

УДК 597.562:574.34(265.53)

А.И. Варкентин\*

Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

### СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЗРЕЛОСТИ ГОНАД И ПОКАЗАТЕЛЕЙ УПИТАННОСТИ МИНТАЯ (*THERAGRA CHALCOGRAMMA*) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

На основе данных, собранных в 1998–2010 гг., впервые приведены сведения о сезонной динамике зрелости гонад, показателей упитанности минтая в основных центрах воспроизводства вида в северной части Охотского моря. У западной Камчатки нерест продолжается с декабря по сентябрь, а массовое икротетание происходит в марте-апреле. В Северо-Охотоморском районе «пик» воспроизводства происходит на 2–3 недели позднее. В «теплые» годы гонады созревают раньше, чем в «холодные». Повторно нерестующие особи приступают к нересту раньше, чем впервые созревающие особи. Самцы задерживаются на нерестилищах дольше, чем самки. У западной Камчатки энергетический потенциал минтая определяется к августу-сентябрю, гонады переходят из III в IV стадию. Показатели упитанности рыб с гонадами на IV стадии зрелости уменьшаются от ноября к марту-апрелю, что связано с созреванием особей. Минимальные значения упитанности рыб в январе-апреле наблюдаются у текущих и отнерестившихся особей. После завершения размножения производители начинают питаться, поэтому упитанность рыб возрастает.

**Ключевые слова:** минтай, северная часть Охотского моря, стадии зрелости гонад, показатели упитанности.

**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 // *Izv. TINRO*. — 2015. — Vol. 180. — P. 77–92.

Seasonal dynamics of gonad maturity and body condition indices (liver weight, hepatosomatic index, weight-size ratio) is analyzed for walleye pollock in the northern Okhotsk Sea. Its spawning season is rather long both for the whole population and any spawning ground, e.g. at West Kamchatka the fish with melting gonads is observed from December to September and probably later, but the mass spawning continues about one month — in March-April, on average. After the spawning, a new annual biological cycle begins from the period of gonad recuperation (stages of gonad maturity VI and VI–II) that continues 2–3 months followed by the period of gonad maturation from the stage III to the next spawning. The portion of the pollock females and males with the stage III is the highest in August-September, and with the stage IV — in March, before the mass spawning. In the northern Okhotsk Sea, the dynamics of maturing is similar, with the lag of 2–3 weeks. However, the gonad maturing depends on thermal conditions: they develop faster in «warm» years than in «cold» ones. Besides, big fish begin to spawn earlier than small ones spawning in the first time. Males usually stay on the spawning grounds longer than females. Body condition of walleye pollock is influenced by the process of gonad maturation. Energy potential of its individuals forms until August-September, and begins to decrease when gonads transform from the stage III to the stage IV. Later the indices

\* Варкентин Александр Иванович, кандидат биологических наук, заведующий отделом, e-mail: varkentin.a.i@kamniro.ru.

Varkentin Alexander I., Ph.D., head of department, e-mail: varkentin.a.i@kamniro.ru.

of body condition continue to decrease till spawning in March-April, and melting individuals and postspawners have the lowest values. After the spawning, the indices begin to grow again because of active feeding.

**Key words:** walleye pollock, northern Okhotsk Sea, gonad maturity, body condition.

## Введение

Анализ сезонных изменений зрелости гонад необходим для корректного описания полового цикла рыб (Алексеев, Алексеева, 1996). В литературе данные о динамике созревания гонад минтая в северной части Охотского моря и соотношении в уловах рыб разных стадий зрелости гонад в течение годового цикла немногочисленны (Зверькова, 1977, 1999; Фадеев, 1981, 1987; Привалихин, 1998; Лисовенко, 2000; Харенко и др., 2007; Авдеев и др., 2008), при этом они в основном касаются только периода воспроизводства вида и, как правило, только самок, объединенных по физиологическому состоянию в несколько групп. Еще меньше в литературе сведений о сезонной динамике показателей упитанности минтая в северной части Охотского моря, особенно в связи с созреванием рыб (Швыдкий, Вдовин, 1991; Швыдкий и др., 1994; Волков и др., 2003).

Имеющиеся в нашем распоряжении обширные материалы, накопленные за последние годы в промысловых и научных рейсах, выполненных в разные месяцы, позволяют восполнить информационный пробел.

Цель работы — представить сезонную динамику соотношения стадий зрелости гонад и показателей упитанности минтая в северной части Охотского моря.

## Материалы и методы

В основу исследования сезонного созревания гонад минтая положены результаты массовых промеров со вскрытием и полных биологических анализов, выполненных в разные месяцы в 1998–2010 гг. из промысловых траловых и снюрреводных уловов в Западно-Камчатском и Северо-Охотоморском районах (табл. 1, рис. 1).

Таблица 1

Количество биологических анализов минтая, выполненных в северной части Охотского моря в 1998–2010 гг. по месяцам

Table 1

Number of biological analyses for walleye pollock from the northern Okhotsk Sea made in 1998–2010, by months

Пол	Месяц												Всего
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Западно-Камчатский район													
Самки	9103	34996	45487	4639	1903	408	65	284	0	255	1327	8356	106823
Самцы	9593	33208	45028	4310	888	696	462	308	0	220	1782	10837	107332
Северо-Охотоморский район													
Самки	360	6367	13690	9996	47	0	0	0	0	0	502	1161	32123
Самцы	455	5588	11242	11492	39	0	0	0	0	0	517	1253	30586

Стадии зрелости половых желез минтая определяли по 6-балльной шкале (Никольский, 1944, 1963), адаптированной П.А. Балыкиным (КамчатНИРО) для полевых исследований с учетом переходных стадий. Поскольку в последние годы определение стадий выполняется по новой шкале (Сергеева и др., 2011а, б), данные прошлых лет привели в соответствие с ней. Учитывая, что стадию II–III, по нашему мнению, можно идентифицировать только у впервые созревающих самок в летне-осенний период, а у самцов визуальнo определить ее не представляется возможным, самок с гонадами на этой стадии не рассматривали. Самцов, у которых стадия зрелости гонад ранее была определена как II–III, из анализа исключили. 30 % самцов и самок, гонады которых были идентифицированы в полевых условиях стадией III–IV, отнесли к III стадии, а 70 % — к IV (Сергеева и др., 2011а). Всех рыб, гонады которых ранее определяли стадиями IV–V, V, VI–V, VI–IV, отнесли к V стадии. Считаем, что неизбежные при таком подходе ошибки нивелируются большим объемом данных (табл. 1).

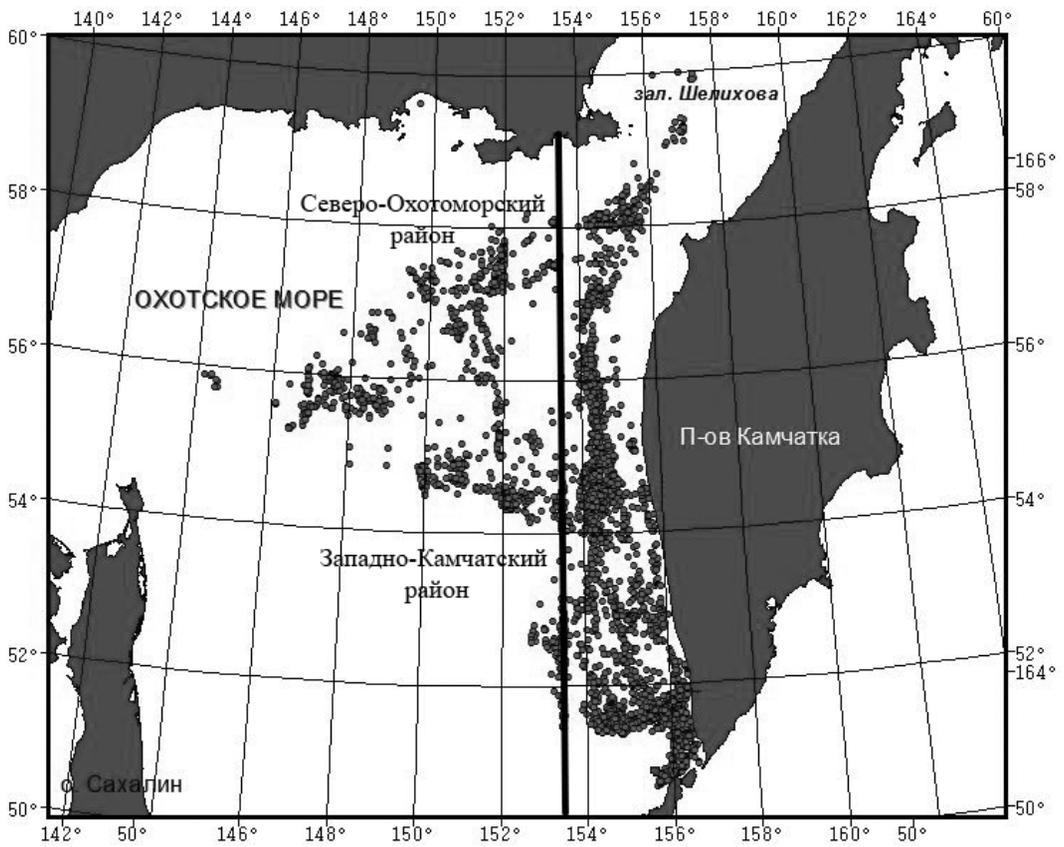


Рис. 1. Схема станций отбора биологических материалов по минтаю в северной части Охотского моря в 1998–2010 гг.

