

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ СРОКОВ НЕРЕСТОВЫХ МИГРАЦИЙ САЛАКИ НА ОСНОВАНИИ ИЗУЧЕНИЯ ЕЕ ЖИРОВОГО ОБМЕНА

Канд. биол. наук М. Н. КРИВОБОК и О. И. ТАРКОВСКАЯ

Степень изученности причин, обуславливающих изменение поведения промысловых рыб в различные периоды жизни, определяет точность краткосрочных промысловых прогнозов. Однако большинство исследований в этой области основывается на биологических показателях с учетом внешних факторов; физиологическому состоянию рыбы и условиям среды уделяется мало внимания. Это объясняется широко распространенным мнением о постоянстве реакции рыбы на внешние раздражители. В действительности рыба в зависимости от своего физиологического состояния по-разному реагирует на одни и те же внешние условия.

Задача физиологических исследований в этой области заключается в выяснении первоначальных причин, обуславливающих изменение в характере обмена, влияющего на весь ход развития организма.

Учитывая сложность проблемы, лаборатория физиологии ВНИРО, приступая к изучению нерестовых миграций рыб, решила начать свои исследования в этой области с изучения биохимических процессов, происходящих в теле рыбы в связи с созреванием ее половых продуктов. Это дает возможность судить об изменениях характера обмена веществ и о причинах, вызывающих эти изменения.

Объектом исследований была балтийская салака. У нее хорошо выражены нерестовые миграции, и вследствие растянутого нереста в течение длительного времени встречаются рыбы, имеющие различную степень зрелости половых продуктов. Получение материала не вызывает затруднений, а небольшие размеры рыб облегчают взятие средних проб, состоящих из большого числа экземпляров.

Поскольку в процессе нашей работы была выявлена важная роль жирового обмена, в настоящей статье в основном рассматривается его влияние на процесс созревания половых продуктов салаки и на ее нерестовые миграции.

Работу проводили в Рижском заливе и прилежащих участках открытого моря в июне, сентябре и декабре 1956 г., а также в апреле и июне 1957 г. Пробы были взяты из уловов тралов, ставных неводов и сетей.

Так как на месте лова определить возраст у взятых для анализа рыб было трудно, то для изучения возрастных различий была отобрана салака наиболее типичного для данной возрастной группы размера.

По рекомендации Латвийского отделения ВНИРО для исследования были взяты следующие четыре группы рыб<sup>1</sup>:

- 1) неполовозрелые годовики длиной 9—10 см;
- 2) двухлетки, впервые идущие на нерест, длиной 11,0—11,5 см;

<sup>1</sup> Дополнительно на анализ взяты личинки средней длиной 4 см, и мальки длиной от 4,5 до 7 см.

3) трехлетки, составляющие основную массу улова в Рижском заливе, длиной 12,5—13,0 см;

4) пяти-шестилетки — наиболее крупная салака Рижского залива средней длиной 19 см.

Во всех случаях рыбу разделяли на группы не только по размеру, но и по полу и стадиям зрелости половых продуктов (по шестибалльной шкале).

В каждую группу отбирали по 10 рыб одинакового размера, пола и стадии зрелости, которых взвешивали целиком и пропускали через мясорубку. Фарш тщательно перемешивали, брали в бюксу навеску 20 г, высушивали до воздушно-сухого состояния и хранили до поступления в лабораторию.

Для определения содержания влаги в теле салаки исследуемые пробы высушивали до постоянного веса при 70°. Для определения содержания белка в пробе сначала определяли азот по микрокельдалю, а затем полученный результат умножали на белковый коэффициент 6,25.

Содержание жира определяли по методике, разработанной нашей лабораторией и представляющей собой модификацию метода В. И. Белькевича [1]. Углеводы (гликоген) определяли по методу, применяемому на кафедре биохимии животных МГУ и являющемуся видоизмененным методом Гуда. Золу определяли сжиганием пробы в муфельной печи.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для выявления изменений химического состава тела салаки в процессе ее роста были проанализированы рыбы длиной от 4 до 19 см, выловленные в Рижском заливе в июне 1956 и 1957 гг. Чтобы исключить влияние созревания половых продуктов, половозрелую салаку длиной от 11,5 см и более во всех случаях брали в стадии зрелости IV (табл. 1).

Как видно из табл. 1, личинки салаки имеют максимальную влажность 85,74%. По мере роста рыбы содержание влаги постепенно уменьшается до 71,52% у рыб длиной 19 см. Минимальное содержание белка и жира в сыром веществе было у личинок 10,74% и 0,43%, а максимальное у крупных рыб — 16,96% белка и 9,6% жира. У личинок содержание золы составляет 1,28%, у мальков длиной 6,7 см — 2,29%, у половозрелых рыб — от 1,75 до 1,85.

Содержание гликогена определяли только у годовиков и более крупных рыб. Как видно из приводимых цифр, по мере роста рыбы содержание его уменьшается с 0,67% у годовиков до 0,47% у особей длиной 19 см. При пересчете на сухое вещество наблюдается иное соотношение. В этом случае с увеличением размеров рыбы содержание белка, золы и гликогена уменьшается, а жирность увеличивается с 3,04% у личинок до 33,70% у салаки длиной 19 см, причем содержание жира увеличивается неравномерно, оно резко возрастает к моменту половой зрелости, а в дальнейшем интенсивность жиронакопления замедляется.

Отношение количества белка к жиру в теле салаки в процессе ее роста не остается постоянным: у личинок и мальков оно колеблется от 24,7 до 25,9, у годовиков уменьшается до 2,9, а у половозрелых рыб — от 2,4 до 1,7. Это позволяет утверждать, что у половозрелой салаки Рижского залива в IV стадии зрелости количество жира равно приблизительно половине наличного количества белка.

В различных районах Балтийского моря рост салаки неодинаков. Лучше всего она растет в юго-западных районах, хуже всего — в Рижском и Финском заливах (табл. 2).

Замедленный рост салаки в Рижском и Финском заливах, по данным И. И. Николаева [12], не связан с состоянием кормовой базы, а обусловлен более суровым зимним температурным режимом.

