

Водные биоресурсы и среда обитания
2019, том 2, номер 1, с. 27–46
<http://journal.azniirkh.ru>, www.azniirkh.ru
ISSN 2618-8147 print, ISSN 2619-1024 online



Aquatic Bioresources & Environment
2019, vol. 2, no. 1, pp. 27–46
<http://journal.azniirkh.ru>, www.azniirkh.ru
ISSN 2618-8147 print, ISSN 2619-1024 online

Биология и экология гидробионтов

УДК 597.556.333.7:[591.05+591.16](262.5)

РЕФЕРЕНСНЫЕ ЗНАЧЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПИЛЕНГАСА *LIZA HAEMATOCHEILUS* (TEMMINCK & SCHLEGEL, 1845) АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОГО БАССЕЙНА НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛА

© 2019 Л. А. Бугаев, А. В. Войкина, С. Г. Ружинская, **Т. В. Ложичевская**

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»),
Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»), Ростов-на-Дону 344002, Россия
E-mail: bugaev_l_a@azniirkh.ru*

Аннотация. Проведен анализ многолетних данных по оценке состояния пиленгаса *Liza haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845) из Азово-Черноморского бассейна в привязке к сезону наблюдения, полу и стадии зрелости гонад. Состояние рыб оценивалось по ряду показателей: распределение ооцитов по диаметру, содержание общего белка и липидов в мышцах, гонадах и печени, содержание белка, липидов и холестерина в сыворотке крови. На основе оценки вариационных рядов больших выборок ооцитов протоплазматического роста вычислены значения медианы и процентилей, которые могут использоваться как опорные значения для формирования качественной характеристики вариационного ряда диаметров ооцитов конкретной особи на основе вычисленной для этой особи эмпирической медианы. Методами математического моделирования на основе обширного эмпирического материала, который прошел обработку с использованием ресемплинга, рассчитаны значения границ референсных интервалов, ограничивающих 80 и 90 % выборки, которые могут служить маркерами для последующей работы по формированию качественной характеристики отдельных особей или анализируемой выборки пиленгаса. Показано, что в условиях Азово-Черноморского бассейна нерест пиленгаса протекает по типу однопорционности, за исключением лет, характеризующихся холодной и затяжной зимой. В этих условиях возможен двухпорционный нерест. Показано, что содержание общего белка и липидов в органах рыб отражает интенсивность адаптационных процессов по подготовке к зимовке и нересту. В организме самок эти процессы имеют более выраженную амплитуду вследствие особенностей, связанных со значительным перераспределением пластических ресурсов в ходе созревания гонад.

Ключевые слова: *Liza haematocheilus*, диаметр ооцитов, общие липиды, общий белок, бутстреп, белок сыворотки, липиды сыворотки, холестерин сыворотки, репродуктивный цикл, зрелость гонад

REFERENCE VALUES OF SOME INDICATORS OF THE SO-IUY MULLET *LIZA HAEMATOCHEILUS* (TEMMINCK & SCHLEGEL, 1845) FROM THE AZOV AND BLACK SEAS BASIN AT DIFFERENT STAGES OF REPRODUCTIVE CYCLE

L. A. Bugaev, A. V. Voikina, L. D. Ruzhinskaya, T. V. Lozhichevskaya

*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI "VNIRO"),
Azov-Black Sea Branch of the FSBSI "VNIRO" ("AzNIIRKH"), Rostov-on-Don 344002, Russia
E-mail: bugaev_l_a@azniirkh.ru*

Abstract. The long-term data on the so-iuy mullet *Liza haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845) from the Azov-Black Sea Basin have been analyzed regarding the observation seasons, fish sex and stages of gonad maturity. The following parameters of the fish have been assessed: distribution of oocytes by their diameter, the content of total protein and lipids in muscles, gonads and liver, and cholesterol and lipids in blood serum. When evaluating variation series of large samples of oocytes in the period of protoplasmic growth, medians and percentiles can be calculated and used further as reference values to assess frequency distribution of oocyte diameters of a specific individual. The comparison is carried out by correlating indicators of the reference series with the empirical median of the specimen examined. Extensive empirical material analyzed by resampling has been used to calculate with the help of mathematical modelling the reference points that cover 80–90 % of the sample; these points can be applied as markers when we analyze either separate specimens or the sample in question. It is shown that in the Azov and Black Sea Basin, the so-iuy mullet spawns once a year with the exception of those years that are characterized by a prolonged and cold winter. Under such conditions, a repeated spawning is possible. The content of total protein and lipids was shown to reflect the intensity of adaptation processes that occur in the fish preparing for wintering and spawning. In the females, these processes have a more pronounced amplitude due to the specificities associated with a significant redistribution of plastic resources during gonad maturation.

Keywords: *Liza haematocheilus*, oocyte diameter, total lipids, total protein, bootstrap, serum protein, serum lipids, serum cholesterol, reproductive cycle, gonad maturity

ВВЕДЕНИЕ

Все реакции организма — от биохимических до поведенческих — представляют собой отражение адаптационных стратегий. В зависимости от ситуации эти реакции могут существенно варьировать по своим количественным параметрам, но, как правило, не выходят за границы нормального функционирования организма. В противном случае особь начинает слабеть, болеть или погибает.

В рыбоводной и рыбопромысловой практике возникают задачи оценки состояния отдельных рыб с целью формирования представлений об эффективности (создания оптимальных условий содержания, кормления, подготовки к нересту и пр.) рыбоводных мероприятий, эффективности естественного нереста и прогноза запаса промысловых видов рыб. Для анализа текущего состояния особи необходим не только диагностический инструментарий, но и формализация шкал качественного оценивания.

При диагностике состояния организма важным моментом является определение границ его «нормального» функционирования. Можно предположить, что «нормальными» (средними) считаются

количественные или качественные показатели некоторых характеристик организма, свойственные большинству особей популяции для данных конкретных условий существования или этапа онтогенеза. С.В. Холодкевичем с соавторами [1] предложено разделение функционального состояния на два класса: первый (здоровое состояние) характеризуется адекватной мобилизацией функций организма при оптимальном уровне активности всех его систем; второй описывает состояние, обусловленное динамическим рассогласованием функций, при которых рассматриваемая система (например, сердечно-сосудистая) работает с повышенным напряжением или не в полной мере обеспечивает деятельность организма.

В ряде работ предложены значения референсных диапазонов (диапазонов «нормы») физиолого-биохимических показателей некоторых видов гидробионтов [1, 2]. К сожалению, в данных работах отсутствует информация о методах определения референсных диапазонов на основе выборочных данных.

При нормальном распределении непрерывных данных можно использовать показатели среднего значения и среднеквадратического отклонения

(СКО). Показано, что в 68 % случаев результаты измерений лежат в пределах ± 1 СКО от среднего значения, в 95 % случаев — в пределах ± 2 СКО [3]. Если распределение значений в выборке не является нормальным, рекомендуется использовать медиану и межквартильный диапазон (обычно от 25-го до 75-го центиля) [4].

Показатели, количественные характеристики которых выходят за границы рассчитанного диапазона, оцениваются как «выше нормы» или «ниже нормы». Уточним, что в этом случае речь не идет о патологии, а лишь о том, что по рассматриваемому признаку особь отличается от «средних» особей популяции. Диапазон значений, описывающих норматив для популяции, рассчитывается статистически, и по мере увеличения выборки будет корректироваться. При оценке «нормальности»/«не нормальности» состояния организма, выражаемой через те или иные показатели, необходимо обязательно учитывать особенности ситуации, в которой он находится в исследуемый период, на что направлена текущая адаптация.

Объектом настоящего исследования является пиленгас *Liza haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845), который после интродукции в Азово-Черноморский бассейн стал важным промысловым объектом [5, 6]. Помимо этого, существенен интерес к пиленгасу как объекту искусственного воспроизводства и товарной аквакультуры [7–9].

Аклиматизация любого вида предполагает не только выбор для него определенной экологической ниши, места в пищевой цепи, физико-химических характеристик среды обитания и пр., но и возможность нормального созревания и выживания в сенситивные периоды онтогенеза. Особенности репродукции пиленгаса представляют большой интерес, что объясняется продолжением процесса его акклиматизации к условиям Азовского и Черного морей. Залив Петра Великого Японского моря, из которого были выловлены сеголетки пиленгаса для интродукции, по показателям сезонных изменений температур, температурного максимума, солености воды несколько отличается от Азовского и Черного морей. Как показали исследования, новые условия жизни привели к определенным изменениям в физиологии и морфологии вида. Показано, что более высокий температурный фон Азовского и Черного морей стал причиной увеличения темпов роста и снижения возраста первого созревания в среднем на 1–2 года [10]. Адаптация к

азово-черноморским условиям проявилась в размерной гетерогенности зрелой икры [11, 12], а также в снижении средних размеров ооцитов по сравнению с дальневосточной популяцией [6, 13]. Несмотря на многолетние исследования тех или иных показателей пиленгаса, обитающего в Азово-Черноморском бассейне, в настоящее время отсутствуют общепризнанные в рыбоводстве и рыболовстве сведения о физиолого-биохимических нормативах данного вида применительно к ареалу его интродукции.

Целью исследования было определение количественных границ ряда показателей пиленгаса, обеспечивающих протекание адаптационных реакций, связанных с репродукцией и поддержанием жизнеспособности рыб, которые могут быть использованы в качественной оценке состояния особей в терминах «нормальности»/«не нормальности» применительно к условиям Азово-Черноморского бассейна.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Результаты исследования были получены на выборках рыб, выловленных с 2001 по 2018 г. в бассейне Азовского моря в ходе учетно-траловых съемок и промышленных береговых ловов (Керченский пролив, центральная часть Азовского моря и Таганрогский залив). Высокая миграционная активность пиленгаса дает основания полагать, что в Азовском море отсутствует дифференцировка на субпопуляции, и, таким образом, нет необходимости разделения рыб в зависимости от места вылова. В осенний предзимовальный сезон вылов рыбы осуществлялся с конца октября по первую декаду декабря, в ранневесенний сезон — с конца марта по первую декаду апреля, во время нерестового хода — с конца мая по начало июня. Общее количество обследованных рыб составило 836 особей. Краткая характеристика выборок рыб в зависимости от исследованного периода жизни, пола и стадии зрелости гонад представлена в табл. 1. Физиолого-биохимические показатели оценивались у рыб размером от 18 см (двухлетки) до 68 см (девятилетки).