Fig. 1. Scheme of walleye pollock sampling in the northern Okhotsk Sea in 1998–2010

Методика проведения массовых промеров со вскрытием и полным биологическим анализом минтая — общепринятая в ихтиологических исследованиях. При выполнении полного биологического анализа старались, чтобы в нем были представлены в достаточном количестве не только рыбы массовых размерных групп, наиболее часто встречающихся в уловах, но и крупные и мелкие рыбы обоих полов. Для этого целенаправленно отбирали по 5–10 экз. самцов и такое же количество самок на 1 см размерного ряда. В большинстве рейсов рыб взвешивали на весах, предназначенных для работы в условиях морской качки (фирмы Marell) с погрешностью 0,1 г.

Для определения возраста минтая брали отоциты. Годовые кольца подсчитывали по обожженным в пламени спиртовки сломам отоцитов (Chilton, Bemish, 1982). В настоящее время этот метод является общепризнанным для определения возраста данного вида\*. По сравнению с чешуей он дает более точные оценки возраста начиная с 5–6 лет (Буслов, Варкентин, 2001; Буслов, 2005, 2009а).

В качестве показателей упитанности минтая использовали относительный коэффициент массы депозитного жира в печени ( $Q_{отн}$ ) и гепатосоматический индекс (ГПСИ). Принимая во внимание, что такие сведения немногочисленны, поскольку не во всех экспедициях была возможность взвешивать печень рыб на точных весах, дополнительно оценивали коэффициент упитанности по Кларк.

Первый показатель рассчитывали по формуле (Швыдкий, Вдовин, 1994)

$$Q_{отн} = Q_{ж\text{ира}} / L^3 \cdot 10^4,$$

где  $Q_{ж\text{ира}}$  — масса депозитного жира, г;  $L$  — длина по Смитту, см.

\* Report from Workshop on Ageing Methodology of Walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*): Alaska Fish. Center Proc. Rep. (Seattle, Wash.). 1991. Vol. 91–06. 23 p.

Массу депозитного жира определяли по формуле (Швидкий, Вдовин, 1994)

$$Q_{\text{жира}} = 8,42 \cdot Q_{\text{liv}}^{0,5},$$

где  $Q_{\text{liv}}$  — масса печени, г.

Гепатосоматический индекс определяли по формуле (Правдин, 1966)

$$\text{ГПСИ} = Q_{\text{liv}} \cdot 100/w (\%),$$

где  $Q_{\text{liv}}$  — масса печени, г;  $w$  — масса рыбы без внутренностей, г.

Коэффициент упитанности по Кларк рассчитывали по формуле (Правдин, 1966)

$$Q = w \cdot 100/L^3,$$

где  $w$  — масса рыбы без внутренностей, г;  $L$  — длина по Смитту, см.

Статистический анализ данных выполняли по стандартным методикам (Правдин, 1966; Лакин, 1980) с помощью программы Statistica 6.0. Для устранения сомнительных вариантов при осреднении информации данные для анализа фильтровали по правилу 3 сигм.

По теплосодержанию воды северной части Охотского моря 1998–2001 гг. были преимущественно «холодными» (Фигуркин, 2003). Аналогичные сведения за период с 2002 по 2010 г. включительно любезно предоставлены сотрудником лаборатории океанографии и гидрологии пресных вод ФГУП «КамчатНИРО» В.В. Коломейцевым. Согласно этим данным 2002–2003, 2005–2006 гг. относятся к категории «средних», 2004, 2007–2009 гг. — «теплых», а 2010 г. — «холодных» лет.

## Результаты и их обсуждение

### *Сезонное созревание гонад минтая*

Сведения об относительном количестве рыб с гонадами разных стадий зрелости в первой половине года, объединенные в три группы (созревающие, нерестовые и отнерестившиеся), приводятся Н.С. Фадеевым (1981). В более поздней работе (Фадеев, 1987) содержатся данные о соотношении особей с гонадами разных стадий, динамике нерестового индекса (разность между количеством преднерестовых и суммой нерестовых и отнерестившихся особей) в феврале-июне 1984–1985 гг. для разных нерестилищ северной части Охотского моря.

Довольно подробная информация о динамике соотношения преднерестовых, нерестовых и отнерестившихся самок и самцов минтая по глубинам и районам северной части Охотского моря в 2004–2006 гг. содержится в работе Г.В. Авдеева с соавторами (2008). Как и в большинстве других работ, в ней рассматривается достаточно короткий временной интервал, к тому же приводятся данные только для нерестового периода. К преднерестовым рыбам эти авторы относят особей с гонадами на III, IV и IV–V стадиях зрелости, тогда как, по нашему мнению, рыб на IV–V стадии зрелости половых желез следует считать нерестовыми (Сергеева и др., 2011а). Собственно нерестовыми Г.В. Авдеев с соавторами (2008) считают 50 % особей — на стадии V — и 75 % — стадии VI–IV. Самок с гонадами на этих стадиях (соответственно 50 и 25 %) вместе с особями на стадиях VI и VI–II они относят в группу отнерестившихся рыб. В результате такого разделения, на наш взгляд, завышается доля отнерестившихся рыб и занижается — текучих. Это обстоятельство тем более важно, что доля отнерестившихся самок является ключевым звеном при переходе от количества учтенной икры к численности производителей в расчетах запаса минтая ихтиопланктонно-траловым методом (Фадеев, 1999).

Некоторые сведения о соотношении стадий зрелости гонад самок минтая в связи с исследованием оогенеза содержатся также в работах Л.М. Зверьковой (1977, 1999) и А.М. Привалихина (1998), экологии размножения минтая у западной Камчатки — в статье Л.А. Лисовенко (2000), о выходе икры минтая при производстве продукции из него в Охотском море — в статье Е.Н. Харенко с соавторами (2007). Информацию о соотношении стадий зрелости гонад минтая в зимне-весенний период можно встретить в путинных прогнозах\*.

\* Охотоморский минтай — 2002 (путинный прогноз). Владивосток: ТИПРО-центр, 2001. 59 с.

Таким образом, в настоящее время в литературе фактически отсутствуют сведения о сезонной динамике соотношения стадий зрелости гонад минтая в северной части Охотского моря, полностью охватывающие годичный цикл созревания. Обширные материалы, накопленные за последние годы в промысловых и научных рейсах, выполненных в разные сезоны, позволяют восполнить этот информационный пробел.

В своем исследовании мы придерживаемся точки зрения ряда специалистов (Шунтов и др., 1993; Зверькова, 1999, 2003), что в северной части Охотского моря обитает единая крупная популяция минтая, обладающая сложной внутривидовой структурой. Ее репродуктивная часть состоит из нескольких центров воспроизводства, расположенных на западнокамчатском шельфе, мелководье северо-центрального района (возвышенность Лебеда, Притауйский район) и в зал. Шелихова (в кутовой части Шелиховской ложбины, в 30–40 милях от Ямских островов) (Фадеев, 1981, 1987; Шунтов и др., 1993; Фадеев, Смирнов, 1994; Зверькова, 2003; Овсянников, 2011). Значительно меньшие объемы нереста наблюдаются на периферии района обитания популяции — акватории к северо-западу и юго-западу от о. Ионы и у восточного Сахалина.

Наиболее раннее созревание гонад производителей, а следовательно, и более ранний массовый нерест минтая происходит у западной Камчатки (Фадеев, 1987). Позднее икрометание начинается в зал. Шелихова и далее распространяется в северо-западную часть моря. Наиболее поздний нерест наблюдается на восточносахалинском шельфе. Различия в сроках икрометания на каждом из соседних нерестилищ составляют примерно 2–3 нед.

По среднемноголетним данным, самки минтая в северной части Охотского моря начинают созревать в возрасте 3 года при длине 29 см, а самцы — в том же возрасте при длине 27 см (Варкентин, 2014). Массовое созревание первых происходит на седьмом году жизни при средней длине 39,1 см, вторых — шестом году при длине 35,8 см. По достижении самками возраста 8 лет и 44,0 см, а самцами 7 лет и 41,0 см половозрелыми становятся 90 % всех рыб.

