

Научная статья

УДК 597.555.5–115.6

DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-17-38

EDN: YRGZQC



ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ В ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ  
НАВАГИ *ELEGINUS GRACILIS*, МИНТАЯ *GADUS CHALCOGRAMMUS*  
И ТРЕСКИ *GADUS MACROCEPHALUS*

О.В. Новикова\*

Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),  
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

**Аннотация.** На основании аллометрического уравнения Дж. Гексли, уравнения С. Броди, факторного и кластерного анализов по комплексу морфометрических параметров впервые определен характер полового диморфизма и аллометрической изменчивости в постэмбриональном развитии у наваги, минтая и трески между самцами и самками в разных размерных группах. Показано, что половые различия по таким параметрам, как диаметр глаза, наибольшая высота тела, антедорсальное и антеанальное расстояние, формируются очень рано и проявляются уже у ювенильных особей. У наваги и минтая практически во всех исследуемых размерно-возрастных группах рыб самки по размерам головы, ширине лба, антедорсальному расстоянию, диаметру глаза и высоте тела опережают в росте самцов. Рост морфологических признаков у этих рыб характеризуется чередованием изометрии, положительной и отрицательной аллометрии. У трески половой диморфизм не выявлен, а рост по всем исследуемым пластическим признакам, исключая нарастание массы тела относительно длины, имеет линейный характер. По результатам факторного анализа наибольший удельный вес в общую изменчивость внутри возрастных групп и между группами исследуемых видов вносили 4 индекса: длина тела без хвостового плавника, наибольшая высота тела, диаметр глаза и ширина лба. Кластерный анализ позволил выявить общие тенденции в морфофизиологической изменчивости наваги и минтая.

**Ключевые слова:** навага *Eleginus gracilis*, минтай *Gadus chalcogrammus*, треска *Gadus macrocephalus*, западнокамчатский шельф, морфометрия, половой диморфизм, аллометрический рост

**Для цитирования:** Новикова О.В. Половой диморфизм в постэмбриональном развитии наваги *Eleginus gracilis*, минтая *Gadus chalcogrammus* и трески *Gadus macrocephalus* // Изв. ТИНРО. — 2025. — Т. 205, вып. 1. — С. 17–38. DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-17-38. EDN: YRGZQC.

\* Новикова Ольга Владимировна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, o.novikova@kamniro.vniro.ru, ORCID 0009-0001-1381-7509.

© Новикова О.В., 2025

## Sexual dimorphism in postembryonic development of saffron cod *Eleginus gracilis*, walleye pollock *Gadus chalcogrammus* and pacific cod *Gadus macrocephalus*

Olga V. Novikova

Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO),

18, Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia

Ph.D., leading researcher, o.novikova@kamniro.vniro.ru, ORCID 0009-0001-1381-7509

**Abstract.** Based on the allometric equation of J. Huxley and S. Brody model of body weight, sexual dimorphism and allometric variability between males and females is determined for the first time in postembryonic development of three fish species, using factor and cluster analyses for a set of morphometric parameters. The sexual differences for such parameters as eye diameter, greatest body depth, antedorsal and anteanal distances appear very early and are already evident in juveniles. Females in almost all size-age groups of saffron cod and walleye pollock are ahead of males in the head size, forehead width, antedorsal distance, eye diameter, and body depth. Growth of these species is characterized by alternation of isometry, positive and negative allometry. On the contrary, sexual dimorphism is not revealed for pacific cod that is distinguished by linear growth of all studied plastic features, except the body weight increasing relative to the body length. According to the results of factor analysis, the greatest specific weight in total morphometric variability within age groups and between them was contributed for the studied species by four indices: body length without caudal fin, greatest body depth, eye diameter and forehead width. The cluster analysis allows us to identify general trends in morphophysiological variability of saffron cod and walleye pollock.

**Keywords:** saffron cod *Eleginus gracilis*, walleye pollock *Gadus chalcogrammus*, pacific cod *Gadus macrocephalus*, West Kamchatka shelf, morphometry, sexual dimorphism, allometric growth

**For citation:** Novikova O.V. Sexual dimorphism in postembryonic development of saffron cod *Eleginus gracilis*, walleye pollock *Gadus chalcogrammus* and pacific cod *Gadus macrocephalus*, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2025, vol. 205, no. 1, pp. 17–38. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-17-38. EDN: YRGZQC.

### Введение

Половой диморфизм по большинству морфологических признаков у многих рыб в основном выражен слабо [Никольский, 1974] и в практике их сравнительно-морфологических исследований чаще всего не принимается во внимание. Устойчивый диморфизм в размерах обычно сопряжен с различиями в темпах роста и продолжительности роста рыб разного пола [Замахаяев, 1959; Мина, Клевезаль, 1976; Andersson, Iwasa, 1996; Blanckenhorn, 2005]. Между тем в литературе накопилось немало данных, свидетельствующих о специфичности проявления половых различий у видов рыб разных систематических групп — бельдюговых [Савельев и др., 2011], стихеевых [Мурашева, Токранов, 2017; Земнухов, 2018; Поезжалова-Чегодаева, 2023], рогатковых [Савельев, Колпаков, 2018], круглופерых [Воскобойникова, Баланов, 2019], цихловых [Oliveira, Almada, 1995], лучеперых рыб рода *Pteragogus* [Park et al., 2001], карповых [Mieno, Karino, 2017; Sharma and Ali, 2022], а также в разных популяциях одного и того же вида, например у хариуса [Сафронов и др., 2003; Михеев, 2009, 2024], бурого морского петушка [Поезжалова-Чегодаева, Мурашева, 2020] или у вида лучеперых рыб из рода *Dawkinsia* [Gunawickrama, 2009].

Выбор наваги *Eleginus gracilis*, минтая *Gadus chalcogrammus* и трески *Gadus macrocephalus* в качестве объектов сравнительно-морфологических исследований определяется их морфологическим сходством и генетическим родством в пределах семейства. Эти виды рыб принадлежат к элиторальному ихтиоцелу и относятся к разным фаунистическим комплексам — навага к арктическо-бореальному, а минтай и треска характеризуются как широкобореальные тихоокеанские виды [Шейко, Федоров, 2000]. Навага, минтай и треска являются придонно-пелагическими рыбами, но

принадлежат к разным экологическим группам, соответственно к бентофагам, планктонофагам и хищникам. Так, тихоокеанская навага по характеру питания является типичным бентофагом. Спектр ее питания включает более 70 видов различных мелких бентических, некто-бентических, а также планктонных животных. Основу ее пищи почти во всех районах составляют ракообразные, а рыбы имеют второстепенное значение [Покровская, 1960; Семененко, 1970; Токранов, Толстяк, 1990; Чучукало, 2006; Новикова, 2012]. В рационе взрослого минтая отмечают порядка 40 видов пищевых организмов. Однако, по данным многих исследований, он отдает предпочтение эвфаузидам, в том числе и в тех районах, где эти организмы не являются в планктоне преобладающими по биомассе [Волков и др., 1990; Зверькова, 2003; Чучукало, 2006]. Треска — факультативный хищник, которому свойственна высокая пластичность питания, дающая возможность использовать значительный набор потенциальных кормовых компонентов (90–120 видов), но основную долю ее питания во всех возрастных группах (в среднем около 80 %) составляет рыба [Борец, 1997; Напазаков и др., 2001; Чучукало, 2006; Винников, 2008]. Такие стратегии в питании, несомненно, оказывают влияние на характеристику роста исследуемых рыб, в связи с чем они обладают различными соотношениями отдельных форм обмена на разных стадиях онтогенеза [Васнецов, 1953; Шатуновский, 1980].

Так как характер роста специфичен для каждого этапа развития рыб и сопровождается возрастными изменениями пластических признаков и, как следствие, адаптивных свойств организма [Васнецов, 1953; Никольский, 1974; Мина, Клевезаль, 1976; Мина, 2001], изучение формирования половых и межвидовых различий в постэмбриональном развитии наваги, минтая и трески представляется актуальным как с практической, так и с теоретической точек зрения. Поскольку сведения об исследованиях аллометрического роста, полового диморфизма, а также о возрастной изменчивости пластических признаков этих видов рыб в литературе отсутствуют, в своей работе мы восполнили этот пробел.

Цель данной работы — установить изменчивость морфологических признаков у обитающих в районе западнокамчатского шельфа наваги, минтая и трески на разных этапах онтогенеза, для чего определить половые различия в ростовых процессах в разных размерных группах этих рыб; выявить наличие аллометрического роста морфометрических признаков; на основе факторного анализа выделить морфометрические признаки, наиболее отражающие изменчивость роста; сравнить выборки выявленных наиболее значимых факторных нагрузок между группами внутри вида и между видами.

### **Материалы и методы**

В работе использованы данные морфометрического анализа наваги, минтая и трески, пойманных при проведении исследований качественного и количественного состава снюрреводных уловов на береговых рыбоперерабатывающих заводах в мае-июне 2019 и 2021 гг., а также из траловых уловов во время проведения в июне 2021 г. донной траловой съемки на НИС «Дмитрий Песков». Учетным орудием лова являлся трал донный 27,1 м. В дополнение был использован материал (10 экз. мальков наваги) из уловов мальковым закидным неводом 3×8 м с ячеей в кутке 4 мм в августе 2014 г. и мальки наваги и минтая, полученные при проведении траловой учетной съемки на НИС МРТК–316 в период с июля по август 2017 г.

Морфометрический анализ выполнялся по схеме, рекомендованной И.Ф. Правдиным [1966] (рис. 1). Пластические признаки измеряли электронным штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Взвешивание проводили на весах AD DL-1200WP. В расчетах использовалась масса тела рыб без внутренностей. Полученные данные анализировались методом индексов [Правдин, 1966], при котором линейные размеры пластических признаков представляются в процентном отношении к длине тела рыбы (*ab*). В статье

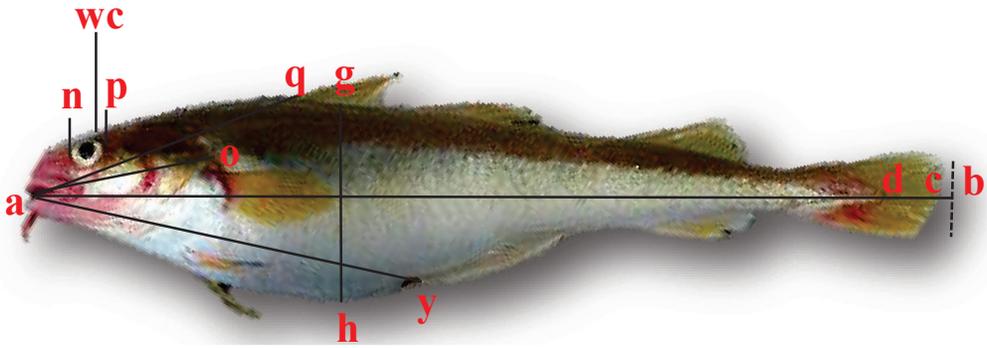


Рис. 1. Схема промеров (на примере *Eleginus gracilis*): *ab* — вся длина тела — расстояние от вершины рыла до вертикали конца наиболее длинной лопасти хвостового плавника; *ac* — длина тела по Смитту — расстояние от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника; *ad* — длина тела без хвостового плавника — расстояние от вершины рыла до конца чешуйного покрова; *ao* — длина головы — расстояние от вершины рыла до заднего конца жаберной крышки без перепонки; *wc* — ширина лба или межглазничное пространство — расстояние между глазами; *np* — диаметр глаза; *aq* — антедорсальное расстояние — расстояние от вершины рыла до начала основания спинного плавника; *ay* — антеанальное расстояние — расстояние от вершины рыла до начала основания анального плавника; *gh* — наибольшая высота тела

Fig. 1. Scheme of measurements (for *Eleginus gracilis*, as example): *ab* — total body length — distance from the tip of snout to the end of the longest lobe of caudal fin; *ac* — body length according to Smith — distance from the tip of snout to the end of the middle rays of caudal fin; *ad* — body length without the caudal fin — distance from the tip of snout to the end of scale cover; *ao* — head length — distance from the tip of snout to the posterior end of gill cover without the membrane; *wc* — forehead width or interorbital space — distance between the eyes; *np* — eye diameter; *aq* — antedorsal distance — distance from the tip of snout to the beginning of the base of dorsal fin; *ay* — anteanal distance — distance from the tip of snout to the beginning of the base of anal fin; *gh* — body depth

использовали характеристики, по мнению А.Н. Световидова [1952] и Ю.Г. Алеева [1963] в большей степени влияющие на эффективность движения и питания, — индексы *aq*, *ay*, *gh*, *ao* и *wc* (рис. 1).

