

УДК 597.562

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА ТРЕСКОВЫХ (GADIDAE) ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ: ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПОЛОЖЕНИЯ И МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ (ОБЗОР)

А. В. Буслов



Зав. лаб., Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии  
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18  
Тел., факс: (415-2) 41-27-01  
E-mail: buslov@kamniro.ru

МИНТАЙ, ТРЕСКА, НАВАГА, ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА, ВАЛИДНОСТЬ МЕТОДА, ОТОЛИТЫ, ЧЕШУЯ, ПОЗВОНКИ, ГОДОВЫЕ КОЛЬЦА, ЗОНА РОСТА

Статья посвящена методическим вопросам изучения и определения возраста рыб в целом и важных в промысловом отношении видов тресковых дальневосточных морей (минтай, треска, навага), в частности. Проведен исторический обзор всех известных методов определения возраста минтая, трески и наваги. На основе собственных и литературных данных обсуждаются достоинства и недостатки существующих методик. Отмечается, что исследования возраста и роста тресковых могут основываться только на методиках, валидность которых подтверждена исследованиями. Приводится обзор таких исследований. Делается вывод, что для минтая, трески и наваги надежной и подтвержденной на валидность методикой является определение возраста по прокаленным поперечным срезам (распилам) отолитов. Приведены основополагающие критерии методики «чтения» возраста по прокаленным срезам (сломам) отолитов тресковых дальневосточных морей.

## AGE ESTIMATION OF GADIDAE SPECIES IN THE FAR EASTERN SEAS: THEORETICAL BASIS AND METHODOLOGICAL APPROACHES (A REVIEW)

A. V. Buslov

Head of the laboratory, Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography  
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberejnaya, 18  
Tel., fax: (415-2) 41-27-01  
E-mail: buslov@kamniro.ru

WALLEYE POLLOCK, PACIFIC COD, SAFFRON COD, AGE DETERMINATION, VALIDATION OF AGEING METHOD, OTOLITHS, SCALES, VERTEBRA, ANNULLI, GROWTH ZONE

The article clarifies methodical issues of fish age estimation and studying, especially for important commercial species of *Gadidae* (walleye pollock, Pacific cod, saffron cod) in the Far Eastern seas. Provided historical review demonstrates all known methods of the age estimation for the species mentioned. Pros and cons of currently existing methods have discussed basing on literature data and our own experience. It is noted that age and growth of cods can be studied only with methods which validity is proven by researches. A review of such researches is provided. It is concluded that for walleye pollock, Pacific cod and saffron cod that reliable and proven valid method is the age estimation from tempered transversal sections of otoliths. Basis criteria of the method to estimate age from otoliths of *Gadidae* of the Far Eastern seas are demonstrated.

Изучение роста рыб, его особенностей и закономерностей имеет большое научное и практическое значение. Особую актуальность исследования роста приобретают для значимых в промысловом отношении видов. В этом смысле, тресковых (*Gadidae*) без преувеличения можно считать одним из важнейших семейств, являющимся безусловным лидером современного рыболовства в Северной Пацифике. Результаты исследований археологических памятников, расположенных в прибрежной зоне, свидетельствуют, что промысел тресковых, в частности наваги *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810) и трески *Gadus macrocephalus* (Tilesius, 1810), насчитывает не одно тысячелетие (Гудков

и др., 2005; Maschner et al., 2008). Если говорить о минтае *Theragra chalcogramma* (Pallas, [1814]), то, неуклонно увеличиваясь с конца 1960-х годов, суммарный годовой вылов этого вида достиг максимума в конце 1980-х годов при величине 6–7 млн т, после чего на протяжении 1990–2000-х годов произошло снижение масштабов промысла более чем в два раза. Несмотря на колебания численности, с середины 1970-х годов минтай устойчиво занимает первое место в объеме отечественного вылова.

Учитывая столь высокое промысловое значение тресковых, изучению их биологии уделялось большое внимание. Рассматривались и вопросы роста, что было продиктовано необходимостью

