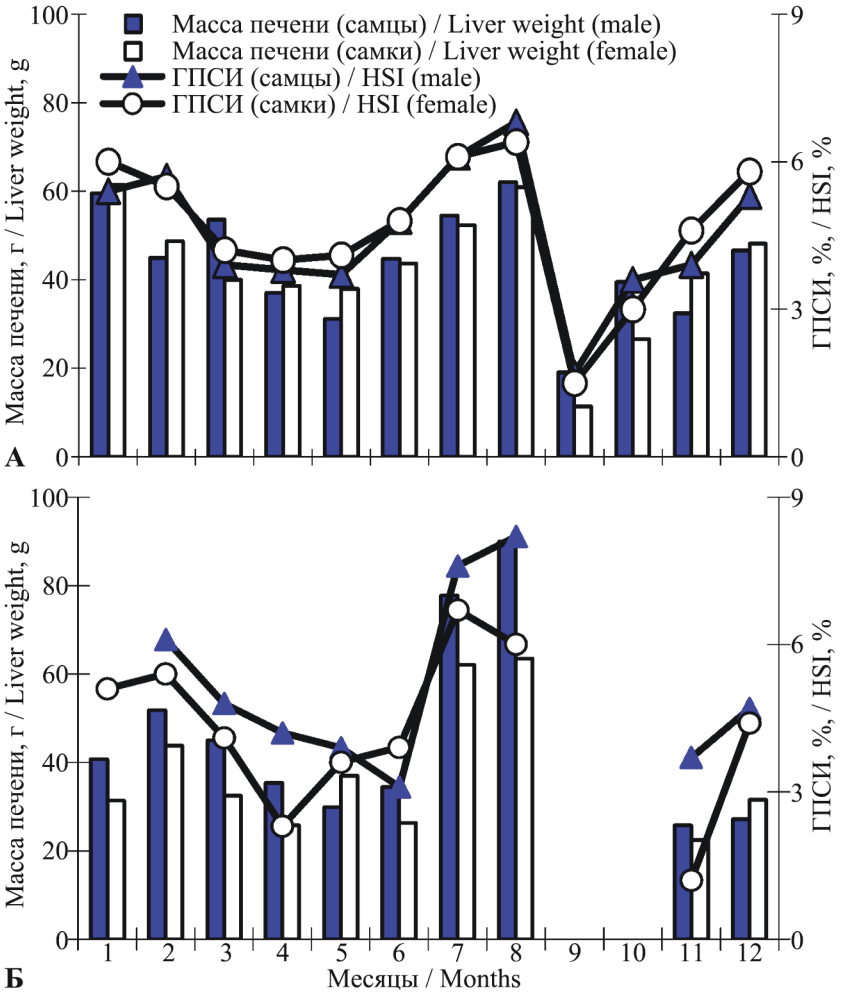

Рис. 7. Сезонные изменения массы печени и гепатосоматического индекса у неполовозрелой трески длиной 40–50 см (А) и на четвертом году жизни (Б)
Fig. 7. The seasonal changes of the liver weight and hepatosomatic index in immature Pacific cod with the body length 40–50 cm (A) and at the 4th year of life (Б)

Таблица 5. Масса печени (г) и ГПСИ (%) (выделено жирным) неполовозрелой трески разного возраста
Table 5. The liver weight (g) and HSI (%) (marked in bold) of immature Pacific cod by different ages

Возраст Age	Месяцы / Months											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
2, 2+	11,6	31,2	14,3	8,2	10,8	27,0	28,4	46,1	–	–	11,6	10,8
	–	**5,6**	**3,8**	**2,9**	**3,3**	**3,4**	**4,8**	**5,7**	–	–	**3,0**	**2,6**
3, 3+	36,1	47,8	38,8	30,6	33,5	30,4	70,0	76,8	–	–	24,1	29,4
	5,1	**5,8**	**4,5**	**3,3**	**3,8**	**3,5**	**7,2**	**7,1**	–	–	**2,5**	**4,6**
4, 4+	38,6	40,9	39,8	34,9	24,7	–	–	–	–	–	53,7	42,5
	4,5	**5,2**	**4,0**	**3,7**	**4,1**	–	–	–	–	–	**4,7**	**6,1**
5, 5+	77,4	80,0	70,9	68,9	93,1	113,0	57,2	49,9	–	56,7	69,9	91,5
	6,3	**5,6**	**4,6**	**4,4**	**5,3**	**6,0**	**6,0**	**4,0**	–	**4,2**	**5,4**	**7,1**

чем максимальное содержание белка в мышцах. У тихоокеанской трески восстановление высокого уровня индекса печени и, следовательно, содержания в ней жира достигается за более продолжительное время, около 4 месяцев.

Физиологическое состояние половозрелых рыб определяют особенности генеративного обмена. М.И. Шатуновский (1980а) полагает, что между процессами соматического роста, накопления энергетических резервов и генеративным обменом существуют обратные связи.

Выше было показано, что масса печени трески зависит от размеров рыб. Значительны ее изменения и у одноразмерных рыб разных стадий зрелости. В таблице 6 приводятся значения коэффициентов степенных зависимостей, рассчитанных для разных моментов их полового цикла. Так, у трески длиной 60 см при созревании гонад от III до VI стадии зрелости масса печени снижается со 126 до 57 г у самцов и со 149 до 69 г у самок. У особей с гонадами на стадии посленерестового восстановления масса печени возрастает до 88 г у первых и 134 г у вторых.

У тихоокеанской трески разного пола несколько различается динамика индекса печени, связанная с изменением гонадосоматического индекса (рис. 9). Максимальные показатели ГПСИ характерны для самцов и самок III стадии зрелости. У самцов ГПСИ начинает снижаться при максимальных значениях относительной массы гонад. У самок — другая особенность: индекс печени снижается при возрастании относительной массы яичников до момента икрометания. Потери индекса массы печени составляют у самцов 33%, у самок — 38%. О расходовании энергетического резерва мышц свидетельствует заметное снижение коэффициента упитан-