Нерест, которым завершается годовой процесс жизнедеятельности рыб, обеспечивающий основную функцию — размножение, — является конечным звеном годового биоцикла. У минтая за ним следует первый этап нового годового цикла, биологическая сущность которого заключается в восстановлении утраченных сил, генеративной функции гонад, накоплении жира. По среднемноголетним данным, у западной Камчатки основной нерест минтая завершается к июню. Тем не менее в это время в уловах все еще нередки случаи поимки особей с текучими половыми продуктами (самок — 13,5 %, самцов — 3,9 %). Основная же масса производителей в этом месяце имеет гонады на стадиях «выбоя» (VI) и восстановления после икрометания (VI–II) либо на начальных этапах созревания для очередного нерестового сезона (III стадия) (рис. 2).

В июле в соотношении стадий зрелости гонад минтая происходят существенные изменения: и у самок, и у самцов резко возрастает доля рыб с половыми железами на III стадии, при этом доля рыб с гонадами на VI–II стадии, напротив, снижается (рис. 2). По-прежнему в это время в пробах встречаются особи с гонадами на V стадии зрелости. Высокое относительное количество самцов с гонадами на стадии IV в этом месяце (45,8 %) мы связываем с ошибками определения этой стадии. Очевидно, большая часть таких рыб фактически имела гонады на более ранней стадии (III).

В августе как среди самок, так и среди самцов доминировали особи с гонадами на III стадии зрелости (91,7 % первых, 74,1 % вторых) (рис. 2). Нередки в уловах рыбы с половыми железами на IV стадии зрелости.

Данными о соотношении стадий зрелости гонад минтая в сентябре 1998–2010 гг. не располагаем. Тем не менее по наблюдениям, проведенным в конце августа — начале сентября 2011 г. у юго-западной Камчатки на рыбоперерабатывающем заводе, куда сдавали уловы маломерные суда, оснащенные снюрреводами, самки и самцы имели гонады на III стадии зрелости. Около 9,3 % первых и 3,2 % вторых были с железами на IV стадии зрелости. Единично встречались особи с текучими и выметанными половыми продуктами.

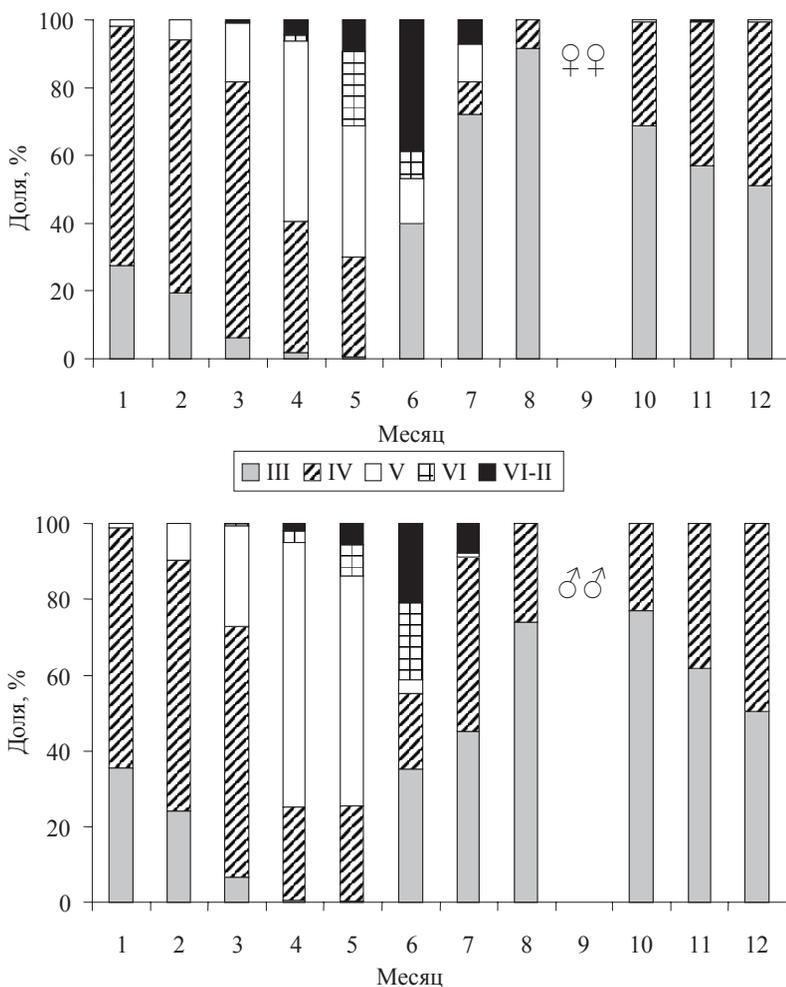


Рис. 2. Соотношение стадий зрелости гонад самок и самцов минтая в Западно-Камчатском районе по месяцам

Fig. 2. Maturity composition for walleye pollock females and males at West Kamchatka, by months

В октябре относительное количество самок с гонадами на III стадии зрелости снижалось, а самцов, напротив, увеличивалось (рис. 2). Среди первых доля особей с половыми железами на IV стадии зрелости по сравнению с августом возрастала, а среди вторых оставалась примерно на том же уровне.

В ноябре доля самок и самцов с гонадами на III стадии зрелости снижалась, а на IV, напротив, увеличивалась (рис. 2).

В декабре соотношение указанных выше стадий и у самок, и у самцов было примерно равным 1 : 1. В этом месяце отмечены единичные поимки рыб с текучими половыми продуктами (по 0,2 % среди самок и самцов) (рис. 2).

В январе 71,0 % самок и 63,3 % самцов уже имели зрелые гонады. Значимой также была доля рыб с половыми железами на III стадии зрелости. До 1,6 % среди самок и 1,2 % — самцов возросла доля особей с гонадами на V стадии зрелости. По опубликованным ранее сведениям (Варкентин и др., 2001), в этом месяце уже начинается нерест минтая, в составе ихтиопланктона уже единично встречается икра начальной стадии развития.

В феврале продолжается увеличение доли рыб с полностью созревшими (IV стадия зрелости) и текучими (V) гонадами, и напротив, снижение относительного количества производителей с половыми железами на этапах раннего созревания (III) (рис. 2). Единично отмечены особи с половыми железами на VI–II стадии зрелости (по 0,1 % среди самок и самцов).

Март у западной Камчатки характеризуется значительной интенсификацией нереста минтая (рис. 2). Соответственно почти в 3 раза по сравнению с предыдущим месяцем возрастает количество текучих особей, увеличивается доля отнерестившихся рыб. При этом относительное количество рыб на IV стадии зрелости остается примерно на том же уровне, что и месяцем ранее, а доля особей с половыми железами на III стадии резко снижается.

Апрель в среднемноголетнем аспекте — период массового икрометания минтая у западной Камчатки. В это время 53,2 % самок и 70,2 % самцов имеют текучие гонады,

а порядка 6,1 % первых и 4,7 % вторых уже закончили икротетание (стадии VI, VI-II) (рис. 2). Существенно сокращается в этом месяце относительное количество рыб с гонадами на III и IV стадиях зрелости.

Отличительная особенность мая — минимальное относительное количество рыб с гонадами на III стадии зрелости, по 0,2 % среди самок и самцов (рис. 2), а также уменьшение доли производителей с гонадами на IV стадии. По сравнению с апрелем в мае снижается и доля текущих особей, в то время как относительное количество отнерестившихся рыб многократно возрастает.

Судя по представленным данным, половые железы самок и самцов в течение года развиваются в целом синхронно. Так, в Западно-Камчатском районе в октябре доля самок с гонадами на IV стадии зрелости составляла 30,8 %, самцов — 22,8 % (рис. 2). К марту доля таких рыб возрастала и достигала максимальной отметки — соответственно в 75,3 и 66,3 %. В мае большее относительное количество текущих и, соответственно, меньшее отнерестившихся особей среди самцов по сравнению с самками указывает на более продолжительный нерест первых. Подобную закономерность для минтая ранее установили и другие исследователи (Maeda, 1986; Maeda et al., 1989; Yoshida, 1989; Шунтов и др., 1993; Авдеев и др., 2008).

Не останавливаясь подробно на результатах исследования сезонного созревания гонад минтая в Северо-Охотоморском районе, по которому располагаем существенно меньшим объемом информации и только за период с ноября по май включительно (табл. 1), отметим, что в целом выявленные для Западно-Камчатского района закономерности в сезонной динамике соотношения разных стадий зрелости гонад прослеживаются и здесь, но с некоторым временным лагом. Так, если в январе у западной Камчатки доля самок с гонадами на III стадии была равна 27,3 %, IV — 71,0, V — 1,6, то в Северо-Охотоморском районе первых было 51,0, вторых — 49,0, а третьих не отмечено вообще (рис. 3). В апреле, когда в

среднепогодном аспекте в первом районе происходит массовый нерест минтая, во втором интенсивность икротетания существенно ниже, о чем, в частности, свидетельствует меньшая доля текущих рыб (самок — 35,3 %, самцов — 33,1 %).