Диаметр ооцитов оценивался микроскопически при 40-кратном увеличении. Размерный ряд ооцитов был рассчитан по 30–45 самкам в каждый из сезонов наблюдения. У каждой самки измерялось по 150–200 ооцитов разного размера. Стадии зрелости гонад самок и самцов определяли по шкале, предложенной Е.Б. Моисеевой и А.К. Любомудровым [13].

Таблица 1. Общая характеристика обследованных выборок рыб в разные периоды жизненного цикла
Table 1. General characteristics of the fish in the studied sample groups in different periods of its life cycle

Период жизни Period of life	Пол Sex	Стадия зрелости гонад Gonad maturity stage	Кол-во, шт. Number, pcs	Длина, см Length, cm $M \pm S_x$	Масса, г Weight, g $M \pm S_x$
Предзимовальный период Pre-wintering period	Самцы Males	II	54	44,8 ± 6,61	1528 ± 743
		III	58	50,0 ± 4,78	2222 ± 722
	Самки Females	II	73	45,5 ± 10,15	1766 ± 1004
		III	49	49,4 ± 8,92	2535 ± 1168
После зимовки After wintering	Самцы Males	II	51	42,0 ± 7,62	1417 ± 787
		III	48	48,9 ± 5,26	1848 ± 770
	Самки Females	II	49	38,8 ± 10,07	1217 ± 831
		III	52	49,8 ± 5,57	2119 ± 992
Преднерестовый период Pre-spawning period	Самцы Males	III	51	44,4 ± 5,90	1342 ± 642
		IV	102	45,9 ± 5,02	1532 ± 560
		V	49	49,6 ± 5,68	2046 ± 940
	Самки Females	III	52	45,8 ± 5,59	1611 ± 808
		IV	95	48,6 ± 6,41	2026 ± 976
		V	53	47,5 ± 6,70	2346 ± 1022

Примечание: M — среднее значение показателя; S_x — стандартное отклонение.

Note: M is the average value of the parameter; S_x is the standard deviation.

Для определения суммарного количества белка в биологическом материале (мышцы, гонады и печень) использовали метод Кьельдаля. Метод основан на минерализации органического вещества анализируемой пробы в концентрированной серной кислоте, отгонке образующегося аммиака с последующим титрованием исследуемой пробы. Белковые вещества определяют, умножая количество общего азота на коэффициент 6,25 [14].

Определение массовой доли липидов в биологическом материале (мышцы, гонады и печень) проводили непрерывной экстракцией по Сокслету с использованием полуавтоматического анализатора содержания жира FA-46. Метод основан на экстракции жира органическим растворителем (эфир петролейный или эфир этиловый) из сухой навески и определении его массы взвешиванием [14].

Пробы сыворотки крови на содержание общего белка исследовали рефрактометрическим методом, основанным на различной способности растворов белка к преломлению светового потока [15].

Содержание холестерина в сыворотке крови определяли по методу Мрскова и Товарека (в модификации Илька). Метод основан на реакции Либермана-Бурхарда. Интенсивность изумрудно-зеленой окраски пропорциональна содержанию холестерина. [16, 17].

Концентрацию общих липидов в сыворотке крови определяли методом Свана в модификации Баумана [18].

Выборки эмпирического материала по физиолого-биохимическим показателям для каждого из периодов наблюдения, пола и стадий зрелости гонад были ресемплированы с использованием бутстреп-метода.

Математическая обработка данных осуществлялась с использованием специализированного программного обеспечения: MS Excel v. 13, Statsoft Statistica v. 12, IBM SPSS Statistics v. 20.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Гонады рыб находятся в постоянном развитии и по этой причине являются интегральным отражением состояния организма в целом. На состояние гонад, их морфологию, степень зрелости и ультраструктуру влияют:

- факторы среды обитания (температура, содержание кислорода, соленость, загрязнение и пр.);
- биотические факторы (плотность популяции, спектр и обеспеченность питанием, межвидовые и внутривидовые отношения и пр.);
- внутренние факторы организма (уровень пластических и энергетических резервов,

гормональный статус, возраст, масса, состояние здоровья и пр.).

Следует отметить, что состояние репродуктивной системы отдельных особей определяет состояние целостного организма (организменный уровень) и репродуктивные способности популяции в целом (популяционный уровень).

Адаптационные особенности репродуктивной системы пиленгаса из Азово-Черноморского бассейна изучались подробно, но, как показывает анализ литературных данных, полученные разными исследователями результаты достаточно разнородны, а иногда и противоречивы [6, 19–21].

Различия в параметрах среды обитания между Азово-Черноморским бассейном и заливом Петра Великого по показателям сезонных изменений температур, температурного максимума, солености воды привели, как показали исследования, к определенным изменениям в физиологии и морфологии вида [6, 19, 21]. Показано, что более высокий температурный фон Азовского и Черного морей стал причиной увеличения темпов роста и снижения возраста первого созревания в среднем на 1–2 года

[6]. Адаптация к азово-черноморским условиям проявилась в размерной гетерогенности зрелой икры [11], а также в снижении средних размеров ооцитов по сравнению с дальневосточной популяцией [6, 10]. Имеются сведения о порционности созревания гонад у самок, выловленных у черноморских побережий Кавказа и Крыма [19, 20].

Наши исследования показали, что в начале зимы 25 % самок имели гонады II–III стадии зрелости и 75 % — III стадии зрелости [21]. Начиная с осеннего периода, в гонадах самок пиленгаса присутствуют ооциты двух генераций: резервного и текущего продукционного фонда (рис. 1). Первые ооциты в течение текущего сезона не созревают и остаются на стадии протоплазматического роста; диаметр этих ооцитов составляет 30–140 мкм. Предполагается, что они служат резервом для репродукции следующего периода. Ооциты второй группы выделяются своим размером и находятся в более зрелом состоянии, являясь расходным фондом текущего нереста; диаметр ооцитов варьирует в пределах 160–450 мкм (рис. 2). Зимуют рыбы, имея гонады II, II–III и III стадий зрелости. В течение зимнего

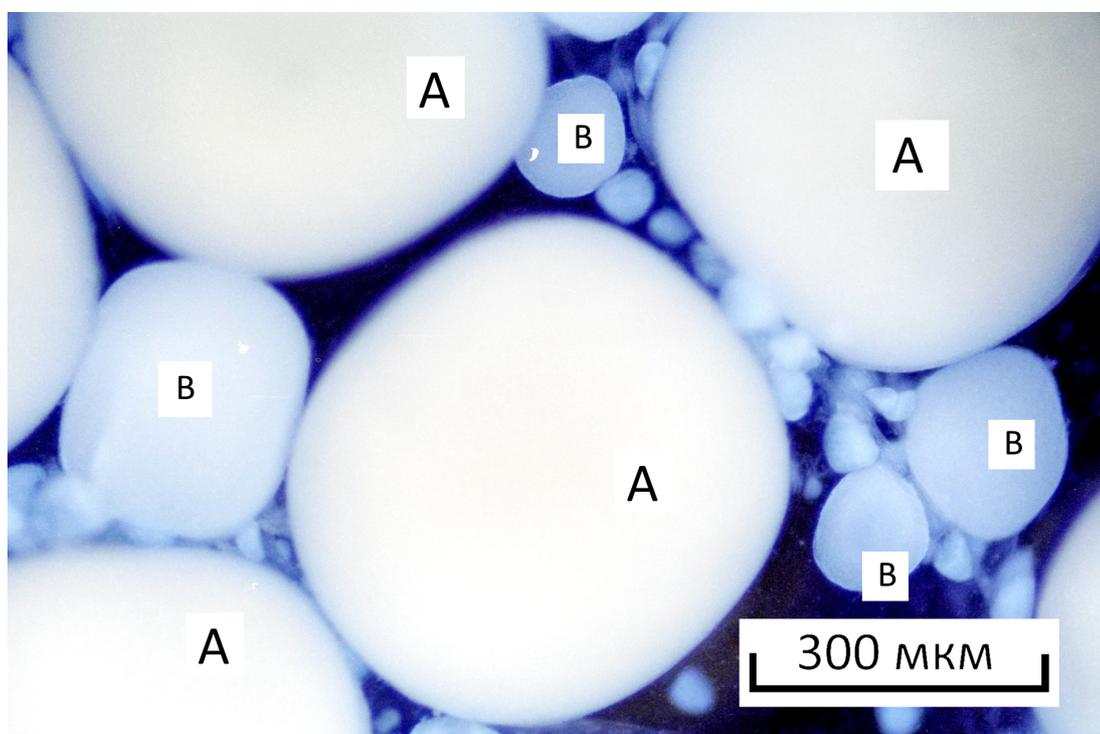


Рис. 1. Микрофотография ооцитов пиленгаса. Стадия зрелости гонад II–III. 40-кратное увеличение А — ооцит трофоплазматического роста (III стадия зрелости), В — ооцит протоплазматического роста (II стадия зрелости)

Fig. 1. Micrograph of the so-iuy mullet oocytes. Gonads at maturity stage II–III. 40× magnification А — trophoplasmatic growth of an oocyte (stage III), В — protoplasmatic growth of an oocyte (stage II)