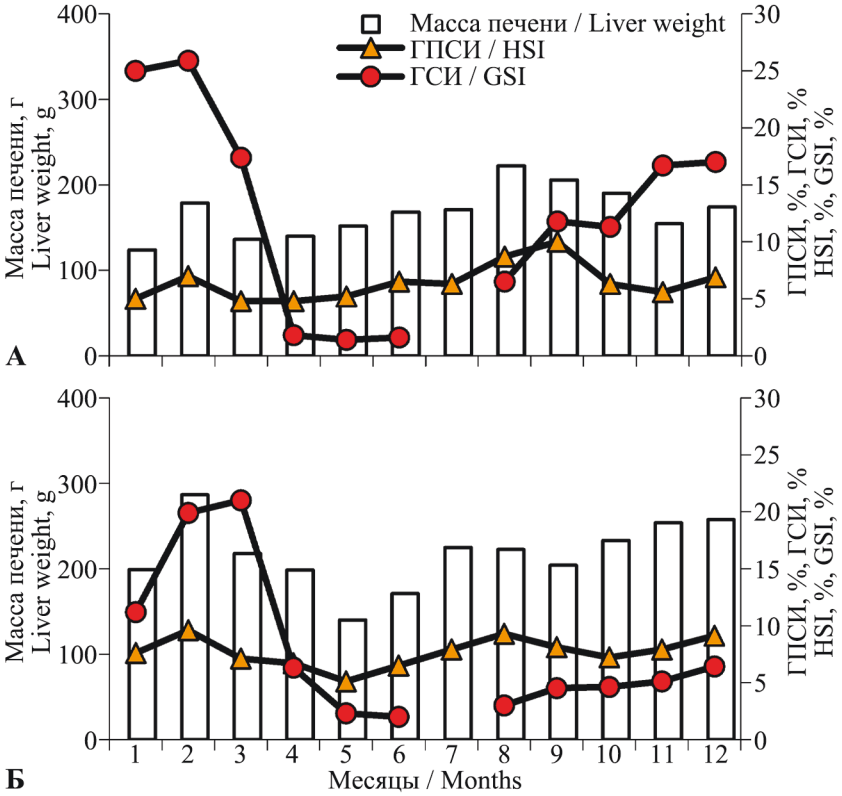

Рис. 8. Изменение массы печени, гепатосоматического и гонадосоматического индексов у половозрелой трески длиной 60–75 см в течение года. А — самцы, Б — самки
Fig. 8. The changes of the liver weight, hepatosomatic and gonadosomatic indices in mature Pacific cod with the body length 60–75 cm during the year. A – males, Б – females

Таблица 6. Значения коэффициентов степенной зависимости массы печени от длины самцов и самок трески разных стадий зрелости гонад
Table 6. The coefficients of the power correlation between the liver weight and the body length of males and females of Pacific cod by maturity stages

Стадия зрелости Maturity stage	Самцы / Males				Самки / Females			
	A	b	R^2	Кол-во рыб / Fish number	A	b	R^2	Кол-во рыб / Fish number
II[1]	$7*10^{-7}$	4,581	0,869	78	$4*10^{-7}$	4,735	0,723	101
III	$8*10^{-5}$	3,486	0,862	520	$3*10^{-5}$	3,766	0,876	507
IV	$3*10^{-4}$	3,104	0,513	309	$6*10^{-5}$	3,600	0,752	248
V	$3*10^{-5}$	3,663	0,597	219	$57*10^{-4}$	2,497	0,123	65
VI	$2*10^{-5}$	3,632	0,507	119	$1*10^{-7}$	4,971	0,574	21
VI–II	$1*10^{-4}$	3,344	0,419	218	$2*10^{-5}$	3,839	0,835	45

[1] Октябрь / October

ности у трески с гонадами IV стадии зрелости. М.И. Шатуновский (1980а) считает, что уменьшение ГПСИ у самок балтийской трески, когда завершается накопление желтка в ооцитах, вызвано возрастанием метаболической активности веществ печени, требующихся для дальнейшего развития гонад. По мере созревания гонад значительно меняется фракционный состав печени и половых желез. Содержание многих составляющих ингредиентов в печени снижается, одновременно возрастая в гонадах. С началом нагульного периода, когда в гонадах происходят процессы регенерации, увеличиваются относительная масса печени и содержание в ней жира, одновременно снижается содержание влаги и белка. Таким образом, жир печени самок и самцов используется, вероятно, не только как источник энергии, но и трансформируется в жиры яичников и семенников.

Подобную динамику этих показателей у балтийской трески приводят Л.П. Миндер и Р.А. Миндер (1967). Индекс печени и содержание в ней жира изменяются по мере созревания гонад. Максимальные значения отмечены у рыб, имеющих гонады III стадии зрелости. Затем содержание жира уменьшается и становится минимальным у отнерестившихся особей. Эти показатели возрастают у рыб с гонадами в процессе посленерестового восстановления. Сезонные изменения содержания витамина А в печени носят обратный характер: наибольшие показатели отмечаются у посленерестовых рыб, наименьшие — у особей с созревающими гонадами (Пожогина, 1948).

Навага

Навага в Петропавловско-Командорской подзоне распространена на всем протяжении шельфа. Наиболее часто встречается в уловах при ведении специализированного промысла минтая в южной части Авачинского залива и у берегов Юго-Восточной Камчатки (неопубликованные данные О.В. Новиковой). В 2014–2018 гг. в среднем добывалось около 40 т наваги. Судя по величине промышленных уловов, навага в упомянутой подзоне не обладает значимым запасом, однако этот вид присутствует и в уловах рыбаков-любителей в Авачинском заливе и озерах Нерпичье и Калыгирь. Популяционный статус наваги в подзоне не определен, но считается, что этот вид образует множество локальных популяций (Антонов, 2011).

Зимой навага подходит к берегам на малые глубины, где проходит нерест. Нерест может проходить в лагунах и бухтах как по открытой воде, так и когда она покрыта шугой. Период нереста непродолжительный: около 20 дней. Икрометание проходит при отрицательной температуре воды (–1,7…–1,8 °С). После нереста навага откармливается также вблизи берегов, в лиманах, бухтах, мелководных заливах. Для нагула навага предпочитает прогретые районы с глубинами не более 50 м (Сафронов, 1986; Трофимов, 2008). Осенью скопления перемещаются из прибрежной зоны на глубину (Балыкин, 2006; Антонов, 2011).