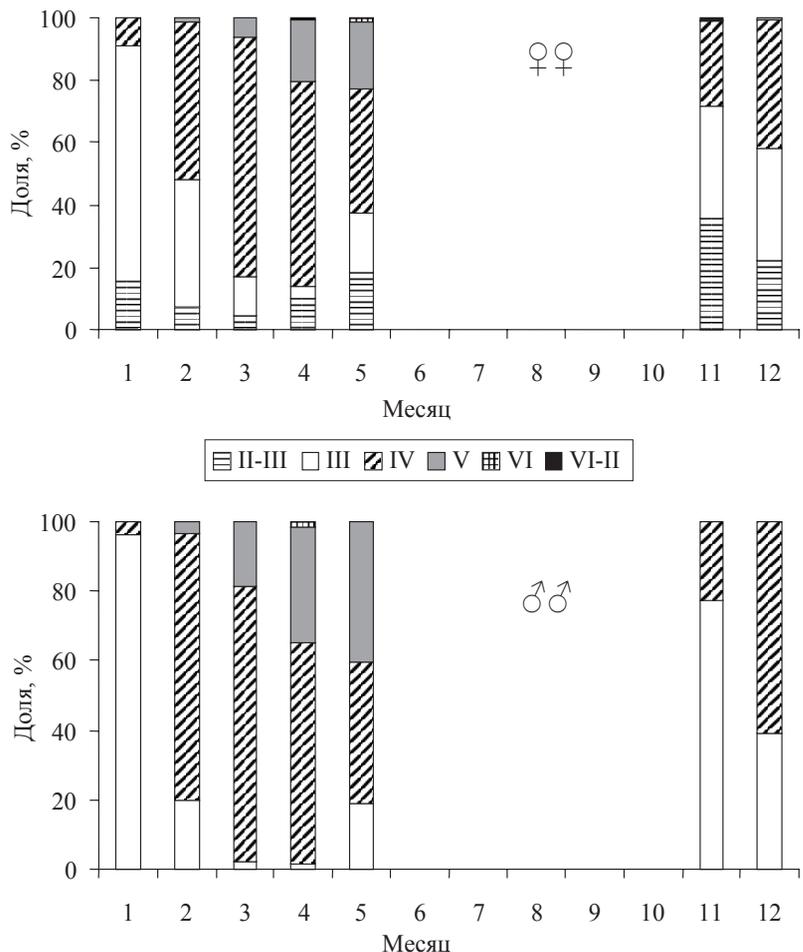


Рис. 3. Соотношение стадий зрелости гонад самок и самцов минтая в Северо-Охотоморском районе по месяцам

Fig. 3. Maturity composition for walleye pollock females and males in the northern Okhotsk Sea, by months

Вывявленные нами особенности сезонного созревания гонад минтая в основных центрах воспроизводства этого вида в северной части Охотского моря вполне укладываются в представления о сроках его нереста (Фадеев, 1987). Из-за асинхронности созревания особей в силу самых разных обстоятельств (накормленность рыб, болезни и др.) некоторые этапы репродуктивного цикла как на отдельном нерестилище, так и во всей популяции растянуты, а временные границы размыты, что позволяет популяции адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды.

Анализируя межгодовую динамику созревания минтая, следует обратить внимание на значительную вариабельность в соотношении рыб с разными стадиями зрелости яичников и семенников по годам. Так, в марте 1999–2010 гг. — наиболее представленном данными месяце (табл. 1) — в промысловых уловах у западной Камчатки доля самок с гонадами на IV стадии зрелости изменялась от 40,9 (2005 г.) до 93,1 % (2010 г.), самцов — от 36,0 (2005 г.) до 90,8 % (2006 г.) (рис. 4). Существенные колебания отмечены и для текущих особей: самок — от 1,9 (2006 г.) до 54,5 % (2005 г.), самцов — от 1,7 (2006 г.) до 65,7 % (2002 г.). Подобная картина наблюдалась и в Северо-Охотморском районе, с той лишь разницей, что в марте здесь отмечено больше особей на IV стадии зрелости и меньше на V, VI и VI-II стадиях (рис. 4).

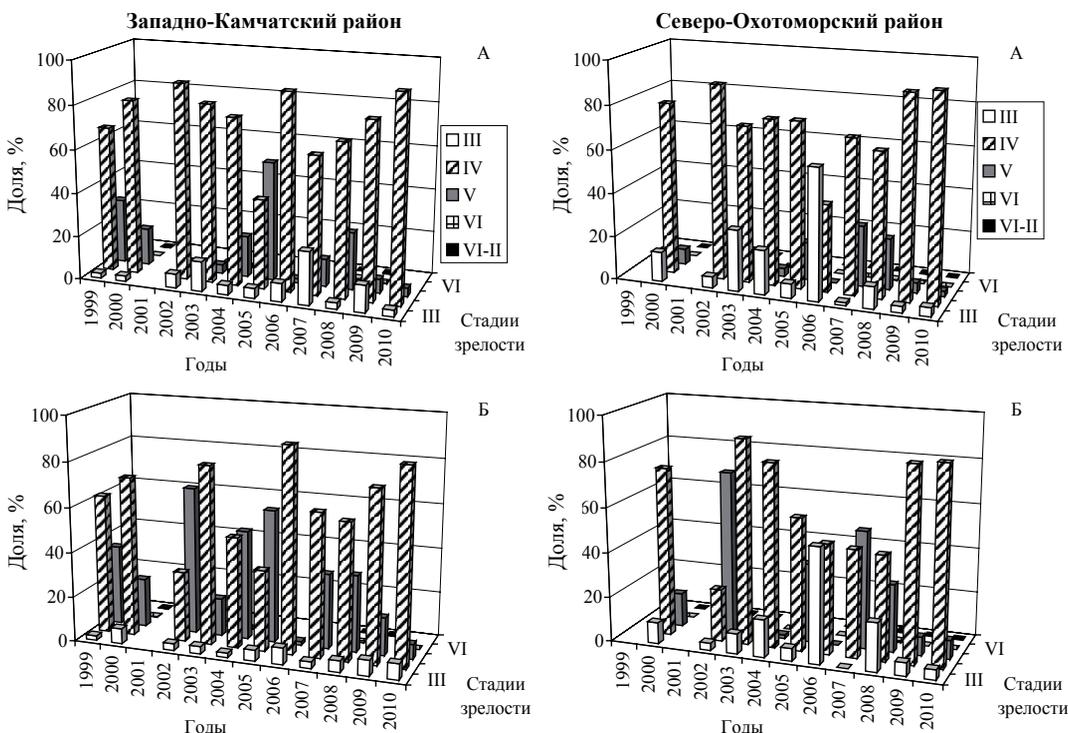


Рис. 4. Межгодовая динамика соотношения стадий зрелости гонад самок (А) и самцов (Б) минтая в промысловых уловах в Западно-Камчатском и Северо-Охотморском районах в марте 1999–2010 гг.

Fig. 4. Interannual dynamics of maturity composition for walleye pollock females (А) and males (Б) in commercial catches at West Kamchatka (left) and in the northern Okhotsk Sea (right) in March of 1999–2010

Из литературных источников известно (Фадеев, 1981; Варкентин и др., 2001; Овсянников, 2011), что в «теплые» годы нерест минтая в северной части Охотского моря происходит, как правило, в более ранние сроки, чем в «холодные». Так, в марте «холодных» лет (1999–2000 гг.) в Западно-Камчатском и Северо-Охотморском районах как среди самок, так и среди самцов относительное количество рыб с гонадами на III и IV стадиях зрелости в среднем было выше, а V, VI, VI-II — ниже, чем в «теплые» (2004–2009 гг.) (табл. 2). Отмечены и исключения. В 1999 г., который характеризовался как преимущественно «холодный», у западной Камчатки в марте доля самок с яичниками на V стадии зрелости была сопоставима с таковой в «теплые» — 2007–2008 — годы (около 35,0 %) и почти в 2

раза выше, чем в 2009 г. (16,9 %), который также был «теплым». Очевидно, в разные по теплосодержанию годы гаметогенез рыб протекает неодинаково. Известно, в частности, что при переходе к созреванию у рыб происходит подключение в гонадотропную функцию стероидных гормонов, которые индуцируют созревание ооцитов, подавляя поступление в него вителлогенина (Shuetz, 1974; Campbell et al., 1976; Детлаф, 1977). Этот процесс, в свою очередь, зависит от внешних факторов, таких как освещенность, температурные условия и др.