Онтогенез рыб обычно подразделяют на несколько стадий: эмбрионально-личиночное развитие (ранний онтогенез), предрепродуктивный (рост неполовозрелых особей), репродуктивный и пострепродуктивный (старение) периоды [Расс, 1933; Васнецов, 1953; Никольский, 1974; Шатуновский, 1980]. В связи с этим с некоторой долей условности рыбы были разбиты с учетом состояния их репродуктивных органов и участия в размножении [Зверькова, 2003; Буслов, 2005; Новикова, 2007; Винников, 2008] на три размерные группы: молодые (рост неполовозрелых особей), среднеразмерные (репродуктивный период) и крупноразмерные (старение).

Все сборы биостатистических данных проводились у западного побережья Камчатки. Объем использованного для морфологического анализа материала представлен в табл. 1.

Величину относительного прироста признаков возрастных групп исследуемых рыб рассчитывали по формуле С. Броди [Шмальгаузен, 1935]:  $R = [(X-x)/(0,5 \cdot (X+x))] \cdot 100$ , где  $R$  — показатель относительного прироста, %;  $X$  и  $x$  — величина признака у рыб больших ( $X$ ) и меньших ( $x$ ) размеров. Результаты визуализировали графически в виде наборов количественных показателей.

Аллометрическую зависимость между частью тела ( $y$ ) и телом ( $x$ ) описывали с помощью аллометрического уравнения Дж. Гексли [Мина, Клевезаль, 1976], которое имеет вид  $y = bx^\alpha$ , где  $\alpha$  — степенной коэффициент аллометрического роста;  $b$  — коэффициент, характеризующий отношение между частью ( $y$ ) и целым ( $x$ ) ( $b = y/x$ ). В случаях, когда  $\alpha > 1$  ( $\alpha > 1,5$ ), часть растет быстрее целого — положительная аллометрия; если  $\alpha < 1$  ( $\alpha < 0,5$ ), часть растет медленнее, чем целое, — отрицательная аллометрия;

Объем использованного материала

Table 1

Volume of analyzed material

Вид	Период онтогенеза	Длина, мм	Н, экз.
Навага	Мальки	29,4–70,5	292
	Молодь	125,0–300,0	17
	Среднеразмерные	314,0–400,0	139
	Крупноразмерные	405,0–540,0	47
Минтай	Мальки	36,9–100,8	176
	Молодь	124,6–298,0	52
	Среднеразмерные	300,0–498,0	48
	Крупноразмерные	500,0–714,0	48
Треска	Молодь	119,2–395,0	106
	Среднеразмерные	400,0–598,0	54
	Крупноразмерные	604,0–944,0	45
Всего			1024

если  $\alpha = 1$  ( $0,5 < \alpha < 1,5$ ), часть и целое растут равномерно — изометрия. При анализе материала учитывали также коэффициент детерминации ( $R^2$ ). Как правило, его рассматривают в виде основного показателя, отражающего меру качества регрессионной модели, описывающей связь между зависимой и независимыми переменными. При  $R^2 < 0,5$  — слабая связь,  $R^2 = 0,5–0,6$  — связь считается средней,  $R^2 \geq 0,7$  — сильная связь [Лакин, 1990].

При сравнении приростов метрических признаков наваги, минтая и трески рассчитывали коэффициент вариации по формуле  $CV = 100 \cdot \delta/M$ , где  $CV$  — коэффициент вариации (если  $CV < 10\%$ , то биологический материал однороден),  $\delta$  — стандартное отклонение,  $M$  — среднее значение признака [Рокицкий, 1973].

Уровень и достоверность различий морфометрических показателей у рыб разных размерных групп оценивали в программных пакетах MS Office 10 (Excel 10) и Statistica 8 на основе критерия Стьюдента (для неравных дисперсий), факторного (метод Principal components, способ вращения Varimax row) и кластерного анализов (правило Weighted pair-group centroid, расстояние Euclidean distances) [Халафян, 2007].

### Результаты и их обсуждение

**Относительный прирост.** Изменения линейных и весового признаков в постэмбриональном развитии наваги, минтая и трески однонаправлены — с возрастом средние размеры всех исследуемых признаков увеличиваются (табл. 2–4). Однако характер изменения относительных размеров морфометрических признаков у самцов и самок исследуемых рыб различен. В большинстве приводимых вариантов увеличение или уменьшение признаков происходит до достижения определенных размеров, после чего наблюдается смена знака на противоположный.

Так, к примеру, у самок наваги изменчивость антедорсального ( $aq$ ) и антеанального ( $ay$ ) расстояний с каждой размерной группой увеличивается, составляя в среднем соответственно 29,0, 29,3, 30,1 % и 41,8, 44,0, 44,7 %. У самцов же относительная величина этих признаков оказывается разнонаправленной — 30,2, 29,5, 29,4 %  $aq$  и 44,0, 43,9, 45,1 %  $ay$  (табл. 2). В то же время такие пластические признаки, как длина головы ( $ao$ ) и ширина лба ( $wc$ ), показывают стабильное увеличение по мере роста у обоих полов рыб, а диаметра глаза ( $np$ ) — снижение прироста (у самцов 4,5, 4,0, 3,9 %, у самок 4,5, 4,0, 3,8 %) (табл. 2).

У самок минтая в группе среднеразмерных рыб отмечается уменьшение приростов длины тела по Смитту ( $ac$ ) до 96,9 %, длины тела без хвостового плавника ( $ad$ ) — до 90,9 % и  $ay$  — до 42,1 % и их увеличение в старшей размерной группе — соответственно

Таблица 2  
Table 2

Средние величины морфометрических признаков и морфометрические индексы (% от общей длины тела — *ab*) у мальков, самцов и самок наваги  
Average values of morphometric traits and morphometric indices (% of total body length) for fry, males and females of saffron cod

Признак	Мальки N = 292 экз.												Самцы												Самки											
	Молодь N = 9 экз.				Среднеразмерные N = 92 экз.				Крупноразмерные N = 23 экз.				Молодь N = 8 экз.				Среднеразмерные N = 47 экз.				Крупноразмерные N = 24 экз.															
	M	SE	$\delta$	%	M	SE	$\delta$	%	M	SE	$\delta$	%	M	SE	$\delta$	%	M	SE	$\delta$	%	M	SE	$\delta$	%												
<i>ab</i> , мм	52,5	0,45	7,6	188,7	11,94	31,6	424,4	3,41	16,4	205,0	7,35	16,4	358,9	3,28	22,5	429,9	3,01	11,3																		
<i>ac</i> , мм	50,6	0,46	7,9	185,0	12,18	32,2	416,2	3,50	16,8	201,4	6,92	15,5	350,9	3,35	22,9	421,5	2,92	10,9	98,0																	
<i>ad</i> , мм	47,9	0,42	7,2	175,7	12,15	32,1	329,5	2,43	11,8	188,4	7,58	16,9	330,9	3,20	21,9	398,2	2,51	9,4	92,6																	
<i>ao</i> , мм	12,6	0,10	1,7	24,0	38,8	2,82	7,5	20,6	76,8	0,62	5,9	21,4	92,9	1,18	5,6	21,9	43,8	1,62	3,6	21,4	77,2	0,87	5,9	21,5	93,3	0,99	3,7	21,7								
<i>nc</i> , мм	4,4	0,05	0,8	8,4	14,5	0,85	2,2	7,7	31,3	0,49	4,7	8,7	38,5	0,85	4,1	9,1	16,4	0,66	1,5	8,0	30,4	0,61	4,2	8,5	40,6	1,37	5,1	9,5								
<i>np</i> , мм	3,4	0,02	0,3	6,5	8,4	0,35	0,9	4,5	14,4	0,11	1,1	4,0	16,7	0,34	1,6	3,9	9,28	0,63	1,4	4,5	14,3	0,21	1,4	4,0	16,6	0,21	0,8	3,8								
<i>gh</i> , мм	9,1	0,09	1,5	17,3	33,2	0,02	5,3	17,6	64,3	0,66	6,3	17,9	75,2	1,26	6,1	17,7	33,3	3,24	7,2	16,2	65,6	1,03	7,1	18,3	77,6	2,11	7,9	18,1								
<i>aq</i> , мм	16,4	0,15	2,7	31,2	56,9	1,77	4,7	30,2	105,8	0,88	8,5	29,5	124,7	1,41	6,7	29,4	59,4	2,37	5,3	29,0	105,2	1,26	8,6	29,3	129,4	1,89	7,1	30,1								
<i>ay</i> , мм	22,8	0,21	3,7	43,4	83,1	3,18	8,4	44,0	157,6	1,32	12,7	43,9	191,6	2,94	14,1	45,1	85,6	3,34	7,5	41,8	158,0	2,13	14,6	44,0	192,1	3,21	12,0	44,7								
<i>W</i> , г	8,9	0,03	0,4	50,7	5,90	14,5	341,5	7,16	68,8	537,4	16,31	78,2	60,0	7,58	16,9	349,1	10,38	71,2							567,9	17,93	67,1									

Примечание. Здесь и в табл. 3 и 4: М — среднее значение; SE — стандартная ошибка;  $\delta$  — стандартное отклонение.

Таблица 3  
Table 3

Средние величины морфометрических признаков и морфометрические индексы (% от общей длины тела — *ab*) у мальков, самцов и самок минтая  
Average values of morphometric traits and morphometric indices (% of total body length) for fry, males and females of walleye pollock

Признак	Мальки N = 176 экз.												Самцы												Самки											
	Молодь N = 28 экз.				Среднеразмерные N = 26 экз.				Крупноразмерные N = 10 экз.				Молодь N = 24 экз.				Среднеразмерные N = 22 экз.				Крупноразмерные N = 38 экз.															
	M	SE	$\delta$	%	M	SE	$\delta$	%	M	SE	$\delta$	%	M	SE	$\delta$	%	M	SE	$\delta$	%	M	SE	$\delta$	%												
<i>ab</i> , мм	65,1	1,38	18,3	209,2	12,14	63,1	438,7	7,94	38,9	540,1	9,70	30,7	229,9	10,23	47,9	439,1	11,79	51,4																		
<i>ac</i> , мм	63,1	1,38	18,3	204,9	11,76	61,1	426,8	7,40	36,3	522,7	9,45	29,9	225,4	9,77	45,8	425,3	11,25	49,0	96,9	535,8	5,79	34,2	97,1													
<i>ad</i> , мм	59,4	1,27	16,9	191,1	11,12	57,8	397,7	6,89	33,8	484,7	9,41	29,7	212,2	9,64	45,2	399,1	10,88	47,4	90,9	503,1	5,43	32,1	91,2													
<i>ao</i> , мм	15,5	0,34	4,5	23,8	47,2	2,57	13,3	22,6	95,2	1,73	8,5	21,7	118,3	2,02	6,4	21,9	51,2	2,15	10,1	22,3	101,3	2,95	12,8	23,1	120,6	1,40	8,3	21,9								
<i>nc</i> , мм	5,8	0,13	1,7	8,9	16,4	0,96	5,0	7,8	37,8	1,16	5,7	8,6	49,4	2,28	7,2	9,1	19,3	0,80	3,7	8,4	38,3	1,37	5,9	8,6	48,4	0,95	5,6	8,8								
<i>np</i> , мм	4,3	0,14	1,8	6,6	11,7	0,62	3,2	5,6	22,6	0,63	3,1	5,2	27,3	0,72	2,3	5,1	12,15	0,81	3,8	5,3	24,0	0,55	2,4	5,5	26,4	0,44	2,6	4,8								
<i>gh</i> , мм	11,5	1,19	2,6	17,2	36,0	2,85	14,8	17,2	73,6	1,41	6,9	16,8	84,2	1,96	6,2	15,6	39,5	2,54	12,3	17,2	72,9	2,45	10,7	16,6	91,6	1,78	10,5	16,6								
<i>aq</i> , мм	20,0	0,41	5,4	30,7	58,7	3,14	16,3	28,1	117,9	1,95	9,6	26,9	143,4	2,72	8,6	26,6	65,6	2,53	11,9	28,5	123,6	4,73	20,6	28,1	154,1	1,71	10,1	27,9								
<i>ay</i> , мм	27,8	0,56	7,5	42,7	90,2	5,59	29,1	43,1	180,1	3,97	19,4	41,1	226,3	7,34	23,2	41,8	99,4	4,34	20,4	43,2	184,9	7,24	31,6	42,1	238,7	4,52	26,7	43,3								
<i>W</i> , г	2,2	0,16	2,1	79,2	12,15	63,2	493,5	24,29	119,0	809,5	43,12	136,4	95,3	12,40	58,2	483,2	33,07	144,2							887,7	35,20	208,3									

до 97,1, 91,2 и 43,3 % (табл. 3). Это снижение линейных приростов объясняется тем, что рост неполовозрелых рыб зависит в основном от кормовых условий, а у половозрелых, кроме того, происходит расход большого запаса энергетических ресурсов на генеративный обмен [Никольский, 1974].