Молодь наваги питается в основном планктонными формами копепод и гипериид (Семененко, 1970). А.М. Орлов с соавт. (2011) по типу питания

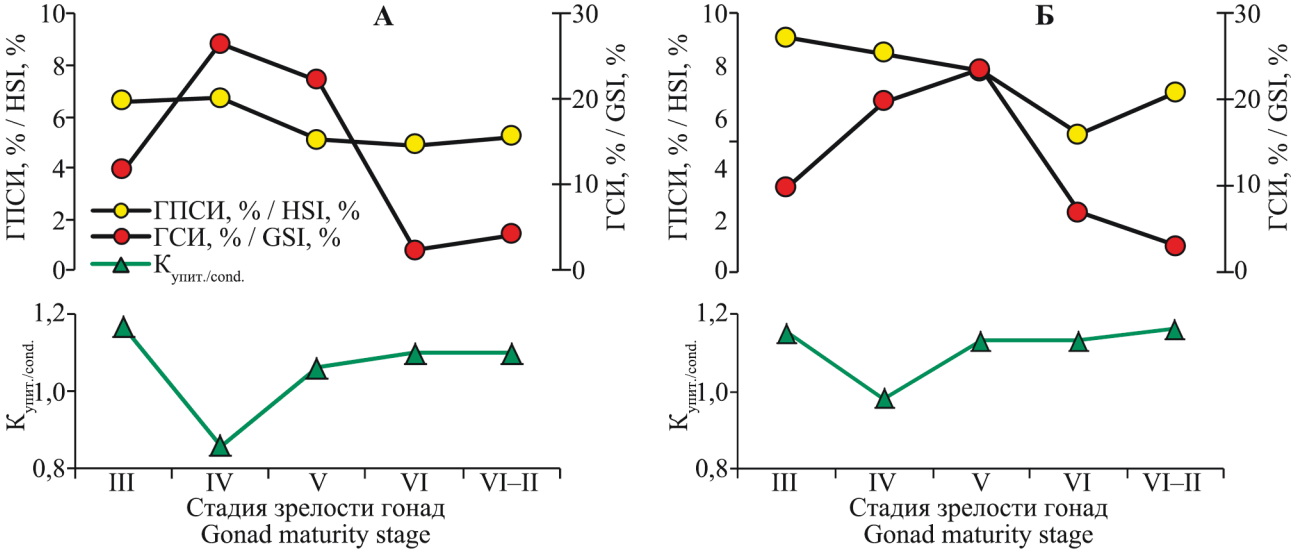

Рис. 9. Изменение гепатосоматического, гонадосоматического индексов и коэффициента упитанности у половозрелой трески длиной 60–75 см разных стадий зрелости. А — самцы, Б — самки
Fig. 9. The changes of the hepatosomatic and gonadosomatic indices and condition factor in mature Pacific cod with the body length 60–75 cm at different stages of maturity. А – males, Б – females

относят взрослую навагу, обитающую с океанской стороны Северных Курил и Юго-Восточной Камчатки, к типичным бентофагам-ракоедам. В декабре основу пищи наваги длиной более 30 см составляли эвфаузииды (30,4%), бокоплавы (20,8%), десятиногие раки (13,5%) и черви (12,6%). Летом интенсивность питания наваги заметно возрастает, а в октябре–ноябре — снижается (Токранов, Толстяк, 1990; Трофимов, 2008).

Тихоокеанская навага отличается от минтая и трески более высоким содержанием жира, белка и зольных веществ в мясе. Печень наваги содержит большее количество влаги и меньшее — жира, по сравнению с печенью минтая и трески. Содержание жира в печени в июле изменяется от 7,2 до 47,8% (Кизеветтер, 1971).

Максимальная масса печени (49,5 г) отмечена у самки длиной 43 см и массой 714 г, выловленной в сентябре в Карагинском заливе. В марте в Авачинском заливе встречен самец длиной 41,4 см с массой тела 615 г, у которого масса печени равнялась 32,8 г.

Изменение массы печени наваги Авачинского залива по мере роста подвержено тем же закономерностям, свойственным минтаю и треске (рис. 10). Из литературы известно, что жирность печени наваги Белого моря достигает максимума в 4-летнем возрасте, а затем снижается, что свидетельствует о затухании процессов синтеза липидов с возрастом (Шатуновский, 1980а). Обнаружить сходный с минтаем и треской характер изменения ГПСИ с увеличением длины не удалось, т. к. в наших пробах присутствовали рыбы длиной до 41 см, тогда как в уловах встречаются особи размерами до 56 см (Орлов и др., 2011). ГПСИ у проанализированных особей наваги длиной до 41 см возрастал с увеличением их длины.

К сожалению, необходимые для данного исследования круглогодичные наблюдения за навагой у юго-востока Камчатки отсутствуют. Поэтому были использованы сведения о массе печени и индексах печени и гонад наваги из Карагинской подзоны (табл. 7). Наименьшие показатели массы печени и ее индекса отмечены в феврале, максимальные — в сентябре. Данные за январь в этом районе отсутствуют, но, возможно, минимум должен приходиться на январь. Январь — время массового нереста (Трофимов, 2008), и вполне вероятно, что ГПСИ наваги минимален именно в этот период, аналогично изменению этого индекса у минтая и трески. Правильность этого предположения подтверждают исследования репродуктивных характеристик наваги из океанских вод о. Хоккайдо, у которой ГПСИ в январе, в период нереста, имеет самые низкие значения (около 2,0% у самцов и 2,4% у самок (Chen et al., 2005). Значительное повышение (более чем в 2 раза) показателей наблюдалось в марте, после окончания нерестового периода, когда интенсивность питания заметно возрастала (Токранов, Толстяк, 1990; Трофимов, 2008). В это же время значительно повышался коэффициент упитанности рыб. В ноябре масса и индекс печени снижаются,

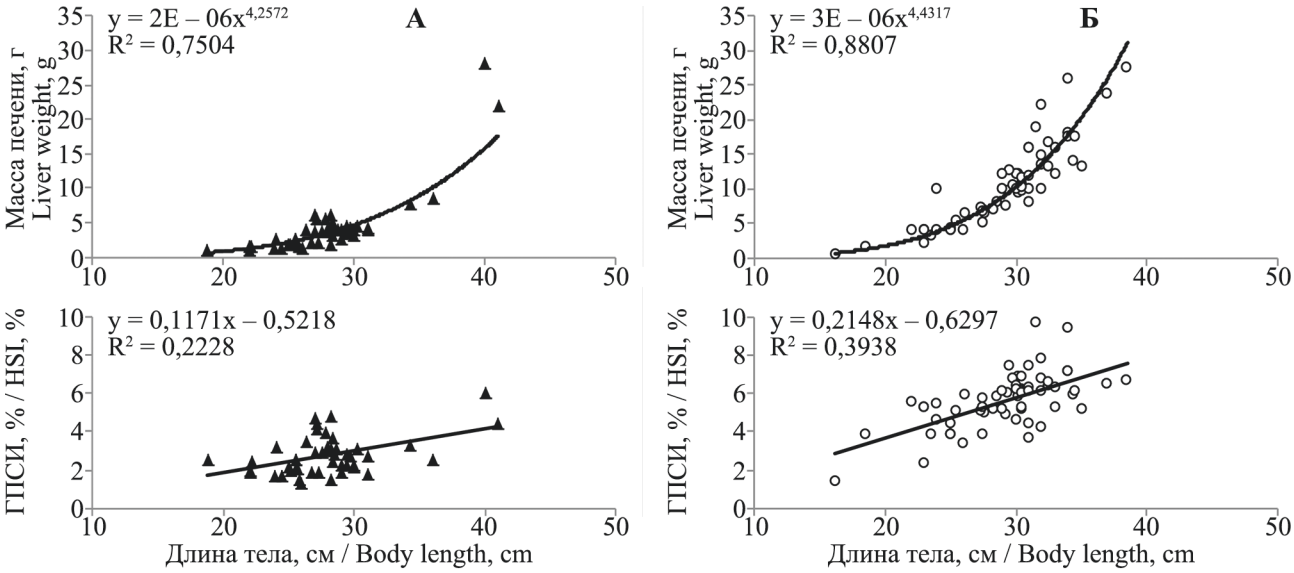

Рис. 10. Масса печени и гепатосоматический индекс наваги из Авачинского залива в ноябре 2008–2018 гг. А — самцы, Б — самки
Fig. 10. The liver weight and hepatosomatic index of Saffron cod from Avachinsky Gulf in November for 2008–2018. А – males, Б – females