Таблица 2

Соотношение самок и самцов минтая с гонадами на разных стадиях зрелости в Западно-Камчатском и Северо-Охотоморском районах в разные по теплосодержанию годы в марте 1999–2010 гг.

Table 2

Maturity composition for walleye pollock females and males at West Kamchatka and in the northern Okhotsk Sea in March of 1999–2010, by the years with certain thermal conditions

Годы	Стадия зрелости гонад			
	III	IV	V	VI, VI-II
Западно-Камчатский район				
Самки				
«Холодные»	2,3–3,0/2,6*	67,0–93,1/80,1	3,9–29,6/16,8	0–1,2/0,3
«Теплые»	2,9–24,3/9,7	40,9–80,5/66,2	6,4–54,5/23,8	0–0,8/0,3
Самцы				
«Холодные»	2,0–7,2/5,3	62,1–86,2/73,2	6,6–35,8/21,4	0–0,3/0,1
«Теплые»	2,0–7,5/4,4	36,0–90,8/57,0	16,9–59,1/38,5	0–0,3/0,1
Северо-Охотоморский район				
Самки				
«Холодные»	4,1–13,7/8,9	79,2–93,5/86,3	2,5–7,2/4,8	0
«Теплые»	1,3–20,4/8,3	65,9–91,9/76,1	3,8–28,0/15,5	0–0,4/0,1
Самцы				
«Холодные»	4,5–9,0/7,0	75,4–87,1/81,2	8,4–15,1/11,7	0
«Теплые»	0–21,5/10,0	46,5–85,7/64,1	1,6–52,4/25,6	0–1,8/0,2

\* Минимум-максимум/среднее.

Ранее А.М. Привалихин (1998) предположил, что у впервые созревающих самок для прохождения периода вителлогенеза, очевидно, требуется около 1 года. В связи с этим мы поддерживаем точку зрения указанного исследователя, что в текущем нерестовом сезоне такие особи не будут принимать участия в размножении (Варкентин, 2014). Кроме того, очевидно, что непосредственно в первый год нереста они размножаются позднее других рыб. В дальнейшем — на 4–6-м годах жизни — минтай созревает быстрее и нерестится раньше (Зверькова, 2003; Авдеев и др., 2008). Г.В. Авдеев с соавторами (2008) установили, что разнокачественность возрастного состава производителей, различающихся сроками созревания гонад впервые и повторно нерестующих рыб, приводит к дифференциации нереста по времени и формированию двух нерестовых подходов, при этом более поздний из них представлен впервые нерестующими особями.

В данном случае, очевидно, правильнее говорить не о подходах, а о разных сроках созревания гонад и соответственно нереста, что в целом подтверждается и нашими данными. Установлено, что более крупные рыбы, среди которых в основном повторно нерестующие особи, приступают к нересту раньше, чем более мелкие, среди которых больше впервые созревающих рыб. Так, в феврале 2000 г. (в этом году наблюдения на нерестилищах проводились непрерывно с января по апрель включительно) у западной Камчатки средняя длина самок и самцов минтая с гонадами на стадиях V, VI и VI-II была выше, чем рыб с половыми железами на стадиях III и IV (рис. 5). В марте-апреле, когда в этом районе нерестится основная масса производителей, средняя длина рыб разных стадий различалась не столь существенно. На подобную закономерность указывали ранее В.П. Шунтов с соавторами (1993).

Два нерестовых подхода в водах западной Камчатки (зимний и весенний), отождествляемых с двумя сезонными расами, выделял ранее Н.С. Фадеев (1981). На существование зимне- и весенненерестующего минтая у юго-западной Камчатки указывали в своих ра-

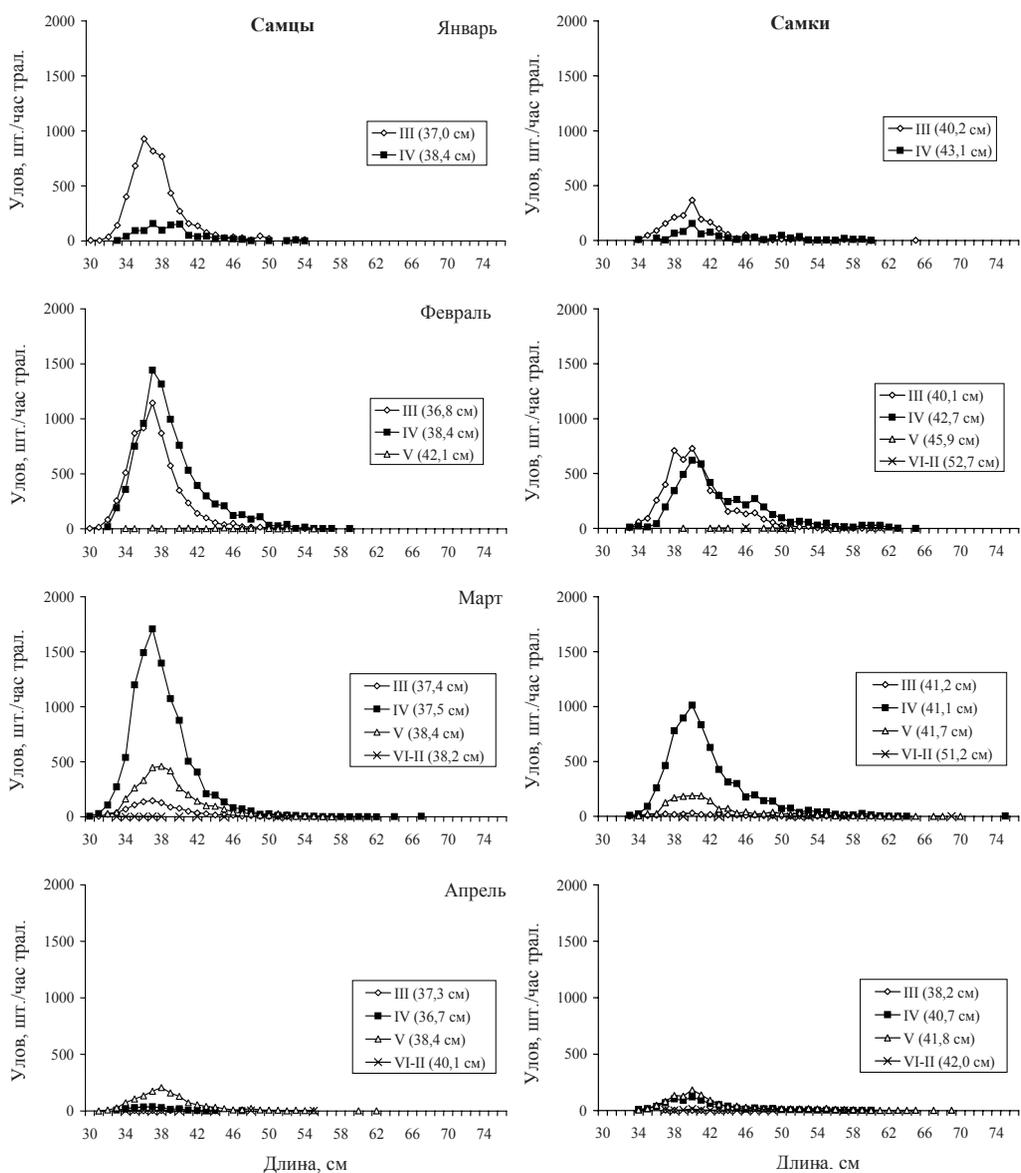


Рис. 5. Размерный состав минтая в промысловых траловых уловах по месяцам и стадиям зрелости гонад в январе-мае 2000 г. В скобках — средняя длина рыб

Fig. 5. Size composition for walleye pollock in trawl catches in January-May of 2000, by months and maturity stages (mean length of fish is shown in brackets)

ботах и другие исследователи (Котенев и др., 1998; Кузнецов, 2006; Кузнецов и др., 2008), отмечавшие, что нерест протекает на акватории между 52 и 53-й параллелями в условиях относительно высокой температуры на изобатах 190–400 м. По их мнению, минтай весеннего нереста отличается от зимненерестующего не только сроками икротетания, но и большими средними размерами половозрелых особей, иной динамикой численности, а также нерестом в иных гидрологических условиях. Однако недавно стало известно, что весенний (в конце апреля — начале мая) нерест минтая у юго-западной Камчатки и в охотоморских водах, омывающих северные Курильские острова, связан с миграциями в этот район рыб восточнокамчатской популяции (Буслов, 2009б; Buslov, Varkentin, 2009).

