

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ

УДК 597.552.511–1.05(265.53)

К.М. Горбатенко, И.В. Мельников, Е.Е. Овсянников, С.Л. Овсянникова*
Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

**БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И КАЛОРИЙНОСТЬ
ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ В ОХОТСКОМ МОРЕ**

Приводится оценка основных биоэнергетических параметров тихоокеанских лососей Охотского моря по данным, собранным в 2003–2015 гг. Показано, что калорийность в мышечных тканях у лососей варьирует в сыром веществе от 1 223 у кеты до 2 062 кал/г у чавычи и в сухом веществе от 5 426 у горбуши до 6 484 кал/г у чавычи. Общее количество энергии, накопленной молодью горбуши в Охотском море, составляет 532 ккал, или 27 % общего количества энергии, накопленной в течение морского периода жизни. Горбуша, нагуливающаяся в северо-западной части Тихого океана, в среднем (без ранжирования на самцов и самок) накапливает 1 442 ккал, или 73 % общей за морской период жизни энергии. Молодь кеты в Охотском море накапливает 492 ккал, что составляет 11 % общего количества энергии, созданной в течение морского периода жизни. Половозрелая кета в среднем (без ранжирования на возраст и пол) в период нагула в северо-западной части Тихого океана накапливает 4 071 ккал, или 89 % общего количества энергии, созданной в морской период жизни.

Ключевые слова: Охотское море, тихоокеанские лососи, калорийность, жиры, белки, углеводы.

DOI: 10.26428/1606-9919-2019-197-152-165.

Gorbatenko K.M., Melnikov I.V., Ovsyannikov E.E., Ovsyannikova S.L. Chemical composition and energy content of pacific salmons in the Okhotsk Sea // *Izv. TINRO.* — 2019. — Vol. 197. — P. 152–165.

The main bioenergetic parameters of pacific salmons are presented on the data obtained in marine expeditions in 2003–2015. Among the examined species, the minimum energy content is registered in the muscle tissue of chum salmon and pink salmon, and the maximum energy content — in the muscles of king salmon. Total amount of the energy accumulated by juvenile pink salmon during its life within the Okhotsk Sea is estimated as 532 kcal or 27 % of the total energy accumulated in the whole marine period of its life, for juvenile chum salmon this amount is 492 kcal (11 %). The rest is accumulated by adults during their feeding in the ocean: pink salmon, without ranking by age and sex, gains in the North Pacific on average 1 442 kcal or 73 % of the total energy accumulated in the marine period of life, chum salmon — 4 071 kcal (89 %).

Key words: Okhotsk Sea, pacific salmon, energy content, lipid, protein, carbohydrate.

* *Горбатенко Константин Михайлович, доктор биологических наук, заведующий сектором, e-mail: konstantin.gorbatenko@tinro-center.ru; Мельников Игорь Владимирович, кандидат биологических наук, заместитель директора, e-mail: igor.melnikov@tinro-center.ru; Овсянников Евгений Евгеньевич, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: evgeniy.ovsyannikov@tinro-center.ru; Овсянникова Светлана Леонидовна, научный сотрудник, e-mail: svetlana.ovsyannikova@tinro-center.ru.*

Gorbatenko Konstantin M., D.Biol., head of section, e-mail: konstantin.gorbatenko@tinro-center.ru; Melnikov Igor V., Ph.D., deputy director, e-mail: igor.melnikov@tinro-center.ru; Ovsyannikov Evgeny E., Ph.D., head of laboratory, e-mail: evgeniy.ovsyannikov@tinro-center.ru; Ovsyannikova Svetlana L., researcher, e-mail: svetlana.ovsyannikova@tinro-center.ru.

Введение

Наиболее результативным из физиологических методов является исследование динамики депозитного жира рыб в связи с их биологическим состоянием, так как калорийность рыб в основном связана с физиологическим состоянием на различных этапах жизненного цикла. Исследования И.В. Кизеветтера [1971] показали, что рыбы четко различаются на уровне семейств по характеру распределения суммарных липидов между органами и тканями. У лососевых и сельдевых рыб происходит накопление суммарных липидов в мышечной ткани и подкожной клетчатке, тогда как у тресковых — в печени [Кизеветтер, 1971; Шульман, 1972; Шатуновский, 1980; Сидоров, 1983]. Целью исследований было оценить калорийность лососевых рыб и выявить особенности динамики их биохимического состава в процессе онтогенеза.

Материалы и методы

Сбор проб для расчетов калорийности тихоокеанских лососей и определения их биохимического состава проводился в Охотском море в научно-исследовательских экспедициях ТИНРО-центра в 2003–2015 гг. (см. рисунок). За этот период был исследован биохимический состав у 7 видов тихоокеанских лососей, обработано 200 проб (включая 15 проб гонад горбуши и 13 проб гонад кеты).

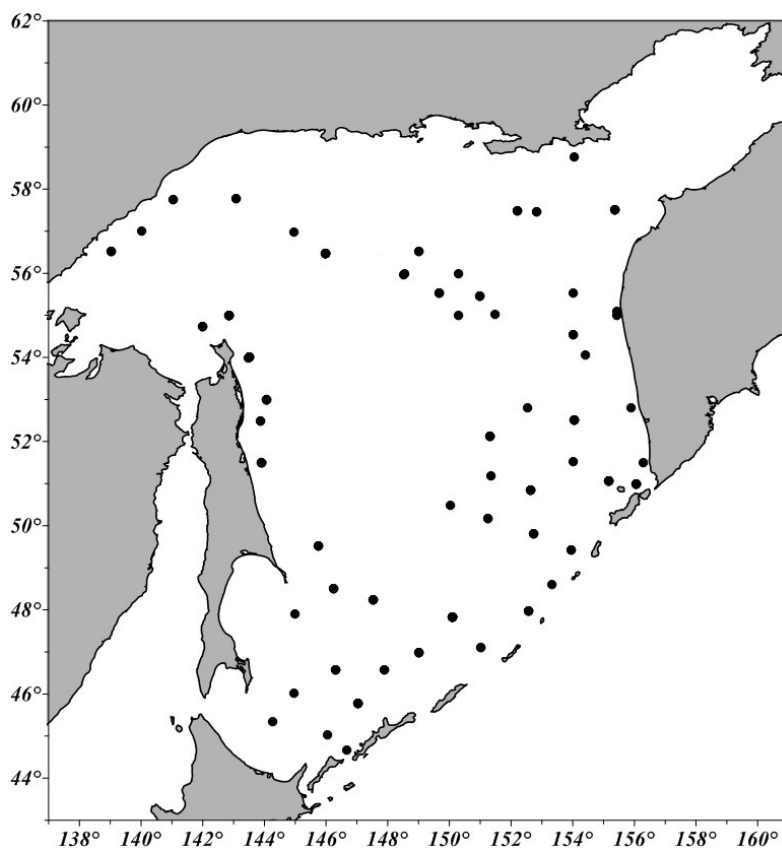


Схема станций, на которых брались пробы на биохимический анализ тихоокеанских лососей в 2003–2015 гг.