Таблица 1

Химические показатели	Пол	Средняя длина рыб в см						
		личин- ки*	4,7	6,7	9,5	11,7	12,8	19,0
		Средний вес рыб в г						
			0,1	0,5	1,5	6,5	—	17,0
		В % на сырое вещество						
Влага	Самки	85,74	84,17	79,90	76,83	75,23	73,89	71,52
	Самцы	—	—	—	—	76,74	73,45	73,20
Белок	Самки	10,74	12,69	15,80	14,93	15,83	15,96	16,96
	Самцы	—	—	—	—	15,83	15,81	16,87
Жир	Самки	0,43	0,49	1,91	5,05	6,66	8,04	9,60
	Самцы	—	—	—	—	5,90	8,30	—
Зола	Самки	1,28	2,03	2,29	2,09	1,75	1,85	1,84
	Самцы	—	—	—	—	1,91	2,04	2,06
Гликоген	Самки	—	—	—	0,67	—	0,48	0,47
	Самцы	—	—	—	—	—	0,49	0,44
		В % на сухое вещество						
Белок	Самки	75,31	80,25	78,62	64,45	63,50	61,01	59,54
	Самцы	—	—	—	—	65,90	60,23	62,94
Жир	Самки	3,04	3,10	9,66	21,82	26,66	31,10	33,70
	Самцы	—	—	—	—	25,36	31,61	—
Зола	Самки	9,01	12,86	11,41	9,02	7,04	7,10	6,40
	Самцы	—	—	—	—	8,21	7,77	7,68
Гликоген	Самки	—	—	—	2,89	—	1,83	1,64
	Самцы	—	—	—	—	—	1,84	1,64
Отношение белка к жиру		24,7	25,9	8,1	2,9	2,4	1,9	1,7

\* Для анализа взяты крупные личинки перед их превращением в мальков.

Таблица 2

Районы моря и автор	Средняя длина салаки в см по возрастным группам		
	3	4	5
Рижский залив (М. Н. Лишев [8]) . . . . .	12,9	14,9	17,1
Финский залив (Л. А. Раннак [14]) . . . . .	14,0	15,4	16,2
Район Вентспилс—Сарема (М. Н. Лишев [8]) . . . . .	15,4	16,5	18,0
Вислинский залив (А. В. Селецкая [15]) . . . . .	17,7	19,4	—

В открытом море салака питается всю зиму при температуре воды, не опускающейся ниже 2°. В Рижском заливе зимой салака почти не питаются. Это, по мнению автора, обусловлено понижением температуры воды до 0,3—0,5°, что и является причиной замедленного роста салаки в этих районах.

Неодинаковые условия обитания в различных районах сказываются не только на темпе роста салаки, но и на химическом составе ее тела, в частности на содержании жира. На основании литературных данных и наших наблюдений мы видим, что наибольшую жирность имеет салака Рижского и Финского заливов, а наименьшую — салака из южных районов Балтийского моря.

Жирность весенненерестующей салаки из различных районов Балтийского моря приведена в табл. 3.

Таблица 3

Район и сроки сбора	Автор	Характеристика материала	Средняя жирность в %		Предел колебания жирности в % на сухое вещество
			на сырое вещество	на сухое вещество	
Рижский залив, 1951—1955 гг.	П. М. Пожогина	Рыбы целые без подразделения по полу и стадиям зрелости	7,2	28,3	12,0—46,4
Рижский залив, 1956—1957 гг.	М. Н. Кривобок и О. И. Тарковская [5]	То же	7,2	28,6	14,2—46,1
Финский залив, декабрь 1956 г.	Те же	,	5,8	25,0	20,9—28,7
Северная Балтика, район Вентспилса, декабрь 1956 г.—апрель—июнь 1956 г.	"	,	4,8	21,2	13,4—35,4
Вислинский залив, апрель—июнь 1956 г.	А. П. Макарова [9]	Тушка полово-зрелых рыб	3,3	14,6	12,2—16,1
Гданьский залив, январь 1951 г.—август 1952 г.	Я. Микицинская [23]	Мясо полово-зрелых рыб	3,3	14,5	5,6—25,1

Таким образом, между интенсивностью роста и содержанием жира в теле салаки из различных участков Балтийского моря наблюдается обратная зависимость. Наиболее жирная салака Рижского залива характеризуется наиболее слабым ростом, а наиболее быстро растущая салака из южных районов является наименее жирной (рис. 1). Это, видимо, можно объяснить изменениями белкового и жирового обмена под влиянием температурного режима в различных участках моря.

У салаки, так же как и у других рыб, белковый обмен, сбусловливающий рост, наиболее интенсивно протекает при более высокой температуре, и в этих условиях он значительно преобладает над жировым. С понижением температуры интенсивность общего обмена снижается главным образом за счет его белковой части, вследствие чего удельный вес жирового обмена увеличивается. Одновременно меняется соотношение между жиром, расходуемым на окислительные процессы, и жиром, который откладывается в теле рыбы. Количество последнего возрастает, и жирность рыбы увеличивается, что наблюдается во второй половине лета у большинства наших морских и пресноводных рыб.

У каждого вида рыб при понижении температуры воды до известного предела прекращается рост, а белковый обмен снижается до минимума при продолжающемся процессе накопления жира. В это время жир становится основным источником энергии, что снижает расход белков на энергетические процессы.

У весенненерестующей салаки Рижского залива развитие половых продуктов начинается зимой. Поскольку поступление белка с пищей в это время является минимальным, организм более экономно расходует его на окислительные процессы, которые происходят за счет жира.

Это было показано на примере молоди сазана, выращиваемой в нерестово-вырастных хозяйствах дельты Волги [14]. Вследствие специфических условий развития кормовых организмов в этих водоемах, начиная с середины июня, молодь испытывает недостаток в животной пище и переходит на растительное питание, что сопровождается резким замедлением роста и увеличением содержания жира в теле. При этом наблюдалась обратная зависимость между

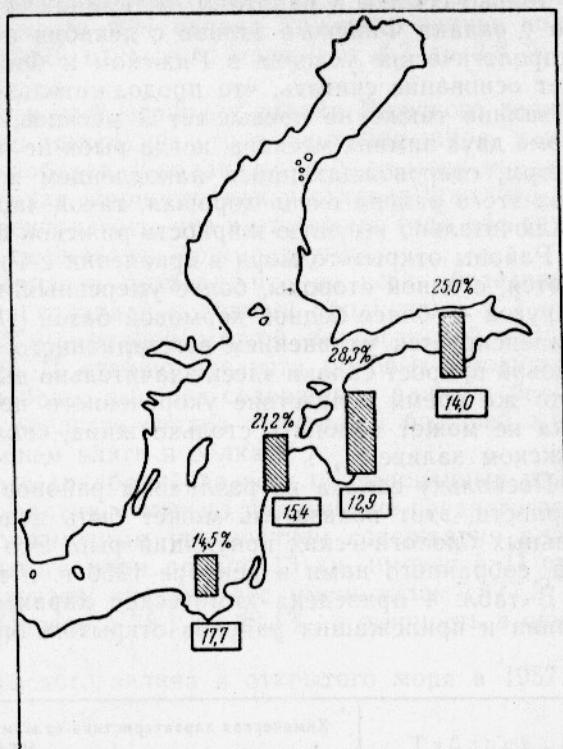


Рис. 1. Длина и жирность трехлетней салаки в различных районах Балтийского моря: цифры в прямоугольниках без штриховки — длина в см; цифры над заштрихованными прямоугольниками — жирность в пересчете на сухое вещество.