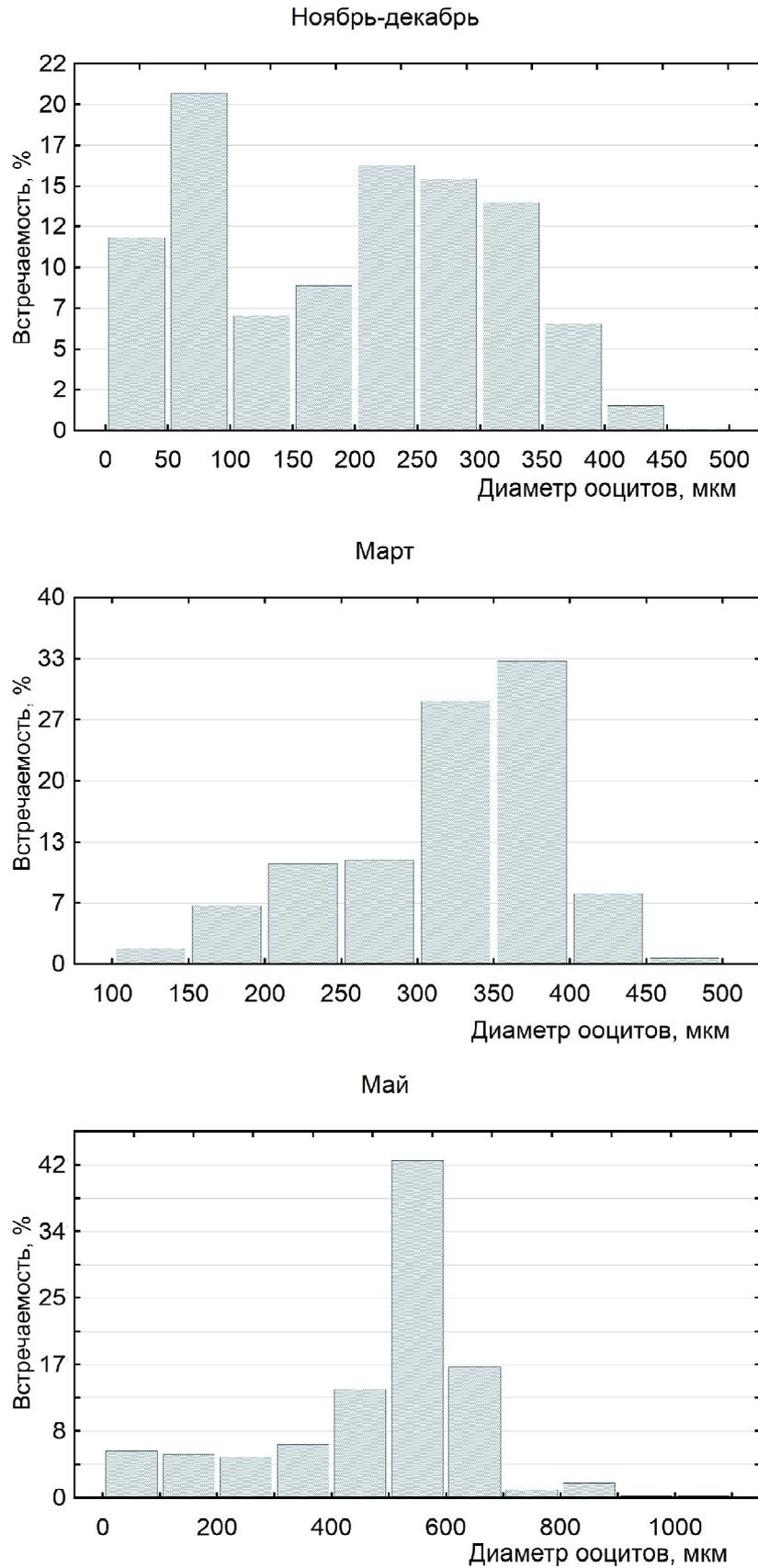


Рис. 2. Размерный состав ооцитов пиленгаса в различные сезоны наблюдения

Fig. 2. Size composition of the so-iuy mullet oocytes during various observation seasons

периода, в зависимости от температуры, развитие гонад либо приостанавливается, либо идет в замедленном темпе [12].

Особенности созревания самок пиленгаса в весенний и начальный летний периоды подробно описаны в ряде работ [11, 12]. Показано, что ооциты обеих популяций к середине марта увеличиваются в размерах. Ооциты резервного фонда прекращают рост, достигнув размеров 150–250 мкм; группа трофоплазматических ооцитов представлена разноразмерными клетками без выраженной модальности. В наших исследованиях выявлено, что ооциты трофоплазматического роста характеризуются разноразмерностью (225–450 мкм) с выраженной моно- или бимодальностью. В среднем по всей выборке пиленгаса, выловленного в конце марта – начале апреля, модальная группа трофоплазматических ооцитов находится в диапазоне 300–400 мкм

(рис. 2). Большинство самок в этот период имели гонады III стадии зрелости.

Формирование расходного фонда половых клеток происходит у пиленгаса на фоне повышения температуры воды в сравнительно короткий срок, длящийся 20–40 дней начиная со второй декады мая. К концу мая в яичниках пиленгаса ооциты представлены популяциями 150–250 мкм и 500–700 мкм с одним модальным размером 500–600 мкм. Большинство самок при этом имеют гонады III–IV стадии зрелости. Стоит отметить, что в отдельные годы, по нашим данным, выявлялось до 60 % созревающих самок с бимодальным распределением диаметров ооцитов; расстояние между модами составляло 50 мкм. В качестве образца бимодального распределения созревающих ооцитов приводим самку пиленгаса, выловленную в Темрюкском заливе 1 июня 2015 г. (рис. 3).

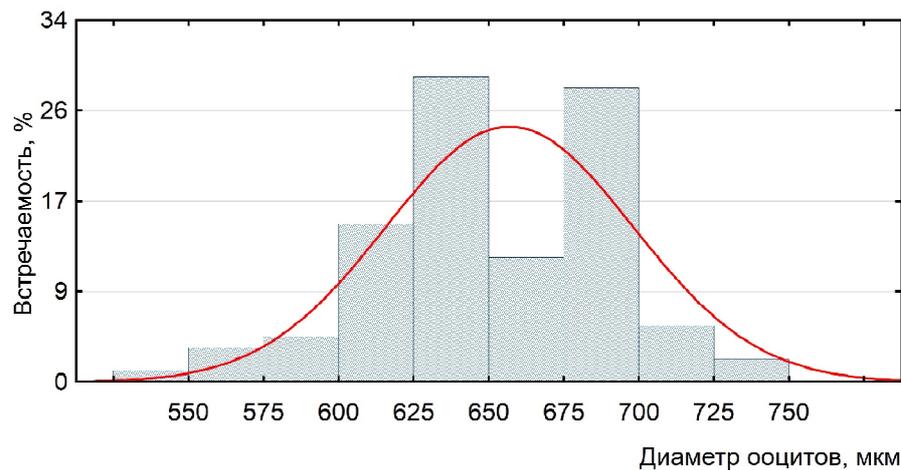


Рис. 3. Пример бимодального распределения диаметров ооцитов у самки пиленгаса с III–IV стадией зрелости гонад, выловленной в Темрюкском заливе 1 июня 2015 г.

Fig. 3. An example of a bimodal distribution of the oocytes diameters in the so-iuy mullet female (gonads at maturity stage III–IV), caught in the Temryuk Bay on June 1, 2015

В качестве одной из характеристик общего состояния репродуктивной системы рыб в аспекте подготовки к нересту целесообразно дать оценку совокупности ооцитов трофоплазматического роста. В связи с тем, что такие ооциты даже у одной особи могут существенно различаться по диаметру и иметь распределение, отличное от нормального, оперировать усредненными выборочными показателями не представляется возможным. Помимо этого, анализируется не некий точечный замер, а совокупность измерений. Считаем, что в этом случае более показательными будут рассчитанные на боль-

ших выборках значения медианы и процентилей, и дальнейшее их использование как опорных точек для формирования качественной характеристики вариационного ряда диаметров ооцитов конкретной особи на основе вычисленной для этой особи эмпирической медианы. Предлагаемые эталонные значения характеристик вариационного ряда ооцитов пиленгаса представлены в табл. 2.

По поводу структуры репродуктивного цикла самцов пиленгаса пока имеются некоторые расхождения, относящиеся к ранним стадиям зрелости. По данным исследований Е.Б. Моисеевой и А.К. Лю-

Таблица 2. Характеристика вариационного ряда диаметров ооцитов трофоплазматического роста пиленгаса в разные сезоны наблюдения (мкм)

Table 2. Characterization of a variation series of diameters of so-iuy mullet oocytes at the throphoplasmic growth stage in different seasons of observation (microns)

Период жизни Period of life	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>S_x</i>	<i>P₁₀</i>	<i>P₂₀</i>	<i>P₃₀</i>	<i>P₄₀</i>	<i>Me</i>	<i>P₆₀</i>	<i>P₇₀</i>	<i>P₈₀</i>	<i>P₉₀</i>
Предзимовальный период Pre-wintering period	3898	258	81	140	190	210	240	260	280	310	330	360
После зимовки After wintering	2720	329	70	220	260	300	340	350	360	370	390	400
Преднерестовый период Pre-spawning period	4439	516	145	260	420	500	530	550	570	590	610	650

Примечание: *N* — количество ооцитов, шт., *M* — среднее значение показателя, *S_x* — стандартное отклонение, *Me* — медиана, *P₁₀*, *P₂₀*, *P₃₀*, *P₄₀*, *P₆₀*, *P₇₀*, *P₈₀*, *P₉₀* — процентиля соответствующих процентов.

Note: *N* — number of oocytes, pcs, *M* is the average value of the parameter, *S_x* is the standard deviation, *Me* is the median, *P₁₀*, *P₂₀*, *P₃₀*, *P₄₀*, *P₆₀*, *P₇₀*, *P₈₀*, *P₉₀* are percentiles of corresponding percentages.

бомудрова [13], II стадия зрелости встречается у самцов с августа по февраль–март. Переход к II–III и III стадиям начинается с середины января. Результаты других исследований [21, 22] показывают, что самцы с II–III и III стадиями зрелости гонад ловятся уже в конце ноября – начале декабря и количество таких самцов в общей массе доминирует. Эти данные совпадают с наблюдениями за дальневосточным пиленгасом [23].

Самцы-производители, отловленные в середине и конце марта как в открытом море, так и в прибрежной зоне, имеют синхронно созревающие гонады III стадии. С повышением температуры воды с 9,6–11 °С (апрель) до 15,5–16,8 °С (май) происходит быстрое созревание половых продуктов [13]. К концу мая большинство производителей имеют гонады IV стадии зрелости. В условиях нативного ареала обитания большинство самцов в этот период имеют III стадию зрелости гонад [23]. Многие авторы отмечают, что в Азово-Черноморском ареале происходит единовременное созревание гонад без признаков асинхронности, что в условиях быстрого повышения температуры воды в начале–середине июня обеспечивает полноценный нерест по кратковременному типу [1, 13, 24]. У пиленгаса Дальнего Востока описана асинхронность развития половых клеток на завершающих стадиях сперматогенеза, а также догоняющая волна сперматогенеза [23, 25].