Scheme of sampling of pacific salmon for biochemical analysis in 2003–2015

Брались вырезки мышечных тканей (у половозрелых особей также гонады) массой от 20 до 30 г дорзальной мускулатуры позади головы. Пробы помещали в герметичный пакет и хранили при температуре не менее минус 18 °С. Для каждой особи отмечался вид, длина, пол, стадия зрелости место сбора пробы (широта и долгота) и содержимое желудка. Энергетическую ценность устанавливали путем определения

общего содержания белков, липидов, углеводов, золы, влаги. Массовую долю воды и золы устанавливали по стандартным методикам [Журавская и др., 1985]. Содержание белков определяли методом Кьельдаля по количеству азота белковых соединений с использованием анализатора азота «Kjeltec 2300» (Япония), углеводов — фотоколориметрически с использованием антронового реагента [Крылова, Ляковская, 1965], липидов — гравиметрически после их выделения из ткани методом Фольча [Folch et al., 1957].

Калорийность (кал/г) и энергетический эквивалент (произведение массы тела рыбы на калорийность, кал) рассчитывали в пересчете на сырое и сухое вещество для сопоставления наших данных с другими исследованиями, а также для количественных расчетов потоков энергии на разных трофических уровнях.

Результаты и их обсуждение

Для лососевых рыб характерно более высокое накопление суммарных липидов в мышцах и икре [Сидоров, 1983]. В частности, у тихоокеанских лососей 45–55 % общих запасов липидов сосредоточено в мышцах. Перед нерестом до 15–20 % всех запасов суммарных липидов накапливается в зрелых яичниках лососевых рыб, а масса яичников достигает 20–25 % общей биомассы рыб [Кизеветтер, 1971]. Отметим, что содержание суммарных липидов в икре лососей приблизительно в 1,5–2,0 раза выше, чем у многих видов рыб (тресковых, карповых, окуневых) [Сидоров, 1983].

Достоверных различий в химическом составе и калорийности мышц самцов и самок лососей не обнаружено [Горбатенко и др., 2008], поэтому ниже приводятся осредненные данные. При анализе материалов по лососям особое внимание уделялось липидам, которые активно используются на этапе преднерестовых миграций, когда поступление пищи извне прекращается или значительно сокращается [Сидоров, 1983].

Молодь горбуши. Горбуша *Oncorhynchus gorbusha* является самым короткоцикловым видом лососей. Скатываясь в мае-июне при длине 3–4 см и массе тела 0,2–0,3 г, к концу следующего лета она достигает по длине в среднем 46–50 см и по массе — 1300–1650 г [Parker, 1971; Heard, 1991].

Скат мальков горбуши в море происходит весной-летом того же года, когда они выклюнулись. К августу средняя длина тела исследованной молоди горбуши составляет 10,3 см, в сентябре она увеличивается вдвое — до 21,8 см, а в конце октября достигает 25,0 см (средняя масса тела — 218 г). Содержание сухого вещества с увеличением размеров особей также увеличивалось от 22,9 до 25,1 % (табл. 1). Содержание основных энергетических показателей также возрастает: жира — от 1,4 до 3,2 %, белков — от 19,1 до 20,7 % сырого вещества (табл. 2). Калорийность сырого вещества с августа по октябрь увеличивалась от 1 255 до 1 439 кал/г, сухого — от 5 426 до 5 692 кал/г.

Низкие энергетические показатели молоди горбуши в августе связаны с высоким темпом роста горбуши после ската. Предыдущие исследования показали, что с июня по август длина тела молоди горбуши увеличивается в 3 раза (с 3 до 10 см), а масса тела — в 70 раз (с 0,2 до 14,0 г), при этом жиронакопление было относительно низким [Горбатенко и др., 2008].

Молодь кеты. Скат мальков кеты в море, как и у горбуши, происходит весной-летом того же года, когда они выклюнулись. В августе средняя длина тела молоди кеты составляла 16,2 см, масса — 43,0 г. В октябре она увеличилась до 24,9 см, при средней массе тела 158,0 г (табл. 3).

Содержание основных энергетических показателей с ростом молоди кеты, как и у горбуши, увеличивается. Количество сухого вещества увеличивается незначительно — от 22,3 до 25,3 %, содержание жира — от 1,1 до 3,0 %, белков от 19,3 до 19,9 % сырого вещества. Общая калорийность в августе-октябре изменяется от 1 223 до 1 448 кал/г сырого вещества и соответственно от 5 440 до 5 667 кал/г сухого вещества (табл. 1, 2).

Таким образом, динамика содержания химических компонентов в теле молоди кеты и горбуши имеет общие тенденции. Процессы интенсивности жиронакопления, белкового синтеза и увеличения количества минеральных веществ сопряжены с увели-

Таблица 1

Биохимический состав и калорийность сухого вещества мышечной ткани тихоокеанских лососей в Охотском море

Table 1

Biochemical composition and caloric value for dry muscular tissue of pacific salmon in the Okhotsk Sea