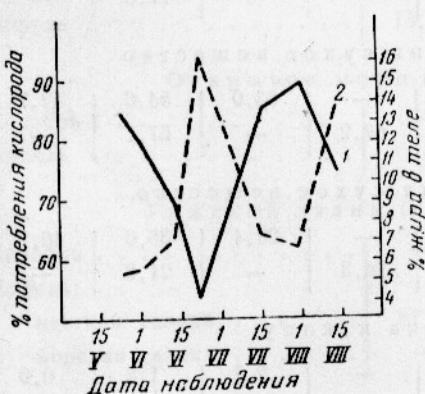


Рис. 2. Влияние содержания жира в теле молоди сазана на интенсивность окисления белка:  
1—потребление кислорода на окисление белка (в %); 2—содержание жира в теле рыбы (в % в пересчете на сухое вещество).

1—потребление кислорода на окисление белка (в %); 2—содержание жира в теле рыбы (в % в пересчете на сухое вещество).

количеством белка, расходуемого на окислительные процессы, и содержанием жира в теле. При одной и той же интенсивности дыхания в момент наибольшего ожирения расходование белка на окислительные процессы снижается на 40 % по сравнению с исходным периодом, когда рыба еще не испытывала недостатка в белковой пище (рис. 2).

Эти результаты хорошо согласуются с законом изодинами Рубинера [25], по которому в энергетическом обмене жиры, белки и углеводы могут друг друга замещать согласно их физиологической теплоте сгорания.

Для того чтобы понять особенности роста рыбы в том или ином районе, помимо прочих условий

среды, необходимо знать температурный предел, при котором прекращается ее рост. В отношении салаки такие данные отсутствуют. Имеется только ссылка в работе Л. А. Раннак [14] на указание Хеллеваара, что у салаки Финского залива с декабря по июнь рост прекращается. Гидрологические условия в Рижском и Финском заливах сходны. Это дает основание считать, что продолжительность роста салаки Рижского залива также не превышает 5 месяцев, в остальное время года, кроме двух зимних месяцев, когда рыба не питается, происходит только откорм, сопровождающийся накоплением жира. Поскольку кормовая база этого района очень хорошая, такой характер обмена обеспечивает исключительно высокую жирность рижской салаки.

Районы открытого моря в сравнении с Рижским заливом характеризуются, с одной стороны, более умеренным температурным режимом, а с другой — более бедной кормовой базой [18]. Но последнее полностью компенсируется удлинением вегетационного периода, в результате чего годовой прирост салаки здесь значительно выше, чем в Рижском заливе. В то же время вследствие укороченного периода откорма в море салака не может накопить столько жира, сколько накапливает салака в Рижском заливе.

Поскольку салака из различных районов моря отличается по своей жирности, этот показатель может быть использован при изучении отдельных биологических популяций рыб. Это видно из анализа материала, собранного нами в декабре 1956 г. и в апреле 1957 г.

В табл. 4 приведена химическая характеристика салаки Рижского залива и прилежащих районов открытого моря (декабрь 1956 г.).

Таблица 4

Районы лова	Химическая характеристика салаки разных размерных групп и стадий зрелости						
	до 10 см	12,5–13,0 см			18,0–20,0 см		
		I	II	II–III	VI–II	II	III
Содержание влаги в %							
Рижский залив . . .	—	75,7	75,1	—	76,6	73,1	68,3
Открытое море . . .	79,4	78,9	77,2	—	—	77,3	—
Содержание белка в % на сухое вещество							
Рижский залив . . .	—	58,2	56,7	—	63,0	54,6	42,7
Открытое море . . .	70,2	72,6	66,2	67,2	—	67,1	—
Содержание жира в % на сухое вещество							
Рижский залив . . .	—	33,3	34,2	—	28,4	36,6	46,1
Открытое море . . .	18,9	16,6	23,9	26,3	—	21,8	—
Отношение белка к жиру							
Рижский залив . . .	—	1,7	1,6	—	2,2	1,5	0,9
Открытое море . . .	3,7	4,3	2,8	2,5	—	3,0	—

В декабре в Рижском заливе все одноразмерные группы салаки с половыми продуктами на всех стадиях зрелости, по сравнению с аналогичными группами салаки открытого моря, характеризовались меньшим содержанием влаги и белка и повышенным содержанием жира.

Например, у трехлеток Рижского залива содержание жира колебалось от 33,3 до 34,2% на сухое или от 7,1 до 8,2% на сырое вещество, а в открытом море оно не превышало соответственно 26,3%, или 6,0%. Отношение количества белка к жирам в теле салаки Рижского залива колебалось от 2,2 до 0,9, а у салаки открытого моря — от 4,3 до 2,5, т. е. было в 2 раза меньше.

Следует подчеркнуть, что в этот период у салаки Рижского залива ни разу не было обнаружено такого низкого содержания жира, как у салаки открытого моря, и наоборот, у салаки открытого моря ни разу не была отмечена такая высокая жирность, как у салаки Рижского залива. Это дает основание предполагать, что в это время года обе группы держатся раздельно, не смешиваясь друг с другом.

Анализ имеющихся материалов показал, что во всех обследованных районах неполовозрелая салака с половыми продуктами в I стадии зрелости по сравнению с основной массой половозрелой салаки той же длины, но имеющей II стадию зрелости половых продуктов, имеет меньшую жирность и более высокое содержание влаги и белка. При переходе в III стадию зрелости салака отличается большей жирностью и меньшим содержанием влаги и белка в теле.

В апреле (по сравнению с декабрем) во всех обследованных районах у одноразмерных групп салаки отмечено уменьшение среднего веса и содержания жира с одновременным увеличением содержания влаги в теле. Так, у салаки открытого моря длиной 13 см, имеющей II стадию зрелости половых продуктов, средний вес уменьшился с 17,5 до 16,2 г, содержание влаги возросло с 78,1 до 78,4%, а жирность в среднем упала с 22,3 до 17,6%.

Жирность салаки из Рижского залива и открытого моря в 1957 г. приведена в табл. 5.