#### *Динамика показателей упитанности минтая по месяцам*

Главным энергетическим ресурсом при развитии гонад служит жировой запас, который у тресковых рыб депонирован в основном в печени (Кизеветтер, 1971). При

этом созревание происходит при достижении определенного уровня энергетических и пластических веществ (Масленникова, 1978). В свою очередь, условия жиронакопления тесно связаны с интенсивностью откорма, доступностью и калорийностью пищевых объектов. Экспериментальные исследования влияния рационов на процессы полового созревания рыб показали, что в условиях сокращения количества пищи энергетические ресурсы расходуются преимущественно на поддержание основных жизненных функций организма в ущерб генеративной (Kjesbu, Holm, 1994; Ma et al., 1998; Bromley et al., 2000). Так, для различных популяций атлантической трески обнаружено, что следствием недостаточного энергетического запаса, связанного с неблагоприятными условиям откорма, может стать пропуск нереста либо атрезия половых клеток (Широква, 1969; Wells, 1979; Оганесян, 1993; Rideout et al., 2000; Филина, 2011). Подобные явления устанавлены и для других тресковых — минтая (Привалихин, Полуэктова, 2002; Привалихин, 2003) и пикши (Филина, 2011).

По нашим данным, в водах западной Камчатки неполовозрелые особи по сравнению с половозрелыми рыбами в возрастных группах 3–8 лет (период полового созревания) характеризовались более высокими показателями относительной жирности печени в течение года (табл. 3), при этом максимальные значения  $Q_{\text{печ}}$  отмечены в ноябре-декабре, а минимальные — в марте-апреле. Следует также добавить, что, как правило, во все месяцы относительная жирность печени самок была выше, чем самцов. У первых с гонадами на III стадии этот показатель достигал максимальных значений в сентябре-декабре, у вторых — в августе-ноябре.

Таблица 3  
Средние значения  $Q_{\text{печ}}$  минтая в возрастных группах 3–8 лет по месяцам и стадиям зрелости гонад по данным из промысловых уловов у западной Камчатки в 1998–2010 гг.

Table 3  
Mean values of liver fat weight relative to body size ( $Q_{\text{печ}}$ ) for walleye pollock of age 3–8 years in commercial catches at West Kamchatka in 1998–2010, by months and maturity stages

Месяц	Стадия зрелости гонад						
	II	II–III	III	IV	V	VI	VI–II
Самки							
1	8,0 (41)	6,9 (9)	6,6 (5)	6,2 (208)	4,0 (2)	–	–
2	8,1 (35)	7,2 (22)	5,1 (28)	6,0 (137)	–	–	–
3	7,3 (148)	6,3 (21)	4,8 (4)	5,8 (274)	5,8 (38)	–	4,4 (1)
4	6,0 (31)	7,2 (13)	–	5,8 (37)	6,1 (91)	6,1 (10)	5,3 (13)
5	8,2 (12)	7,8 (5)	–	–	6,8 (10)	5,2 (10)	6,7 (12)
6	–	–	–	–	–	–	–
7	–	–	–	–	–	–	–
8	8,1 (58)	6,8 (12)	6,4 (5)	–	–	–	–
9	8,1 (236)	6,9 (37)	7,5 (3)	–	–	–	–
10	–	–	–	–	–	–	–
11	9,2 (14)	8,2 (25)	7,8 (12)	7,1 (13)	–	–	–
12	9,0 (67)	7,7 (19)	7,9 (12)	6,5 (111)	–	–	–
Самцы							
1	8,6 (30)	–	6,2 (10)	5,8 (165)	5,1 (3)	–	–
2	7,7 (22)	–	5,2 (24)	5,7 (165)	5,5 (4)	–	–
3	7,2 (100)	–	6,1 (7)	5,4 (227)	5,3 (23)	–	–
4	7,1 (24)	–	5,2 (2)	–	5,8 (94)	6,2 (27)	7,3 (4)
5	7,8 (20)	–	–	–	6,0 (1)	7,4 (1)	8,7 (2)
6	–	–	–	–	–	–	–
7	–	–	–	–	–	–	–
8	8,2 (84)	–	8,2 (5)	–	–	–	–
9	8,0 (267)	–	7,4 (6)	–	–	–	–
10	–	–	–	–	–	–	–
11	8,7 (6)	–	7,9 (46)	6,6 (10)	–	–	–
12	8,6 (56)	–	6,8 (39)	6,6 (108)	6,3 (2)	–	–

Примечание. В скобках — количество, экз.

В целом близкая картина получена и при исследовании сезонной динамики другого показателя энергетического состояния минтая — гепатосоматического индекса (табл. 4). Можно предположить, что в Западно-Камчатском районе необходимые энергетические ресурсы минтай накапливает ориентировочно к августу-сентябрю. В это время определяется энергетический бюджет каждой особи и становится ясно, сможет ли она принять участие в предстоящем нерестовом сезоне или нет.

Таблица 4

Средние значения ГПСИ минтая в возрастных группах 3–8 лет по месяцам и стадиям зрелости гонад по данным из промысловых уловов у западной Камчатки в 1998–2010 гг., %

Table 4

Mean values of gonado-somatic index (%) for walleye pollock of age 3–8 years in commercial catches at West Kamchatka in 1998–2010, by months and maturity stages

Месяц	Стадия зрелости гонад						
	II	II–III	III	IV	V	VI	VI–II
Самки							
1	7,7 (41)	7,3 (9)	8,5 (5)	8,2 (208)	3,5 (2)	–	–
2	7,6 (35)	8,1 (22)	5,4 (28)	7,8 (138)	–	–	–
3	4,6 (148)	6,1 (21)	6,4 (4)	6,6 (274)	5,8 (38)	–	3,5 (1)
4	4,3 (31)	8,5 (12)	–	6,8 (37)	9,2 (82)	–	5,7 (12)
5	6,0 (12)	6,6 (5)	–	–	8,9 (10)	6,2 (8)	6,7 (12)
6	–	–	–	–	–	–	–
7	–	–	–	–	–	–	–
8	10,2 (58)	9,8 (12)	10,0 (5)	–	–	–	–
9	10,0 (236)	10,8 (37)	11,0 (3)	–	–	–	–
10	–	–	–	–	–	–	–
11	7,6 (14)	8,1 (26)	7,9 (12)	7,1 (13)	–	–	–
12	8,8 (70)	8,6 (20)	10,6 (12)	8,2 (111)	–	–	–
Самцы							
1	7,7 (30)	–	6,4 (10)	6,2 (165)	5,9 (3)	–	–
2	6,0 (22)	–	5,1 (24)	6,4 (165)	6,7 (4)	–	–
3	3,8 (101)	–	6,5 (7)	5,1 (227)	5,4 (23)	–	–
4	5,2 (23)	–	6,0 (2)	8,0 (13)	7,3 (91)	7,7 (25)	4,0 (4)
5	5,7 (20)	–	–	–	7,1 (1)	–	2,0 (2)
6	–	–	–	–	–	–	–
7	–	–	–	–	–	–	–
8	10,3 (84)	–	12,3 (5)	–	–	–	–
9	10,0 (267)	–	10,7 (6)	–	–	–	–
10	–	–	–	–	–	–	–
11	6,2 (6)	–	7,6 (46)	7,5 (10)	–	–	–
12	8,1 (61)	–	7,3 (39)	7,5 (108)	8,1 (2)	–	–

Примечание. В скобках — количество, экз.

Как было показано выше, именно в августе-сентябре начинается переход гонад самок и самцов из III в IV стадию (см. рис. 2). Очевидно также, что из-за индивидуальных особенностей жиронакопления рыб этот процесс для всей популяции в целом сильно растянут.

Примерно в августе-сентябре, очевидно, начинается созревание гонад для предстоящего нереста и у впервые созревающих особей минтая, которые к этому времени уже накопили достаточный запас энергетических ресурсов. По нашим данным, собранным на траловом промысле у юго-западной Камчатки в августе-сентябре 2009 г., значения ГПСИ, относительной жирности печени и упитанности по Кларк половозрелых особей в возрастных группах 4–8 лет, за редким исключением, были выше, чем неполовозрелых (табл. 5).

Значения относительной жирности печени и ГПСИ минтая с гонадами на IV стадии зрелости плавно уменьшались от ноября к марту-апрелю, что, на наш взгляд, связано с процессами созревания половых желез, сопровождающимися расходом накопленных в печени жировых запасов (см. табл. 3, 4).