Вид	Подгруппа (длина, см)	Содержание сухого в-ва, %	Доля, % сухого в-ва				Калорийность, ккал/г сухого в-ва	Кол-во проб
			Белки	Липиды	Углеводы	Зола		
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	Молодь (10–20 см)	22,9	83,2	6,1	3,3	7,4	5 426	8
	Молодь (20–30 см)	25,1	77,6	12,3	3,3	6,8	5 692	20
	Половозрелые (стадии III, III–IV)	25,0	81,8	12,8	2,7	2,7	5 943	31
	Половозрелые (стадия IV)	24,0	86,3	7,5	2,9	3,3	5 704	2
<i>Oncorhynchus keta</i>	Молодь (10–20 см)	22,3	86,6	4,7	2,5	6,2	5 440	2
	Молодь (20–30 см)	25,3	78,4	11,7	2,8	7,1	5 667	14
	Неполовозрелые (35–55 см)	26,7	77,4	15,7	2,5	4,4	5 970	13
	Половозрелые (стадии II–III, III, III–IV)	26,4	79,2	16,6	1,6	2,6	6 118	28
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	Половозрелые (стадия IV)	25,7	85,4	7,6	1,6	5,4	5 605	11
	Молодь (20–30 см)	25,2	84,3	9,6	1,6	4,5	5 740	2
	Неполовозрелые (30–40 см)	25,8	81,7	13,2	2,3	2,8	5 955	2
	Половозрелые (стадии III и III–IV)	27,1	80,3	15,4	2,1	2,2	6 085	2
<i>Oncorhynchus masou</i>	Половозрелые (стадия IV)	25,9	81,9	10,0	1,2	6,9	5 621	2
	Молодь (20–30 см)	24,5	89,3	6,3	2,5	1,9	5 746	2
	Неполовозрелые (30–40 см)	25,3	78,7	13,2	2,7	5,4	5 803	5
	Молодь (10–20 см)	23,2	90,6	3,0	2,2	4,2	5 493	2
<i>Oncorhynchus nerka</i>	Молодь (20–30 см)	23,8	84,5	7,4	3,1	5,0	5 625	3
	Неполовозрелые (30–40 см)	27,2	74,8	13,8	2,6	8,8	5 653	2
	Неполовозрелые (50–60 см)	27,1	76,3	18,1	2,2	3,4	6 113	2
	Половозрелые (стадии III и III–IV)	27,0	75,6	20,0	1,1	3,3	6 204	4
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	Молодь (10–20 см)	22,7	90,1	3,3	1,1	5,5	5 458	2
	Молодь (20–30 см)	23,6	86,8	7,6	4,0	1,6	5 794	4
	Неполовозрелые (30–40 см)	25,8	79,1	16,3	0,8	3,8	6 038	2
	Неполовозрелые (50–60 см)	27,2	75,4	19,1	2,9	2,6	6 185	2
<i>Salvelinus malma</i>	Неполовозрелые (60–82 см)	31,6	65,0	28,3	3,2	3,5	6 484	3
	30–40 см	26,4	78,7	14,6	4,5	2,2	6 022	2

Таблица 2

Биохимический состав и калорийность сырого вещества мышечной ткани тихоокеанских лососей в Охотском море

Table 2

Biochemical composition and caloric value for wet muscular tissue of pacific salmon in the Okhotsk Sea

Вид	Подгруппа (длина, см)	Доля, % сырого в-ва				Калорийность, кал/г сырого в-ва	Кол-во проб
		Вода	Белки	Липиды	Углеводы		
<i>O. gorbuscha</i>	Молодь (10–20 см)	77,1	19,1	1,4	0,8	1,6	1 255
	Молодь (20–30 см)	74,9	19,5	3,1	0,8	1,7	1 439
	Половозрелые (стадии III, III–IV)	75,0	20,5	3,2	0,6	0,7	1 499
	Половозрелые (стадия IV)	76,0	20,7	1,8	0,7	0,8	1 379
<i>O. keta</i>	Молодь (10–20 см)	77,7	19,3	1,1	0,5	1,4	1 223
	Молодь (20–30 см)	74,7	19,9	3,0	0,6	1,8	1 448
	Неполовозрелые (35–55 см)	73,3	20,7	4,2	0,6	1,2	1 604
	Половозрелые (стадии II–III, III, III–IV)	73,6	20,9	4,4	0,5	0,6	1 622
<i>O. kisutch</i>	Половозрелые (стадия IV)	74,3	21,9	1,9	0,4	1,5	1 444
	Молодь (20–30 см)	74,8	21,3	2,4	0,4	1,1	1 455
	Неполовозрелые (30–40 см)	74,2	21,1	3,4	0,6	0,7	1 547
	Половозрелые (стадии III и III–IV)	72,9	21,8	4,2	0,6	0,5	1 658
<i>O. masou</i>	Половозрелые (стадия IV)	74,1	21,2	2,6	0,3	1,8	1 460
	Молодь (20–30 см)	75,5	21,9	1,5	0,6	0,5	1 416
	Неполовозрелые (30–40 см)	74,7	19,9	3,3	0,7	1,4	1 480
	Молодь (10–20 см)	76,8	21,0	0,7	0,5	1,0	1 282
<i>O. nerka</i>	Молодь (20–30 см)	76,2	20,2	1,8	0,6	1,2	1 353
	Неполовозрелые (30–40 см)	72,8	20,4	3,8	0,6	2,4	1 551
	Неполовозрелые (50–60 см)	72,9	20,7	4,9	0,6	0,9	1 667
	Половозрелые (стадии III и III–IV)	73,0	20,4	5,4	0,3	0,9	1 680
<i>O. tshawytscha</i>	Молодь (10–20 см)	77,3	20,5	0,6	0,3	1,3	1 245
	Молодь (20–30 см)	76,4	20,5	1,8	1,0	0,3	1 382
	Неполовозрелые (30–40 см)	74,2	20,4	4,2	0,2	1,0	1 561
	Неполовозрелые (50–60 см)	72,8	20,5	5,2	0,8	0,7	1 695
<i>S. malina</i>	Неполовозрелые (60–82 см)	68,4	20,5	9,0	1,0	1,1	2 062
	30–40 см	73,6	20,8	3,9	1,2	0,5	1 608

Таблица 3

Размерно-весовые характеристики лососей в Охотском море в течение жизненного цикла

Table 3

Dynamics of mean size and weight of pacific salmon in the Okhotsk Sea during their life