Таблица 5

Время взятия пробы	Жирность салаки в % на сухое вещество по стадиям зрелости				Средняя по всем стадиям
	I	II	III	IV	
Открытое море (трехлетки, $l$ 12,5–13 см)					
Декабрь . . . . .	16,6	24,0	26,3	—	22,3
Апрель . . . . .	13,9	19,0	20,0	—	17,6
Открытое море (пятилетки, $l$ 18–20 см)					
Декабрь . . . . .	—	21,8	—	—	21,8
Апрель . . . . .	—	—	13,3	14,5	13,9
Рижский залив (трехлетки, $l$ 12,5–13 см)					
Декабрь . . . . .	—	33,3	34,2	—	33,8
Апрель:					
местная салака . . . . .	31,2	32,6	32,3	31	31,8
морская салака . . . . .	—	26,2	28,1	—	27,1
Рижский залив (пятилетки, $l$ 18–20 см)					
Декабрь . . . . .	—	36,6	46,1	—	41,4
Апрель:					
местная салака . . . . .	—	34,5	33,1	36,1	34,5
морская салака . . . . .	—	22,5	16,3	20,9	19,9

Если в зависимости от степени жирности рыб их разделить на две группы: 1) рыбы, содержащие до 30% жира, и 2) выше 30%, то у пятилеток длиной от 18 до 20 см жирность составит: по 1-й группе 19,9%, по 2-й—34,5% на сухое вещество; соответственно по трехлеткам — 27,15% и 31,8%.

Анализируя выделенную группу более тощей салаки Рижского залива, мы видим, что по содержанию жира она занимает промежуточное

положение между салакой открытого моря и собственно Рижского залива. Мелкая салака длиной 12,5—13 см по жирности более приближается к местной, а крупная—к салаке открытого моря. Это объясняется тем, что проникшая в залив морская салака держится не изолированно, а в какой-то степени смешивается с местной.

Ввиду того, что определение жира проводили в средних пробах, состоящих из 10 рыб, полученные данные могут характеризовать степень смешивания этих двух групп. Так как среди морской салаки преобладала крупная рыба, а мелкая встречалась единично, то естественно, что первая соответственно в большем количестве проникала в залив, вызывая более значительное смещение степени жирности, чем вторая.

При нанесении на

Рис. 3. Места концентрации морской и местной салаки длиной 18—20 см в Рижском заливе в апреле 1957 г.: кружки—морская салака, квадраты—салака Рижского залива (цифрами обозначена жирность в % в пересчете на сухое вещество).

карту мест поимки пятилетней салаки различной жирности мы видим, что местная, более жирная салака держится в восточной и юго-восточной части залива, а более тощая морская—в западной и северо-западной (рис. 3).

Кроме материала, собранного в апреле, нами была проанализирована одна проба салаки, взятая из уловов промыслового траулера в северо-западной части залива 5 марта 1957 г. Средняя жирность трехлеток из этой пробы составляла 27%, а пятилеток — 16,8%. Такая низкая жирность позволяет считать, что в данном случае мы имели дело с морской салакой, зашедшей в Рижский залив на нерест.

Данные по распределению морской салаки в Рижском заливе, полученные на основании изучения ее жирности, совпадают с результатами ихтиологических исследований (М. Н. Лишев). Это дает основание считать, что показатель жирности может быть использован при изучении отдельных биологических групп рыб.

Созревание половых продуктов у салаки сопровождается значительными изменениями химического состава ее тела. Так как этот вопрос уже частично разбирался в работе М. Н. Кривобок и О. И. Тарковской [15],

в настоящей статье мы ограничимся только анализом данных, полученных по трехлетней весенненерестующей салаке, преобладающей в собранном нами материале.

Из табл. 6 видно, что при одной и той же средней длине 13 см созревание половых продуктов от II до V стадии сопровождается увеличением веса рыбы с 17,6 до 19,7 г, который после нереста снижается до 18,3 г. Максимальное количество сухого вещества наблюдается при IV стадии зрелости половых продуктов салаки, а увеличение общего веса тела рыбы в V стадии обусловлено происходящим в это время оводнением тканей. Содержание жира увеличивается от 918 мг во II стадии до 1558 мг в IV, а затем снова уменьшается до 544 мг в VI стадии. Содержание белка по мере созревания половых продуктов постепенно возрастает, достигая максимума в V стадии зрелости, а после нереста понижается. Однако прирост белка не обнаруживается при его выражении в процентах от сырого или сухого веса, так как в этом случае он затушевывается более значительными изменениями в содержании жира и влаги.

Таблица 6

Показатели	Изменение химического состава салаки по стадиям зрелости половых продуктов					В среднем по всем стадиям	Отклонение от средней величины в %
	II	III	IV	V	VI		
В абсолютных величинах							
Сырой вес рыбы в г . . . . .	17,6	18,2	19,2	19,7	18,3	18,6	±3,7
Сухой вес в г . . . . .	4,0	4,7	5,0	4,6	3,8	4,4	±8,8
Содержание влаги в г . . . . .	13,6	13,5	14,2	15,2	14,5	14,2	±3,5
Содержание в мг:							
жира . . . . .	918	1348	1558	1104	544	1094	±26,6
белка . . . . .	2662	2927	3056	3119	2847	2922	±4,6
золы . . . . .	352	341	355	345	382	355	±3,1
В % на сырое вещество							
Сухой остаток . . . . .	22,8	25,6	26,1	23,1	20,7	23,7	—
Влага . . . . .	77,2	74,4	73,9	76,9	79,3	76,3	—
Жир . . . . .	5,2	7,4	8,3	5,6	3,0	5,9	—
Белок . . . . .	15,1	16,1	15,9	15,8	15,6	15,7	—
Зола . . . . .	2,0	1,9	1,9	1,8	2,1	1,9	—
В % на сухое вещество							
Жир . . . . .	22,8	28,9	31,1	24,3	14,4	24,3	—
Белок . . . . .	66,1	62,8	61,0	68,5	75,3	66,85	—
Зола . . . . .	8,8	7,3	7,1	8,2	11,6	8,6	—
Отношение влаги к белку	5,1	4,6	4,6	4,9	5,1	4,9	—
Отношение влаги к жиру	14,8	10,0	8,9	13,7	26,6	14,8	—
Отношение белка к жиру	2,9	2,2	1,9	2,8	5,2	3,0	—

Созревание половых продуктов мало влияет на содержание золы, количество которой колеблется от 341 до 382 мг, составляя в среднем 1,9% от сырого и 8,6% от сухого веса тела.

В процессе полового созревания рыб наибольшие колебания наблюдаются в содержании жира. Эти отклонения, выраженные в процентах от средней величины, составляют по жиру  $\pm 26,6\%$ , по белку  $\pm 4,6\%$ , по влаге  $\pm 3,5\%$  и по золе  $\pm 3,1\%$ .

В табл. 6 показано изменение химического состава тела трехлетней весенненерестующей салаки во время созревания ее половых продуктов.