Некоторое увеличение приростов у взрослых самок, вероятно, обусловлено тем, что у старых особей большая доля ассимилированной энергии идет на рост, поскольку воспроизводительная способность частично утрачивается [Анухина, 1962]. У самцов минтая снижение прироста у среднеразмерных рыб и его увеличение у следующей возрастной группы отмечено только по *ao* и *ay*. В остальных вариантах происходит сокращение приростов по мере роста рыб. Исключением является только прирост *ws*: как у самцов (7,8, 8,6, 9,1 %), так и у самок (8,4, 8,6, 8,8 %) наблюдается увеличение приростов во всех размерных группах (табл. 3).

У самцов и самок трески относительные приросты во всех размерных группах также имеют тенденцию как к увеличению, так и к сокращению. Однако у рыб разных полов по большинству исследуемых признаков в ростовых процессах отмечена разнонаправленность, совпадает только характер роста таких показателей, как диаметр глаза (*np*), наибольшая высота тела (*gh*) и расположение анального плавника (*ay*). Так, у самцов и самок трески сокращение приростов диаметра глаза относительно длины тела в размерных группах хорошо выражено — соответственно 5,4, 4,2, 3,9 и 5,3, 4,3, 4,0 % (табл. 4).

Большинство пластических признаков у исследуемых рыб подвержено возрастной изменчивости, причем значительная амплитуда колебаний одних может сочетаться с малой вариабельностью других. У самцов и самок наваги на разных стадиях развития довольно велика изменчивость отдельных частей тела, прежде всего таких, как *ws*, *np*, *gh* и масса тела (*W*) (табл. 5). У минтая и трески высока изменчивость большинства признаков во всех размерных группах.

Таблица 4  
Table 4

Средние величины морфометрических признаков и морфометрические индексы (% от общей длины тела — *ab*) у самцов и самок трески  
Average values of morphometric traits and morphometric indices (% of total body length) for males and females of pacific cod

Признак	Молодь N = 61 экз.			Среднеразмерные N = 24 экз.			Крупноразмерные N = 25 экз.			Молодь N = 45 экз.			Среднеразмерные N = 30 экз.			Крупноразмерные N = 20 экз.		
	M	SE	δ %	M	SE	δ %	M	SE	δ %	M	SE	δ %	M	SE	δ %	M	SE	δ %
<i>ab</i> , мм	250,7	12,09	94,5	549,7	10,67	52,3	681,1	17,77	88,8	253,2	13,93	93,4	532,7	3,01	49,3	671,0	13,98	62,5
<i>ac</i> , мм	246,3	11,92	93,1	542,5	10,52	51,5	670,9	17,46	87,3	249,3	13,67	91,7	521,5	2,92	51,7	661,8	13,98	6,5
<i>ad</i> , мм	229,8	11,14	86,9	508,9	9,88	48,4	625,2	16,27	81,3	232,9	12,99	87,1	487,3	2,51	51,7	618,9	13,05	58,4
<i>ao</i> , мм	62,4	2,92	22,8	140,5	2,81	13,7	171,2	5,41	27,1	63,4	3,39	22,7	134,5	0,99	14,9	170,1	3,88	17,4
<i>ws</i> , мм	24,6	1,42	11,1	65,6	1,83	8,9	79,9	2,59	12,9	25,9	1,84	12,3	62,8	1,94	9,5	80,5	3,12	13,9
<i>np</i> , мм	13,5	0,48	3,7	23,3	0,59	2,9	26,8	0,76	3,8	13,4	0,49	3,3	23,0	0,48	2,4	27,1	0,79	3,6
<i>gh</i> , мм	49,7	2,59	20,2	128,4	3,45	16,9	166,3	6,06	30,3	50,2	2,97	19,9	122,9	3,96	19,4	162,9	5,14	22,9
<i>ay</i> , мм	76,5	3,77	29,4	170,9	4,51	22,1	208,6	7,00	35,0	79,1	4,63	31,1	163,4	4,49	22,0	212,2	6,14	27,5
<i>ay</i> , мм	114,9	5,83	45,6	268,6	8,22	40,3	348,5	11,00	55,0	115,4	6,90	46,3	256,2	7,04	34,5	345,2	9,10	40,7
<i>W</i> , г	210,0	25,10	196,0	1971,0	109,50	536,4	3790,0	333,00	1665,0	215,2	29,61	198,6	1745,8	17,93	579,9	3760,3	316,00	1413,0

Таблица 5

Коэффициенты вариации относительных приростов метрических признаков наваги, минтая и трески, %

Table 5

Coefficients of variation for relative increments in metric traits of saffron cod, walleye pollock and pacific cod, %

Признак	Навага						Минтай						Треска						
	Самцы			Самки			Мальки	Самцы			Самки			Самцы			Самки		
	1	2	3	1	2	3		1	2	3	1	2	3	1	2	3			
<i>ab</i> , мм	14,48	16,75	3,86	8,00	4,57	2,62	28,11	30,16	8,87	5,68	20,84	11,71	6,10	37,69	9,51	13,04	36,89	9,26	9,31
<i>ac</i> , мм	15,61	17,41	6,54	4,04	4,42	2,59	29,00	29,82	8,51	5,72	20,32	11,52	6,39	37,80	9,49	13,01	36,78	9,90	0,98
<i>ad</i> , мм	15,03	18,27	7,07	4,31	8,97	5,11	23,36	28,45	8,50	6,13	21,30	11,88	6,39	37,82	9,51	13,00	37,40	10,61	9,44
<i>ao</i> , мм	13,49	19,33	7,68	6,03	8,22	4,66	29,03	28,18	8,93	5,41	19,73	12,64	6,88	36,54	9,75	15,83	35,80	11,04	10,23
<i>ws</i> , мм	18,18	15,17	15,02	10,65	9,15	4,93	29,31	30,49	15,08	14,57	19,17	15,40	11,64	45,12	13,57	16,15	47,49	15,17	17,27
<i>np</i> , мм	8,82	10,71	7,64	9,58	15,09	9,79	41,86	27,55	13,72	8,42	31,28	10,00	9,96	27,41	12,45	14,18	24,63	10,31	13,28
<i>gh</i> , мм	16,48	15,96	9,80	8,11	21,62	10,98	22,61	41,11	9,38	7,36	31,14	14,68	11,46	40,64	13,16	18,22	39,64	15,77	14,06
<i>aq</i> , мм	16,46	8,26	8,03	5,37	8,92	5,04	27,00	27,77	8,14	6,00	18,14	16,67	6,58	38,43	12,93	16,78	39,32	13,47	12,96
<i>ay</i> , мм	16,23	10,11	8,06	7,36	8,76	4,75	26,98	32,26	10,77	10,25	20,52	17,09	11,20	39,69	15,00	15,78	40,12	13,47	11,79
<i>W</i> , г	4,49	28,60	20,15	14,55	28,17	4,84	95,45	79,80	24,11	16,85	61,07	29,84	23,46	93,33	27,21	43,93	92,29	33,21	37,58

Примечание. 1 — молодые; 2 — среднеразмерные; 3 — крупноразмерные.

Как показывают наши данные, увеличение относительных значений большинства признаков в постэмбриогенезе наваги, минтая и трески происходит неравномерно в результате гетерономного [Шмальгаузен, 1935] или аллометрического роста (рис. 2). Как видно на рис. 2, относительные приросты морфологических признаков молодых самцов наваги и минтая несколько превышают приросты их самок, в то время как взрослые рыбы растут примерно с одинаковой скоростью. При этом минимальная величина относительного прироста у всех групп исследуемых рыб отмечена для *np*, а максимальные — для *ws* и *gh*, что указывает на более раннее формирование первого по сравнению с двумя другими признаками (рис. 2). Особи молодых рыб значительно опережают в росте взрослых, и наиболее интенсивный их рост отмечается у трески.

**Половой диморфизм.** У наваги половой диморфизм по абсолютным значениям исследуемых признаков выявлен в группе молодых особей: самки достоверно крупнее самцов по *ao* и *ws*. В группе среднеразмерных особей межполовые различия исчезают совсем, а у крупноразмерных они установлены по *aq* (табл. 6).

Различия у минтая по ряду признаков формируются также у молодых особей. Так, молодые самки опережают в росте молодых самцов по *ws* и по *aq*. У средневозрастных рыб половой диморфизм отмечается по *ao* и по *np* — у самок они достоверно больше (табл. 7). Различия между самцами и самками проявляются и у крупноразмерного минтая. Так, самки достоверно крупнее самцов на третьем уровне значимости по *gh* и по *aq*.

У трески по всем исследуемым признакам при сравнении самцов и самок, приблизительно равных по длине тела, половой диморфизм по средним значениям отсутствует (табл. 8).

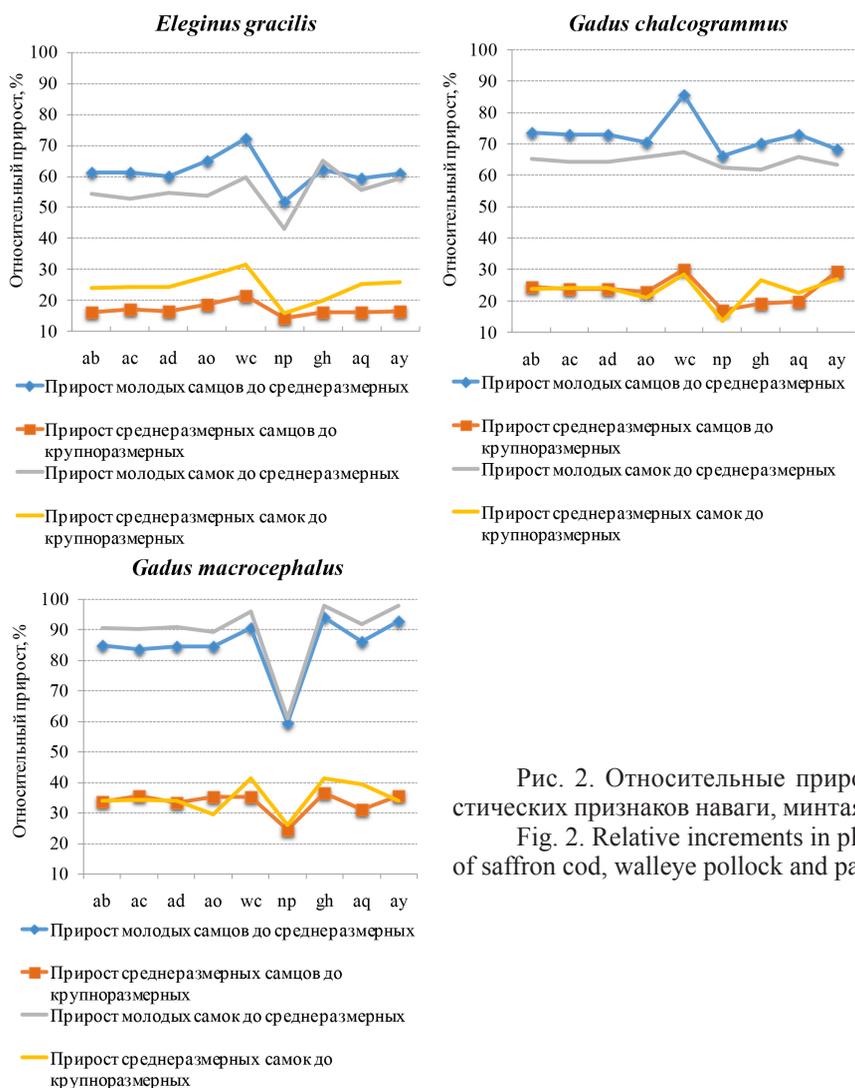


Рис. 2. Относительные приросты пластических признаков наваги, минтая и трески  
 Fig. 2. Relative increments in plastic traits of saffron cod, walleye pollock and pacific cod