Сроки сбора проб	Вид	Зрелость особи	Размерная группа, см	Стадия зрелости гонад	Средняя длина, см	Средняя масса, г
Август	<i>O. gorbuscha</i>	Молодь	10–20 см	Juv.	16,7	48
Октябрь		Молодь	20–30 см	Juv.	25,3	171
Ноябрь		Молодь	20–30 см	Juv.	28,8	370
Июнь-август		Половозрелые	40–50 см	III и III–IV	45,8	1 264
		Половозрелые	40–50 см	IV	45,6	1 319
Август	<i>O. keta</i>	Молодь	10–20 см	Juv.	16,2	43
Октябрь		Молодь	20–30 см	Juv.	24,9	158
Ноябрь		Молодь	20–30 см	Juv.	27,0	340
Июнь-ноябрь		Неполовозрелые	Более 50 см	II	58,9	2 741
Август-октябрь		Половозрелые	Более 50 см	III и III–IV	57,3	2 514
		Половозрелые	Более 50 см	IV	60,8	2 835
Октябрь	<i>O. kisutch</i>	Молодь	20–30 см	Juv.	29,8	370
Сентябрь-октябрь		Неполовозрелые	30–40 см	II	37,7	719
Август-сентябрь		Половозрелые	Более 50 см	III и III–IV	62,0	3 205
		Половозрелые	Более 50 см	IV	64,8	3 496
Октябрь	<i>O. masou</i>	Молодь	20–30 см	Juv.	26,4	255
Октябрь-ноябрь		Неполовозрелые	30–40 см	II	34,8	578
Сентябрь	<i>O. nerka</i>	Молодь	10–20 см	Juv.	18,8	68
Октябрь		Молодь	20–30 см	Juv.	24,8	219
Август		Неполовозрелые	30–40 см	II	38,4	688
Август		Неполовозрелые	Более 50 см	II	57,6	2 704
Июль-август		Половозрелые	Более 50 см	III и III–IV	58,0	2 920
Август		<i>O. tshawytscha</i>	Молодь	10–20 см	Juv.	19,6
Октябрь	Молодь		20–30 см	Juv.	26,9	262
Июнь-август	Неполовозрелые		35–50 см	II	43,9	1 018
Июнь-август	Неполовозрелые		50–60 см	II	59,2	2 701
Октябрь-декабрь	Неполовозрелые		60–82 см	II	72,1	5 652

чением у них массы тела. Высокий уровень жиронакопления в теле молоди горбуши и кеты, нагуливающих в Охотском море (в июне-октябре), обусловлен хорошей кормовой базой и благоприятным температурным режимом, а также особенностью обменных процессов в организме сеголеток лососей рода *Oncorhynchus* при переходе из пресных вод в морские [Бирман, 1968; Heard, 1991; Salo, 1991]. О благоприятных условиях в Охотском море для молоди кеты и горбуши свидетельствуют также высокие суточные приросты массы тела: горбуши — 1,27–1,39 г, кеты — 1,50–1,55 г [Андриевская, Карпенко, 1992].

Молодь нерки. Нерка относится к видам с длительными пресноводным и морским периодами жизни. Морской период длится от 1 до 4 лет (чаще 2–3 года). Молодь нерки после выхода из бугров обычно от 1 до 3 лет проводит в пресных водах. В некоторых популяциях отмечается, что небольшая часть сеголеток мигрирует на нагул в море [Бугаев, 1995; Черешнев и др., 2002].

Молодь нерки в сентябре в Охотском море имела среднюю длину тела 18,8 см и массу 68 г. В октябре длина ее увеличилась до 24,8 см, при средней массе тела 219 г.

Содержание основных энергетических показателей с ростом молоди нерки, так же как у горбуши и кеты, увеличивалось. Количество сухого вещества увеличивалось незначительно — от 23,2 до 23,8 %, а содержание жира — от 0,7 до 1,8 % сырого вещества. Общая калорийность в сентябре-октябре изменялась от 1 282 до 1 353 кал/г сырого вещества и соответственно от 5 493 до 5 625 кал/г сухого вещества (табл. 1 и 2). Несмотря на общие закономерности накопления энергии у нерки с кетой и горбушей,

основные энергетические показатели у нерки заметно ниже, что, видимо, связано с физиологическими особенностями данного вида.

Молодь чавычи. Значения основных энергетических показателей с ростом молоди чавычи увеличиваются. Количество сухого вещества увеличивается от 22,7 до 23,6 %, содержание жира — от 0,6 до 1,8 % сырого вещества. Общая калорийность в сентябре-октябре изменялась от 1 245 до 1 382 кал/г сырого вещества и соответственно от 5 458 до 5 794 кал/г сухого вещества (табл. 1, 2). Общие закономерности накопления энергии у молоди чавычи близки к таковым у нерки и ниже, чем у молоди кеты и горбуши.

Молодь кижуча. У посткатодромной молоди кижуча содержание основных энергетических показателей относительно высокое: сухое вещество в тканях в среднем составляло 25,2 %, суммарное среднее содержание липидов — 2,4 %, белков — 21,3, углеводов — 0,4 % сырого вещества (табл. 1, 2). Калорийность в сыром веществе составляла 1 455 кал/г, в сухом — 5 740 кал/г.

Молодь симы. Сухое вещество в тканях симы *O. masou* в среднем составляет 24,5 %, суммарное среднее содержание липидов — 1,5 %, белков — 21,9, углеводов — 0,6 % сырого вещества (табл. 1, 2). Калорийность в сыром веществе составляла 1 416 кал/г, в сухом — 5 746 кал/г.

Взрослые лососи. Обменные процессы, протекающие в организме лососей в период нагула, определяют их физиологическое состояние и степень готовности особей либо всей генерации (только горбуша), либо части популяции (кета, нерка и др.) к воспроизводству. В этот период лососи интенсивно питаются [Чучукало, 2007], накапливая энергию для миграции и размножения — в их организме создаются запасы высокоэнергетических веществ, в первую очередь липидов (в основном триацилглицеринов), формируются и развиваются гонады. Проведенные ранее биохимические исследования лососей в северо-западной части Тихого океана [Горбатенко и др., 2008] показали, что у взрослых особей наблюдалось увеличение общей калорийности по мере созревания гонад, в основном за счет содержания жира и сухого вещества. В период анадромных миграций самки кеты и горбуши обладают приблизительно одинаковой способностью накапливать в икре резервные липиды. У самцов кеты и горбуши, как и у самок, основное накопление энергетических веществ (преимущественно липидов) происходит на III–IV стадии зрелости гонад. Было выявлено, что общей особенностью обменных процессов, протекающих в организме неполовозрелых лососей в северо-западной части Тихого океана, по сравнению с половозрелыми особями, является относительно низкое содержание жира в тканях и невысокие значения калорийности.

Ниже представлены результаты биохимического анализа взрослых лососей в Охотском море в зависимости от их зрелости.

Горбуша. В июле-августе в Охотском море половозрелая горбуша представлена нагуливающимися особями на III и III–IV стадиях зрелости гонад, а ближе к берегу особями на IV стадии зрелости (табл. 3). В содержании основных биохимических компонентов у нагульных и преднерестовых особей горбуши наблюдались значительные различия. Содержание основных энергетических показателей, и особенно липидов, в мышечных тканях у горбуши на IV стадии зрелости гонад уменьшается. Количество сухого вещества уменьшается от 25,0 до 24,0 %, содержание жира — от 3,2 до 1,8 % сырого вещества. Общая калорийность понижается от 1 499 до 1 379 кал/г сырого вещества и от 5 943 до 5 704 кал/г сухого вещества (см. табл. 1, 2).