что связано со значительным увеличением массы гонад и гонадосоматического индекса, особенно у самцов, а также в связи со спадом активности питания (Трофимов, 2008).

Динамику гепатосоматического индекса наблюдали у наваги разных стадий зрелости гонад из Авачинского залива (рис. 11). В целом, характер изменений такой же, как у минтая и трески. Различается лишь величина показателей. Наибольшие значения ГПСИ у рыб с незрелыми гонадами. Но следует иметь в виду, что это, в подавляющем большинстве, особи, уже принимавшие участие в нересте. У самцов ГПСИ уменьшается в процессе созревания семенников до IV стадии зрелости. После нереста и в период восстановления репродуктивных органов ГСИ продолжает уменьшаться, а индекс печени немного возрастает. В целом, ГПСИ при созревании снижается примерно в 2 раза. У самок также отмечается тенденция снижения ГПСИ при созревании.

В таблице 8 приводятся некоторые показатели, характеризующие уровень жиронакопления минтая, трески и наваги массовых размерных групп в уловах. В ноябре наибольшие значения среднего ГПСИ были характерны для минтая. Треска по этому показателю занимала промежуточное положение. У наваги отмечались самые низкие показатели ГПСИ. Относительная масса гонад, наоборот, была максимальной у наваги, затем следовала треска; у минтая этот показатель был самым

Таблица 7. Некоторые морфофизиологические показатели карагинской наваги и из Авачинского залива длиной 25–35 см в разные месяцы. Верхняя строка — самцы, нижняя — самки
Table 7. Some morphophysiological indices of Saffron cod from Karaginsky and Avachinsky Gulfs with the body length 25–35 cm by months. The upper line – males, the lower line – females

Месяц Month	Масса печени, г Liver weight, g	ГПСИ, % HSI, %	Масса гонад, г Gonad weight, g	ГСИ, % GSI, %	Коэф. упитанности (Кларк) Condition factor (K)	Кол-во Number
Февраль February	1,6–8,1 (3,5) 2,1–11,5 (4,1)	1,1–5,3 (2,4) 1,8–4,9 (2,8)	1,0–30,0 (5,3) 0,5–10,0 (4,6)	0,4–15,8 (3,4) 0,7–4,8 (2,8)	0,63 0,65	159 153
Март* March*	3,1–18,4 (9,3) 3,1–14,9 (8,2)	2,2–8,8 (6,0) 2,5–8,6 (6,0)	0,2–30,6 (3,1) 0,6–8,6 (2,1)	0,1–0,8 (0,3) 0,5–6,9 (1,5)	0,87 0,86	38 51
Апрель April	2,0–14,0 (8,4) 4,0–18,0 (9,7)	1,7–7,3 (4,7) 2,4–7,8 (4,9)	– 1,0–4,0 (2,1)	– 0,8–2,0 (1,1)	0,84 0,82	18 53
Июль July	4,0–11,5 (7,0) 4,4–7,7 (5,9)	2,5–7,6 (4,1) 2,9–3,5 (3,1)	0,3–2,1 (1,1) 0,7–4,9 (1,7)	0,2–1,4 (0,7) 0,5–2,3 (1,1)	0,71 0,70	34 58
Август August	4,0–19,0 (10,2) 3,6–23,0 (9,6)	2,6–8,5 (4,5) 1,8–8,2 (4,1)	1,4–11,1 (5,2) 2,3–22,2 (6,3)	0,8–4,3 (2,2) 0,9–6,8 (2,6)	0,85 0,93	51 74
Сентябрь September	3,3–31,1 (10,6) 3,1–36,5 (12,3)	5,1–15,9 (5,1) 1,3–25,4 (6,2)	3,5–18,5 (9,1) 3,2–58,5 (10,5)	1,2–10,9 (4,5) 1,3–30,6 (5,3)	0,79 0,80	26 120
Ноябрь* November*	1,3–7,8 (3,6) 4,0–26,0 (11,2)	1,3–4,8 (2,7) 3,4–9,7 (5,9)	8,0–44,0 (25,2) 0,5–40,1 (18,8)	6,3–27,1 (19,0) 0,4–18,2 (10,0)	0,73 0,82	37 49

* Авачинский залив / Avachinsky Gulf

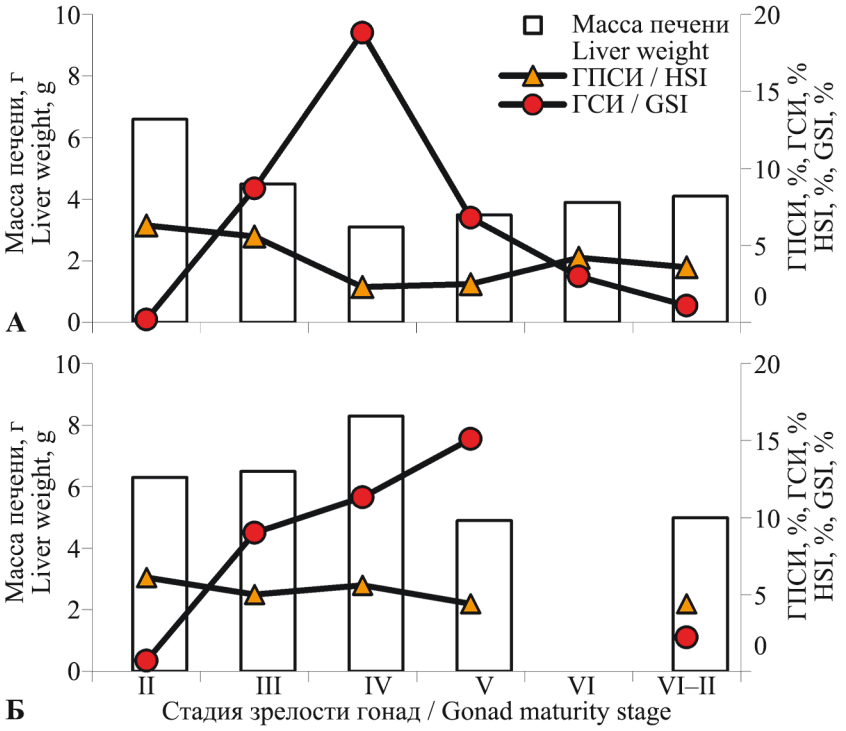

Рис. 11. Изменение массы печени, гепатосоматического и гонадосоматического индексов наваги длиной 25–35 см разных стадий зрелости. А — самцы, Б — самки
Fig. 11. The changes of the liver weight, hepatosomatic and gonadosomatic indices of Saffron cod with the body length 25–35 cm at different stages of maturity. A – males, Б – females