Таблица 5

Средние значения показателей упитанности неполовозрелого (над чертой) и половозрелого (под чертой) минтая по возрастным группам в водах юго-западной Камчатки в августе-сентябре 2009 г. по данным из промысловых траловых уловов

Table 5

Mean values of body condition indices for immature (numerators) and mature (denominators) walleye pollock in commercial trawl catches at South-West Kamchatka in August-September 2009, by age groups

Пол	Возрастная группа				
	4+	5+	6+	7+	8+
ГПСИ, %					
Самцы	<u>10,3 (151)</u> 10,7 (10)	<u>10,4 (45)</u> 10,8 (10)	<u>10,3 (49)</u> 10,4 (15)	<u>9,9 (41)</u> 11,1 (17)	<u>9,2 (23)</u> 10,8 (9)
Самки	<u>10,2 (114)</u> 13,1 (1)	<u>10,8 (55)</u> 11,3 (10)	<u>9,8 (47)</u> 10,4 (12)	<u>9,4 (20)</u> 10,3 (19)	<u>10,1 (20)</u> 10,1 (15)
$Q_{\text{отн}}$					
Самцы	<u>8,6 (150)</u> 8,6 (10)	<u>7,7 (46)</u> 7,7 (10)	<u>7,1 (49)</u> 7,2 (15)	<u>6,3 (41)</u> 6,8 (17)	<u>5,7 (23)</u> 6,3 (9)
Самки	<u>8,7 (114)</u> 10,2 (1)	<u>7,9 (55)</u> 8,0 (10)	<u>6,8 (47)</u> 7,1 (12)	<u>6,2 (20)</u> 6,7 (19)	<u>6,0 (20)</u> 6,0 (15)
Упитанность по Кларк					
Самцы	<u>0,709 (147)</u> 0,712 (10)	<u>0,700 (46)</u> 0,685 (10)	<u>0,687 (50)</u> 0,701 (15)	<u>0,668 (41)</u> 0,688 (17)	<u>0,641 (22)</u> 0,664 (9)
Самки	<u>0,704 (112)</u> 0,784 (1)	<u>0,702 (55)</u> 0,706 (10)	<u>0,668 (47)</u> 0,686 (12)	<u>0,656 (20)</u> 0,682 (19)	<u>0,659 (20)</u> 0,645 (15)

Примечание. В скобках — количество, экз.

Непосредственно сам нерест минтая, очевидно, также связан со значительными энергетическими расходами. В частности, по информации А.В. Буслова и Н.П. Сергеевой (2013), которые подытожили имеющиеся в литературе сведения о нерестовом поведении минтая (Sakurai, 1989, 1993; Baird, Olla, 1991), икрометание может сопровождаться сложным брачным поведением. В процессе вымета и оплодотворения порции икры всегда участвуют одна самка и один самец. Рыбы совместно двигаются, соприкасаясь брюшными сторонами, обеспечивая так называемую «вентральную садку». Известно также, что самцы участвуют в размножении с несколькими самками (Шунтов и др., 1993).

Принимая во внимание, что в зимне-весенний период минтай не прекращает питаться, но интенсивность питания многократно ниже, чем в летне-осеннее время (Швыдкий, Вдовин, 1991; Швыдкий и др., 1994; Горбатенко, Лаженцев, 2002; Волков и др., 2003), минимальные значения  $Q_{\text{отн}}$  и ГПСИ в январе-апреле у текущих и только что отнерестившихся рыб вполне закономерны. В мае минтай, очевидно, начинает питаться более интенсивно, соответственно и показатели упитанности рыб возрастают. К сожалению, данных для исследования сезонной динамики показателей упитанности минтая в Северо-Охотоморском районе недостаточно. Однако можно предположить, что поскольку созревание гонад здесь происходит позднее, то и энергетические процессы также сдвинуты на более поздние сроки.

В целом результаты наших исследований хорошо согласуются с данными о динамике показателей упитанности минтая, полученными ранее другими исследователями для зимне-весеннего (Волков и др., 2003) и летне-осеннего (Швыдкий, Вдовин, 1991; Швыдкий и др., 1994) периодов. Дополнительно отметим, что, по информации Г.В. Швыдкого и А.Н. Вдовина (1991), сильно истощенные после нереста рыбы, а также особи предельных размерно-возрастных групп не совершают протяженных кормовых миграций, а откочевывают в прибрежные районы. Интенсивность жиронакопления у них значительно ниже, поэтому основная их масса характеризуется в течение нагула низкой упитанностью. Отмечены даже факты гибели сильно истощенных рыб после нереста (Полутов, 1958; Вышегородцев, 1987).

## Заключение

Сроки воспроизводства минтая как на конкретном нерестилище, так и в популяции в целом сильно растянуты. У западной Камчатки производители с текучими половыми продуктами встречаются с декабря по сентябрь, а возможно и позднее, однако массовый нерест, когда в размножении участвует основная часть половозрелого контингента, продолжается не более месяца — в среднемноголетнем аспекте в марте-апреле. Нерест — конечное звено годового биоцикла, после которого следует первый этап нового годового цикла — период восстановления гонад (стадии VI и VI-II). Длится он не более 2–3 мес., после чего начинается новый этап созревания гонад для очередного нереста, половые железы переходят в III стадию. Примерно в августе-сентябре частота встречаемости самок и самцов минтая с гонадами на этой стадии максимальна, а затем начинает снижаться, при этом возрастает относительное количество рыб с половыми железами на IV стадии зрелости. Доля таких особей достигает наибольших значений в марте, а затем, с началом массового нереста, резко снижается. При этом увеличивается доля текучих (V) и отнерестившихся (VI, VII) рыб. В Северо-Охотоморском районе сезонная динамика соотношения разных стадий зрелости гонад минтая в целом имеет схожий характер, но с задержкой в 2–3 недели. Соответственно в более поздние сроки по сравнению с Западно-Камчатским районом наблюдается и «пик» воспроизводства.

В разные по теплосодержанию годы развитие и созревание гонад минтая различается. В «теплые» годы время прохождения соответствующих стадий сдвинуто на более ранний период приблизительно на один месяц, в «холодные», наоборот, на более поздний период.

Более крупные экземпляры минтая, среди которых в основном повторно нерестующие особи, приступают к нересту раньше, чем более мелкие рыбы, среди которых больше впервые созревающих особей. Кроме того, самцы дольше задерживаются на нерестилищах, чем самки.

Сезонная динамика показателей упитанности минтая помимо нагула также тесно связана с процессом созревания половых продуктов. У западной Камчатки энергетический потенциал каждой особи определяется ориентировочно к августу-сентябрю, гонады переходят из III в IV стадию. Показатели относительной жирности печени и ГПСИ минтая с гонадами на IV стадии зрелости плавно уменьшаются от ноября к марту-апрелю. Минимальные значения упитанности рыб в январе-апреле наблюдаются у текучих и только что отнерестившихся особей. После завершения размножения производители начинают активно питаться, поэтому упитанность рыб возрастает.

## Список литературы

- Авдеев Г.В., Овсянников Е.Е., Овсянникова С.Л., Жигалов И.А.** Некоторые особенности нереста североохотоморского минтая в 2004–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 152. — С. 80–92.
- Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И.** Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб : метод. пособие. — Калининград : АтлантНИРО, 1996. — 75 с.
- Буслов А.В.** Определение возраста тресковых (Gadidae) дальневосточных морей: теоретические положения и методические подходы (обзор) // Исслед. водных биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана : сб. науч. тр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2009а. — Вып. 14. — С. 32–46.
- Буслов А.В.** О нересте минтая (*Theragra chalcogramma*) у юго-западного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2009б. — Т. 158. — С. 128–141.
- Буслов А.В.** Рост минтая и размерно-возрастная структура его популяций : монография. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2005. — 224 с.
- Буслов А.В., Варкентин А.И.** Сравнительная характеристика оценок возраста и некоторых популяционных параметров минтая при использовании чешуи и отолитов // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 164–176.
- Буслов А.В., Сергеева Н.П.** Эмбриогенез и раннее постэмбриональное развитие тресковых рыб дальневосточных морей // Исслед. водных биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана : сб. науч. тр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2013. — Вып. 29. — С. 49–62.