Кета. В летне-осенний период в Охотском море встречаются разновозрастные особи кеты (в основном в возрасте 3+ и 4+), среди которых наблюдаются как неполовозрелые рыбы с гонадами на II стадии зрелости, так и половозрелые, находящиеся на различных стадиях зрелости гонад: III, III–IV и IV. Зависимости стадии зрелости гонад от размеров рыб не наблюдалось.

В отличие от северо-западной части Тихого океана, где калорийность тканей неполовозрелой кеты ниже (1 419 кал/г сырого вещества), чем у нагульной половозрелой (1 553 кал/г сырого вещества) [Горбатенко и др., 2008], в Охотском море калорийность неполовозрелой кеты возрастает и достигает уровня половозрелых рыб.

У нагуливающих особей сухое вещество в тканях неполовозрелой и половозрелой кеты в среднем составляло 26,7 и 26,4 %. Доля липидов в сыром веществе у неполовозрелых и половозрелых особей составляла соответственно 4,2 и 4,4 %, белков — 20,7 и 20,9 %, калорийность — 1 604 и 1 622 кал/г.

С переходом на IV стадию зрелости у кеты, как и у горбуши, наблюдается снижение калорийности, в основном за счет уменьшения количества липидов в тканях, что связано с интенсивным созреванием гонад.

Нерка. В Охотском море в июле-августе встречаются неполовозрелые (II стадия зрелости гонад) и половозрелые (III и III–IV стадии зрелости) особи нерки.

Неполовозрелая нерка длиной 30–40 см имеет минимальные значения калорийности и содержания липидов.

Содержание основных энергетических показателей крупной нерки длиной более 50 см возрастает. Как и у кеты, у крупных половозрелых и неполовозрелых особей нерки основные энергетические показатели и калорийность имеют близкие значения.

Чавыча. В летне-осенний период в Охотском море штучно встречаются только неполовозрелые особи чавычи длиной от 38 до 83 см, половозрелых рыб не наблюдается (табл. 3). У неполовозрелой чавычи, как и у других длинноцикловых видов лососей, калорийность зависит от размеров. Жирность и калорийность в тканях чавычи увеличивается с возрастом. У чавычи длиной 30–40 см наблюдаются минимальные значения липидов и калорийности, а у крупной длиной более 60 см — максимальные, причем это характерно не только для чавычи, но и для других видов лососей.

Кижуч. В Охотском море в летне-осенний период на биохимический анализ были взяты неполовозрелые особи длиной 30–40 см и половозрелые особи длиной более 50 см (табл. 3). Кижуч — наиболее поздно нерестящийся вид лососей [Sandercocck, 1991], поэтому половозрелые особи были выловлены в августе-сентябре.

У неполовозрелого кижуча длиной 30–40 см содержание основных энергетических показателей среднее. Общие биоэнергетические показатели и калорийность половозрелого кижуча наиболее близки к таковым половозрелой кеты (см. табл. 1, 2).

Сима. Неполовозрелая сима в 2–3-летнем возрасте, которая нагуливается в Охотском море в октябре-ноябре, имеет размеры 32–37 см. Содержание основных энергетических показателей у нее среднее: сухое вещество в тканях составляет 25,3 %, суммарное содержание липидов — 3,3 %, белков — 19,9, углеводов — 0,7 % сырого вещества (табл. 1, 2). Калорийность в сыром веществе составляет 1 608 кал/г, в сухом — 6 022 кал/г.

Гонады. В июне-августе лососи, нагуливающиеся в северо-западной части Тихого океана, мигрируют в Охотское море, где у них происходит дальнейшее развитие половых продуктов. Нами исследовались гонады половозрелой горбуши и кеты, находящиеся на III, III–IV и IV стадиях зрелости (табл. 4).

Характерной особенностью биологии горбуши, в отличие от кеты, является созревание особей в одном возрасте. По полученным данным масса гонад самок горбуши на III стадии зрелости в среднем составляет 43,2 г, на III–IV стадии — 71,1, а на IV стадии — 90,3 г (табл. 5).

В икре горбуши содержание сухого вещества высокое и в среднем составляет 39,2–43,8 %. В гонадах самцов содержание сухого вещества ниже более чем в 2 раза (от 18,8 до 20,2 %). Содержание липидов в сыром веществе в гонадах самок на порядок выше, чем у самцов, и составляет 10,3–11,1 %, а у самцов — 1,0–1,1 %. Количество белков в гонадах самок также выше, чем у самцов, и составляет в сыром веществе 25,6–28,0 %, а у самцов — 15,0–17,7 % (см. табл. 4). В сыром веществе калорийность гонад самок горбуши изменяется от 2 525 до 2 645 кал/г. У самцов калорийность гонад в сыром веществе более чем в 2 раза ниже, чем у самок, — от 990 до 1 132 кал/г.

Следует отметить, что в гонадах горбуши на IV стадии зрелости, как и в других органах, уменьшается концентрация липидов, хотя их общее содержание в связи с увеличением массы гонад продолжает расти (табл. 4).

Масса гонад у кеты в 1,5–2,0 раза выше, чем у горбуши (табл. 5). Содержание основных энергетических показателей в гонадах самок кеты изменяется в узких

Таблица 4

Table 4

Биохимический состав и калорийность гонад горбуши и кеты в Охотском море по стадиям зрелости

Biochemical composition and caloric value of gonads for pink and chum salmon in the Okhotsk Sea, by sex and stage of gonad maturity