низким. Если сопоставить индексы печени и гонад с периодом размножения, то это еще раз говорит о том, что с приближением периода нереста на фоне значительного развития половых желез и увеличения их абсолютной и относительной массы ГПСИ закономерно уменьшается.

Сравнение показателей массы печени и ГПСИ у представителей тресковых одного размерного класса свидетельствует, что особи минтая обладают большими энергетическими ресурсами, в виде депонированного жира, чем представители других тресковых. В конце периода нагула особи минтая имеют жировой ресурс примерно в три раза превосходящий таковой у трески и наваги таких же размеров (табл. 9).

Также примечательно, что в возрасте массового созревания индекс печени минтая и, соответственно, количество накопленного жира вдвое превышают показатели трески и наваги.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Индивидуальные значения массы печени, ГПСИ минтая, трески и наваги сильно варьируют и зависят от размеров рыб, сезона и состояния зрелости гонад.

Возрастание массы печени минтая, трески и наваги происходит согласно степенной функции. Характер зависимостей неизменен для сезона, рыб разного пола и стадий зрелости гонад. Минтай и треска средних размеров имеют большие, чем более мелкие и крупные особи, показатели гепатосоматического индекса.

У минтая происходят циклические изменения физиологического состояния, связанные с интенсивностью питания и уровнем метаболических процессов в определенные фазы репродуктивного цикла. Каждый последующий нерест протекает при ином физиологическом состоянии, происходят необратимые возрастные изменения. Абсолютная

Таблица 8. Масса печени и индексы печени и гонад тресковых рыб
Table 8. The liver weight, HSI and GSI of cods

Показатель/вид, пол Index/species, sex		Минтай Walleye pollock (44–54 см)		Треска Pacific cod (60–75 см)		Навага Saffron cod (25–35 см)	
		Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females
Ноябрь November	Средняя длина, см / Mean length, cm	48,3	48,7	65,5	69,7	28,0	29,0
	Масса печени, г / Liver weight, g	60,5	66,8	216,1	353,1	3,6	8,6
	ГПСИ, % / HSI, %	9,3	10,0	6,3	8,4	2,7	5,7
	ГСИ, % / GSI, %	7,4	5,0	16,7	5,1	19,4	11,1
III стадия зрелости III stage of maturity	Средняя длина, см / Mean length, cm	48,7	49,1	66,2	68,2	29,3	30,6
	Масса печени, г / Liver weight, g	64,7	73,1	196,9	292,0	4,5	6,5
	ГПСИ, % / HSI, %	9,5	10,4	6,6	9,0	5,6	5,0
	ГСИ, % / GSI, %	6,8	5,0	11,8	9,6	8,7	9,0
Показатель/вид, пол Index/species, sex		Минтай Walleye pollock (44–54 см)		Треска Pacific cod (60–75 см)		Навага Saffron cod (25–35 см)	
		Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females	Самцы Males	Самки Females
Ноябрь November	Средняя длина, см / Mean length, cm	48,3	48,7	65,5	69,7	28,0	29,0
	Масса печени, г / Liver weight, g	60,5	66,8	216,1	353,1	3,6	8,6
	ГПСИ, % / HSI, %	9,3	10,0	6,3	8,4	2,7	5,7
	ГСИ, % / GSI, %	7,4	5,0	16,7	5,1	19,4	11,1
III стадия зрелости III stage of maturity	Средняя длина, см / Mean length, cm	48,7	49,1	66,2	68,2	29,3	30,6
	Масса печени, г / Liver weight, g	64,7	73,1	196,9	292,0	4,5	6,5
	ГПСИ, % / HSI, %	9,5	10,4	6,6	9,0	5,6	5,0
	ГСИ, % / GSI, %	6,8	5,0	11,8	9,6	8,7	9,0

Таблица 9. Масса печени и ГПСИ тресковых рыб длиной 28,1–30,0 см и в возрасте массового созревания в ноябре
Table 9. The liver weight and HSI of cods with the length 28.1–30.0 cm and in the mass maturation age in November

Вид Species	Пол Sex	Длина / Length 28,1–30,0 см (cm)		Возраст массового созревания Mass maturation age		
		Масса печени, г Liver weight, g	ГПСИ, % HSI, %		Масса печени, г Liver weight, g	ГПСИ, % HSI, %
Минтай Walleye pollock	Самцы / Males	17,2	9,5	4+	44,5	11,2
	Самки / Females	19,3	10,8	5+	59,9	11,8
Треска Pacific cod	Самцы / Males	7,0	2,9	5+	85,4	6,2
	Самки / Females	6,3	2,5	5+	97,6	5,5
Навага Saffron cod	Самцы / Males	3,8	2,7	1+	3,9	2,8
	Самки / Females	10,1	5,9	1+	8,5	5,7

масса печени возрастает, однако ее относительная масса колеблется не столь значительно и достигает наибольшего уровня в средневозрастных когортах. С возрастом существенно уменьшается относительная масса депозитного жира. Амплитуда сезонных колебаний ГПСИ значительна как у молодых, так и у рыб среднего и более старшего возраста, а колебания относительной массы депозитного жира постепенно затухают.

Сезонная динамика жиронакопления у молоди и половозрелых особей минтая и трески имеет сходный характер. Достигает максимальных значений к окончанию периода нагула, в осенний период снижается и еще более падает в период зимовки. Максимальные показатели ГПСИ у минтая и наваги отмечаются в сентябре, у трески — в августе–сентябре. Минимальные значения характерны для периода массового нереста: у минтая — в апреле, у трески — в марте, у наваги — в январе.

Динамика ГПСИ у этих видов тресковых рыб хорошо согласуется с изменениями ГСИ как в течение года, так и в зависимости от степени зрелости гонад. Максимальные показатели ГПСИ характерны для особей минтая и трески с гонадами III стадии зрелости. Наибольшие значения ГПСИ у наваги имели половозрелые особи с незрелыми гонадами. Минимальные показатели имели рыбы, гонады которых находились на стадии завершения икрометания и посленерестового восстановления.