Таким образом, у пиленгаса, акклиматизированного в Азово-Черноморском бассейне, наблюдаются определенные адаптационные изменения в репродуктивном цикле, вызванные новыми для него, по сравнению с заливом Петра Великого,

условиями среды обитания. Самки из Азово-Черноморского бассейна созревают единовременно, признаки асинхронности наблюдаются эпизодически. Высокие темпы увеличения температуры воды в период начала лета привели к адаптивному единовременному созреванию самцов. Тем не менее при выраженном изменении условий обитания в виде похолодания в весенний преднерестовый период отмечались случаи асинхронного созревания гонад самцов, характерного для дальневосточного ареала обитания.

Исследование состояния пиленгаса на разных этапах репродуктивного цикла с использованием физиолого-биохимических показателей позволяет дать качественную оценку состояния особи. Расчет диапазонов «нормы», или референсных диапазонов, может базироваться только на очень больших выборках, что не всегда возможно для некоторых объектов исследования.

Обойти ограничения, связанные с количеством эмпирического материала, позволяют методы математического моделирования эмпирического распределения данных с генерацией повторных выборок (ресемплинга) [26, 27]. Для получения итогового набора данных мы использовали бутстреп-метод ресемплинга [28] с количеством сформированных бутстреп-выборок по каждому из анализируемых показателей, равному 3000. На основе разброса значений, полученных в процессе имитации, были рассчитаны статистические показатели оцениваемых физиолого-биохимических характеристик.

Анализ распределений исследованных нами показателей выявил отсутствие нормальности и, таким образом, некорректность использования

таких выборочных характеристик, как среднее значение и стандартное отклонение. Более показательными в этом случае будут мода, верхние и нижние процентиля. В работе представлены следующие процентиля: 5, 10, 90 и 95, что позволяет определить границы для долей выборки, описывающих 80 и 90 % популяции (табл. 3). Можно предполагать, что вычисленные границы позволяют охватить особей, характеризующихся «нормальными» значениями анализируемого физиолого-биохимического показателя, и служить референсными точками для последующей работы по формированию качественной характеристики отдельных особей или анализируемой выборки пиленгаса.

Описанные в работе показатели имеют тесную связь с полом особи и сезоном наблюдения, так как обеспечивают адаптацию рыб к текущим условиям существования и в конечном итоге определяют жизнеспособность популяции в целом.

Количество белка и липидов в мышечной ткани, гонадах и печени рассматривается как показатель протекания пластического обмена у рыб [29]. В предзимовальный период прослеживается зависимость уровня накопления белка и жира в мышечной ткани от степени зрелости гонад. Выявлено, что и самцы, и самки пиленгаса с гонадами III стадии зрелости имели более высокие значения накопления белка и жира, чем особи с гонадами II стадии зрелости (табл. 3). Таким образом, лучшие условия нагула и накопления резервных веществ положительно сказываются на скорости созревания половых продуктов к началу зимнего сезона.

К ранневесеннему периоду количество пластических резервов в мышечной ткани рыб снижается по сравнению с осенью; динамика снижения показателей продолжается и к началу нерестового периода при сравнении рыб с одной и той же стадией зрелости.

Содержание общего белка в гонадах самок в предзимовальный период значительно превышает эти показатели у самцов независимо от текущей стадии зрелости. По окончании зимы различия по данному показателю между самками и самцами отсутствуют при сравнении особей с одинаковой стадией зрелости гонад. При этом самцы и самки в III стадии зрелости демонстрируют более высокие значения по сравнению с особями во II стадии зрелости. В преднерестовый период в гонадах самок содержание общего белка превышает таковое у самцов почти в три раза независимо от уровня зрелости

гонад. Аналогичное соотношение между самками и самцами в преднерестовый период отмечается по содержанию общих липидов в гонадах.

В ранневесенний сезон самцы и самки с незрелыми гонадами имеют схожие показатели по количеству общих липидов в гонадах. У самок с III стадией зрелости гонад количество липидов в гонадах более чем в три раза превышает показатели незрелых самок и самцов и отражает кумуляцию пластических веществ в репродуктивных органах в период трофоплазматического роста ооцитов.

Содержание общих липидов в печени самцов почти не изменяется в зависимости от стадии репродуктивного цикла и, по всей видимости, отражает исключительно общий уровень состояния здоровья рыбы и качество питания, а не процессы, детерминированные созреванием гонад. У самок в преднерестовый период количество липидов в печени значительно снижается по сравнению с периодом выхода с зимовки и может отражать перераспределение липидов в организме рыб, связанное с созреванием гонад, увеличением их массы и накоплением желтка в ооцитах (табл. 3).

Качественные и количественные характеристики метаболической функции крови являются информативными показателями при оценке функционального состояния изучаемого объекта. Показатели белково-липидного комплекса сыворотки крови отражают такие биологические процессы, как степень нагула, истощение, процессы, связанные с созреванием или дегенерацией икры [30].

По данным Г.Ф. Металлова и А.В. Ковалевой [31], концентрация общего белка в крови находится в тесной взаимосвязи с репродуктивным циклом рыб. Авторами показано, что наиболее высокая концентрация белка в крови наблюдается на III–IV стадиях зрелости гонад. По завершении процесса созревания количество его в сыворотке снижается.

Отклонения, выявленные в белковом обмене, могут свидетельствовать о дефиците сывороточных белков, что может лимитировать их участие в биохимических процессах. Понижение уровня липидов в сыворотке крови может указывать как на интенсификацию использования липидов на нужды организма, так и ослабление функциональной активности печени.

Количество сывороточных белков у пиленгаса имеет сезонную динамику и отражает интенсивность обменных процессов, характерных для текущего этапа репродуктивного цикла. Максимальное

количество белка обнаруживается в период подготовки к зиме с преобладанием значений у более зрелых особей над менее зрелыми (табл. 3). В преднерестовый период показатели белкового обмена у самок превалируют над таковыми у самцов независимо от стадии зрелости гонад. Максимум количества липидов в сыворотке отмечается в ранневесенний период, что согласуется с данными Г.Ф. Металлова и А.В. Ковалевой [31] и, очевидно, характеризует интенсификацию обменных процессов при подготовке репродуктивной системы к нересту.

Холестерин играет важную роль в обменных процессах организма и выполняет, в частности, функцию клеточного «скелета» в организме живот-

ного. Кроме этого, холестерин участвует в обеспечении избирательной проницаемости мембраны для веществ, входящих и выходящих из нее.

Показано, что холестериновый обмен у рыб находится в тесной взаимосвязи с качеством питания [32], и его динамика в сыворотке крови в определенной степени сопоставима с динамикой сывороточного белка [33].

Анализ полученных данных показал, что максимальное количество холестерина в крови рыб отмечается в конце осени, во время окончания нагула. Уровень холестерина у самок несколько ниже, чем у самцов. К началу лета и началу нереста уровень холестерина постепенно снижается (табл. 3).

Таблица 3. Физиологические показатели пиленгаса в разные сезоны наблюдения

Table 3. Physiological characteristics of so-iuy mullet during various observation seasons

Показатель / Parameter	<i>M</i>	<i>Mo</i>	<i>S_x</i>	<i>P₅</i>	<i>P₁₀</i>	<i>P₉₀</i>	<i>P₉₅</i>
1	2	3	4	5	6	7	8
Предзимовальный период / Pre-wintering period							
Самцы II стадии зрелости гонад Males at the 2 nd stage of gonad maturity							
Белок мышц, мг/г Muscle protein, mg/g	145,4	143,0	42,3	75,3	95,0	211,0	235,9
Белок гонад, мг/г Gonad protein, mg/g	114,2	90,3	59,5	64,1	67,1	237,8	291,0
Белок печени, мг/г Liver protein, mg/g	122,3	115,7	20,7	92,9	99,9	156,3	159,4
Общие липиды мышц, % Total lipids of muscles, %	15,36	13,10	7,47	4,63	6,50	27,44	29,15
Общие липиды гонад, % Total lipids of gonads, %	10,58	9,40	6,00	2,78	5,38	17,50	26,98
Общие липиды печени, % Total lipids of liver, %	46,9	46,0	13,5	28,1	29,6	64,9	71,2
Белок сыворотки, г % Serum protein, g %	6,56	6,40	1,43	4,10	4,82	8,45	9,40
Холестерин сыворотки, мг% Serum cholesterol, mg %	550	528	165	316	357	793	929
Липиды сыворотки, мг/% Serum lipids, mg %	1471	1324	906	811	870	1999	3141
Самцы III стадии зрелости гонад Males at the 3 rd stage of gonad maturity							
Белок мышц, мг/г Muscle protein, mg/g	160,4	166,0	33,2	97,2	111,06	201,6	219,2
Белок гонад, мг/г Gonad protein, mg/g	91,7	90,1	22,5	56,4	61,80	121,7	131,4
Белок печени, мг/г Liver protein, mg/g	104,5	103,6	20,5	74,3	77,10	136,1	152,9
Общие липиды мышц, % Total lipids of muscles, %	18,18	19,40	8,13	4,23	6,84	30,54	32,72
Общие липиды гонад, % Total lipids of gonads, %	10,16	9,00	6,68	2,99	5,51	17,31	31,33

Таблица 3 (продолжение)

Table 3 (continued)