Вид	Пол	Стадия зрелости гонад	Доля, % сырого в-ва					Доля, % сухого в-ва					Калорийность, кал/г сырого в-ва
			Вода	Белки	Липиды	Углеводы	Зола	Вода	Белки	Липиды	Углеводы	Зола	
Горбуша	Самки	III	58,8	27,2	10,3	0,7	3,0	41,2	66,0	25,0	1,7	7,4	6 155
		III-IV	60,8	25,6	11,1	0,5	2,0	39,2	65,2	28,4	1,3	5,1	6 422
		IV	56,3	28,0	10,8	0,7	4,2	43,8	64,0	24,8	1,5	9,7	6 021
	Самцы	III	81,2	15,0	1,1	0,7	2,0	18,8	79,9	6,0	3,4	10,7	5 218
		III-IV	80,5	16,4	1,1	0,6	1,4	19,5	83,8	5,5	3,3	7,3	5 393
		IV	79,9	17,7	1,0	0,6	0,8	20,2	87,8	5,0	3,2	3,9	5 568
Кета	Самки	III	68,4	18,5	11,1	0,5	1,5	31,7	58,5	35,3	1,4	4,8	6 696
		III-IV	64,5	23,1	11,2	0,4	0,8	35,5	65,1	31,6	1,0	2,3	6 707
		IV	58,1	26,7	10,6	0,4	4,2	41,9	63,7	25,2	1,1	10,1	6 024
	Самцы	III	80,5	16,3	0,9	0,4	1,9	19,5	83,2	4,7	2,3	9,8	5 239
		III-IV	79,1	17,6	1,0	0,5	1,8	20,9	84,1	4,9	2,2	8,7	5 312
		IV	77,6	17,4	2,1	0,5	2,4	22,4	77,9	9,1	2,1	10,9	5 346

пределах: сухое вещество от 31,7 до 41,9 %, содержание липидов от 10,6 до 11,2, белков от 18,5 до 26,7 % сырого вещества (см. табл. 4). Общая калорийность в сыром веществе увеличивается со зрелостью гонад от 2 126 до 2 531 кал/г сырого вещества.

В изменениях основных энергетических показателей гонад самцов кеты наблюдались общие закономерности с горбушей, а также близкие значения калорийности (табл. 4). Сухое вещество у самцов кеты составляет от 19,5 до 22,4 %, содержание жира — от 0,9 до 2,0, белков — от 16,3 до 17,6 % сырого вещества. Общая калорийность изменяется со зрелостью гонад от 1 030 до 1 203 кал/г сырого вещества и от 5 239 до 5 346 кал/г сухого вещества.

Высокое содержание суммарных липидов в икре лососей связано с длительным инкубационным периодом, который продолжается 6–7 мес., и нехваткой кормовых объектов в период перехода личинок к активному питанию [Шатуновский, 1980].

Энергетический эквивалент.

Полученные данные по массе (табл. 5), калорийности мышечной ткани в сыром веществе и гонад у кеты и горбуши (см. табл. 4) позволили рассчитать энергию, сосредоточенную в этих видах лососей (энергетический эквивалент) в течение жизненного цикла (табл. 6).

Рассчитанный энергетический эквивалент сомы в течение жизненного цикла горбуши и кеты показывает, что в ней сосредоточено основное количество энергии, доля которой в течение жизненного цикла варьирует от 79,8 до 93,0 % (табл. 6) и напрямую зависит от количества энергии в гонадах. Минимальное количество энергии в соме бывает у преднерестовых самок (на IV стадии зрелости гонад), а максимальное — у молоди.

Динамика жира и общей калорийности мышц молоди лососей отражает превращение энергии

Таблица 5

Средняя масса тела и гонад горбуши и кеты по стадиям зрелости

Table 5

Mean body and gonad weight for pink and chum salmon, by sex and stage of gonad maturity

Размерная группа, см	Пол	Стадия зрелости гонад	Средняя длина, см	Общая масса особи, г	Масса сомы, г	Масса гонад, г
<i>Горбуша</i>						
40–50	Самки	III	44,8	1 090	927	43,2
		III–IV	46,4	1 217	1 028	71,1
		IV	47,3	1 288	1 082	90,3
	Самцы	III	47,9	1 337	1 169	24,6
		III–IV	48,8	1 417	1 240	55,3
		IV	49,8	1 511	1 266	76,2
<i>Кета</i>						
45–70	Самки	III	55,6	2 129	1 802	69
		III–IV	58,1	2 441	1 969	156
		IV	60,1	2 728	2 299	216
	Самцы	III	57,9	2 412	2 088	30
		III–IV	63,1	3 186	2 747	85
		IV	63,2	3 198	2 771	156

Таблица 6

Накопление энергии (энергетического эквивалента) в соме, гонадах и суммарно в целом организме у горбуши и кеты в течение онтогенеза

Table 6

Energy equivalent (kcal) accumulated in soma, gonads and in the whole body of pink and chum salmon during their life

Период	Размерная группа, см	Средняя длина, см	Пол	Стадия зрелости гонад	Энергия, ккал				Доля энергии, %		
					Сомы	Гонады	Остаток*	Всего	Сомы	Гонады	Остаток*
<i>Горбуша</i>											
Август	10–20	16,7	Молодь	–	55	0	5	60	91,7	0	8,3
Октябрь	20–30	25,3		–	227	0	19	246	92,4	0	7,6
Ноябрь	20–30	28,8		–	479	0	53	532	90,0	0	10,0
Июнь–август	40–50	44,8	Самки	III	1 390	110	134	1 634	85,1	6,7	8,2
		46,4		III–IV	1 541	180	104	1 824	84,5	9,8	5,7
		47,3		IV	1 418	239	120	1 776	79,8	13,4	6,7
		47,9	Самцы	III	1 752	24	227	2 004	87,4	1,2	11,4
		48,8		III–IV	1 859	59	207	2 124	87,5	2,8	9,7
		49,8		IV	1 746	86	252	2 084	83,8	4,1	12,1
<i>Кета</i>											
Август	10–20	16,2	Молодь	–	49	0	4	53	93,0	0	7,0
Октябрь	20–30	24,9		–	207	0	22	229	90,5	0	9,5
Ноябрь	20–30	27,0		–	443	0	49	492	90,0	0	10,0
Июнь–август	45–70	55,6	Самки	III	2 923	147	384	3 453	84,6	4,2	11,1
		58,1		III–IV	3 194	372	394	3 959	80,7	9,4	9,9
		60,4		IV	3 320	547	120	3 939	83,3	13,7	3,0
		57,9	Самцы	III	3 387	31	495	3 912	86,6	0,8	12,6
		63,1		III–IV	4 456	95	617	5 168	86,3	1,8	11,9
		63,2		IV	4 001	188	429	4 618	86,6	4,1	9,3

* Внутренние органы (без гонад).

потребленной пищи в энергию роста. С ростом молоди кеты и горбуши происходит интенсивное накопление энергии (энергетического эквивалента), которая проявляется в увеличении массы тела и основных энергетических показателей. Высокий уровень накопления энергии в теле молоди горбуши и кеты обусловлен хорошей кормовой базой и благоприятным температурным режимом в Охотском море.