Самцы и самки минтая и трески в ходе их годичного полового цикла реализуют различные сценарии расходования и накопления жира, депонированного в печени, что выражается в изменении ГПСИ. Если максимум ГПСИ наблюдается у рыб, имеющих половые железы III стадии зрелости, то у самцов минимальные показатели специфичны для особей с текучими половыми продуктами, а у самок — после икрометания. Это может быть связано с возможностью потребления особью пищи. У завершивших недавно нерест самцов наблюдается более быстрое возрастание массы печени и ГПСИ, у самок это отмечается только на стадии посленерестового восстановления.

У самцов трески ГПСИ начинает снижаться при максимальных значениях относительной массы гонад. У самок индекс печени уменьшается при возрастании относительной массы яичников до момента икрометания.

Особи минтая обладают большими энергетическими ресурсами, в виде депонированного жира, чем одноразмерные представители трески и минтая. В возрасте массового созревания индекс печени минтая и, соответственно, количество накопленного жира вдвое превышают показатели трески и наваги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л.С., Балыкин П.А. 1997. Изменчивость некоторых биохимических показателей мышечной ткани минтая *Theragra chalcogramma* в связи с его биологическим состоянием // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 3. С. 407–412.

Антонов Н.П. 2011. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел. М.: ВНИРО. 244 с.

Балыкин П.А. 2006. Состояние и ресурсы рыболовства в западной части Берингова моря. М.: ВНИРО. 143 с.

Богоявленская М.П., Вельтищева И.Ф. 1972. Некоторые данные о возрастных изменениях в жировом и углеводном обмене трески Балтийского моря // Тр. ВНИРО. Т. 85. С. 56–62.

Буслов А.В. 2005. Рост минтая и размерно-возрастная структура его популяций. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 224 с.

Буслов А.В., Великанов А.Я. 2013. Промысел биоресурсов в водах Курильской гряды: современная структура, динамика и основные элементы. Минтай. Южно-Сахалинск: СахНИРО. С. 94–137.

Варкентин А.И. 2015. Сезонная динамика зрелости гонад и показателей упитанности минтая (*Theragra chalcogramma*) в северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 180. С. 77–92.

Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Мерзляков А.Ю. 2003. Планктон, состояние кормовой базы и питание массовых рыб эпи- и мезопелагиали Охотского моря в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 133. С. 169–235.

Горбатенко К.М., *Лаженцев А.Е.* 2016. Биохимический состав и калорийность минтая *Theragra chalcogramma* в Охотском море // Изв. ТИНРО. Т. 184. С. 93–104.

Долбиш Г.А. 1954. Содержание жира и витамина А в печени трески // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 351–354.

Золотов О.Г., *Антонов Н.П.* 1986. О популяционной структуре восточнокамчатского минтая / Тресковые дальневост. морей. Владивосток: ТИНРО. С. 43–50.

Ипатов В.В. 1972. Динамика содержания липопротеидов в сыворотке и крови балтийской трески // Тр. ВНИРО. Т. 85. С. 68–73.

Кизеветтер И.В. 1949. Технологическая характеристика минтая // Изв. ТИНРО. Т. 29. С. 67–78.

Кизеветтер И.В. 1971. Технологическая и химическая характеристика промысловых рыб Тихоокеанского бассейна // Владивосток: Дальиздат. 298 с.

Кривец А.Ф. 1954. Технологическая характеристика камчатской трески // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 349–351.

Кривобок М.Н., Токарева Г.И. 1972. Динамика веса тела и отдельных органов балтийской трески при созревании половых органов // Тр. ВНИРО. Т. 85. С. 46–55.

Миндер Л.П., Миндер Р.А. 1967. Пищевая и техническая ценность некоторых тресковых / В кн.: Технология рыбных продуктов. Тр. ПИНРО. Вып. 22. С. 39–87.

Напазаков В.В., Чучукало В.И., Кузнецова Н.А., Радченко В.И., Слабинский А.М., Надточий В.А. 2001. Питание и некоторые черты экологии тресковых рыб западной части Берингова моря в летне-осенний период // Изв. ТИНРО. Т. 128. С. 907–928.

Новикова Н.С. 1963. Некоторые данные о жирности трески и пикши Баренцева моря // Тр. ПИНРО. Вып. 15. С. 149–162.

Орлов А.М., Сабиров Р.М., Токранов А.М. 2011. Некоторые особенности распределения и биологии наваги *Eleginus gracilis* в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Ученые записки Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. Т. 153, кн. 2. С. 274–291.

Пожогина П.М. 1948. Характеристика печени балтийской трески // Рыбное хозяйство. № 4. С. 41–43.

Савин А.Б. 2014. Распределение и миграции тихоокеанской трески в западной части Берингова моря, у побережья Восточной Камчатки и в Охотском море / Сб. Тихоокеанская треска дальневосточных вод России (под ред. А.М. Орлова). М.: ВНИРО. 320 с.

Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1963. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. М.: Знание. 35 с.

Сафронов С.Н. 1986. Тихоокеанская навага // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 201–212.

Семененко Л.И. 1970. Питание тихоокеанской наваги в Охотском, Беринговом и Чукотском морях в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 71. С. 79–76.

Сергеева Н.П., Варкентин А.И. 2016. Закономерности полового созревания, половой цикл и шкала стадий зрелости гонад тихоокеанской трески (*Gadus macrocephalus*) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 42. С. 5–31.

Сергеева Н.П., Варкентин А.И., Буслов А.В. 2011. Шкала стадий зрелости гонад минтая. Метод. пособие. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 92 с.

Сторожук А.Я., Шатуновский М.И. 1975. Сезонные изменения некоторых физиолого-биохимических показателей североморской сайды // Рыбное хозяйство. № 6. С. 59–62.

Строганов А.Н., Орлов А.М. 2014. История изучения и специфика формирования популяционной структуры тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* // Сб. Тихоокеанская треска дальневосточных вод России (под ред. А.М. Орлова). М.: ВНИРО. С. 12–22.

Строганов Н.С. 1962. Экологическая физиология рыб. М.: МГУ. Т. 1. 444 с.

Токранов А.М. 1986. Питание восточнокамчатской трески / Тресковые дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. С. 102–111.

Токранов А.М., Винников А.В. 1991. Особенности воспроизводства трески в прибрежных водах Камчатки // Исслед. биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Сб. науч. тр. Вып. 1, ч. 2. С. 36–53.