1	2	3	4	5	6	7	8
Общие липиды печени, % Total lipids of liver, %	47,6	48,7	10,8	29,5	32,90	61,7	66,9
Белок сыворотки, г % Serum protein, g %	7,97	7,40	2,39	3,39	5,96	12,45	13,98
Холестерин сыворотки, мг % Serum cholesterol, mg %	644	577	264	304	350	1172	1360
Липиды сыворотки, мг/% Serum lipids, mg %	1434	1463	339	894	950	1993	2200
Самки II стадии зрелости гонад Females at the 2 nd stage of gonad maturity							
Белок мышц, мг/г Muscle protein, mg/g	158,9	149,5	42,1	95,5	102,0	227,3	230,8
Белок гонад, мг/г Gonad protein, mg/g	126,5	129,0	23,9	85,3	93,3	168,8	176,0
Белок печени, мг/г Liver protein, mg/g	127,3	126,1	37,5	79,3	90,7	158,2	172,5
Общие липиды мышц, % Total lipids of muscles, %	13,35	12,10	7,25	3,25	4,48	24,01	27,44
Общие липиды гонад, % Total lipids of gonads, %	20,11	18,00	13,49	6,30	6,42	34,58	48,80
Общие липиды печени, % Total lipids of liver, %	39,9	42,2	14,5	14,3	18,9	58,7	63,9
Белок сыворотки, г % Serum protein, g %	7,03	6,99	1,89	3,92	5,11	8,88	9,10
Холестерин сыворотки, мг % Serum cholesterol, mg %	608	528	334	265	352	850	1171
Липиды сыворотки, мг/% Serum lipids, mg %	1425	1333	738	857	1000	1806	1934
Самки III стадии зрелости гонад Females at the 3 rd stage of gonad maturity							
Белок мышц, мг/г Muscle protein, mg/g	176,6	169,0	48,1	113,2	114,8	251,9	292,4
Белок гонад, мг/г Gonad protein, mg/g	115,6	110,0	20,1	94,0	94,0	144,2	172,7
Белок печени, мг/г Liver protein, mg/g	112,9	117,5	30,5	46,0	71,0	157,0	164,5
Общие липиды мышц, % Total lipids of muscles, %	17,98	17,40	7,62	7,89	9,21	30,72	31,83
Общие липиды гонад, % Total lipids of gonads, %	26,18	25,10	8,77	12,22	14,10	37,96	39,24
Общие липиды печени, % Total lipids of liver, %	49,4	51,5	12,8	29,1	29,1	67,4	70,8
Белок сыворотки, г % Serum protein, g %	7,47	7,34	1,55	4,67	5,39	9,77	10,40
Холестерин сыворотки, мг % Serum cholesterol, mg %	538	527	152	320	375	696	952
Липиды сыворотки, мг/% Serum lipids, mg %	1553	1467	329	1147	1183	2125	2340

Таблица 3 (продолжение)

Table 3 (continued)

1	2	3	4	5	6	7	8
После зимовки / After wintering							
Самцы II стадии зрелости гонад Males at the 2 nd stage of gonad maturity							
Белок мышц, мг/г Muscle protein, mg/g	135,1	142,0	32,1	68,0	67,1	171,5	174,2
Белок гонад, мг/г Gonad protein, mg/g	88,5	78,0	21,9	69,2	67,5	127,6	128,5
Белок печени, мг/г Liver protein, mg/g	112,1	116,0	15,8	89,3	87,8	130,4	132,1
Общие липиды мышц, % Total lipids of muscles, %	12,44	12,30	6,42	2,10	2,60	23,06	24,20
Общие липиды гонад, % Total lipids of gonads, %	10,32	9,15	7,65	2,00	2,25	28,64	30,60
Общие липиды печени, % Total lipids of liver, %	40,8	39,9	15,3	17,1	17,4	63,1	64,0
Белок сыворотки, г % Serum protein, g %	6,44	6,28	1,11	4,80	4,94	8,15	8,40
Холестерин сыворотки, мг % Serum cholesterol, mg %	512	538	168	274	280	790	810
Липиды сыворотки, мг/% Serum lipids, mg %	1882	1865	555	930	928	2498	2665
Самцы III стадии зрелости гонад Males at the 3 rd stage of gonad maturity							
Белок мышц, мг/г Muscle protein, mg/g	157,6	156,0	39,4	90,3	108,0	213,2	241,0
Белок гонад, мг/г Gonad protein, mg/g	101,3	103,5	25,4	59,7	64,5	132,5	142,7
Белок печени, мг/г Liver protein, mg/g	139,8	133,0	45,8	77,7	98,0	189,5	241,7
Общие липиды мышц, % Total lipids of muscles, %	10,09	10,40	5,48	1,86	3,30	20,06	22,18
Общие липиды гонад, % Total lipids of gonads, %	7,06	7,10	2,07	2,80	4,40	10,00	10,20
Общие липиды печени, % Total lipids of liver, %	38,0	40,8	12,9	12,7	17,3	52,2	54,8
Белок сыворотки, г % Serum protein, g %	6,04	5,90	1,72	3,46	4,42	8,60	9,86
Холестерин сыворотки, мг % Serum cholesterol, mg %	509	468	227	192	265	768	849
Липиды сыворотки, мг/% Serum lipids, mg %	1959	1763	936	875	1141	3750	4470
Самки II стадии зрелости гонад Females at the 2 nd stage of gonad maturity							
Белок мышц, мг/г Muscle protein, mg/g	147,9	150,0	42,7	82,0	82,0	202,0	208,0
Белок гонад, мг/г Gonad protein, mg/g	84,0	79,5	20,2	57,0	58,8	120,7	123,0
Белок печени, мг/г Liver protein, mg/g	98,0	93,0	21,1	68,0	71,0	139,7	146,0

Таблица 3 (продолжение)

Table 3 (continued)

1	2	3	4	5	6	7	8
Общие липиды мышц, % Total lipids of muscles, %	7,18	5,85	5,91	1,20	1,20	16,10	21,20
Общие липиды гонад, % Total lipids of gonads, %	9,62	5,70	9,41	1,50	1,98	29,58	34,50
Общие липиды печени, % Total lipids of liver, %	27,4	24,8	18,8	3,5	3,5	58,0	65,1
Белок сыворотки, г % Serum protein, g %	5,49	5,23	1,25	3,80	3,95	7,07	8,60
Холестерин сыворотки, мг % Serum cholesterol, mg %	395	386	91	252	274	545	574
Липиды сыворотки, мг/% Serum lipids, mg %	1529	1136	809	933	939	3262	3333
Самки III стадии зрелости гонад Females at the 3rd stage of gonad maturity							
Белок мышц, мг/г Muscle protein, mg/g	152,3	146,0	37,8	92,0	107,4	210,8	236,4
Белок гонад, мг/г Gonad protein, mg/g	111,1	103,0	25,8	75,0	79,6	148,8	155,1
Белок печени, мг/г Liver protein, mg/g	120,5	112,0	30,7	59,4	91,2	167,8	168,0
Общие липиды мышц, % Total lipids of muscles, %	13,41	13,70	6,00	2,20	5,22	22,38	24,34
Общие липиды гонад, % Total lipids of gonads, %	29,56	31,10	10,83	8,37	14,06	44,24	45,21
Общие липиды печени, % Total lipids of liver, %	42,8	43,9	12,0	21,1	27,4	56,9	63,5
Белок сыворотки, г % Serum protein, g %	6,70	6,52	1,99	3,15	4,51	8,86	10,99
Холестерин сыворотки, мг % Serum cholesterol, mg %	535	495	239	257	293	932	1092
Липиды сыворотки, мг/% Serum lipids, mg %	1930	1687	1095	679	930	3722	3972
Преднерестовый период / Pre-spawning period							
Самцы III стадии зрелости гонад Males at the 3rd stage of gonad maturity							
Белок мышц, мг/г Muscle protein, mg/g	150,6	150,0	36,1	109,8	108,1	215,4	218,3
Белок гонад, мг/г Gonad protein, mg/g	79,0	75,0	21,5	52,1	50,4	115,3	116,4
Белок печени, мг/г Liver protein, mg/g	140,3	157,0	28,5	92,0	90,8	160,8	161,7
Общие липиды мышц, % Total lipids of muscles, %	8,22	6,30	7,07	1,90	2,80	21,90	23,10
Общие липиды гонад, % Total lipids of gonads, %	11,65	11,80	2,35	8,20	9,10	12,70	13,40
Общие липиды печени, % Total lipids of liver, %	44,9	45,2	14,9	21,8	23,4	68,0	69,7
Белок сыворотки, г % Serum protein, g %	4,24	4,28	1,14	2,34	2,38	5,97	6,00

Таблица 3 (продолжение)

Table 3 (continued)

1	2	3	4	5	6	7	8
Холестерин сыворотки, мг % Serum cholesterol, mg %	434	366	198	220	230	894	930
Липиды сыворотки, мг/% Serum lipids, mg %	1180	1235	408	551	549	1598	1630
Самцы IV стадии зрелости гонад Males at the 4 th stage of gonad maturity							
Белок мышц, мг/г Muscle protein, mg/g	151,8	135,0	66,9	82,0	86,0	301,8	308,4
Белок гонад, мг/г Gonad protein, mg/g	67,2	63,50	16,4	44,0	45,8	96,2	107,4
Белок печени, мг/г Liver protein, mg/g	127,9	120,0	24,6	85,0	99,4	164,2	168,1
Общие липиды мышц, % Total lipids of muscles, %	9,12	8,45	4,73	1,80	2,40	16,73	18,45
Общие липиды гонад, % Total lipids of gonads, %	13,07	13,35	2,25	8,18	9,95	15,65	16,05
Общие липиды печени, % Total lipids of liver, %	45,8	49,5	18,2	14,7	19,4	66,7	70,7
Белок сыворотки, г % Serum protein, g %	4,82	4,79	1,76	2,38	2,66	7,46	8,75
Холестерин сыворотки, мг % Serum cholesterol, mg %	412	364	165	223	245	642	784
Липиды сыворотки, мг/% Serum lipids, mg %	1111	965	606	460	539	1929	2470
Самцы V стадии зрелости гонад Males at the 5 th stage of gonad maturity							
Белок мышц, мг/г Muscle protein, mg/g	147,4	139,8	55,0	61,6	78,1	222,9	249,1
Белок гонад, мг/г Gonad protein, mg/g	77,9	78,0	21,3	48,2	50,0	108,3	116,5
Белок печени, мг/г Liver protein, mg/g	128,6	130,2	28,3	84,7	93,9	167,5	190,6
Общие липиды мышц, % Total lipids of muscles, %	10,64	11,05	5,55	2,17	3,47	17,16	19,67
Общие липиды гонад, % Total lipids of gonads, %	14,98	14,70	3,47	9,63	12,54	18,38	20,04
Общие липиды печени, % Total lipids of liver, %	52,6	53,7	13,7	23,4	32,7	68,1	77,8
Белок сыворотки, г % Serum protein, g %	5,68	5,39	1,68	2,80	3,50	7,90	8,38
Холестерин сыворотки, мг % Serum cholesterol, mg %	452	406	226	215	247	676	992
Липиды сыворотки, мг/% Serum lipids, mg %	1476	1333	469	848	914	2178	2680
Самки III стадии зрелости гонад Females at the 3 rd stage of gonad maturity							
Белок мышц, мг/г Muscle protein, mg/g	155,2	156,0	48,3	53,8	92,4	214,8	259,2
Белок гонад, мг/г Gonad protein, mg/g	168,8	186,0	56,5	80,0	83,0	230,0	251,2