У всех исследованных половозрелых особей за счет увеличения калорийности и массы наблюдалось увеличение энергии в гонадах по мере созревания (табл. 4, 5). Несмотря на общие закономерности в процессе развития, энергетический эквивалент гонад у самок выше. В гонадах самок в течение онтогенеза происходит постепенное накопление энергии, максимальное ее количество (13,4–13,7 %) наблюдается у преднерестовых особей IV стадии зрелости (табл. 6). У преднерестовых самцов (IV стадии зрелости) максимальное количество энергии в гонадах составляло всего 4,1 % общих энергетических показателей особи.

Неучтенная энергия (остаток), которую мы с некоторыми допущениями (нет прямых наблюдений по калорийности внутренностей) получили методом вычитания из энергии в целом организме энергии, сосредоточенной в соме и гонадах, составляет в среднем около 10,0 % (3,0–12,1 %) (табл. 6).

Общее количество энергии у самцов выше, чем у самок (табл. 6), что связано с более высокими размерами и массой тела самцов. Максимальное количество накопленной горбушей и кеты энергии в течение жизненного цикла у самок составляет в среднем 1 824 и 3 959 ккал, у самцов — 2 124 и 5 168 ккал. Максимальное количество энергии наблюдается у особей на III–IV стадии зрелости, а на IV стадии, несмотря на продолжающийся гонадо-соматический рост, происходит общее понижение уровня энергии за счет снижения содержания липидов и общей калорийности мышечных тканей. У преднерестовых особей поступление энергии с пищей сокращается, так как интенсивность питания уменьшается по мере созревания половых продуктов и подхода к нерестовым рекам [Кузнецова, 2004; Чучукало, 2007]. Таким образом, в период активных миграций к рекам у лососей с переходом на IV стадию зрелости поступление энергии через питание заметно ниже величины энергетических затрат на обмен веществ, соматический и генеративный рост, что приводит к трате накопленных запасных веществ, в основном жира [Сидоров, 1983; Горбатенко и др., 2008].

Общее количество энергии, накопленной молодеью горбуши после ската из рек, в период откорма в Охотском море с июня по ноябрь составляет 532 ккал, или 27 % от общего количества энергии, накопленной в морской период жизни. Нагуливающаяся горбуша в северо-западной части Тихого океана в среднем, без ранжирования на самцов и самок, накапливает 1 442 ккал, или 73 % от общей накопленной энергии.

Молодь кеты в Охотском море после ската из рек в период откорма с июня по ноябрь накапливает 492 ккал, что составляет 11 % общего количества энергии, накопленной в морской период жизни. Кета нагуливается в северо-западной части Тихого океана в основном 2–3 года и по возвращению в Охотское море в летне-осенний период представлена разновозрастными (в основном в возрасте 3+ и 4+) неполовозрелыми и половозрелыми особями, находящимися на различных стадиях зрелости. В среднем, без ранжирования на размер и пол, половозрелая кета в период откорма в северо-западной части Тихого океана накапливает 4 071 ккал, или 89 % от общей накопленной энергии в морской период жизни.

Выводы

Динамика содержания химических компонентов в теле молодежи кеты и горбуши имеет общие тенденции. Интенсивность жиронакопления, белкового синтеза и увеличения количества минеральных веществ сопряжены с увеличением у них массы тела. Высокий уровень жиронакопления в теле молодежи горбуши и кеты, нагуливающих в Охотском море (в июне–октябре), обусловлен хорошей кормовой базой и благоприятным температурным режимом.

У взрослых лососей происходит увеличение общей калорийности по мере созревания гонад за счет содержания жира и сухого вещества. С переходом на IV стадию зрелости наблюдается снижение калорийности за счет уменьшения количества липидов в тканях, что связано с интенсивным созреванием гонад.

У всех исследованных видов длинноцикловых лососей в мышечных тканях наблюдается увеличение калорийности и жирности у старших возрастных групп.

В период анадромных миграций самки и самцы кеты и горбуши обладают приблизительно одинаковой способностью накапливать резервные липиды в гонадах.

В гонадах самок горбуши и кеты содержится высокое количество сухого вещества, которое в среднем составляет 31,7–43,8 %. В гонадах самцов содержание сухого вещества ниже более чем в 2 раза. Содержание липидов в сыром веществе в гонадах самок на порядок выше, чем у самцов, и составляло соответственно 10,3–11,2 и 1,0–2,0 %. В сыром веществе калорийность гонад самок горбуши и кеты изменялась соответственно от 2 525 до 2 645 кал/г и от 2 126 до 2 531 кал/г. У самцов калорийность гонад в сыром веществе была более чем в 2 раза ниже.

Процесс накопления энергетических веществ, и в первую очередь липидов в гонадах, сопряжен с изменениями в соотношении химических компонентов в их мышцах. Значительное снижение жира и обводнение белков в мышцах лососей происходит при переходе на IV стадию зрелости.

В соме лососей сосредоточено основное количество энергии, доля которой в течение жизненного цикла варьирует от 79,8 до 93,0 % и напрямую зависит от количества энергии в гонадах.

У самцов и самок лососей наблюдаются общие закономерности в процессе онтогенеза, однако энергетический эквивалент гонад у самок выше. В гонадах самок в течение онтогенеза происходит постепенное накопление энергии, максимальное ее количество (13,4–13,7 %) наблюдается у преднерестовых самок на IV стадии зрелости гонад. У преднерестовых самцов (IV стадии зрелости) максимальное количество энергии в гонадах составляло всего 4,1 % общих энергетических показателей особи.

Общее количество энергии, накопленной молодью горбуши в Охотском море, составляет 532 ккал, или 27 % от общего количества энергии, накопленной в морской период жизни. Нагуливающаяся горбуша в северо-западной части Тихого океана в среднем, без ранжирования на самцов и самок, накапливает 1 442 ккал, или 73 % общей накопленной энергии.

Молодь кеты в Охотском море накапливает 492 ккал, что составляет 11 % от общего количества энергии, накопленной в морской период жизни. Половозрелая кета в среднем, без ранжирования на возраст и пол, в период откорма в северо-западной части Охотского моря накапливает 4 071 ккал, или 89 % от общей накопленной энергии в морской период жизни.

Благодарности

Авторы благодарят сотрудников, осуществлявших сбор и обработку материалов в научно-исследовательских рейсах ТИНРО-центра в Охотском море в 2003–2015 гг.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках Комплексной программы рыбохозяйственных исследований на Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне в 2012–2016 гг. и Концепции развития рыбного хозяйства Российской Федерации до 2020 года (одобрена распоряжением Правительства Российской Федерации от 2 сентября 2003 г. № 1265-р) в соответствии с тематическим планом научно-исследовательских работ ФГБНУ «ТИНРО-Центр» на 2018 г.