- Варкентин А.И.** Репродуктивная биология минтая в северной части Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2014. — 23 с.
- Варкентин А.И., Буслов А.В., Тепнин О.Б.** Некоторые особенности нереста и распределения икры минтая в водах западной Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 177–187.
- Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Мерзляков А.Ю.** Планктон, состояние кормовой базы и питание массовых рыб эпи- и мезопелагиали Охотского моря в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 133. — С. 169–235.
- Вышегородцев В.А.** К вопросу репродуктивной изоляции североохотоморской популяции минтая // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. — Владивосток : ТИНРО, 1987. — С. 39–48.
- Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е.** Питание минтая и пищевая обеспеченность nekтона северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 408–421.
- Детлаф Т.А.** Становление организации зрелого яйца у амфибий и рыб на заключительных стадиях оогенеза, в период созревания // Современные проблемы оогенеза. — М. : Наука, 1977. — С. 99–144.
- Зверькова Л.М.** Минтай. Биология, состояние запасов : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2003. — 248 с.
- Зверькова Л.М.** Созревание, плодовитость и районы размножения минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) в северо-восточной части Японского моря // Вопр. ихтиол. — 1977. — Т. 17, вып. 3. — С. 462–468.
- Зверькова Л.М.** Характеристика минтая западной части ареала (Охотское море, северная часть Японского моря, Тихий океан у побережья Южных Курил) // Рыбохозяйственные исследования в сахалино-курильском районе и сопредельных акваториях. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 1999. — Т. 2. — С. 7–25.
- Кизеветтер И.В.** Технологическая и химическая характеристика промысловых рыб Тихоокеанского бассейна : монография. — Владивосток : Дальиздат, 1971. — 298 с.
- Котенев Б.Н., Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н.** Запас восточноохотоморского минтая *Theragra chalcogramma* и его распределение в нерестовый период // Вопр. ихтиол. — 1998. — Т. 38, № 6. — С. 776–786.
- Кузнецов В.В.** Оценка запаса на основе проведения тралово-акустических съемок с визуальной регистрацией акустической записи (на примере минтая, в условиях промыслового судна) // Тр. ВНИРО. — 2006. — Т. 146. — С. 165–181.
- Кузнецов В.В., Котенев Б.Н., Кузнецова Е.Н.** Популяционная структура, динамика численности и регулирование промысла минтая в северной части Охотского моря : монография. — М. : ВНИРО, 2008. — 174 с.
- Лакин Г.Ф.** Биометрия : монография. — М. : Высш. шк., 1980. — 344 с.
- Лисовенко Л.А.** Размножение рыб с прерывистым оогенезом и порционным нерестом на примере минтая Западной Камчатки : монография. — М. : ВНИРО, 2000. — 111 с.
- Масленникова Н.В.** Участие печени некоторых видов морских рыб в метаболических процессах организма // Тр. ВНИРО. — 1978. — Т. 120. — С. 20–29.
- Никольский Г.В.** Биология рыб : учеб. — М. : Совнаука, 1944. — 231 с.
- Никольский Г.В.** Экология рыб : учеб. — М. : Высш. шк., 1963. — 368 с.
- Овсянников Е.Е.** Динамика пространственного распределения икры и молоди минтая в северной части Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2011. — 20 с.
- Оганесян С.А.** О периодичности размножения баренцевоморской трески // Материалы отчетной сессии по итогам НИР ПИНРО в 1992 г. — Мурманск, 1993. — С. 76–90.
- Полутов И.А.** Минтай // Технично-экономический бюллетень Камчатского совнархоза. — 1958. — № 6. — С. 10–12.
- Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.
- Привалихин А.М.** Воспроизводительная способность минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : ВНИРО, 1998. — 24 с.
- Привалихин А.М.** Резорбция развивающихся ооцитов как регуляторный механизм формирования индивидуальной и популяционной плодовитости у минтая *Theragra chalcogramma* (Gadidae) // Вопр. ихтиол. — 2003. — Т. 43, № 4. — С. 511–520.
- Привалихин А.М., Полуэктова О.Г.** Изучение механизмов резорбции развивающихся ооцитов у минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) // Тр. ВНИРО. — 2002. — Т. 141. — С. 247–259.
- Сергеева Н.П., Варкентин А.И., Буслов А.В.** Закономерности полового созревания, половой цикл и шкала стадий зрелости гонад минтая (*Theragra chalcogramma*) // Исслед. водных биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана : сб. науч. тр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2011а. — Вып. 22. — С. 49–62.
- Сергеева Н.П., Варкентин А.И., Буслов А.В.** Шкала стадий зрелости гонад минтая : метод. пособие. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2011б. — 92 с.

**Фадеев Н.С.** Методика оценки запасов минтая по численности икры и размерно-возрастному составу // Биол. моря. — 1999. — Т. 25, вып. 3. — С. 246–249.

**Фадеев Н.С.** Нерестилища и сроки размножения минтая северной части Охотского моря // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. — Владивосток : ТИНРО, 1987. — С. 5–22.

**Фадеев Н.С.** Сроки размножения и нерестовых подходов минтая // Экология, запасы и промысел минтая. — Владивосток : ТИНРО, 1981. — С. 3–18.

**Фадеев Н.С., Смирнов А.В.** Распределение, миграция и запасы минтая // Рыб. хоз-во. — 1994. — № 3. — С. 33–37.

**Фигуркин А.Л.** Океанологические условия шельфа и склона Охотского моря в холодную половину года и их влияние на нерест минтая : автореф. дис. ... канд. географ. наук. — Владивосток, 2003. — 24 с.

**Филина Е.А.** Исследование пропуска нереста баренцевоморской пикши *Melanogrammus aeglefinus* с помощью гистологического метода // Вопр. рыб-ва. — 2011. — Т. 12, № 1(45). — С. 48–54.

**Харенко Е.Н., Котенев Б.Н., Сопина А.В. и др.** Многофакторный анализ выхода икры минтая в Охотском море // Рыб. хоз-во. — 2007. — № 4. — С. 106–112.

**Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н.** Распределение охотоморского минтая различной упитанности в летний период // Рыб. хоз-во. — 1991. — № 9. — С. 33–34.

**Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н., Горбатенко К.М.** Динамика упитанности минтая в Дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. — 1994. — Т. 116. — С. 178–198.

**Широкова М.Я.** Темп полового созревания поколений балтийской трески, облавливаемых промыслом в 1961–1964 гг. // Запасы и биология промысловых рыб южной части Балтийского моря и его лиманов. — Калининград : АтлантНИРО, 1969. — С. 37–44.

**Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П.** Минтай в экосистемах дальневосточных морей : монография. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.

**Baird T.A., Olla B.L.** Social and reproductive behavior of a captive group of walleye pollock *Theragra chalcogramma* // Environ. Biol. Fishes. — 1991. — № 30. — P. 295–301.

**Bromley P.J., Ravier C., Withhames P.R.** The influence of feeding regime on sexual maturation, fecundity and atresia in first-time spawning turbot // J. Fish Biology. — 2000. — Vol. 56. — P. 264–278.

**Buslov A.V., Varkentin A.I.** Walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) spawning in the Okhotsk Sea waters off the north Kuril Islands and south-western Kamchatka // PICES Sci. Rep. — 2009. — № 36. — P. 269–278.

**Campbell C.M., Walsh J.M., Idler D.R.** Steroids in the plasma of the winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus* Walbaum). A seasonal study and investigation of steroid involvement in oocyte maturation // Gen. and Comp. Endocrinol. — 1976. — Vol. 29, № 1. — P. 14–20.

**Chilton D.E., Bemish R.J.** Age determination methods for fishes studied by the ground fish program at the Pacific Biological Station : Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. — 1982. — Vol. 60. — 102 p.

**Kjesbu O.S., Holm J.S.** Oocyte Recruitment in First-Time Spawning Atlantic Cod (*Gadus morhua*) in Relation to Feeding Regime // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1994. — Vol. 51. — P. 1893–1989.

**Ma Y., Kjesbu O.S., Jordensen T.** Effects of ration on the maturation and fecundity in captive Atlantic herring (*Clupea harengus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1998. — Vol. 55. — P. 900–908.

**Maeda T.** Life cycle and behavior of adult Pollock (*Theragra chalcogramma*) in waters adjacent to Funca Bay, Hokkaido Island // Bull. INPFC. — 1986. — № 45. — P. 39–65.

**Maeda T., Nakatani T., Takanashi T., Takagi S.** Distribution and migration of adult walleye pollock off Hiyama, southwestern Hokkaido // Proc. Intern. Sympos. Biol. Managem. — Fairbanks, Alaska, 1989. — P. 325–347.

**Rideout R.M., Burton M.P.M., Rose G.A.** Observations on mass atresia and skipped spawning in northern Atlantic cod, from Smith Sound, Newfoundland // J. Fish Biology. — 2000. — Vol. 57. — P. 1429–1440.

**Sakurai Y.** Reproductive characteristics and spawning strategies of Walleye Pollock, *Theragra chalcogramma* // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. — 1993. — № 42. — P. 51–68.

**Sakurai Y.** Reproductive characteristics of Walleye Pollock with special reference to ovarian development, fecundity and spawning behavior // Symp. Biol. Mngmt. Walleye Pollock. Alaska Sea Grant. — 1989. — Vol. 89. — P. 97–115.

**Schuetz A.W.** Role of hormones in oocyte maturation // Biol. Reprod. — 1974. — № 10. — P. 150–178.

**Wells R.** Observations on the distribution, abundance, growth, mortality and sex maturity of cod from the Flemish Cap : ICNAF. Res. — 1979. — Doc. 79/VI/63. Ser. № 5404. — 20 p.

**Yoshida H.** Walleye Pollock fishery and fisheries management in the Nemuro Strait, Sea of Okhotsk, Hokkaido // Proc. Intern. Sympos. Biol. Managem. — Fairbanks, Alaska, 1989. — P. 59–77.

Поступила в редакцию 24.11.14 г.