Таблица 6  
 Различия в средних значениях пластических признаков между самцами и самками наваги в размерных группах (t-критерий Стьюдента)

Table 6  
 Differences in mean values of plastic traits (Student t-test) between males and females of saffron cod, by size groups

Признак	Молодь		Среднеразмерные		Крупноразмерные	
	t	p	t	p	t	p
ab	-1,16118	0,13772	-0,02959	0,488227	1,216984	0,115995
ac	-1,16999	0,136028	0,16304	0,43542	1,15856	0,12724
ad	-0,88597	0,199344	-0,07596	0,469808	1,478686	0,074084
ao	<b>-1,89707</b>	<b>0,047197</b>	-0,31781	0,375672	0,252266	0,401156
wc	<b>-2,14292</b>	<b>0,028875</b>	0,855387	0,197268	1,088488	0,144357
np	-1,1802	0,138233	0,286634	0,387597	-0,28889	0,387238
gh	-0,04792	0,48156	-1,04004	0,150653	0,696161	0,246809
aq	-0,83035	0,215212	0,459427	0,323506	1,992594	0,028252
ay	-0,54381	0,299893	-0,19495	0,422959	0,113698	0,455105
W	-0,99114	0,175321	-0,60181	0,274406	1,256796	0,109108

Примечание. t — значение статистики Стьюдента; p — уровень значимости, здесь и в табл. 7 выделены достоверные различия (p < 0,05).

Таблица 7

Различия в средних значениях пластических признаков между самцами и самками минтая в размерных группах (t-критерий Стьюдента)

Table 7

Differences in mean values of plastic traits (Student t-test) between males and females of walleye Pollock, by size groups

Признак	Молодь		Среднеразмерные		Крупноразмерные	
	t	p	t	p	t	p
<i>ab</i>	-1,30459	0,099193	-0,02715	0,489254	1,020164	0,161415
<i>ac</i>	-1,34082	0,093211	0,113516	0,455166	1,179398	0,12774
<i>ad</i>	-1,42944	0,079746	-0,10847	0,45716	1,692615	0,054953
<i>ao</i>	-1,17381	0,123194	<b>-1,78883</b>	<b>0,041873</b>	0,93803	0,180001
<i>wc</i>	<b>-2,33077</b>	<b>0,012054</b>	-0,33618	0,369316	-0,43181	0,336769
<i>np</i>	-0,47913	0,317196	<b>-1,69257</b>	<b>0,049062</b>	-1,14825	0,133871
<i>gh</i>	-0,8972	0,187092	0,233419	0,408538	<b>2,811598</b>	<b>0,004724</b>
<i>aq</i>	<b>-1,70702</b>	<b>0,047281</b>	-1,11646	0,137639	<b>3,302211</b>	<b>0,002105</b>
<i>ay</i>	-1,29818	0,100349	-0,58338	0,282153	1,431215	0,085806
<i>W</i>	-0,93012	0,178583	0,246639	0,403314	1,404979	0,086996

Таблица 8

Различия в средних значениях пластических признаков между самцами и самками трески в размерных группах (t-критерий Стьюдента)

Table 8

Differences in mean values of plastic traits (Student t-test) between males and females of pacific cod, by size groups

Признак	Молодь		Среднеразмерные		Крупноразмерные	
	t	p	t	p	t	p
<i>ab</i>	-0,13555	0,446229	-1,16105	0,125805	0,445751	0,329033
<i>ac</i>	-0,16509	0,434612	-1,40686	0,083095	0,403613	0,344249
<i>ad</i>	-0,18343	0,427424	-1,50148	0,070032	0,299694	0,382927
<i>ao</i>	-0,21957	0,413337	-1,45243	0,076585	0,156872	0,438058
<i>wc</i>	-0,57504	0,283359	-1,02944	0,154329	-0,16371	0,435401
<i>np</i>	-0,26249	0,396739	-0,50167	0,3092	-0,2461	0,403403
<i>gh</i>	-0,12715	0,449543	-1,05384	0,14879	0,420798	0,337999
<i>aq</i>	-0,43226	0,33328	-1,18371	0,121305	-0,38512	0,351022
<i>ay</i>	-0,05031	0,479991	-1,14551	0,129028	0,228149	0,410306
<i>W</i>	-0,13344	0,447065	-1,39665	0,08461	0,064803	0,474315

Таким образом, половые различия в ростовых процессах в исследуемых выборках рыб заключаются в разной скорости роста самцов и самок, что в большей степени проявляется у минтая, у которого самки растут по некоторым признакам быстрее самцов во всех исследуемых группах. У наваги значимые различия проявляются только между молодыми и крупноразмерными рыбами — самки крупнее самцов.

Следует отметить, что изменения размеров частей тела и расположения плавников связаны с изменением не только длины рыбы, но и образа жизни и формы тела, в связи с чем функции некоторых частей тела могут усиливаться или ослабевать [Алеев, 1963]. Установленные межполовые различия у крупноразмерных особей наваги (по *aq*) и минтая (по *gh*, а также различия по *aq*) являются следствием того, что с возрастом происходит совершенствование ряда гидродинамических качеств рыбы. Так, у самок наваги антедорсальное расстояние с ростом рыбы увеличивается (29,0, 29,3, 30,1 %), что способствует улучшению плавательных функций [Алеев, 1963], а у самцов, напротив, сокращается (30,2, 29,5, 29,4 %) (см. табл. 2), что и определяет формирование полового диморфизма по этому признаку у крупноразмерных рыб (табл. 6).

У самцов и у самок минтая антедорсальное расстояние с ростом сокращается (см. табл. 3), однако у самок во всех размерных группах оно превышает таковое у самцов (соответственно 28,5, 28,1, 27,9 % против 28,1, 26,9, 26,6 %). У крупноразмерных самок минтая наблюдалась бóльшая *gh* (16,6 %), чем у самцов (15,6 %) (табл. 3), вероятно, связанная с необходимостью увеличения способности рыбы совершать повороты в вертикальной плоскости [Васнецов, 1948; Алеев, 1963], что, возможно, определяется как пищевым, так и нерестовым поведением [Васнецов, 1948; Sakurai, 1989, 2014].

У наваги и минтая наблюдается половой диморфизм по схожим признакам. Так, в группе молодых рыб он отмечен по *ws*, а у крупноразмерных — по *aq*. Такая сходная морфология двух видов рыб, вероятно, является следствием их практически одинаковых условий обитания и образом жизни [Новикова, 2021]. Известно, что форма тела рыб зависит от характера и силы гидродинамического сопротивления водной среды при их движении, а сходные потоки воды формируют и сходство в форме тела [Алеев, 1963]. Возможно, этот факт объясняет схожесть изменения местоположения спинного плавника (*aq*) у наваги и минтая относительно переднего конца тела.

**Аллометрический рост.** У наваги отрицательная аллометрия обнаружена у мальков по *np* (слабая связь), в группах самцов — у молоди по *aq*, *ay*. У крупноразмерных самцов положительная аллометрия отмечается для *ws*, *gh* и *ay*. Положительная аллометрия наблюдается у неполовозрелых самок для диаметра глаза и наибольшей высоты тела и в группе среднеразмерных самок — для *ws*. У крупноразмерных самок с большей скоростью относительно длины увеличиваются *ws*, *gh* и *ay* (табл. 9). Положительная аллометрия типична и для нарастания с возрастом мышечной массы. Наибольший коэффициент положительной аллометрии признака *W* характерен для мальков наваги. Известно, что такая адаптация важна для перехода мальков на потребление более крупного и подвижного корма, когда большая масса тела увеличивает скорость броска на добычу [Горбунова, 1954; Кукушкина, Щербина, 1977]. Следует отметить, что у средне- и крупноразмерных самцов коэффициент положительной аллометрии признака *W* значительно ниже, чем у самок (табл. 9).

У минтая отрицательная аллометрия отмечена в группах самцов и самок в позднем онтогенезе только для *np*. Для размерного признака *ws* по отношению к общим размерам тела обнаружена положительная аллометрия у средне- и крупноразмерных самцов. У молодых самок положительная аллометрия наблюдается для *np* и *gh*. Положительная аллометрия для *W* типична для всех групп особей минтая, при этом коэффициент аллометрии с возрастом у самцов и самок снижается (табл. 10).

У трески четко выраженная аллометрическая изменчивость по пропорциям тела не выявлена. При сравнении особей разного размера обнаружен положительный аллометрический рост на высоком уровне связи лишь у крупноразмерных самок для *ws* и традиционно для *W* с высокими значениями коэффициентов детерминации и аллометрии во всех возрастных группах (табл. 11).

Таким образом, различия между самцами и самками в постэмбриональном развитии у наваги, минтая и трески формируются разными путями.

У наваги рост морфологических признаков у самцов характеризуется чередованием изометрии, положительной и отрицательной аллометрии, а у самок — изометрией и положительной аллометрией. При этом у молодых рыб наблюдаются половые различия по ряду признаков. Так, если у самок по таким частям тела, как *np* и *gh*, характерны положительная аллометрия, а по *aq*, *ay* — изометрия, то у самцов по этим признакам — соответственно изометрия и отрицательная аллометрия. Это означает, что эти признаки у самцов формируются значительно раньше, чем у самок. При этом у крупноразмерных самцов и самок наблюдается схожий рост исследуемых признаков.

У минтая в группах молодых рыб изменения линейных признаков схожи с изменениями у наваги: у самок также отмечается положительная аллометрия по *np* и *gh*, а у самцов по этим признакам — изометрия. В более позднем онтогенезе у самцов и

Таблица 9  
Table 9

Коэффициенты уравнений, описывающих изменение в онтогенезе пропорций тела у наваги разных размерных групп  
Coefficients of equations describing changes in body proportions during ontogenesis for saffron cod, by size groups

Признак	Мальки						Самцы						Самки								
	Молодь		Среднеразмерные		Крупноразмерные		Молодь		Среднеразмерные		Крупноразмерные		Молодь		Среднеразмерные		Крупноразмерные				
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>			
<i>ac</i>	1,05	0,772	0,987	1,01	0,930	0,998	0,95	1,248	0,906	1,04	0,787	0,974	0,96	1,235	0,998	1,03	0,820	0,978	1,01	0,932	0,995
<i>ad</i>	1,03	0,800	0,986	1,03	0,800	0,988	0,91	1,571	0,838	1,09	0,539	0,943	1,06	0,660	0,917	1,03	0,753	0,962	0,98	1,014	0,978
<i>ao</i>	0,87	0,390	0,841	1,12	0,109	0,970	1,01	0,188	0,733	1,22	0,057	0,631	1,00	0,210	0,941	1,11	0,112	0,811	1,06	0,148	0,574
<i>ac</i>	1,05	0,068	0,667	0,92	0,114	0,822	0,51	1,615	0,486	1,62	0,002	0,430	1,02	0,072	0,849	1,54	0,003	0,451	2,12	0,002	0,312
<i>np</i>	0,47	0,517	0,311	0,53	0,547	0,585	0,61	0,384	0,271	1,12	0,019	0,192	1,58	0,020	0,600	0,84	0,099	0,285	1,17	0,013	0,629
<i>gh</i>	0,86	0,294	0,537	0,97	0,203	0,923	0,92	0,288	0,375	1,55	0,006	0,531	2,24	0,207	0,900	1,21	0,053	0,480	2,09	0,003	0,322
<i>aq</i>	0,98	0,338	0,774	0,37	8,019	0,756	0,95	0,386	0,587	0,79	1,058	0,302	1,03	0,247	0,787	1,08	0,186	0,678	1,37	0,031	0,517
<i>ay</i>	1,02	0,404	0,840	0,36	12,23	0,483	1,02	0,931	0,666	1,57	0,014	0,680	1,02	0,379	0,861	1,16	0,169	0,619	1,54	0,016	0,477
<i>W</i>	3,49	0,024	0,910	2,17	0,093	0,822	2,70	0,021	0,774	3,12	0,004	0,691	3,15	0,004	0,979	2,92	0,001	0,807	3,45	0,001	0,643

Примечание. Здесь и в табл. 10, 11 полужирный курсив — отрицательная аллометрия; полужирный — положительная аллометрия; обычный шрифт — изометрия.