Таблица 3 (продолжение)

Table 3 (continued)

1	2	3	4	5	6	7	8
Белок печени, мг/г Liver protein, mg/g	138,6	133,0	41,0	84,3	98,0	187,6	258,7
Общие липиды мышц, % Total lipids of muscles, %	10,06	10,20	5,91	2,14	3,05	19,51	22,16
Общие липиды гонад, % Total lipids of gonads, %	42,68	47,00	11,33	15,80	19,21	52,50	54,12
Общие липиды печени, % Total lipids of liver, %	27,2	26,6	14,5	8,7	10,4	45,7	62,0
Белок сыворотки, г % Serum protein, g %	6,75	6,70	1,76	4,25	4,54	8,92	10,66
Холестерин сыворотки, мг % Serum cholesterol, mg %	461	428	261	193	237	659	1351
Липиды сыворотки, мг/% Serum lipids, mg %	1689	1440	837	1068	1175	3589	4221
Самки IV стадии зрелости гонад Females at the 4 th stage of gonad maturity							
Белок мышц, мг/г Muscle protein, mg/g	144,8	140,0	50,22	68,3	89,0	189,40	264,0
Белок гонад, мг/г Gonad protein, mg/g	201,5	193,0	35,99	146,0	171,8	263,8	290,2
Белок печени, мг/г Liver protein, mg/g	118,0	109,5	31,55	78,5	83,5	168,0	187,2
Общие липиды мышц, % Total lipids of muscles, %	9,95	9,40	4,02	4,45	4,90	14,60	17,85
Общие липиды гонад, % Total lipids of gonads, %	49,27	50,20	5,20	43,91	45,77	53,46	54,61
Общие липиды печени, % Total lipids of liver, %	28,1	26,1	12,3	12,4	14,6	48,6	52,8
Белок сыворотки, г % Serum protein, g %	6,67	6,41	1,85	4,09	4,57	9,28	9,67
Холестерин сыворотки, мг % Serum cholesterol, mg %	526	460	230	264	295	808	901
Липиды сыворотки, мг/% Serum lipids, mg %	1451	1371	589	727	790	2297	2726
Самки V стадии зрелости гонад Females at the 5 th stage of gonad maturity							
Белок мышц, мг/г Muscle protein, mg/g	163,5	147,0	69,9	72,3	84,6	261,0	316,1
Белок гонад, мг/г Gonad protein, mg/g	174,2	191,0	81,2	46,3	54,0	281,0	310,4
Белок печени, мг/г Liver protein, mg/g	119,6	117,5	31,5	59,8	75,9	163,5	183,2
Общие липиды мышц, % Total lipids of muscles, %	10,78	10,60	5,96	2,68	3,76	15,98	24,78
Общие липиды гонад, % Total lipids of gonads, %	50,64	52,00	8,54	28,96	45,92	58,60	60,48
Общие липиды печени, % Total lipids of liver, %	29,5	24,7	14,3	9,8	12,6	51,6	57,9
Белок сыворотки, г % Serum protein, g %	6,27	5,88	2,25	2,27	3,45	9,35	10,37

Таблица 3 (окончание)

Table 3 (finished)

1	2	3	4	5	6	7	8
Холестерин сыворотки, мг % Serum cholesterol, mg %	480	454	184	204	242	742	850
Липиды сыворотки, мг/% Serum lipids, mg %	1663	1466	769	559	883	2936	3722

Примечание: M — среднее значение показателя, M_o — мода, S_x — стандартное отклонение, P_5 , P_{10} , P_{90} , P_{95} — процентиля соответствующих процентов.

Note: M is the average value of the parameter, M_o is the mode, S_x is the standard deviation, P_5 , P_{10} , P_{90} , P_{95} are percentiles of corresponding percentages.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Важной характеристикой состояния популяции любого вида является ее способность к репродукции. Исследования показали, что акклиматизация пиленгаса в Азово-Черноморский бассейн привела к ряду адаптационных изменений репродуктивного цикла, которые обеспечили популяции способность к самовоспроизводству. Выявлено, что в условиях Азово-Черноморского бассейна нерест пиленгаса протекает по типу однопорционности: самки и самцы созревают одновременно, признаки асинхронности наблюдаются в условиях холодной и затяжной весны, когда отмечалась возможность двухпорционного нереста. Эта репродуктивная стратегия отличается от особенностей многопорционного нереста в условиях нативного ареала в бассейне залива Петра Великого [23].

Необходимость формулирования качественной оценки состояния рыб на основе тех или иных количественных показателей заставляет осуществлять поиск границ, в рамках которых состояние организма может быть охарактеризовано как «нормальное» или «отличное от нормы».

В работе представлены опорные показатели вариационного ряда диаметров ооцитов в различные периоды жизненного цикла самок. Качественная характеристика состояния самок пиленгаса на основе оценки диаметров ооцитов зависит от анализируемого этапа жизненного цикла: в предзимовальный период и в начале весны медиана вариационного ряда характеризует количество ресурсов организма, потраченное на трофоплазматический рост ооцитов и отражает качество нагула; в преднерестовый и нерестовый периоды диаметр ооцитов характеризует репродуктивные качества самки.

Рассчитанные опорные показатели могут быть использованы при племенной работе с самками пиленгаса в условиях искусственного воспроизводства и аквакультуры, а также при оценке состояния производителей из природных популяций.

В работе на основе обширного эмпирического материала, который прошел обработку с использованием ресемплинга, рассчитаны значения референсных значений интервалов, ограничивающих 80 и 90 % выборки для некоторых физиолого-биохимических показателей. Таким образом, с использованием приведенных в работе справочных таблиц возможно дать качественную характеристику обследованной особи в терминах «норма» / «за границами нормы». Представленные в таблице значения центилей позволяют произвольно определять исследователю «жесткость» требований по определению границ «нормы» в зависимости от задач обследования производителей рыб.

Показано, что содержание общего белка и липидов в органах рыб отражает интенсивность адаптационных процессов по подготовке к зимовке и нересту. В организме самок эти процессы имеют более выраженную амплитуду вследствие особенностей, связанных со значительным перераспределением пластических ресурсов в ходе созревания гонад. Количество пластических ресурсов в организме рыб в предзимовальный период определяет темпы созревания гонад: более высокие значения содержания белка и общих липидов характерны для более зрелых особей.

Открытым пока остается вопрос, можно ли использовать полученные значения референсных интервалов в практике аквакультуры пиленгаса, выращиваемого в условиях бассейнов с применением искусственных кормов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Холодкевич С.В., Кузнецова Т.В., Сладкова С.В., Удалова Г.П., Любимцев В.А. Методические подходы к формированию референтных групп бентосных беспозвоночных на основе комплекса оценок их функционального состояния // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Т. 1. Экологическая физиология и биохимия водных организмов. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2010. С. 186–188.
2. Пронина Г.И., Корягина Н.Ю. Референтные значения физиолого-иммунологических показателей гидробионтов разных видов // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2015. № 4. С. 103–108.
3. Ланг Т. Двадцать ошибок статистического анализа, которые вы сами можете обнаружить в биомедицинских статьях // Международный журнал медицинской практики. 2005. № 1. С. 21–31.
4. Lang T., Secic M. How to report statistics in medicine: annotated guideline for authors, editors, and reviewers. Philadelphia: American College of Physicians Publ., 1997. 367 p.
5. Изергин Л.В. О формировании промысловой популяции пиленгаса в бассейне Азовского моря // Труды ЮгНИРО. 1998. Т. 44. С. 17–21.
6. Пряхин Ю.В., Корниенко Г.Г., Баландина Л.Г., Рак С.Н., Галкина О.А. Особенности биологии и поведения кефали-пиленгаса, акклиматизированной в Азово-Черноморском бассейне, в условиях изменения климатических факторов // Тезисы докл. VIII съезда Гидробиологического общества РАН (г. Калининград, 16–23 сентября 2001 г.). Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 2001. Т. 2. С. 55–56.
7. Булли Л.И. Эколого-биохимические особенности икры пиленгаса из разных мест обитания // Труды ЮгНИРО. 1995. Т. 41. С. 149–153.
8. Федулina В.Н. О стимуляции созревания половых желез у производителей пиленгаса естественных популяций гипофизами своего вида // Труды ЮгНИРО. 1995. Т. 41. С. 154–157.
9. Заиченко Е.А. Результаты выращивания четырехлеток пиленгаса в условиях бассейнового хозяйства научно-исследовательской базы ФГБНУ «ЮгНИРО» в вегетационный период 2015 года // Труды ЮгНИРО. 2017. Т. 54, № 1. С. 142–147.
10. Куликова Н.И., Моисеева Е.Б. Адаптивные особенности репродуктивной системы дальневосточного пиленгаса *Mugil soiyu* (Basilewsky), интродуцированного в Азово-Черноморский бассейн // Тезисы докл. XI Всерос. конф. по промысловой океанологии (г. Калининград, 14–18 сентября 1999 г.). М.: Изд-во ВНИРО, 1999. С. 122–123.
11. Моисеева Е.Б. О плодовитости и формировании расходного фонда половых клеток у кефали-пиленгаса *Mugil soiyu* Basilevsky // Труды ЮгНИРО. 1994. Т. 40. С. 91–94.
12. Куликова Н.И., Булли А.Ф., Гнатченко Л.Г., Писаревская И.И., Федулina В.Н., Булли Л.И. Физиологическое состояние производителей пиленгаса в период миграций через Керченский пролив // Труды ЮгНИРО. 1996. Т. 42. С. 210–216.
13. Моисеева Е.Б., Любомудров А.К. Морфофункциональная характеристика семенников пиленгаса *Mugil soiyu* Basilewsky, акклиматизированного в Азово-Черноморском бассейне // Вопросы ихтиологии. 1997. Т. 37, № 2. С. 231–241.
14. ГОСТ 7636-85. Рыба, морские млекопитающие, морские беспозвоночные и продукты их переработки. Методы анализа. М.: Изд-во Стандартиформ, 2010. С. 38–123.
15. Селиверстов В.В. Методические указания по проведению гематологического обследования рыб № 13-4-2/1487 (утв. Минсельхозпродом РФ 02.02.1999). М.: Изд-во Министерства сельского хозяйства и продовольствия, 1999. 20 с.
16. Розенцвейг К.И. Ускоренный метод определения общего холестерина по Илька // Лабораторное дело. 1962. № 9. С. 43.
17. Ilca S. Schnellmikromethode zur direkten Cholesterinbestimmung // Zeitschrift für die gesamte innere Medizin und ihre Grenzgebiet. 1962. Bd 17. Pp. 83.
18. Биохимические методы исследования в клинике / Под ред. А.А. Покровского. М.: Медицина, 1969. 652 с.
19. Пьянова С.В. Особенности репродуктивной системы пиленгаса *Mugil soiyu* Basilewsky 1855, акклиматизированного в водоемах Европейской части России : автореф. дис. канд. биол. наук. М.: Изд-во ВНИРО, 2002. 24 с.
20. Пьянова С.В. Характер нереста и особенности оогенеза пиленгаса *Liza haematocheila* (Temminck et Schlegel, 1845) в Азово-Черноморском бассейне // Комплексные исследования биологических ресурсов южных морей и рек : матер. I междунар. науч.-практ. конф. молодых ученых (г. Астрахань, 7–9 июля 2004 г.). Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2004. С. 160–163.
21. Бугаев Л.А., Рудницкая О.А., Засядько А.С. Изменения функциональных показателей репродуктивной и кроветворной систем азово-черноморского пиленгаса в современных условиях обитания // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны : тезисы докл. Междунар. конф. (г. Азов, 15–17 июня 2003 г.). Ростов-н/Д.: Изд-во ММБИ КНЦ РАН, 2003. С. 57–59.
22. Житенева Л.Д., Рудницкая О.А., Бугаев Л.А., Засядько А.С. Первые результаты интродукции дальневосточного пиленгаса в Азовском море (по физиологии