В теле салаки содержится влаги в 4,9 раза больше, чем белка, и в 14,8 раза больше, чем жира. Отношение белка к жиру изменяется от 1,9 в IV стадии до 5,2 в VI стадии.

Рассмотренные изменения химического состава тела трехлетней салаки в процессе созревания половых продуктов типичны для самцов и самок других возрастных групп как весенне- так и осенненерестующей салаки из Рижского залива и открытого моря. Разница лишь в том, что по мере увеличения размеров рыбы, ее жирность увеличивается. Осененерестующая салака по сравнению с весенненерестующей салакой такого же размера и на тех же стадиях зрелости характеризуется меньшим содержанием влаги, белка и золы и более высоким содержанием жира.

Во всех случаях характерным является накопление жира в начальных стадиях развития половых продуктов, максимальное его содержание наблюдается в IV стадии; при переходе в V, а затем в VI стадию количество жира резко снижается, что сопровождается увеличением влажности.

Накопление жира в начальный период созревания половых продуктов отмечают у атлантических сельдей Брюсс [16] и др., у мерланга — Булл [17], у трески — Кордил [21], у макрели — Хидамбарам и Кригинаумути [19]. Это отмечено также и для всех проходных и полупроходных рыб. Физиологическое значение этого явления заключается в том, что организм рыбы в этот период должен иметь некоторый резерв энергии для завершения созревания половых продуктов и нереста.

При переходе из IV в V стадию трехлетняя весенненерестующая салака Рижского залива теряет 29,1% жира. За время нереста по отношению к V стадии количество жира уменьшается на 50,7%, из которых только 5,1% приходится на жир выметанных половых продуктов, а остальные 45,6% расходуются на энергетические процессы. Общая потеря жира на процессы созревания половых продуктов и нерест (по отношению к IV стадии зрелости) составила у трехлетней салаки в 1956 г. 65,1%.

Наблюдения за изменением химического состава тела салаки в процессе созревания половых продуктов были дополнены в 1957 г. определениями содержания гликогена в мышцах весенненерестующей салаки (во время ее нерестового хода в Рижском заливе). Анализ полученных данных (табл. 7) показал, что содержание гликогена понижается с возрастом и мало зависит от пола рыбы. Процесс созревания половых продуктов мало влияет на содержание гликогена и только после нереста количество его несколько увеличивается. Эти результаты до некоторой степени совпадают с данными Фонтена [20], который указывает, что у рыб во время миграции содержание гликогена остается приблизительно постоянным.

Созревание половых продуктов у салаки сопровождается не только количественными, но и качественными изменениями состава белков тела. И. Н. Петренко и А. А. Карасикова [13] установили, что мышцы салаки характеризуются очень сложным комплексом свободных и связанных аминокислот, неодинаковым для самцов и самок. В процессе овогенеза комплекс аминокислот подвергается значительным изменениям, особенно на последних стадиях зрелости. Установлено, что бел-

Таблица 7

Возрастные группы	Содержание гликогена (в % к сырому весу) в мышцах салаки различной стадии зрелости							Среднее
	Juv	I	II	III	IV	V	VI	
Годовики . . . . .	0,67	—	—	—	—	—	—	0,67
Трехлетки:								
самки . . . . .	—	0,52	0,44	0,43	0,48	0,46	0,54	0,48
самцы . . . . .	—	0,48	0,45	0,36	0,49	0,40	0,57	0,46
Пятилетки:								
самки . . . . .	—	—	0,31	—	0,47	0,39	0,47	0,41
самцы . . . . .	—	—	—	—	—	0,44	—	0,44

ки половых продуктов в основном формируются как из свободных, так и из связанных аминокислот мышц. Вследствие этого в процессе созревания, особенно на последних стадиях, в аминокислотном комплексе мышц самок салаки наблюдается резко выраженный недостаток метианина, валина, фенилаланина и аргинина. В аминокислотном комплексе мышц самцов, в отличие от самок, совершенно не обнаружен фенилаланин, а к концу нереста резко уменьшается количество треонина, пролина, триптофана и метионина.

По мере созревания яичников и семенников появляются новые аминокислоты и уже в IV и V стадиях в них наблюдается почти полный комплекс всех аминокислот. Одновременно происходят и значительные количественные изменения; в яичниках по мере созревания резко увеличивается количество аргинина, а в семенниках уменьшается содержание тирозина.

Представляет интерес анализ данных, показывающих перераспределение жира в различных частях тела салаки в процессе ее полового созревания. Этот вопрос важен потому, что ихтиологи в своих суждениях о жирности рыбы часто исходят из визуальной оценки его количества в полости тела рыбы, полагая, что это в достаточной мере отражает содержание жира во всей рыбе.

В качестве примера можно привести данные Вульфа [27] по сельди Северного моря. Автор пользовался визуальным методом определения содержания жира в полости тела рыбы, применяя для этого четырехбалльную шкалу. Согласно его исследованиям сельдь, имеющая I и II стадии зрелости половых продуктов, является наиболее жирной (индексом жирности 3,5—4,0). По мере созревания индекс жирности постепенно снижается до 1,0—1,5 в V—VI стадиях.

Для того чтобы решить, в какой мере этот показатель отражает общую жирность, мы раздельно определяли содержание жира в тушке рыбы, включая и голову, в ее половых продуктах и внутренностях. Для исследования была взята трехлетняя и пятилетняя салака различных стадий зрелости, выловленная в открытом море и Рижском заливе в апреле и июне 1957 г.

Содержание влаги и жира (в % на сухое вещество) в отдельных частях тела трехлетней салаки Рижского залива в июне 1957 г. приведено в табл. 8.

Как видно из табл. 8, жирность тушки по мере созревания половых продуктов увеличивается до максимальной в IV стадии, а затем снижается до минимума в VI стадии. Во внутренностях она уменьшается

Таблица 8

Пол и стадия зрелости	Сырой вес в г	Тушка		Внутренности		Гонады			Отношение веса гонад к весу тела в %	Общее содержание жира в рыбе
		влага	жир	влага	жир	вес в г	влага	жир		
Самки II . . . .	19,0	71,3	29,2	56,7	37,5	0,1	75,6	11,8	0,6	30,0
Самки III . . . .	18,4	72,8	20,5	63,2	32,6	0,7	71,2	3,7	3,8	21,2
Самцы III . . . .	18,0	72,1	32,3	67,4	31,7	1,2	77,4	5,7	6,6	20,9
Самки IV . . . .	19,6	72,9	36,7	73,4	33,6	2,3	78,4	2,2	11,5	33,3
Самцы IV . . . .	20,0	72,5	34,7	73,7	23,0	2,0	76,5	8,6	10,1	31,8
Самки V . . . .	19,0	73,5	29,8	74,7	31,9	2,4	78,7	5,7	12,8	27,3
Самцы V . . . .	20,4	73,4	31,6	77,0	21,7	2,6	83,0	6,1	12,7	28,9
Самки VI . . . .	17,0	74,8	29,4	76,3	20,1	0,2	83,0	5,7	1,3	28,2
Самцы VI . . . .	16,8	74,2	23,9	76,7	19,0	0,2	81,4	8,1	1,1	23,5
В среднем:										
самки . . . .	—	73,5	29,1	71,9	27,0	—	77,8	4,3	—	27,5
самцы . . . .	—	73,0	30,6	73,7	23,9	—	79,6	7,1	—	28,8

с 37,5% во II стадии до 19,0% в VI. Половые продукты содержат максимальное количество жира во II стадии зрелости, в III стадии оно снижается и во всех последующих остается неизменным.