Таблица 10  
Table 10

Коэффициенты уравнений, описывающих изменение в онтогенезе пропорций тела у минтая разных размерных групп  
Coefficients of equations describing changes in body proportions during ontogenesis for walleye pollock, by size groups

Признак	Мальки						Самцы						Самки								
	Молодь		Среднеразмерные		Крупноразмерные		Молодь		Среднеразмерные		Крупноразмерные		Молодь		Среднеразмерные		Крупноразмерные				
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>			
<i>ac</i>	1,02	0,875	0,997	0,99	1,050	0,998	0,96	1,238	0,990	0,99	1,012	0,980	0,97	1,129	0,999	0,98	1,077	0,998	0,99	0,980	0,985
<i>ad</i>	0,99	0,921	0,934	1,00	0,898	0,997	0,95	1,188	0,995	1,06	0,611	0,972	1,01	0,871	0,989	0,98	0,920	0,998	1,01	0,877	0,980
<i>ao</i>	1,00	0,232	0,945	0,91	0,363	0,960	0,99	0,229	0,827	0,78	0,883	0,668	0,89	0,403	0,868	1,09	0,133	0,925	0,82	0,680	0,642
<i>ac</i>	0,94	0,113	0,858	0,99	0,081	0,935	1,53	0,003	0,776	1,91	0,002	0,571	0,81	0,230	0,703	1,23	0,021	0,892	1,30	0,013	0,641
<i>np</i>	1,19	0,029	0,885	0,81	0,157	0,749	1,26	0,010	0,749	0,21	13,18	0,788	1,52	0,003	0,896	0,92	0,087	0,742	0,47	1,372	0,305
<i>gh</i>	0,77	0,544	0,601	1,38	0,020	0,957	0,59	2,070	0,532	1,04	0,118	0,603	1,51	0,010	0,797	0,92	0,266	0,800	1,06	0,112	0,547
<i>aq</i>	0,94	0,393	0,951	0,87	0,567	0,930	0,82	0,825	0,911	0,95	0,367	0,789	0,83	0,731	0,908	1,15	0,114	0,826	0,94	0,418	0,785
<i>ay</i>	0,93	0,563	0,939	1,07	0,291	0,977	0,87	0,909	0,704	1,59	0,009	0,827	0,96	0,521	0,957	1,08	0,262	0,956	1,06	0,292	0,672
<i>W</i>	2,70	0,011	0,961	3,18	0,003	0,993	2,77	0,013	0,734	2,44	0,047	0,689	3,08	0,005	0,967	2,63	0,021	0,932	2,65	0,020	0,779

самок наблюдаются изометрия, положительная и значительно реже отрицательная аллометрия. Но, поскольку отмеченная для крупноразмерных самок отрицательная аллометрия по диаметру глаза характеризуется невысокой связью, можно предположить, что в целом у самцов процесс формирования глаз происходит раньше, чем у самок. Ширина лба и расстояние от вершины рыла до анального плавника у крупноразмерных самцов опережают в росте общие размеры тела (положительная аллометрия), формируя таким образом межполовые различия.

Рост трески практически по всем исследуемым морфометрическим признакам, исключая нарастание массы тела относительно длины, имеет скорее линейный характер, чем степенной. Единственное различие в характере роста между самцами и самками проявляется у крупноразмерных рыб: у самок наблюдается положительная аллометрия по *ws*, что, видимо, и определяет формирование полового диморфизма по этому признаку.

**Факторный анализ.** Для того чтобы установить, влияют ли исследуемые морфологические признаки на изменчивость и какие из них имеют больший удельный вес в общей изменчивости внутри возрастных групп и между группами, был применен метод факторного анализа, который позволяет выделить небольшое количество скрытых факторов, в большей степени влияющих на измеряемые параметры [Рокицкий, 1973].

Согласно результатам факторного анализа, в выборках наваги, трески и минтая первые две канонические переменные в большинстве случаев описывают более 90 % общей дисперсии 10 морфологических признаков, что свидетельствует о высоком уровне согласованности в их изменчивости (табл. 12).

Из данных табл. 12 следует, что в выборках наваги и минтая *Factor 1* имеет высокие факторные нагрузки по переменным, характеризующим изменчивость общих размеров тела (*ab*, *ac*, *ad*, *ao*, *W*), а *Factor 2* отражает различия по пропорциям тела. Максимальные нагрузки на эту компоненту дают *ws*, *np*, *aq* и *ay* и *gh*. Исключение составляют группы

Таблица 11

Table 11

Коэффициенты уравнений, описывающих изменение в онтогенезе пропорций тела у трески разных размерных групп

Coefficients of equations describing changes in body proportions during ontogenesis for pacific cod, by size groups

Признак	Самцы																					
	Молодь				Крупноразмерные				Средне-размерные				Крупноразмерные									
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>							
<i>ac</i>	1,00	0,972	0,998		0,99	0,994	0,998	0,994	0,99	0,998	0,994	0,999	1,002	0,999	0,999	0,991	1,01	0,941	0,991	1,01	0,934	0,996
<i>ad</i>	1,00	0,897	0,998		0,99	0,940	0,997	0,938	1,01	0,861	0,999	0,999	0,861	0,999	0,999	0,953	0,98	0,852	0,953	0,98	1,015	0,957
<i>ao</i>	0,96	0,301	0,990		0,98	0,282	0,916	0,858	0,97	0,289	0,991	0,991	0,289	0,991	0,923	0,923	1,02	0,112	0,923	1,02	0,229	0,877
<i>ws</i>	1,18	0,036	0,968		0,72	0,675	0,283	0,524	1,21	0,032	0,948	0,948	0,032	0,948	0,834	0,834	1,57	0,011	0,834	1,57	0,002	0,786
<i>np</i>	0,69	0,307	0,911		0,91	0,073	0,574	0,654	0,61	0,484	0,920	0,920	0,484	0,920	0,417	0,417	0,97	0,624	0,417	0,97	0,049	0,502
<i>gh</i>	1,07	0,136	0,969		1,19	0,070	0,769	0,582	1,03	0,166	0,954	0,954	0,166	0,954	0,809	0,809	1,15	0,029	0,809	1,15	0,093	0,559
<i>aq</i>	1,01	0,291	0,986		1,01	0,298	0,558	0,768	1,07	0,211	0,937	0,937	0,211	0,937	0,725	0,725	1,10	0,294	0,725	1,10	0,170	0,645
<i>ay</i>	1,06	0,337	0,992		1,36	0,051	0,659	0,533	1,09	0,278	0,990	0,990	0,278	0,990	0,720	0,720	0,849	0,353	0,720	0,849	1,364	0,428
<i>W</i>	<b>3,11</b>	0,006	0,994		<b>3,22</b>	0,004	0,925	0,891	<b>3,06</b>	0,007	0,996	0,996	0,007	0,996	0,933	0,933	<b>3,27</b>	0,003	0,933	<b>3,27</b>	0,004	0,872

Таблица 12  
Table 12

Нагрузки морфологических признаков на первую и вторую канонические переменные в выборках наваги, мингай и трески

Loadings of morphological traits on the first and second canonical variables in samples of saffron cod, walleye pollock and pacific cod

Признак	Мальки				Самцы				Самки					
	Молодь		Среднеразмерные		Крупноразмерные		Молодь		Среднеразмерные		Крупноразмерные			
	Factor 1	Factor 2	Factor 1	Factor 2	Factor 1	Factor 2	Factor 1	Factor 2	Factor 1	Factor 2	Factor 1	Factor 2		
<b>Навага</b>														
<i>ab</i> , мм	-0,978	0,018	0,809	0,468	0,712	0,348	0,860	0,152	0,734	0,481	0,321	0,268	0,744	0,250
<i>ac</i> , мм	-0,959	0,014	0,812	0,465	0,714	0,342	0,884	0,114	0,758	0,454	0,305	0,238	0,722	0,249
<i>ad</i> , мм	-0,973	0,017	0,829	0,418	0,715	0,382	0,883	0,156	0,861	0,300	0,307	0,240	0,746	0,249
<i>ao</i> , мм	-0,039	0,990	0,755	0,368	0,569	0,310	0,599	0,164	0,821	0,279	0,338	0,267	0,795	0,178
<i>ws</i> , мм	-0,862	0,003	0,649	0,525	0,365	0,376	0,296	0,161	0,900	0,344	0,165	0,070	0,277	0,882
<i>np</i> , мм	-0,497	-0,148	0,470	0,839	0,426	0,250	0,280	0,087	0,289	0,895	0,146	0,949	0,320	0,194
<i>gh</i> , мм	-0,824	-0,037	0,557	0,731	0,326	0,848	0,163	0,914	0,727	0,435	0,148	0,125	0,306	0,310
<i>aq</i> , мм	-0,908	0,009	0,470	0,776	0,699	0,395	0,334	0,360	0,423	0,396	0,199	0,155	0,404	0,368
<i>av</i> , мм	-0,928	0,026	0,448	0,346	0,464	0,324	0,415	0,227	0,649	0,719	0,787	0,225	0,928	0,234
<i>W</i> , г	-0,947	-0,017	0,312	0,748	0,558	0,512	0,571	0,170	0,825	0,447	0,242	0,196	0,663	0,260
$\delta^2$	<b>70,77</b>	<b>10,06</b>	<b>88,79</b>	<b>5,12</b>	<b>87,83</b>	<b>4,11</b>	<b>65,84</b>	<b>10,14</b>	<b>90,49</b>	<b>5,69</b>	<b>75,93</b>	<b>8,27</b>	<b>79,95</b>	<b>7,16</b>
<b>Мингай</b>														
<i>ab</i> , мм	0,973	-0,003	0,711	0,496	0,712	0,348	0,773	0,595	0,731	0,394	0,518	0,406	0,342	0,306
<i>ac</i> , мм	0,972	-0,002	0,714	0,493	0,714	0,342	0,748	0,519	0,730	0,393	0,522	0,403	0,362	0,264
<i>ad</i> , мм	0,965	0,001	0,715	0,493	0,715	0,382	0,798	0,510	0,770	0,397	0,515	0,404	0,325	0,309
<i>ao</i> , мм	0,958	0,002	0,637	0,474	0,569	0,310	0,440	0,764	0,520	0,482	0,462	0,499	0,806	0,195
<i>ws</i> , мм	0,836	0,018	0,649	0,428	0,365	0,376	0,048	0,672	0,391	0,802	0,412	0,414	0,286	0,145
<i>np</i> , мм	0,000	1,000	0,431	0,817	0,426	0,250	0,404	0,842	0,566	0,453	0,257	0,890	0,130	0,953
<i>gh</i> , мм	0,797	0,010	0,692	0,496	0,326	0,848	0,979	0,107	0,515	0,419	0,850	0,286	0,207	0,078
<i>aq</i> , мм	0,964	0,001	0,537	0,449	0,699	0,395	0,882	0,446	0,625	0,426	0,472	0,478	0,385	0,287
<i>av</i> , мм	0,969	0,006	0,706	0,520	0,464	0,324	0,483	0,837	0,683	0,439	0,551	0,408	0,543	0,132
<i>W</i> , г	0,925	-0,005	0,699	0,504	0,558	0,512	0,351	0,257	0,660	0,432	0,697	0,283	0,254	0,098
$\delta^2$	<b>85,25</b>	<b>10,01</b>	<b>96,12</b>	<b>1,76</b>	<b>87,83</b>	<b>4,11</b>	<b>82,43</b>	<b>12,38</b>	<b>93,73</b>	<b>2,32</b>	<b>90,47</b>	<b>4,56</b>	<b>78,27</b>	<b>8,66</b>