Токранов А.М., Толстяк А.Ф. 1990. Пищевая ниша дальневосточной наваги *Eleginus gracilis* (Tilesius) в прибрежных водах Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 111. С. 114–122.

Трофимов И.К. 2008. Динамика размерного состава наваги *Eleginus gracilis* в течение ее репродуктивного цикла в юго-западной части Берингова моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 11. С. 85–94.

Турук Т.Н. 1972. Колебания относительного веса печени атлантической трески // Тр. ПИНРО. Вып. 28. С. 88–95.

Чучукало В.И., Напазаков В.В. 2014. Питание и трофический статус тихоокеанской трески в дальневосточных морях России / Сб. Тихоокеанская треска дальневосточных вод России (под ред. А.М. Орлова). М.: ВНИРО. С. 212–233.

Шатуновский М.И. 1980а. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука. 288 с.

Шатуновский М.И. 1980б. Эколого-физиологические исследования рыб в онтогенезе / Сб. Эколо-

гия размножения и развития рыб. М.: АН СССР. С. 29–47.
Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н. 1991. Распределение охотоморского минтая различной упитанности в летний период // Рыбное хозяйство. № 9. С. 33–34.
Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н. 1994. Экспресс-методика определения упитанности минтая *Theragra chalcogramma* // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 1. С. 133–134.
Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н., Горбатенко К.М. 1994. Динамика упитанности минтая в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. Т. 116. С. 178–192.
Шевченко В.В. 1972. Динамика содержания сухого обезжиренного остатка и жира в тушке и органах североморской пикши *Melanogrammus aeglefinus (L.)* в процессе роста и созревания гонад // Вопр. ихтиологии. Т. 12. Вып. 5 (76). С. 908–916.
Шульман Г.Е. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть. 368 с.
Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П. 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. 426 с.
Chen A., Yochida H., Sakurai Y. 2005. Maturation, reproductive cycle, and characteristics of spawning season of saffron cod, *Eleginus gracilis* (Tilesius) in waters of Hokkaido, Japan // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. 68. P. 45–64.
Hinckley S. 1990. Variation of egg size of Walleye Pollock *Theragra chalcogramma* with a preliminary examination of the effect of size on larvae size // Fish. Bull. US. Vol. 88. P. 471–483.

REFERENCES

Abramova L.S., Balykin P.A. Variability of some biochemical parameters of the muscle tissue of *Theragra chalcogramma* pollock in connection with its biological state. *Journal of Ichthyology*, 1997, vol. 37, no. 3, pp. 407–412. (In Russian)
Antonov N.P. *Promyslovye ryby Kamchatskogo kraya: biologiya, zapasy, promysel* [Commercially harvested species of fish of the Kamchatka Region: biology, stocks and fisheries]. Moscow: VNIRO, 2011, 244 p.
Balykin P.A. *Sostoyaniye i resursy rybolovstva v zapadnoy chasti Beringova moray* [State and Resources of Fisheries in the Western Bering Sea]. Moscow: VNIRO, 2006, 143 p.
Bogoyavlenskaya M.P., Veltischeva I.F. Some data on age-related changes in fat and carbohydrate metabolism of the Baltic Sea cod. *Trudy VNIRO*, 1972, vol. 85, pp. 56–62. (In Russian)
Buslov A.V. *Rost mintaya i razmerno-vozrastnaya struktura yego populyatsiy. Petropavlovsk-Kamchatskiy* [The growth and the size-age structure of walleye pollock populations]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2005, 224 p.
Buslov A.V., Velikanov A.Y. *Promysel bioresursov v vodakh Kurilskoi gryady: sovremennaya struktura, dinamika i osnovnye element. Mintai.* [Biological resources fishery in the waters of the Kuril ridge: modern structure, dynamics and basic elements. Walleye pollock]. Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2013, pp. 94–137.
Varkentin A.I. Seasonal dynamics of gonads maturity and indices of body condition for walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the northern part of the Okhotsk Sea. *Izvestia TINRO*, 2015, vol. 180, pp.77–92.
Volkov A.F., Gorbatenko K.M., Merzlyakov A.Y. Plankton, the state of the food supply and nutrition of mass fish in the epi- and mesopelagic zone of the Sea of Okhotsk in the winter-spring period. *Izvestia TINRO*, 2003, vol. 133, pp. 169–235. (In Russian)
Gorbatenko K.M., Lazhentsev A.E. Biochemical composition and calorie content of pollock *Theragra chalcogramma* in the Okhotsk Sea. *Izvestia TINRO*, 2016, vol. 184, pp. 93–104. (In Russian)
Dolbish G.A. Content of fat and vitamin A in cod liver. *Izvestia TINRO*, 1954, vol. 41, pp. 351–354. (In Russian)
Zolotov O.G., Antonov N.P. Concerning the population structure of the Eastern Kamchatka walleye pollock. *Treskovye dalnevostocnykh morey* [Cod of the Far Eastern seas].Vladivostok: TINRO, 1986, pp. 43–50.
Ipatov V.V. Dynamics of lipoprotein content in serum and blood of Baltic cod. *Trudy VNIRO*, 1972, vol. 85, pp. 68–73. (In Russian)
Kizevetter I.V. Technological characteristics of Pollock. *Izvestia TINRO*, 1949, vol. 29, pp. 67–78. (In Russian)
Kizevetter I.V. *Tekhnologicheskaya i khimicheskaya kharakteristika promyslovykh ryb tikhookeanskogo basseyna* [Technological and chemical characteristics of commercial fish of the Pacific basin]. Vladivostok: Dalizdat. 298 s.
Krivets A.F. Technological characteristics of Kamchatka cod. *Izvestia TINRO*, 1954, vol. 41, pp. 349–351. (In Russian)
Krivobok M.N., Tokareva G.I. Dynamics of body weight and individual organs of the Baltic cod during