Молоки значительно жирнее икры, а во внутренностях самок жира содержится больше, чем у самцов.

В табл. 9 приведено изменение содержания жира в отдельных органах салаки в процессе созревания половых продуктов (в %).

Результаты анализов показывают, что у трехлетних рыб в I стадии зрелости жир тушки составляет в среднем 74,7% от его общего количества. По мере созревания удельный вес жира тушки увеличивается до 94% в IV и до 95,8% в VI стадии. Жир гонад во II стадии составляет только 0,4% от общего количества; в V стадии процент жира увеличивается до 2,1, а в VI снова снижается до 0,3. Жир внутренностей салаки в I стадии зрелости составляет 25,3% от общего количества, а по мере созревания количество жира постепенно снижается до 3,9% у рыб в VI стадии.

Салака, пойманная в апреле как в открытом море, так и в Рижском заливе, отличается от салаки, выловленной в Рижском заливе летом, несколько большим содержанием жира в гонадах, что, по-видимому, объясняется пониженным обменом в это время года.

Зная количество жира, содержащегося в теле трехлетней салаки на отдельных стадиях зрелости (табл. 10), можно на основании установленного процентного соотношения рассчитать абсолютное количество жира, содержащегося в отдельных частях тела. На основании этих расчетов можно заключить, что по мере созревания от II до IV стадии жирность тушки почти удваивается (с 750 мг до 1464 мг); при переходе в V, а затем в VI стадию содержание жира снижается до 521 мг. В гонадах салаки II стадии зрелости содержится только 3,7 мг жира, в IV и V стадиях количество его увеличивается до 23,8 мг, а после нереста уменьшается до 1,6 мг. Во внутренностях содержание жира последовательно уменьшается с 164 мг в начале до 21,2 мг в конце.

Изменение содержания жира в различных участках тела весенненерестующей трехлетней салаки во время созревания ее половых продуктов приведено в табл. 10.

Наблюдения показали, что изменения в соотношении содержания жира в отдельных частях тела рыбы мало зависят от ее размеров, времени и места поимки и что основным фактором, обуславливающим эти изменения, является созревание половых продуктов.

В зависимости от места концентрации жира в теле рыб Морава [24] разделил их на три группы. К первой относятся угорь, минога, осетр, у которых основная масса жира откладывается в теле; ко второй — щука, окунь, судак — рыбы с тощим мясом и с большим количеством жира в полости тела; к третьей — тресковые — с тощим мясом, у которых жир откладывается в печени.

Таким образом, судить о жирности рыбы по количеству жира, находящегося на внутренностях, можно только в отношении тех видов, у которых он в основном откладывается в полости тела. Для таких рыб, как салака, у которых он откладывается в мускулатуре, этот метод оценки не пригоден.

По данным М. А. Летицевского [7], жирность белорыбицы в период ее нерестовой миграции уменьшается с 26,1% в момент входа в Волгу (при состоянии зрелости половых продуктов II — III) до 1,5% после нереста в р. Уфе. Совсем по-

Таблица 9

Районы и время взятия пробы	Содержание жира в отдельных органах салаки по стадиям зрелости:											
	Гонада						внутренности					
	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
Трехлетки 12,5—13 см длины												
Открытое море, апрель	74,7	82,2	87,3	—	—	0,7	5,4	—	—	25,3	17,2	7,3
Рижский залив, апрель	—	77,0	90,0	—	—	0,3	3,6	—	—	—	22,7	6,4
Рижский залив, июнь . . .	—	86,1	87,3	94,0	93,4	95,8	—	0,2	0,8	1,5	2,1	0,3
Среднее . . . . .	74,7	81,8	88,2	94,0	93,4	95,8	—	0,4	3,2	1,5	2,1	0,3
Пятилетки 18—20 см длины												
Открытое море, апрель	—	82,7	82,0	85,7	—	—	1,4	12,5	10,0	—	—	15,9
Рижский залив, июнь . . .	—	—	94,5	94,9	—	—	—	2,7	1,5	—	—	—
Среднее . . . . .	—	82,7	82,0	90,1	94,9	—	—	1,4	12,5	6,3	1,5	—
Открытое море, апрель	—	—	82,7	82,0	85,7	—	—	1,4	12,5	10,0	—	5,5
Рижский залив, июнь . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,9
Среднее . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3,6

Таблица 10

Показатели	Стадии зрелости				
	II	III	IV	V	VI
Вес рыбы в г . . . . .	17,6	18,2	19,2	19,7	18,3
Содержание жира в % на сухое вещество . . . . .	22,8	28,9	31,1	24,3	14,4
Содержание жира в мг . . . . .	918,0	1348,0	1558,0	1104,0	544,0
Т у ш к а					
Содержание жира в % от общей жирности . . . . .	81,8	88,2	94,0	93,4	95,8
Содержание жира в мг . . . . .	750,0	1219,9	1464,1	1030,1	521,2
Г о н а д ы					
Содержание жира в % от общей жирности . . . . .	0,4	1,0	1,5	2,1	0,3
Содержание жира в мг . . . . .	3,7	13,5	23,8	23,8	1,6
В н у т р е н н о с т и					
Содержание жира в % от общей жирности . . . . .	17,9	8,5	4,5	4,5	3,9
Содержание жира в мг . . . . .	164,3	114,6	70,1	50,7	21,2

иному изменялась жирность белорыбицы при ее выдерживании в Ардонских садках в Северной Осетии. За 8 месяцев выдерживания, в течение которых икра полностью созрела, а рыбы не питались, жирность их мяса по сравнению с исходной уменьшилась в среднем с 16,7 до 13,4%, а жирность внутренностей с 47,5 до 17,5%.

Таким образом, более значительная затрата жира рыбой в естественных условиях обусловливается энергетическими затратами при ее подъеме вверх по реке на протяжении 3000 км.