- ческим показателям) // Современные проблемы физиологии и экологии морских животных. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003. С. 231–246.
23. Шкарина Т.В., Мизюркина А.В., Кудряева В.П. Некоторые данные о размножении пиленгаса *Mugil so-iuy* (Basilewsky) в заливе Петра Великого // Экология и физиология размножения гидробионтов. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. С. 119–126.
 24. Ложичевская Т.В., Ружинская Л.П., Дорошева Н.Г. Некоторые изменения физиологического состояния пиленгаса в процессе акклиматизации в Азовском бассейне // Проблемы сохранения экосистем и рационального использования биоресурсов Азово-Черноморского бассейна : матер. Междунар. науч. конф. (г. Ростов-на-Дону, 8–12 октября 2001 г.). Ростов-н/Д.: Изд-во АзНИИРХ, 2001. С. 126–127.
 25. Мизюркина А.В. Нерест пиленгаса в Амурском заливе // Рыбное хозяйство. 1984. № 5. С. 31.
 26. Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с.
 27. Шитиков В.К., Мастицкий С.Э. Классификация, регрессия и другие алгоритмы Data Mining с использованием R. 2017. 351 с. URL: <https://github.com/ganalytics/data-mining> (дата обращения 24.11.2018).
 28. Efron B., Tibshirani R.J. An introduction to the bootstrap. New York: Chapman & Hall, 1993. 436 p.
 29. Шульман Г.Е., Аболмасова Г.И., Столбов А.Я. Использование белка в энергетическом обмене гидробионтов // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113, вып. 5. С. 576–586.
 30. Корниенко Г.Г., Сергеева С.Г., Бойко Н.Е., Бугаев Л.А., Войкина А.В., Мирзоян А.В. Физиологические аспекты созревания карпа *Cyprinus carpio* в условиях аквакультуры // Ветеринарная патология. 2016. № 4 (58). С. 66–72.
 31. Металлов Г.Ф., Ковалева А.В. Прижизненная диагностика степени подготовленности производителей осетровых рыб к нересту // Аквакультура осетровых рыб: проблемы и перспективы : сб. статей Междунар. науч.-практ. конф. (г. Астрахань, 10–12 октября 2017 г.). Астрахань: Изд-во Астраханского государственного университета, 2017. С. 144–148.
 32. Сидоров В.С. Экологическая биохимия рыб. М.: Наука, 1983. 240 с.
 33. Металлов Г.Ф., Гераскин П.П., Аксенов В.П., Левина О.А. Многолетний мониторинг физиологического состояния основных видов каспийских осетровых рыб // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2016. № 1. С. 88–98.
- к formirovaniyu referentnykh grupp bentosnykh bespozvonochnykh na osnove kompleksa otsenok ikh funktsional'nogo sostoyaniya [Methodological approaches for selection of reference groups of benthic invertebrates based on complex of assessments of their functional state]. In: *Sovremennye problemy fiziologii i biokhimii vodnykh organizmov. Tom 1. Ekologicheskaya fiziologiya i biokhimiya vodnykh organizmov* [Current problems of physiology and biochemistry of aquatic organisms. Volume 1. Ecological physiology and biochemistry of aquatic organisms]. Petrozavodsk: KarRC RAS Publ., 2010, pp. 186–188. (In Russian).
2. Pronina G.I., Koryagina N.Yu. Referentsnye znacheniya fiziologo-immunologicheskikh pokazateley gidrobiontov raznykh vidov [Reference values of physiological and immunological indicators of hydrobionts of different species]. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaystvo* [Bulletin of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry], 2015, no. 4, pp. 103–108. (In Russian).
 3. Lang T. Dvadsat' oshibok statisticheskogo analiza, kotorye vy sami mozhete obnaruzhit' v biomeditsinskikh stat'yakh [Twenty statistical errors even YOU can find in biomedical research article]. *Mezhdunarodnyy zhurnal meditsinskoy praktiki* [International Journal of Medical Practice], 2005, no. 1, pp. 21–31. (In Russian).
 4. Lang T., Secic M. How to report statistics in medicine: annotated guideline for authors, editors, and reviewers. Philadelphia: American College of Physicians Publ., 1997, 367 p.
 5. Izergin L.V. O formirovanii promyslovoy populyatsii pilengasa v basseyne Azovskogo morya [To formation of haarder commercial population in the area of the Sea of Azov]. *Trudy YugNIRO* [YugNIRO Proceedings], 1998, vol. 44, pp. 17–21. (In Russian).
 6. Pryakhin Yu.V., Kornienko G.G., Balandina L.G., Rak S.N., Galkina O.A. Osobennosti biologii i povedeniya kefali-pilengasa, akklimatizirovannoy v Azovo-Chernomorskom basseyne, v usloviyakh izmeneniya klimaticheskikh faktorov [Biological and behavioral features of the so-iuy mullet, introduced to the Azov and Black Sea Basin in the context of changing climatic factors]. In: *Tezisy dokladov VIII s"ezda Gidrobiologicheskogo obshchestva RAN (g. Kaliningrad, 16–23 sentyabrya 2001 g.)* [Abstracts of the 8th Congress of Hydrobiological Society of Russian Academy of Sciences (Kaliningrad, 16–23 September, 2001)]. Kaliningrad: AtlantNIRO Publ., 2001, vol. 2, pp. 55–56. (In Russian).
 7. Bulli L.I. Ekologo-biohimicheskie osobennosti ikry pilengasa iz raznykh mest obitaniya [Eco-biochemical features of haarder eggs in different habitats]. *Trudy YugNIRO* [YugNIRO Proceedings], 1995, vol. 41, pp. 149–153. (In Russian).
 8. Fedulina V.N. O stimulyatsii sozrevaniya polovykh zhelez u proizvoditeley pilengasa estestvennykh populyatsiy gipofizami svoego vida [On stimulation for