Треска													
<i>ab</i> , мм	—	0,543	0,488	0,493	0,458	0,497	0,346	0,615	0,461	0,696	0,439	0,400	0,411
<i>ac</i> , мм	—	0,548	0,488	0,499	0,452	0,437	0,372	0,622	0,460	0,696	0,433	0,430	0,395
<i>ad</i> , мм	—	0,562	0,484	0,488	0,451	0,548	0,496	0,619	0,449	0,686	0,439	0,466	0,475
<i>ao</i> , мм	—	0,548	0,504	0,503	0,449	0,574	0,458	0,628	0,454	0,666	0,447	0,487	0,580
<i>ws</i> , мм	—	0,433	0,519	0,802	0,303	0,276	0,876	0,795	0,392	0,519	0,371	0,708	0,346
<i>np</i> , мм	—	0,451	0,702	0,351	0,293	0,375	0,341	0,452	0,400	0,374	0,812	0,849	0,308
<i>gh</i> , мм	—	0,667	0,484	0,409	0,476	0,307	0,507	0,438	0,751	0,581	0,440	0,264	0,868
<i>aq</i> , мм	—	0,565	0,477	0,531	0,427	0,586	0,522	0,476	0,459	0,454	0,412	0,481	0,691
<i>ay</i> , мм	—	0,557	0,479	0,273	0,872	0,869	0,221	0,628	0,424	0,531	0,439	0,391	0,522
<i>W</i> , г	—	0,494	0,479	0,501	0,482	0,588	0,452	0,669	0,396	0,616	0,368	0,593	0,594
$\delta^2$	—	98,14	0,65	90,94	3,57	89,63	4,33	95,49	1,63	93,88	2,23	89,84	4,37

Примечание.  $\delta^2$  — дисперсия, %, курсивом выделены высокие факторные нагрузки.

среднеразмерных самок наваги и минтая, где наибольшие значения коэффициентов корреляции по первому фактору (*Factor 1*) соответствуют *ay* и *gh*, а по второму (*Factor 2*) — у обоих видов по *np*. У мальков наваги и минтая *Factor 1* несет максимальную величину факторных нагрузок. Столь высокий уровень согласованности в изменчивости всего комплекса изученных признаков, несомненно, определяется высокими темпами роста и развития организма ювенильных особей [Никольский, 1974]. Таким образом, факторные нагрузки на первую и вторую канонические оси в исследованных выборках наваги и минтая оказались сходными, что можно предполагать наличие общего тренда в их изменчивости. У трески иное распределение нагрузок. Так, в основном наибольшие соотношения между факторными нагрузками и морфометрическими признаками отмечены у самцов и у самок по *ws* и *np* при низких значениях коэффициентов корреляции по переменным, характеризующим общие размеры тела.

**Кластерный анализ.** Результаты сравнения наборов наибольших факторных нагрузок морфологических признаков (табл. 12) между группами внутри видов методом кластерного анализа отражают довольно высокий уровень различий трендов морфологической изменчивости у рыб разных возрастных групп.

Так, у наваги совокупность наибольших факторных нагрузок морфологических признаков образует две ветви. Первую ветвь составили взрослые рыбы, при этом среднеразмерные особи объединились в один кластер на основании имеющего больший удельный вес в этих размерных группах *ay*. Вторую ветвь образовала группа из молодых рыб, у которых схожи переменные, характеризующие изменчивость общих размеров тела (*ad*, *ao*, *W*) (рис. 3).

Один кластер составили молодые особи минтая, у которых общие размеры тела (*ab*, *ac*, *ad*) также в большей степени влияют на измеряемые параметры. На основании высокой факторной нагрузки на переменную *np* в отдельный кластер объединились взрослые самки. Третью ветвь образовали крупноразмерные самцы минтая, чьи наибольшие факторные нагрузки пришлись на *aq* и *gh* (рис. 3).

У трески отдельный кластер составляли только взрослые самцы. У средне- и крупноразмерных самцов оказались подобны максимальные величины факторных нагрузок на переменные *ws* и *ay*. Следующую ветвь на основе схожих

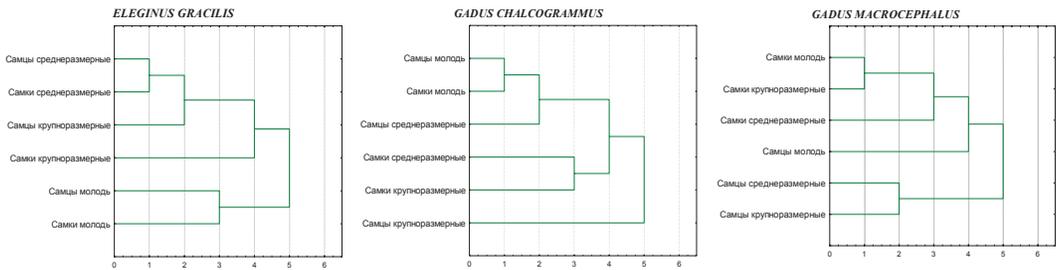


Рис. 3. Дендрограмма сходства величин факторных нагрузок в размерных группах самцов и самок наваги, минтая и трески (цифры на дендрограмме обозначают уровни близости (сходства), наименьший уровень имеет максимальную меру сходства)

Fig. 3. Dendrogram of similarity for the factor loading values in morphometric variability of males and females of saffron cod, walleye pollock and pacific cod, by size groups (the numbers on the dendrogram indicate the levels of similarity, with the lowest level for the highest similarity)

морфометрических признаков сформировали самки всех размерных групп (*gh, wc, np*) и молодые самцы (*gh, np*) (рис. 3).

Результаты сравнения наборов наиболее значимых факторных нагрузок в размерных группах между видами выявили общие тенденции в морфофизиологической изменчивости наваги и минтая, которые, как можно видеть на примере среднеразмерных рыб (рис. 4), во всех размерных группах объединились в один кластер. Так, максимальная изменчивость в группах молодых, средне- и крупноразмерных самцов проявилась в длинах тела (*ab, ac, ad*), а у молодых, средне- и крупноразмерных самок наибольший акцент в изменчивости морфологических признаков пришелся соответственно на *wc, np* и *ao* (табл. 12). Треска во всех возрастных группах образовывала отдельную ветвь. Можно предположить, что морфологическая близость наваги и минтая обусловлена сходством экологических условий в период раннего онтогенеза [Новикова и др., 2020], а межвидовая изменчивость связана с различиями в характере питания и составе пищи рыб [Васнецов, 1953; Шатуновский, 1980].

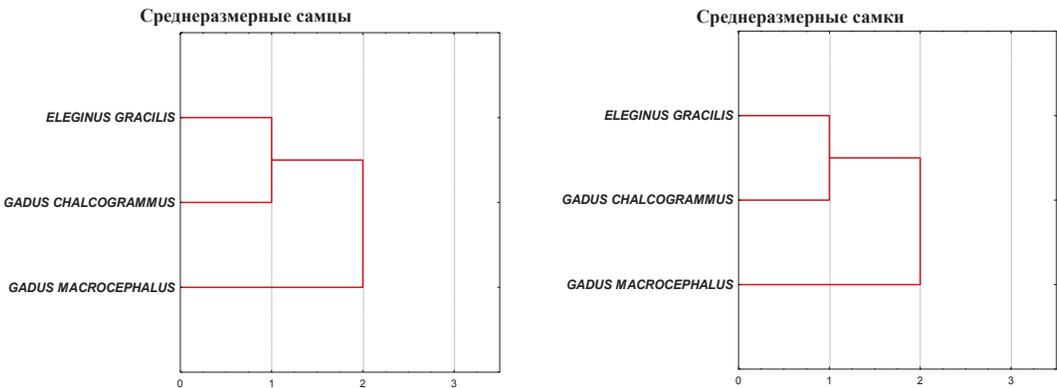


Рис. 4. Дендрограмма сходства величин факторных нагрузок между среднеразмерными группами самцов и самок наваги, минтая и трески

Fig. 4. Dendrogram of similarity for the factor loading values in morphometric variability between medium-sized groups of males and females of saffron cod, walleye pollock and pacific cod

Таким образом, исходя из кластеризации наборов наибольших факторных нагрузок морфологических признаков у исследуемых рыб, у молодых и среднеразмерных особей наваги и у молодки минтая, в отличие от трески, половые различия выражены незначительно, но с возрастом разница в характере роста увеличивается. При этом если у минтая в группах средне- и крупноразмерных самцов максимальная изменчивость в росте определяется различными, а у самок схожими факторами, то у трески в этих группах рыб отмечается обратная картина — большая согласованность в изменчивости у самцов, чем у самок.

Поскольку любые изменения онтогенеза животных под воздействием факторов внешней среды сопровождаются изменением их морфологии и, как следствие, адаптивных свойств организма [Мина, Клевезаль, 1976; Мина, 2001], в будущем целесообразно рассмотреть морфологическую изменчивость у тресковых рыб других популяций на различных стадиях онтогенеза в связи с характерными особенностями населяемых ими биотопов, что задает направление наших дальнейших исследований.

### **Выводы**

При определении половых различий в ростовых процессах в разных размерных группах наваги, минтая и трески выявлено, что темп роста молодых рыб значительно выше, чем взрослых, и наиболее интенсивный рост наблюдается у трески. При этом минимальная величина относительного прироста у рыб всех исследуемых групп отмечена для диаметра глаза (*np*), а максимальные — для ширины лба (*wc*) и наибольшей высоты тела (*gh*), что указывает на более раннее формирование первого по сравнению с двумя другими признаками.

У наваги и минтая половые различия в росте связаны с более ранним созреванием самцов и большими конечными размерами у самок. Половой диморфизм по морфологическим признакам проявляется в том, что у самок, которые растут дольше самцов и достигают более крупных размеров, в группе молодых особей наваги достоверно больше размер головы (*ao*) и ширина лба (*wc*), а у крупноразмерных — антедорсальное расстояние (*aq*). У минтая молодые самки опережают в росте молодых самцов по ширине лба (*wc*) и по антедорсальному расстоянию (*aq*), средневозрастные — по размерам головы (*ao*) и по диаметру глаза (*np*), а крупноразмерные самки достоверно крупнее самцов по высоте тела (*gh*) и по антедорсальному расстоянию (*aq*). У трески половой диморфизм по исследуемым признакам не выявлен.

Установлено, что у особей наваги и минтая половой диморфизм формируется в результате изменения характера аллометрического роста, в то время как для трески характерен линейный тип. Половые различия у исследуемых рыб по некоторым признакам появляются очень рано и видны уже у ювенильных особей. Так, если у молодых самок наваги по таким частям тела, как диаметр глаза (*np*) и наибольшая высота тела (*gh*), характерны положительная аллометрия, а по расстоянию от вершины рыла до спинного и анального плавников (*aq*, *ay*) — изометрия, то у самцов по этим признакам — соответственно изометрия и отрицательная аллометрия. У минтая в группах молодых рыб изменения линейных признаков схожи с навагой: у самок также отмечается положительная аллометрия по диаметру глаза (*np*) и наибольшей высоте тела (*gh*), а у самцов по этим признакам — изометрия. Следовательно, эти признаки у самцов формируются значительно раньше, чем у самок.

По результатам факторного анализа выявлено, что наибольший удельный вес в общей изменчивости внутри размерных групп и между группами исследуемых видов имеют четыре индекса: расстояние от вершины рыла до конца чешуйного покрова (*ad*), наибольшая высота тела (*gh*), диаметр глаза (*np*) и ширина лба (*wc*), которые характеризуют наиболее быстро растущие органы и части тела исследуемых рыб, связанные с наступлением половой зрелости, ориентацией в пространстве и изменением в пищевой стратегии.