В то же время опыты М. А. Летичевского [7] показывают, что в тех случаях, когда рыба находится в условиях, исключающих значительную энергетическую затрату на передвижение, созревание половых продуктов у белорыбицы, так же как и у салаки, сопровождается значительно большей потерей жира во внутренностях, чем в мышцах. Это указывает на неодинаковую физиологическую значимость мышечного и полостного жира и на то, что энергетические затраты, связанные с созреванием половых продуктов, в основном покрываются за счет последнего.

В сентябре 1958 г. нами был собран материал по жирности осенне-нерестующей салаки Вислинского залива (табл. 11).

При средней длине тела 19,8 см во II стадии зрелости самцы в среднем весили 67,9 г, а самки — 68,0 г. По мере созревания половых продуктов их вес увеличивается. В IV стадии зрелости самцы весят 74,5, а самки 77,62 г. После нереста вес самок снижается до 61,8 г, так что по отношению к IV стадии потеря в весе у них составляет 15,8 г, или 20,3%.

Содержание влаги в теле салаки обоих полов во II стадии зрелости в среднем составляет 73,1%. При созревании до IV стадии включительно оно уменьшается до 70,1—71,4%, а после нереста возрастает у са-

Таблица 11

Показатели	Пол	Содержание влаги и жира в теле салаки, находящейся в стадии зрелости					
		II	III	IV	V	VI	VI-II
Вес рыбы в г . . . . .	Самки	68,0	68,7	77,6	—	61,8	66,0
	Самцы	67,9	70,0	74,5	—	—	—
Влага в % от веса тела . .	Самки	73,0	71,6	70,1	—	80,9	75,0
	Самцы	73,5	71,3	71,4	—	—	—
Жирность в % на сухое вещество	Самки	31,8	36,9	33,9	—	12,1	26,0
	Самцы	30,0	36,0	34,7	—	—	—
Жирность в % на сырое вещество	Самки	8,56	10,36	9,78	—	2,31	6,50
	Самцы	8,09	10,38	9,68	—	—	—
Содержание жира в мг . . .	Самки	5820	7117	7589	—	1428	—
	Самцы	5493	7266	7216	—	—	—

мок до 80,9%. Содержание жира (в % на сухое вещество) при переходе от II к III стадии зрелости увеличивается от 31,8 до 36,9%. В дальнейшем жирность уменьшается до 33,9% в IV стадии и до 12,1% в VI стадии. Процентное содержание жира в теле самцов изменяется приблизительно так же, как и у самок. У салаки во II стадии зрелости, пойманной в различных участках Бислинского залива, жирность колеблется от 30,0 до 32,5%, а при переходе в IV стадию амплитуда колебаний заметно увеличивается (от 30,0 до 37,5%).

Абсолютное количество жира в теле самок салаки увеличивается от 5820 мг во II стадии зрелости до 7589 мг в IV стадии.

Несоответствие между действительным содержанием жира и его процентным выражением объясняется тем, что при переходе из III в IV стадию (параллельно продолжающемуся процессу накопления жира) происходит увеличение массы тела за счет развивающихся половых продуктов с низким содержанием жира. Вследствие этого абсолютное содержание жира хотя и продолжает увеличиваться, но его процентное выражение по сравнению с предыдущей стадией значительно уменьшается.

Таким образом, в процессе созревания половых продуктов содержание жира в теле крупной салаки Бислинского залива изменяется так же, как и у мелкой трехлетней салаки Рижского залива. Разница состоит только в том, что первая на процессы, связанные с нерестом, расходует 81% своего запаса жира, а вторая только 65,1%. Объясняется это тем, что у крупной салаки удельный вес половых продуктов значительно выше. В среднем в IV стадии они весят 13,7 г, что составляет 17,7% веса тела, а у мелкой — 2,25 г, или 11,7% веса тела.

Несмотря на указанные различия, после нереста у обеих групп остается приблизительно одинаковое количество жира: у салаки Бислинского залива — 12,1, у рижской — 14,4% в пересчете на сухое вещество. Такое количество жира является тем минимумом, который необходим организму салаки для его нормальной жизнедеятельности. Если мы подсчитаем количество жира, расходуемое этими двумя различными группами салаки на процессы, связанные с овуляцией и выметом 1 г икры, то для первой расход жира составит 0,448, а для второй — 0,450 г (табл. 12).

Таблица 12

Показатели	Самки салаки длиной в см	
	13	19,8
Вес рыбы в IV стадии в г . . . . .	19,2	77,6
Вес икры в IV стадии в мг . . . . .	2,250	13,735
Вес икры в IV стадии в % от веса тела . . . . .	11,7	17,7
Содержание жира в теле в IV стадии в мг . . . . .	1558	7589
Содержание жира в теле в VI стадии в мг . . . . .	544	1428
Расход жира на овуляцию и нерест в мг . . . . .	1014	6161
Расход жира в % от общей жирности . . . . .	651	810
Расход жира на овуляцию и выметывание 1 г икры в мг . . . . .	450	448

Расход жира на овуляцию и вымет одной весовой единицы икры у салаки различной длины приблизительно одинаков.

На основании этих данных можно сказать, что потребность в жире у салаки должна быть пропорциональна массе ее развивающихся половых продуктов в IV стадии зрелости. При одной и той же длине тела рыбы с повышенной плодовитостью будут испытывать большую потребность в энергетическом материале по сравнению с рыбами с пониженной плодовитостью. Отсюда становятся понятными причины значительных индивидуальных колебаний жирности внутри локальных стад салаки в преднерестовый период. Их надо рассматривать не как следствие различной обеспеченности пищей, а как результат неодинаковой потребности рыбы в энергетическом резерве.

Исходя из этих данных, растянутость нереста салаки следует рассматривать как результат неодинаковой плодовитости. Последняя должна влиять как на интенсивность развития самих гонад, так и на продолжительность накопления жира.

Можно предположить, что рыбы с пониженной плодовитостью, нуждаясь для обеспечения своего полового цикла в меньшем количестве жира, раньше закончат процесс его накопления, а следовательно, раньше будут готовы к нересту по сравнению с рыбами с повышенной плодовитостью. Чем больше будет амплитуда колебаний в плодовитости салаки, тем продолжительнее должен быть ее нерест.

#### ВЫВОДЫ

1. Произведенными исследованиями была выявлена важная роль жирового обмена в процессе созревания половых продуктов и нерестовых миграций салаки. Так как у рыб жир является основным источником энергии, от его количества в организме зависит интенсивность созревания половых продуктов и характер нерестовых миграций.