the maturation of the genital organs. *Trudy VNIRO*, 1972, vol. 85, pp. 46–55. (In Russian)
Minder L.P., Minder R.A. Food and technical value of some cod fish. Technology of fish products. *Trudy PINRO*, 1967, issue 22, pp. 39–87. (In Russian)
Napazakov V.V., Chuchukalo V.I., Kuznetsova N.A., Radchenko V.I., Slabinsky A.M., Nadtochy V.A. Feeding and some features of ecology of gadidae fish in the Western Part of Bering Sea in the summer-autumn season. *Izvestia TINRO*, 2001, vol. 128, pp. 907– 928. (In Russian)
Novikova N.S. Some data on the fat content of cod and haddock in the Barents Sea. *Trudy PINRO*, 1963, issue 15, pp. 149–162. (In Russian)
Orlov A.M., Sabirov R.M., Tokranov A.M. Some features of distribution and biology of cod *Eleginus gracilis* in the Pacific waters of the Northern Kuril Islands of Southeastern Kamchatka. *Uchenye zapiski Kazan University. Series: natural sciences*, 2011, vol. 153, book 2, pp. 274–291. (In Russian)
Pozhogina P.M. 1948. Characteristics of the Baltic cod liver. *Rybnoe hozyajstvo*, 1948, no. 4, pp. 41–43. (In Russian)
Savin A.B. Distribution and migration of Pacific cod in the western part of the Bering Sea, off the coast of Eastern Kamchatka and in the Sea of Okhotsk. *Sb. Tikhookeanskaya treska dalnevostochnykh vod Rossii (pod red. Orlova A.M.)* [Coll. Pacific cod of the Far Eastern waters of Russia (edited by A. Orlov)]. Moscow: VNIRO, 2014, 320 p.
Sakun O.F., Butskaya N.A. *Opredeleniye stadiy zrelosti i izucheniye polovykh tsiklov ryb* [Determining the stages of maturity and studying the sexual cycles of fish]. Moscow: Znaniye, 1963, 36 p.
Safronov S.N. *Pacific saffron cod. Biologicheskiye resursy Tikhogo okeana* [The biological resources of the Pacific Ocean]. Moscow: Nauka, 1986, pp. 201–212.
Semenenko L.I. Feeding of Pacific navaga in the Okhotsk, Bering and Chukchi seas in the winter-spring period. *Izvestia TINRO*, 1970, vol. 71, pp. 79–76. (In Russian)
Sergeeva N.P., Varkentin A.I., Buslov A.V. *Shkala stadii zrelosti gonad minaya. Metodicheskoe posobie* [Scale of Walleye Pollock Gonad Maturity: Methodological Manual]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2011, 92 p.
Sergeeva N.P., Varkentin A.I. Patterns of maturation, gonad maturity gradation and cycle of maturation of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*). *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2016, vol. 42, pp. 5–31. (In Russian with English abstract)
Storozhuk A.Ya., Shatunovsky M.I. Seasonal changes in some physiological and biochemical parameters of the North Sea saithe. *Rybnoe hozyajstvo*, 1975, no. 6, pp. 59–62. (In Russian)
Stroganov N.S. *Ekologicheskaya fiziologiya ryb* [Ecological physiology of fish]. Moscow: Publishing house of Moscow State University, 1962, vol. 1, 444 p.
Stroganov A.N., Orlov A.M. 2014. The history of the study and the specificity of the formation of the population structure of the Pacific cod *Gadus microcephalus*. *Sb. Tikhookeanskaya treska dalnevostochnykh vod Rossii (pod red. Orlova A.M.)* [Coll. Pacific cod of the Far Eastern waters of Russia (edited by A. Orlov)]. Moscow: VNIRO, 2014, pp. 12–22.
Tokranov A.M. Feeding of East Kamchatka cod. *Treskovyye dalnevostochnykh morey* [Cod Far East seas]. Vladivostok: TINRO, 1986, pp. 102–111.
Tokranov A.M., Vinnikov A.V. Features of reproduction of cod in the coastal waters of Kamchatka. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 1991, vol. 1, pp. 36–53. (In Russian)
Tokranov A.M., Tolstyak A.F. Food niche of the Far Eastern navaga *Eleginus gracilis* (Tilesius) in the coastal waters of Kamchatka. *Izvestia TINRO*, 1990, vol. 111, pp. 114–122. (In Russian)
Trofimov I.K. Dynamics of size composition of saffron cod *Eleginus gracilis* in the course of reproductive cycle in the South-West Part of the Bering Sea. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2008, vol. 11, pp. 85–94. (In Russian)
Turuk T.N. Fluctuations in the relative liver weight of Atlantic cod. *Trudy PINRO*, 1972, vol. 28, pp. 88–95. (In Russian)
Chuchukalo V.I., Napazakov V.V. Nutrition and trophic status of Pacific cod in the Far Eastern seas of Russia. *Sb. Tikhookeanskaya treska dalnevostochnykh vod Rossii (pod red. Orlova A.M.)* [Coll. Pacific cod of the Far Eastern waters of Russia (edited by A. Orlov)]. Moscow: VNIRO, 2014, pp. 212–233.
Shatunovskiy M.I. *Ekologicheskiye zakonomernosti obmena veshchestv morskikh ryb* [Ecological patterns of metabolism of marine fish]. Moscow: Nauka, 1980, 288 p.
Shatunovskiy M.I. Ecological and physiological studies of fish in ontogenesis. *Coll. Ecology of reproduc-*

tion and development of fish. Moscow: publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, 1980, pp. 29–47.
Shvydkiy G.V., Vdovin A.N. 1991. Distribution of the Sea of Okhotsk pollock of different fatness in summer. *Rybnoe hozyajstvo*, 1991, no. 9, pp. 33–34. (In Russian)
Shvydkiy G.V., Vdovin A.N. Express-method for determining the fatness of pollock *Theragra chalcogramma*. *Journal of Ichthyology,* 1994, vol. 34, no. 1, pp. 133–134. (In Russian)
Shvydkiy G.V., Vdovin A.N., Gorbatenko K.M. The dynamics of pollock fatness in the Far Eastern seas. *Izvestia TINRO*, 1994, vol. 116, pp. 178–192. (In Russian)
Shevchenko V.V. Dynamics of the content of dry fat-free residue and fat in the carcass and organs of the North Sea haddock *Melanogrammus aeglefinus (L.)* during the growth and maturation of the gonads. *Journal of Ichthyology*, 1972, vol. 12, no. 5 (76), pp. 908–916. (In Russian)
Shulman G.Y. *Fiziologo-biokhimicheskiye osobennosti godovykh tsiklov ryb* [Physiological and biochemical features of annual fish cycles]. Moscow, 1972, 368 p.
Shuntov V.P., Volkov A.F., Temnykh O.S., Dulepova E.P. *Mintaj v jekosistemah dal'nevostochnyh morej* [Pollock in the ecosystems of Far Eastern seas]. Vladivostok: TINRO, 1993, 426 p.
Hinckley S. Variation of egg size of Walleye Pollock *Theragra chalcogramma* with a preliminary examination of the effect of size on larvae size. *Fish. Bull. US*, 1990, vol. 88, pp. 471–483.
Chen A., Yochida H., Sakurai Y. Maturation, reproductive cycle, and characteristics of spawning season of saffron cod, *Eleginus gracilis* (Tilesius) in waters of Hokkaido, *Japan. Sci. Rep. Hokkaido Fish.*, 2005, Exp. Stn. 68, pp. 45–64.

Статья поступила в редакцию: 30.12.2019
Статья принята после рецензии: 04.09.2020