Сравнение наборов наиболее значимых факторных нагрузок в размерных группах между видами выявило общие тенденции в морфофизиологической изменчивости наваги и минтая. Так, в группе молодых, средне- и крупноразмерных самцов навага и минтай объединились в один кластер на основании наибольших факторных нагрузок на переменные, характеризующие длины тела (*ab*, *ac*, *ad*). У самок наваги и минтая наибольший акцент в изменчивости морфологических признаков пришелся у молодых рыб на ширину лба, у средневозрастных — на диаметр глаза и у крупноразмерных — на длину головы. Полученные результаты можно объяснить сходством средовых условий формирования признаков в онтогенезе.

## Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает глубокую признательность своим коллегам, сотрудникам КамчатНИРО, принимавшим участие в сборе материалов, использованных в данной статье: Р.Т. Овчаренко, А.А. Матвееву, М.В. Ковалю и А.В. Климову, а также неизвестным рецензентам за ценные замечания и указания, которые позволили улучшить качество представленных материалов.

The author is deeply grateful to R.T. Ovcharenko, A.A. Matveev, M.V. Koval, and A.V. Klimov, her colleagues from KamchatNIRO who took part in collecting the materials used in the study, and to anonymous reviewers of the manuscript for their valuable comments and advices useful for its improvement.

## Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.  
The study was not sponsored.

## Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных соблюдены. Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional principles for the care and use of animals have been observed. The author states that she has no conflict of interest.

## Список литературы

- Алеев Ю.Г.** Функциональные основы внешнего строения рыб : моногр. — М. : АН СССР, 1963. — 247 с.
- Анухина А.М.** Материалы по экологии беломорской наваги *Eleginus navaga* (Pall.) // Вопр. ихтиол. — 1962. — Т. 2, вып. 1(22). — С. 55–68.
- Борец Л.А.** Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1997. — 217 с.
- Буслов А.В.** Рост минтая и размерно-возрастная структура его популяций : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2005. — 226 с.
- Васнецов В.В.** О закономерностях роста рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. — М. : АН СССР, 1953. — С. 218–226.
- Васнецов В.В.** Особенности движения и деятельности плавников леща, воibly и сазана в связи с питанием // Морфологические особенности, определяющие питание леща, воibly и сазана на всех стадиях развития. — М. ; Л. : АН СССР, 1948. — С. 7–53.
- Винников А.В.** Тихоокеанская треска западной Камчатки: биология, динамика численности, промысел : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 2008. — 23 с.
- Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Ефимкин А.Я.** Стратегии питания минтая // Изв. ТИНРО. — 1990. — Т. 111. — С. 123–132.
- Воскобойникова О.С., Баланов А.А.** Морфологическая изменчивость пятнистого круглопера *Eumicrotremus pacificus* (Cottoidei, Cyclopteridae) // Вопр. ихтиол. — 2019. — Т. 59, № 5. — С. 523–530. DOI: 10.1134/S0042875219050230.
- Горбунова Н.Н.** Размножение и развитие минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) // Тр. ИОАН СССР. — 1954. — Т. 11. — С. 132–195.
- Замахаев Д.Ф.** О типах размерно-половых соотношений у рыб // Тр. Моск. техн. ин-та рыбн. пром-сти и хоз-ва им. А.И. Микояна. — 1959. — Вып. 10. — С. 183–209.
- Зверькова Л.М.** Минтай. Биология, состояние запасов : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2003. — 248 с.
- Земнухов В.В.** Половой диморфизм бурого морского петушка *Alectrius alectrolophus* (Pallas, 1814) (Pisces: Stichaeidae) // Биол. моря. — 2018. — Т. 44, № 1. — С. 66–67.
- Кукушкина Н.А., Щербина Л.И.** Сравнительная эколого-морфологическая характеристика ледовитоморской наваги *Eleginus navaga* (Pallas) Белого и Чешской губы Баренцова моря // Вопр. ихтиол. — 1977. — Т. 17, вып. 6(107). — С. 1123–1127.

- Лакин Г.Ф.** Биометрия : учеб. пособие. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.
- Мина М.В.** Морфологическая диверсикация рыб как следствие дивергенции онтогенетических траекторий // Онтогенез. — 2001. — Т. 32, № 6. — С. 471–476.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.** Рост животных: анализ на уровне организма : моногр. — М. : Наука, 1976. — 291 с.
- Михеев П.Б.** Географическая изменчивость морфологических признаков нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Salmonidae: Thymallinae) // Вопр. ихтиол. — 2024. — Т. 64, № 1. — С. 28–43. DOI: 10.31857/S0042875224010032.
- Михеев П.Б.** Половой диморфизм нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) // Амур. зоол. журн. — 2009. — Т. 1, № 4. — С. 386–391.
- Мурашева М.Ю., Токранов А.М.** Половой диморфизм и размерно-половая структура бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) Авачинской губы (Восточная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2017. — Вып. 44. — С. 44–49. DOI: 10.15853/2072-8212.2017.44.44-49.
- Напазаков В.В., Чучукало В.И., Кузнецова Н.А. и др.** Питание и некоторые черты экологии тресковых рыб западной части Берингова моря в летне-осенний период // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 907–928.
- Никольский Г.В.** Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов : моногр. — 2-е изд., перераб. и доп. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 447 с.
- Новикова О.В.** Дальневосточная навага (*Eleginus gracilis* (Til.)) прикамчатских вод : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2007. — 23 с.
- Новикова О.В.** Некоторые особенности питания дальневосточной наваги на западно-камчатском шельфе в 2010–2011 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2012. — Вып. 27. — С. 69–81.
- Новикова О.В.** Тихоокеанская навага *Eleginus gracilis* (Til.) в составе ихтиоценов прикамчатских вод и Северных Курильских островов и ее трофические связи // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2021. — Вып. 62. — С. 38–70. DOI: 10.15853/2072-8212.2021.62.38-70.
- Новикова О.В., Климов А.В., Коломейцев В.В.** Некоторые данные о распределении мальков наваги *Eleginus gracilis* и минтая *Theragra chalcogramma* и качественный состав уловов разноглубинным тралом с мелкоячейной вставкой у западного побережья Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2020. — Вып. 59. — С. 27–38. DOI: 10.15853/2072-8212.2020.59.27-38.
- Поезжалова-Чегодаева Е.А.** Некоторые данные о морфологии двурогого бычка *Enophrys diceraus* (Cottidae) из Тайгской губы Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 2023. — Т. 63, № 6. — С. 626–633. DOI: 10.31857/S0042875223050090.
- Поезжалова-Чегодаева Е.А., Мурашева М.Ю.** Морфологическая изменчивость бурого морского петушка *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) из Охотского и Берингова морей // Вопр. ихтиол. — 2020. — Т. 60, № 4. — С. 392–399. DOI: 10.31857/S0042875220040190.
- Покровская Т.Н.** Географическая изменчивость биологии наваги (рода *Eleginus*) // Тр. ИОАН СССР. — 1960. — Т. 31. — С. 19–110.
- Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.
- Расс Т.С.** Инструкция по сбору и технике количественной обработки икры и мальков морских рыб. — М. : ГОИН, 1933. — 24 с.
- Рокицкий П.Ф.** Биологическая статистика : учеб. пособие. — Минск : Вышэйш. шк., 1973. — 320 с.
- Савельев П.А., Баланов А.А., Паренский В.А.** Аллометрическая изменчивость и половой диморфизм у *Lycodes yamato* Toyoshima, 1985 (Perciformes: Zoarcidae) из Японского моря // Биол. моря. — 2011. — Т. 37, № 1. — С. 31–38.
- Савельев П.А., Колпаков Е.В.** Морфологическое описание, внутривидовая изменчивость и родственные связи подкаменщика Черского *Cottus czerskii* (Cottidae) // Вопр. ихтиол. — 2018. — Т. 58, № 2. — С. 144–153. DOI: 10.7868/S0042875218020030.
- Сафронов С.Н., Жильков А.И., Никитин В.Д., Лежинский С.Н.** Таксономическое положение хариуса (род *Thymallus*) Сахалина и правобережных притоков нижнего Амура // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2003. — Вып. 2. — С. 355–367.
- Световидов А.Н.** Фауна СССР: Рыбы. Т. 2, вып. 1: Сельдевые (Clupeidae). — М. ; Л. : АН СССР, 1952. — 331 с.

- Семенко Л.И.** Питание тихоокеанской наваги в Охотском, Беринговом и Чукотском морях в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 71. — С. 79–96.
- Токранов А.М., Толстяк А.Ф.** Пищевая ниша дальневосточной наваги *Eleginus gracilis* (Tilesius) в прибрежных водах Камчатки // Изв. ТИНРО. — 1990. — Т. 111. — С. 114–122.
- Халафян А.А.** STATISTICA 6. Статистический анализ данных : учеб. — 3-е изд. — М. : Бинوم-Пресс, 2007. — 512 с.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.
- Шатуновский М.И.** Экологические закономерности обмена веществ морских рыб : моногр. — М. : Наука, 1980. — 283 с.
- Шейко Б.А., Федоров В.В.** Глава 1. Рыбообразные и рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. — Петропавловск-Камчатский : Камч. печ. двор, 2000. — С. 7–69.
- Шмальгаузен И.И.** Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. — М. ; Л. : Биомедгиз, 1935. — С. 8–60.
- Andersson M., Iwasa Y.** Sexual Selection // Trends Ecol. Evol. — 1996. — Vol. 11, Iss. 2. — P. 53–58. DOI: 10.1016/0169-5347(96)81042-1.
- Blanckenhorn W.U.** Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism // Ethology. — 2005. — Vol. 111(11). — P. 977–1016. DOI: 10.1111/j.1439-0310.2005.01147.x.
- Gunawickrama K.B.** Intraspecific variation in morphology and sexual dimorphism in *Puntius singhala* (Teleostei: Cyprinidae) // Cey. J. Sci. (Biol. Sci.). — 2009. — Vol. 37, Iss. 2. — P. 167–175. DOI: 10.4038/cjsbs.v37i2.504.
- Mieno A., Karino K.** Sexual dimorphism and dichromatism in the cyprinid fish *Puntius titteya* // Ichthyol. Res. — 2017. — Vol. 64. — P. 250–255. DOI: 10.1007/s10228-016-0559-y.
- Oliveira R.F., Almada V.C.** Sexual dimorphism and allometry of external morphology in *Oreochromis mossambicus* // J. Fish Biol. — 1995. — Vol. 46, Iss. 6. — P. 1055–1064. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1995.tb01409.x.
- Park I.S., Zhang C.I., Lee Y.D.** Sexual dimorphism in morphometric characters of cocktail wrasse // J. Fish Biol. — 2001. — Vol. 58, Iss. 6. — P. 1746–1749. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb02327.x.
- Sakurai Y.** Overview of reproductive characteristics and strategies among the Pacific gadid fishes // PICES — 2014 Annual Meeting Information and Presentations : abstracts. — Yeosu, Korea, 2014. — P. 53.
- Sakurai Y.** Reproductive characteristics of walleye pollock with special reference to ovarian development, fecundity and spawning behavior // Proc. Intern. Symp. Biol. Managem. Walleye Pollock. — Fairbanks, Alaska, 1989. — P. 97–115.
- Sharma L. and Ali A.** Morphometric relationships and sexual dimorphism in *Pethia punctata*, an Endemic barb of Western Ghats, India // Indian J. Ecol. — 2022. — Vol. 49, № 5. — P. 1794–1799. DOI: 10.55362/IJE/2022/3737.