Соблюдение этических стандартов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Информация о вкладе авторов

Концепция исследования — К.М. Горбатенко, И.В. Мельников; сбор материала — Е.Е. Овсянников, С.Л. Овсянникова; статистическая обработка — Е.Е. Овсянников; написание текста — К.М. Горбатенко, Е.Е. Овсянников; редактирование — С.Л. Овсянникова.

Список литературы

- Андриевская Л.Д., Карпенко В.И.** Исследования морского периода жизни камчатских лососей // Тез. докл. отчетной сессии ТИНРО и его отделений по результатам научно-исследовательских работ 1991 г. — Владивосток : ТИНРО, 1992. — С. 39–41.
- Бирман И.Б.** О миграциях лососей в Охотское море // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 64. — С. 35–42.
- Бугаев В.Ф.** Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности) : моногр. — М. : Колос, 1995. — 464 с.
- Горбатенко К.М., Кадникова И.А., Лаженцев А.Е. и др.** Калорийность тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) Охотского моря и прилегающих вод СЗТО на разных этапах онтогенеза // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 182–192.
- Журавская Н.К., Алехина Л.Т., Огряшенкова Л.М.** Исследование и контроль качества мяса и мясopодуктов : учеб. пособие. — М. : Агропромиздат, 1985. — 296 с.
- Кизеветтер И.В.** Технологическая и химическая характеристика промысловых рыб тихоокеанского бассейна : моногр. — Владивосток : Дальиздат, 1971. — 297 с.
- Крылова Н.Н., Лясковская Ю.Н.** Физико-химические методы исследования продуктов животного происхождения : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1965. — 316 с.
- Кузнецова Н.А.** Питание и пищевые отношения nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2004. — 24 с.
- Сидоров В.С.** Экологическая биохимия рыб: липиды : моногр. — Л. : Наука, 1983. — 240 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В.** Лососевидные рыбы Северо-Востока России : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 496 с.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — 484 с.
- Шатуновский М.И.** Экологические закономерности обмена веществ морских рыб : моногр. — М. : Наука, 1980. — 283 с.
- Шульман Г.Е.** Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1972. — 368 с.
- Folch J., Lees M., Sloane-Stanley G.H.** A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues // J. Biol. Chem. — 1957. — Vol. 226(1). — P. 497–509.
- Heard W.R.** Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Pacific Salmon Life Histories / eds C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC press, 1991. — P. 119–230.
- Parker R.R.** Size selective predation among juvenile salmonid fishes in a British Columbia Inlet // J. Fish. Res. Board Can. — 1971. — Vol. 28, № 10. — P. 1503–1510.
- Salo E.O.** Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Pacific Salmon Life Histories / eds C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC press, 1991. — P. 231–310.
- Sandercock F.K.** Life history of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Pacific Salmon Life Histories / eds C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC press, 1991. — P. 395–446.

References

- Andrievskaya, L.D. and Karpenko, V.I.,** Studies of the marine life-history period of Kamchatka salmon, in *Tezisy dokl. otchetnoi sessii TINRO i ego otdelenii po rezul'tatam nauchno-issledovatel'skikh rabot 1991 g.* (Proc. Reporting Session of the TINRO Branches on the Results of Scientific Research in 1991), Vladivostok: TINRO, 1992, pp. 39–41.
- Birman, I.B.,** On the migration of Pacific salmon in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1968, vol. 64, pp. 35–42.
- Bugaev, V.F.,** *Aziatskaya nerka (presnovodnyi period zhizni, struktura lokal'nykh stad, dinamika chislennosti)* (Asian Sockeye Salmon (Freshwater Life History, Structure of Local Stocks, and Population Dynamics)), Moscow: Kolos, 1995.
- Gorbatenko, K.M., Kadnikova, I.A., Lazhentsev, A.E., Pavlovskii, A.M., and Yuryeva, M.I.,** Caloric content of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) from the Sea of Okhotsk and adjacent waters of the northwestern Pacific Ocean at various stages of ontogenesis, in *Byull. N 3 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoii programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. no. 3 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, pp. 182–192.
- Zhuravskaya, N.K., Alekhina, L.T., and Otryashenkova, L.M.,** *Issledovanie i kontrol' kachestva myasa i myasoproduktov* (Analysis and Quality Control of Meat and Meat Products), Moscow: Agropromizdat, 1985.

Kizevetter, I.V., *Tekhnologicheskaya i khimicheskaya kharakteristika promyslovykh ryb tik-hookeanskogo basseina* (Technological and Chemical Characteristics of Commercial Fish from the Pacific Basin), Vladivostok: Dal'izdat, 1971.

Krylova, N.N. and Lyaskovskaya, Yu.N., *Fiziko-khimicheskie metody issledovaniya produktov zhitovogo proiskhozhdeniya* (Physico-Chemical Methods of Analysis of Animal-Derived Products), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1965.

Kuznetsova, N.A., Diet and feeding interactions of nekton in the epipelagic zone of the northern Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2004.

Sidorov, V.S., *Ekologicheskaya biokhimiya ryb: lipidy* (Ecological Biochemistry of Fish: Lipids), Leningrad: Nauka, 1983.

Chereshnev, I.A., Volobuev, V.V., Shestakov, A.V., and Frolov, S.V., *Lososevidnye ryby Severo-Vostoka Rossii* (Salmonids in the North-East of Russia), Vladivostok: Dal'nauka, 2002.

Chuchukalo, V.I., *Pitanie i pishchevye otnosheniya nektona i nektobentosa v dal'nevostochnykh moryakh* (Diet and Feeding Interactions of 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.

Shul'man, G.E., *Fiziologo-biokhimicheskie osobennosti godovykh tsiklov ryb* (Physiological and Biochemical Characteristics of the Annual Cycles in Fish), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1972.

Folch, J., Lees, M., and Sloane-Stanley, G.H., A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues, *J. Biol. Chem.*, 1957, vol. 226, no. 1, pp. 497–509.

Heard, W.R., Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., Eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 119–230.

Parker, R.R., Size selective predation among juvenile salmonid fishes in a British Columbia Inlet, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1971, vol. 28, no. 10, pp. 1503–1510.

Salo, E.O., Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., Eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 231–310.

Sandercock, F.K., Life history of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., Eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 395–446.

Поступила в редакцию 15.01.2019 г.

После доработки 19.02.2019 г.

Принята к публикации 15.05.2019 г.