REFERENCES

1. Kholodkevich S.V., Kuznetsova T.V., Sladkova S.V., Udalova G.P., Lyubimtsev V.A. Metodicheskie podkhody

- genital glands maturation in Pacific mullet spawners by hypophysis from their species]. *Trudy YugNIRO [YugNIRO Proceedings]*, 1995, vol. 41, pp. 154–157. (In Russian).
9. Zaichenko E.A. Rezul'taty vyrashchivaniya chetyrehkhetok pilengasa v usloviyakh basseynovogo hozyaystva nauchno-issledovatel'skoy bazy FGBNU "YugNIRO" v vegetatsionnyy period 2015 goda [Results of the so-iuy mullet four-yearlings culture in conditions of the basin farm of the FSBSI "YugNIRO" scientific research base during the vegetative season of 2015]. *Trudy YugNIRO [YugNIRO Proceedings]*, 2017, vol. 54, no. 1, pp. 142–147. (In Russian).
 10. Kulikova N.I., Moiseeva E.B. Adaptivnye osobennosti reproduktivnoy sistemy dal'nevostochnogo pilengasa *Mugil soiuy* (Basilewsky), introdutsirovannogo v Azovo-Chernomorskiy basseyn [Adaptive features of the reproductive system of so-iuy mullet *Mugil soiuy* (Basilewsky), introduced to the Azov and Black Sea Basin]. In: *Tezisy dokladov XI Vserossiyskoy konferentsii po promyslovoj okeanologii (g. Kaliningrad, 14–18 sentyabrya 1999 g.) [Abstracts of the 11th All-Russian Conference on Fisheries Oceanology (Kaliningrad, 14–18 September, 1999)]*. Moscow: VNIRO Publ., 1999, pp. 122–123. (In Russian).
 11. Moiseeva E.B. O plodovitosti i formirovani raskhodnogo fonda polovykh kletok u kefali-pilengasa *Mugil so-iuy* Basilewsky [About fecundity and forming of expenditures fund of sex cells of haarder *Mugil so-iuy* Basilewsky]. *Trudy YugNIRO [YugNIRO Proceedings]*, 1994, vol. 40, pp. 91–94. (In Russian).
 12. Kulikova N.I., Bulli A.F., Gnatchenko L.G., Pisarevskaya I.I., Fedulina V.N., Bulli L.I. Fiziologicheskoe sostoyanie proizvoditeley pilengasa v period migratsiy cherez Kerchenskiy proliv [Physiological state of haarder brood stock during migration via the Kerch Strait]. *Trudy YugNIRO [YugNIRO Proceedings]*, 1996, vol. 42, pp. 210–216. (In Russian).
 13. Moiseeva E.B., Lyubomudrov A.K. Morfo-funktional'naya kharakteristika semennikov pilengasa *Mugil soiuy* Basilewsky, akklimatizirovannogo v Azovo-Chernomorskom basseyne [Morpho-functional characteristics of testes of *Mugil soiuy* acclimatized in the Azov-Black Sea Basin]. *Voprosy ikhtiologii [Problems of Ichthyology]*, 1997, vol. 37, no. 2, pp. 231–241. (In Russian).
 14. GOST 7636-85. Ryba, morskije mlekoopitayushchie, morskije bespozvonochnye i produkty ikh pererabotki. Metody analiza [State Standard 7636-85. Fish, marine mammals, invertebrates and products of their processing. Methods for analysis]. Moscow: Standartinform [Russian Scientific and Technical Centre for Information on Standardization, Metrology and Conformity Assessment] Publ., 2010, pp. 38–123. (In Russian).
 15. Seliverstov V.V. Metodicheskie ukazaniya po provedeniyu gematologicheskogo obsledovaniya ryb № 13-4-2/1487 (utv. Minsel'khodzprodrom RF 02.02.1999) [Methodology guidelines on conducting hematology studies on fish No. 13-4-2/1487 (adopted by the Ministry of Agriculture and Food of the Russian Federation on 02.02.1999)]. Moscow: Ministerstva sel'skogo khozyaystva i prodovol'stviya [Ministry of Agriculture and Food of the Russian Federation] Publ., 1999, 20 p. (In Russian).
 16. Rozentsveyg K.I. Uskorennyy metod opredeleniya obshchego kholesterina po Il'ka [Accelerated method of total cholesterol estimation according to Ilca]. *Laboratornoe delo [Laboratory Service]*, 1962, no. 9, pp. 43. (In Russian).
 17. Ilca S. Schnellmikromethode zur direkten Cholesterinbestimmung. *Zeitschrift für die gesamte innere Medizin und ihre Grenzgebiet*, 1962, no. 17, pp. 83.
 18. Biokhimicheskie metody issledovaniya v klinike [Biochemical methods of clinical studies]. A.A. Pokrovskiy. (Ed.). Moscow: Meditsina [Medicine], 1969, 652 p. (In Russian).
 19. P'yanova S.V. Osobennosti reproduktivnoy sistemy pilengasa *Mugil soiuy* Basilewsky 1855, akklimatizirovannogo v vodoemakh Evropeyskoy chasti Rossii: avtoref. dis. kand. biol. nauk [Special features of the reproductive system of the so-iuy mullet *Mugil soiuy* Basilewsky 1855, naturalized in the water bodies of the European part of Russia. Extended abstract of Candidate's (Biology) Thesis.] Moscow: VNIRO Publ., 2002, 24 p. (In Russian).
 20. P'yanova S.V. Kharakter neresta i osobennosti oogeneza pilengasa *Liza haematocheila* (Temminck et Schlegel, 1845) v Azovo-Chernomorskom basseyne [Spawning pattern and specificities of oogenesis of the so-iuy mullet *Liza haematocheila* (Temminck et Schlegel, 1845) in the Azov and Black Sea Basin]. In: *Kompleksnyye issledovaniya biologicheskikh resursov yuzhnykh morey i rek : materialy pervoy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii molodykh uchenykh (g. Astrakhan', 7–9 iyulya 2004 g.) [Comprehensive studies of the biological resources of the southern seas and rivers. Proceedings of the 1st International Scientific and Practical Conference of Young Scientists (Astrakhan, 7–9 July, 2004)]*. Astrakhan: CaspNIRKh Publ., 2004, pp. 160–163. (In Russian).
 21. Bugaev L.A., Rudnitskaya O.A., Zasyad'ko A.S. Izmeneniya funktsional'nykh pokazateley reproduktivnoy i krovetvornoy sistem azovo-chernomorskogo pilengasa v sovremennykh usloviyakh obitaniya [Changes in functional indices of reproductive and hematopoietic systems of the so-iuy mullet from the Azov and Black Seas in the context of current environment]. In: *Evolutsiya morskikh ekosistem pod vliyaniem vselentsev i iskusstvennoy smertnosti fauny. Tezisy dokladov Mezhdunarodnoy konferentsii (g. Azov, 15–17 iyunya 2003 g.) [Evolution of marine ecosystems under the influence of invader species and anthropogenic mortality of the fauna. Abstracts of the International Conference*

- (Azov, 15–17 June, 2003)]. Rostov-on-Don: MMBI KSC RAS Publ., 2003, pp. 57–59. (In Russian).
22. Zhiteneva L.D., Rudnitskaya O.A., Bugaev L.A., Zasyad'ko A.S. Pervye rezul'taty introduktsii dal'nevostochnogo pilengasa v Azovskom more (po fiziologicheskim pokazatelyam) [The first results of so-iuy mullet introduction to the Sea of Azov (by physiological parameters)]. In: *Sovremennye problemy fiziologii i ekologii morskikh zivotnykh* [Current problems of physiology and ecology of marine animals]. Apatity: KSC RAS Publ., 2003, pp. 231–246. (In Russian).
 23. Shkarina T.V., Mizyurkina A.V., Kudryaeva V.P. Nekotorye dannye o razmnozhenii pilengasa *Mugil so-iuy* (Basilewsky) v zalive Petra Velikogo [Some data on *Mugil so-iuy* (Basilewsky) reproduction in the Peter the Great Gulf]. In: *Ekologiya i fiziologiya razmnozheniya gidrobiontov* [Ecology and physiology of hydrobionts reproduction]. Leningrad: LSU Publ., 1989, pp. 119–126. (In Russian).
 24. Lozhichevskaya T.V., Ruzhinskaya L.P., Dorosheva N.G. Nekotorye izmeneniya fiziologicheskogo sostoyaniya pilengasa v protsesse akklimatizatsii v Azovskom bassejne [Some changes in the so-iuy mullet physiological state in the process of its naturalization in the Azov Sea Basin]. In: *Problemy sokhraneniya ekosistem i ratsional'nogo ispol'zovaniya bioresursov Azovo-Chernomorskogo bassejna : materialy Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii (g. Rostov-na-Donu, 8–12 oktyabrya 2001 g.)* [Problems of conservation of ecosystems and sustainable exploitation of biological resources of the Azov and Black Sea Basin. Proceedings of the International Scientific Conference (Rostov-on-Don, 8–12 October, 2001)]. Rostov-on-Don: AzNIIRKH Publ., 2001, pp. 126–127. (In Russian).
 25. Mizyurkina A.V. Nerest pilengasa v Amurskom zalive [So-iuy mullet spawning in the Amur Bay]. *Rybnoe khozyaystvo* [Fisheries], 1984, no. 5, pp. 31. (In Russian).
 26. Shitikov V.K., Rozenberg G.S. Randomizatsiya i butstrep: statisticheskiy analiz v biologii i ekologii s ispol'zovaniem R [Randomization and bootstrap: statistical analysis in biology and ecology using R]. Tolyatti: Cassandra, 2013, 314 p. (In Russian).
 27. Shitikov V.K., Mastitskiy S.E. Klassifikatsiya, regressiya i drugie algoritmy Data Mining s ispol'zovaniem R [Classification, regression and other algorithms of data mining using R]. 2017, 351 p. Available at: <https://github.com/ranalytics/data-mining> (accessed 24.11.2018). (In Russian).
 28. Efron B., Tibshirani R.J. An introduction to the bootstrap. New York: Chapman & Hall, 1993, 436 p.
 29. Shul'man G.E., Abolmasova G.I., Stolbov A.Ya. Ispol'zovanie belka v energeticheskom obmene gidrobiontov [Utilization of protein in energy exchange of hydrobionts]. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Biology Bulletin Reviews], 1993, vol. 113, issue 5, pp. 576–586. (In Russian).
 30. Kornienko G.G., Sergeeva S.G., Boyko N.E., Bugaev L.A., Voykina A.V., Mirzoyan A.V. Fiziologicheskie aspekty sozrevaniya karpa *Cyprinus carpiol* v usloviyakh akvakul'tury [Physiological aspects of carp *Cyprinus carpiol* maturation under aquaculture conditions]. *Veterinarnaya patologiya* [Veterinary Pathology], 2016, no. 4 (58), pp. 66–72. (In Russian).
 31. Metallov G.F., Kovaleva A.V. Prizhiznennaya diagnostika stepeni podgotovlennosti proizvoditeley osetrovyykh ryb k nerestu [Diagnosis of the degree of preparedness of the producers of sturgeon to spawn]. In: *Akvakul'tura osetrovyykh ryb: problemy i perspektivy : sbornik statey Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii (g. Astrakhan', 10–12 oktyabrya 2017 g.)* [Aquaculture of sturgeons: problems and perspectives. Proceedings of the International Scientific and Practical Conference (Astrakhan, 10–12 October, 2017)]. Astrakhan: ASU Publ., 2017, pp. 144–148. (In Russian).
 32. Sidorov V.S. Ekologicheskaya biokhimiya ryb [Ecological biochemistry of fish]. Moscow: Nauka [Science], 1983, 240 p. (In Russian).
 33. Metallov G.F., Geraskin P.P., Aksenov V.P., Levina O.A. Mnogoletniy monitoring fiziologicheskogo sostoyaniya osnovnykh vidov kaspiskikh osetrovyykh ryb [Long-term monitoring of the physiological state of the main species of the Caspian sturgeon]. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaystvo* [Bulletin of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry], 2016, no. 1, pp. 88–98. (In Russian).

Поступила 12.12.2018

Принята к печати 01.02.2019