## References

- Aleev, Yu.G.,** *Funktsional'nyye osnovy vneshnego stroeniya ryb* (Functional bases of external structure of fish), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1963.
- Anukhina, A.M.,** Materials on the ecology of the White Sea navaga *Eleginus navaga* (Pall.), *Vopr. Ikhtyol.*, 1962, vol. 2, no. 1(22), pp. 55–68.
- Borets, L.A.,** *Donnye ikhtiotseny rossiiskogo shel'fa dal'nevostochnykh morei: sostav, struktura, elementy funktsionirovaniya i promyslovoye znachenije* (Benthic Ichthyocoenes on the Russian Shelf of the Far Eastern Seas: Composition, Structure, Functioning Elements, and Commercial Significance), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1997.
- Buslov, A.V.,** *Rost mintaya i razmerno-vozrastnaya struktura yego populyatsiy* (Pollock growth and size-age structure of its populations), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2005.
- Vasnetsov, V.V.,** On the patterns of fish growth, in *Ocherki po obshchim voprosam ikhtiologii* (Essays on general issues of ichthyology), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1953, pp. 218–226.
- Vasnetsov, V.V.,** Features of movement and activity of fins of bream, roach and carp in connection with nutrition, in *Morfologicheskiye osobennosti, opredelyayushchiye pitaniye leshcha, vobly i sazana na vsekh stadiyakh razvitiya* (Morphological features determining the nutrition of bream, roach and carp at all stages of development), Moscow, Leningrad: Akad. Nauk SSSR, 1948, pp. 7–53.
- Vinnikov, A.V.,** Pacific cod of western Kamchatka: biology, population dynamics, fishing, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2008.
- Volkov, A.F., Gorbatenko, K.M., and Efimkin, A.Ya.,** Feeding ways of pollack, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1990, vol. 111, pp. 123–132.

**Voskoboinikova, O.S. and Balanov, A.A.**, Morphological variability of the spotted roundfin *Eumicrotremus pacificus* (Cottoidei, Cyclopteridae), *Vopr. Ichthyol.*, 2019, vol. 59, no. 5, pp. 523–530. doi 10.1134/S0032945219050175

**Gorbunova, N.N.**, Reproduction and development of Pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas), *Tr. Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1954, vol. 11, pp. 132–195.

**Zamahae, D.F.**, About types of size-sex ratios in fishes, *Tr. Mosk. tekhn. in-ta rybn. prom-sti i khoz-va* (Proceedings of the Moscow Technical Institute of Fish Industry and Economy), 1959, vol. 10, pp. 183–209.

**Zverkova, L.M.**, *Mintay. Biologiya, sostoyaniye zapasov* (Pollock Biology, stock status), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2003.

**Zemnukhov, V.V.**, Sexual dimorphism in the stone cockscomb *Alectrias alectrolophus* (Pallas, 1814) (Pisces: Stichaeidae), *Rus. J. Mar. Biol.*, 2018, vol. 44, no. 1, pp. 84–86. doi 10.1134/S1063074018010121

**Kukushkina, N.A. and Shcherbina, L.I.**, Comparative ecologomorphological characteristics of *Eleginus navaga* (Pallas) from the White Sea and the Cheshskaya Guba of the Barents Sea, *Vopr. Ikhtyol.*, 1977, vol. 17, no. 6(107), pp. 1123–1127.

**Lakin, G.F.**, *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Vysshaya Shkola, 1990, 4<sup>th</sup> ed.

**Mina M.V.**, Morphological diversification of fish as a consequence of the divergence of ontogenetic trajectories, *Russian Journal of Developmental Biology*, 2001, vol. 32, no. 6, pp. 397–402.

**Mina, M.V. and Klevezal', G.A.**, *Rost zhivotnykh: analiz na urovne organizma* (Animal Growth: An Analysis on the Level of Organism), Moscow: Nauka, 1976.

**Mikheev, P.B.**, Geographical variability of morphological features of the Lower Amur grayling *Thymallus tugarinae* (Salmonidae: Thymallinae), *Vopr. Ikhtyol.*, 2024, vol. 64, no. 1, pp. 28–43. doi 10.31857/S0042875224010032.

**Mikheev, P.B.**, Sexual dimorphism of the Lower Amur grayling *Thymallus tugarinae* (Thymallidae), *Amurian zoological journal*, 2009, vol. 1, no. 4, pp. 386–391.

**Murasheva, M.Yu. and Tokranov, A.M.**, Sexual dimorphism and sexual-size structure of stone cockscomb *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) of the Avachinskaya Bay (Eastern Kamchatka), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2017, vol. 44, pp. 44–49. doi 10.15853/2072-8212.2017.44.44-49

**Napazakov, V.V., Chuchukalo, V.I., Kuznetsova, N.A., Radchenko, V.I., Slabinsky, A.M., and Nadtochy, V.A.**, Nutrition and some features of the ecology of cod fish in the western part of the Bering Sea in the summer-autumn period, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2001, vol. 128, pp. 907–928.

**Nikolsky, G.V.**, *Teoriya dinamiki stada ryb kak biologicheskaya osnova ratsional'noi ekspluatatsii i vosproizvodstva rybnikh resursov* (The Theory of Fish Stock Dynamics as a Biological Basis for the Rational Exploitation and Reproduction of Fish Resources), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1974, 2<sup>nd</sup> ed.

**Novikova, O.V.**, Far Eastern navaga (*Eleginus gracilis* (Til.)) of Kamchatka waters, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky, 2007.

**Novikova, O.V.**, Some features of feeding by saffron cod *eleginus gracilis* on the shelf of West Kamchatka in 2010–2011, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2012, vol. 27, pp. 69–81.

**Novikova, O.V.**, Trophic relations of pacific saffron cod *Eleginus gracilis* (Til.) in the ichthyocenoses off Kamchatka and Northern Kuriles, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2021, vol. 62, pp. 38–70. doi 10.15853/2072-8212.2021.62.38-70

**Novikova, O.V., Klimov, A.V., and Kolomeyts, V.V.**, Some data about distribution of fry saffron cod *Eleginus gracilis* and walleye pollock *Theragra chalcogramma* on the west coast of Kamchatka and species composition in the catches of midwater trawl with a small-meshed insertion, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2020, vol. 59, pp. 27–38. doi 10.15853/2072-8212.2020.59.27-38

**Poezdalova-Chegodaeva, E.A.**, Some data on the morphology of the two-horned goby *Enophrus diceraus* (Cottidae) from the Taii Bay of the Sea of Okhotsk, *Vopr. Ikhtyol.*, 2023, vol. 63, no. 6, pp. 626–633. doi 10.31857/S0042875223050090

**Poezhalova-Chegodaeva, E.A. and Murasheva, M.Yu.**, Morphological variability of the brown cockerel *Alectrias alectrolophus* (Stichaeidae) from the Seas of Okhotsk and Bering, *Vopr. Ichthyol.*, 2020, vol. 60, no. 4, pp. 540–547. doi 10.1134/S0032945220040165

**Pokrovskaya, T.N.**, Geographical variability in the biology of saffron cod (genus *Eleginus*), *Tr. Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1960, vol. 31, pp. 19–110.

**Pravdin, I.F.**, *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* (Guide to the Study of Fish), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966.

**Russ, T.S.**, *Instruktsiya po sboru i tekhnike kolichestvennoy obrabotki ikry i mal'kov morskikh ryb* (Instructions for the collection and technique for quantitative processing of caviar and fry of marine fish), Moscow: Gos. Okeanogr. Inst., 1933.

**Rokitsky, P.F.**, *Biologicheskaya statistika* (Biological statistica), Minsk: Higher. School, 1973.  
**Savelyev, P.A., Balanov, A.A., and Parensky, V.A.**, Allometric variation and sexual dimorphism in *Lycodes yamatoi* Toyoshima, 1985 (Perciformes: Zoarcidae) from the Sea of Japan, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2011, vol. 37, no. 1, pp. 33–41.

**Saveliev, P.A., and Kolpakov, E.V.**, Morphological description, intraspecific variation, and relationships of Cherskii's sculpin *Cottus cherskii* (Cottidae), *J. Ichthyol.*, 2018, vol. 58, no. 2, pp. 148–157. doi 10.1134/S0032945218010125

**Safronov, S.N., Julkov, A.I., Nikitin, V.D., and Lejinski, S.N.**, Taxonomic position of grayling (genus *Thymallus*) from Sakhalin waters and right-bank the lower Amur tributaries, in *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, Vladivostok: Dal'nauka, 2003, vol. 2, pp. 355–367.

**Svetovidov, A.N.**, *Fauna of the USSR: Fish.*, vol. 2, no. 1: *Herrings (Clupeidae)*, Moscow, Leningrad: Akad. Nauk SSSR, 1952.

**Semenenko, L.I.**, Feeding of the Pacific navaga in the Okhotsk, Bering and Chukotka Sea in the winter-spring period, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 71, pp. 79–96.

**Tokranov, A.M. and Tolstyak, A.F.**, Food niche of the Pacific navaga *Eleginus gracilis* (Teleostei) in coastal waters of Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1990, vol. 111, pp. 114–122.

**Khalafyan, A.A.**, *STATISTICA 6. Statisticheskiiy analiz dannyykh* (STATISTICA 6. Statistical analysis of data), 3<sup>rd</sup> ed., Moscow: Binom-Press, 2007.

**Chuchukalo, V.I.**, *Pitanie i pishchevye otnosheniya nektona i nektobentosa v dal'nevostochnyykh moryakh* (Diet and Feeding Interactions among Nekton and Nektobenthos in the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006.

**Shatunovsky, M.I.**, *Ekologicheskie zakonomernosti obmena veshchestv morskikh ryb* (The Ecological Pattern of Metabolism in Marine Fishes), Moscow: Nauka, 1980.

**Sheiko, B.A. and Fedorov, V.V.**, Chapter 1. Fish-like and fishes, in *Katalog pozvonochnykh Kamchatki i sopredel'nykh morskikh akvatoriy* (Catalog of Kamchatka's vertebrates and adjacent marine areas), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatsky Pechatny Dvor, 2000, pp. 7–69.

**Schmalhausen, I.I.**, Definition of basic concepts and methods of growth research, in *Rost zhivotnykh* (Animal Growth), Moscow, Leningrad: Biomedgiz, 1935, pp. 8–60.

**Andersson, M. and Iwasa, Y.**, Sexual Selection, *Trends Ecol. Evol.*, 1996, vol. 11, iss. 2, pp. 53–58. doi 10.1016/0169-5347(96)81042-1

**Blanckenhorn, W.U.**, Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism, *Ethology*, 2005, vol. 111(11), pp. 977–1016. doi 10.1111/j.1439-0310.2005.01147.x

**Gunawickrama, K.B.**, Intraspecific variation in morphology and sexual dimorphism in *Puntius singhala* (Teleostei: Cyprinidae), *Cey. J. Sci. (Biol. Sci.)*, 2009, vol. 37, iss. 2, pp. 167–175. doi 10.4038/cjsbs.v37i2.504

**Mieno, A. and Karino, K.**, Sexual dimorphism and dichromatism in the cyprinid fish *Puntius titteya*, *Ichthyol. Res.*, 2017, vol. 64, pp. 250–255. doi 10.1007/s10228-016-0559-y

**Oliveira, R.F. and Almada, V.C.**, Sexual dimorphism and allometry of external morphology in *Oreochromis mossambicus*, *J. Fish Biol.*, 1995, vol. 46, iss. 6, pp. 1055–1064. doi 10.1111/j.1095-8649.1995.tb01409.x

**Park, I.S., Zhang, C.I., and Lee, Y.D.**, Sexual dimorphism in morphometric characters of cock-tail wrasse, *J. Fish Biol.*, 2001, vol. 58, iss. 6, pp. 1746–1749. doi 10.1111/j.1095-8649.2001.tb02327.x

**Sakurai, Y.**, Overview of reproductive characteristics and strategies among the Pacific gadid fishes, *PICES — 2014 Annual Meeting Information and Presentations*, Yeosu, Korea, 2014.

**Sakurai, Y.**, Reproductive characteristics of walleye pollock with special reference to ovarian development, fecundity and spawning behavior, *Proc. Intern. Symp. Biol. Managem. Walleye Pollock*, Fairbanks, Alaska, 1989, pp. 97–115.

**Sharma, L. and Ali, A.**, Morphometric relationships and sexual dimorphism in *Pethia punctata*, an Endemic barb of Western Ghats, India, *Indian J. Ecol.*, 2022, vol. 49, no. 5, pp. 1794–1799. doi 10.55362/IJE/2022/3737

Поступила в редакцию 26.12.2024 г.

После доработки 26.02.2025 г.

Принята к публикации 10.03.2025 г.

The article was submitted 26.12.2024; approved after reviewing 26.02.2025; accepted for publication 10.03.2025