2. По мере роста содержание жира в теле салаки увеличивается с 3% у личинок до 33,7% от сухого веса у наиболее крупных рыб. Особенно резко возрастает жирность до наступления половой зрелости, в дальнейшем интенсивность этого процесса снижается.

3. При сопоставлении интенсивности роста весенненерестующей салаки из различных районов Балтийского моря с ее жирностью между этими двумя показателями обнаруживается обратная зависимость. Наи-

более жирная салака Рижского залива имеет замедленный темп роста, а быстрорастущая салака из южной Балтики — наименьшее содержание жира.

Более суровые температурные условия в заливах по сравнению с открытым морем понижают интенсивность белкового обмена, определяющего рост рыбы, и в то же время благоприятствуют накоплению жира.

4. Различная жирность салаки из разных районов позволяет использовать этот показатель при изучении отдельных биологических групп. Это было показано на примере анализа морской салаки, заходящей весной на нерест в Рижский залив.

5. Созревание половых продуктов салаки сопровождается значительными изменениями химического состава ее тела. По мере созревания от II до IV стадии жирность салаки увеличивается, а при переходе в V, а затем в VI стадию — снова уменьшается. После нереста в теле рыбы жира остается значительно меньше, чем в начале созревания.

6. Поскольку накопление жира в теле рыб в процессе созревания половых продуктов отмечается многими авторами для самых различных видов, можно считать, что такой характер жирового обмена является типичным для этого периода.

7. Физиологическое значение накопления жира в процессе созревания половых продуктов заключается в том, что организм рыбы должен иметь некоторый резерв энергии для завершения нереста. О размерах энергетических затрат в этот период можно судить по тому, что салака при переходе из IV в V стадию теряет 29,1% жира, а во время нереста (по отношению к V стадии) — 50,7%, из которых только 5,1% приходится на потерю с выметанными продуктами.

8. На процессы, связанные с овуляцией и выметыванием 1 г икры, салака независимо от своих размеров расходует приблизительно одинаковое количество жира. Можно сделать вывод, что энергетическая потребность салаки пропорциональна массе развивающихся половых продуктов.

9. Неполовозрелая салака такого же размера, как и половозрелая, характеризуется более низким содержанием жира. Это позволяет предположить, что определенная жирность рыб является необходимой предпосылкой начала развития половых продуктов и что недостаток жира является причиной того, что у рыб одного возраста половое созревание растягивается на несколько лет.

#### ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Белькевич В. И., Новый метод количественного определения жира в тканях насекомых, «Зоологический журнал», т. XXXIII, вып. 3, 1954.
2. Болдовский Г. В., Пища и питание сельдей Баренцева моря. Труды ПИНРО, вып. 7, Пищепромиздат, 1941.
3. Гербильский Н. Л., Развитие овоцитов у зеркального карпа и его зависимость от температуры. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. III, вып. 2, 1937.
4. Кривобок М. Н., Использование пищи молодью сазана в нерестово-вырастном хозяйстве «Азово-Долгий». Труды ВНИРО, т. XXIV, Пищепромиздат, 1953.
5. Кривобок М. Н. и Тарковская О. И., Связь между созреванием половых продуктов салаки и количеством жира в ее теле. Труды Латвийского отделения ВНИРО, вып. 2, Рига, 1957.
6. Лебедев Н. В., Элементарные популяции, «Зоологический журнал», т. XXV, вып. 2, 1946.
7. Летичевский М. А., О связи изменений созревания половых продуктов и жирности белорыбицы, «Зоологический журнал», т. XXXVII, вып. 4, 1958.
8. Лишев М. Н., Николаев И. И., Юданов К. И., Разведка салаки, изд. журнала «Рыбное хозяйство», 1956.
9. Макарова А. П., Технохимическая характеристика салаки Калининградского района. Труды ВНИРО, т. XXIII, 1952.

10. Мантейфель Б. П., Планктон и сельдь в Баренцевом море. Труды ПИНРО, вып. 7, Пищепромиздат, 1941.
11. Мартин Ю. Ю., Основные этапы жизненного цикла атлантическо-скандинавских сельдей. Труды ПИНРО, вып. IX, Пищепромиздат, 1956.
12. Николаев И. И., Условия питания и роста салаки. Труды Балтиро, вып. 11, Калининград, 1956.
13. Петренко И. Н. и Карасикова А. А., Использование показателей аминокислотного состава белков салаки при составлении краткосрочных прогнозов ее уловов (помещена в настоящем сборнике).
14. Раннак Л. А., Нерестовые ареалы, нерест и оценка мощности поколений салаки в водах Эстонской ССР. Труды ВНИРО, т. XXIV, Пищепромиздат, 1954.
15. Селецкая А. В., Годовые изменения состава нерестовых популяций весенней салаки Гданьского и Вислинского заливов как одна из причин колебания ее уловов. Труды Балтиро, вып. 1, Калининград, 1955.
16. Bruce G. R., Changes in the chemical composition of the tissues of the herring in relation to age and maturity. The Biochemical Journal, v. 18, N 3, 1924.
17. Bull H. O., The relationship between state of maturity and chemical composition of the whiting. Journal of the Marine Biological Association, v. XV, N 1, 1928.
18. Channon H. J. & Saby M. K., Fat metabolism of the herring. Biochemical Journal, N 26, 1932.
19. Chidambaram K. & Krishnamurthy C. G., Studies on mackerel: fat variations and certain biological aspects. Proceed. of the Indian Academy of Sciences, v. XXXV, sect. B, N 2, 1952.
20. Fontaine M., Du determinisme physiologique des migrations. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, v. 29, N 4, 1954.
21. Kordyl E., Sklad chemiczny dorsza i siedzia bałtyckiego w zależności od stopnia dojrzalosci płciowej. Prace Morskiego Instytutu Rybackiego w Gdyni, N6, 1956.
22. Lovorn J. A. & Wood H., Variation in the chemical composition of herring. Journal Marine Biological Assoc., v. 22, N 1, 1937.
23. Mikicińska J., Sklad chemiczny miesa siedzia bałtyckiego rasy wiśienney i charakterystyka chemiczna oleju, otrzymanego z miesa tego siedzia w latach 1951—1952. Prace Morskiego Instytutu Rybackiego w Gdyni, N7, 1954.
24. Morawa F. W., Die regionale Verteilung des Fettes bei verschiedenen süsswasserfischarten. Zeitschrift für Fischerei. Band V, N F, Heft 1/2, 1956.
25. Rubner M., Die gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung. Berlin—Wien, 1902.
26. Wilson D. P., Seasonal variations in the fat content of the flounder. Journal of the Marine Biological Association, v. XXIII, N 2, 1939.
27. Wulff A., Über das Eingeweidefett des herings. Journal du Conseil, v. 21, N 2, 1956.