рациональной эксплуатации запасов. Однако пропорция таких исследований явно склонена в сторону минтая — коммерчески более важного вида. Результаты многочисленных исследований биологии минтая обобщены в ряде монографий (Шунтов и др., 1993; Зверькова, 2003; Буслов, 2005; Глубоков, Котенев, 2006; Кузнецов и др., 2008). Информация о закономерностях роста других тресковых достаточно разрознена и, как правило, носит зачастую формальный характер в виде кривых «длина–возраст». Методические же аспекты такой важнейшей процедуры как определение возраста вообще не исследованы и в отечественных публикациях обычно опускаются. При этом краеугольным вопросом, возникающим при изучении роста рыб, является правильное определение возраста. Эта проблема имеет и огромное прикладное значение. Почти во всех существующих методиках расчета запасов используются матрицы уловов по возрастным группам. Широко известно влияние ошибок определения возраста на трактовку популяционных характеристик (Буслов, Варкентин, 2001; Beamish, McFarlane, 1983, 1995; Bradford, 1991). Неправильные представления о возрасте рыб могут приводить к неадекватным оценкам годового пополнения и численности младших когорты, занижению вклада старших возрастных групп, искажению коэффициентов смертности, величины промысловой меры, что, в конечном счете, приводит к ошибочным представлениям о величине запаса, а следовательно, и нерациональной его эксплуатации. Поэтому проблема правильного определения возраста постоянно актуальна. В связи с вышесказанным, основная цель настоящей статьи заключается в обобщении современных представлений о подходах к изучению возраста рыб, систематизации отечественного и зарубежного опыта в определении возраста тресковых дальневосточных морей, выборе на основе фактологического материала верифицированных и наиболее доступных методик определения их возраста.

Точное знание возраста возможно только у рыбы, которая растет под постоянным контролем, что совершенно нереально для особей, изымаемых из диких природных условий. Для реконструкции возраста пойманной рыбы традиционно используются кальцифицированные (регистрающие) структуры, на которых образуются кольца или зоны, характеризующие периоды интенсивного или замедленного роста. Первые соответствуют условиям нагула, приходящегося, как правило, на летний период. Вторые — следствие ухудшения условий роста, связанного с уменьшением интенсив-

ности питания, нерестом, изменением температуры и воздействием других неблагоприятных экологических факторов, приуроченных преимущественно к холодному периоду года. При правильной интерпретации колец или зон летнего и зимнего периода возможен подсчет количества прожитых рыбой лет. В качестве регистрирующих возраст структур отечественные и зарубежные исследователи традиционно применяют кости, чешую и отолиты (Чугунова, 1959; Брюзгин, 1969; Chilton and Beamish, 1982; Penttilla, Dery, 1988).

Тресковые дальневосточных морей не являются в этом смысле исключением. В практике определения их возраста специалисты использовали чешую, позвонки, спицы лучей плавников и наиболее часто — крупную пару слуховых камешков (отолитов) *sagitta* (далее — просто отолиты, так как остальные пары, *asteriscus* и *lapillus*, для определения возраста тресковых не применяются). При этом в разное время в разных странах ученые применяли и разные структуры. Эволюция методик определения возраста тресковых позволяет сделать следующее заключение. Выбор регистрирующей структуры и процедуры подготовки препарата для чтения возраста определяется несколькими факторами: валидностью структуры, т. е. адекватностью отражения на ней возраста особи, точностью процедуры подсчета возраста, основанной на проверенных критериях трактовки годовых и иных колец, наконец, визуальной «доступностью» идентификации колец. При соблюдении этих условий приоритет может отдаваться структуре или методу, использование которого менее трудоемко, как при сборе первичного материала, так и при подготовке и чтении препаратов.

Важнейший методический аспект в определении возраста рыб — это доказательство правильности используемого метода, другими словами, проверка способа оценки возраста на валидность, или верификация. Этой проблеме уделяется повышенное внимание в зарубежных группах и лабораториях, специализирующихся на определении возраста рыб (Chilton and Beamish, 1982; Campana, 2001; С.А.Р.Е., 2006; Kimura et al., 2006). Следует сказать, что в работах отечественных исследователей данный вопрос, применительно к тресковым, практически не поднимался. Тем не менее, очевидно, что любые рассуждения о росте рыб можно строить на основании оценок возраста, которые получены посредством верифицированных (проверенных) методик. Процедуры проверки надежности метода могут быть прямыми и опосредованными.

Методы прямого подтверждения подразумевают знание возраста рыбы или его части для сравнения с полученной оценкой. Согласно исследованиям, выполненным в этом направлении (С.А.Р.Е., 2006; Kimura et al., 2006), наиболее распространены следующие подходы:

- химическое мечение — отметки, проявляющиеся на регистрирующих кальцифицированных структурах при введении в рыбу флюоресцирующих составов (либо выдерживание в таковом). Наиболее популярные составы — окситетрациклин и ализарин. При повторной поимке рыбы регистрирующие структуры извлекаются, и количество сформированных годовых зон, оцененное после зоны химической отметки, сравнивается со временем, прожитым особью между выпуском и повторной поимкой;

- природные метки — отметки на регистрирующих структурах, возникающие в результате известного изменения условий обитания, в результате чего образуется атипичная зона роста, контрастирующая с предыдущими или последующими зонами. Она идентифицируется при внимательном анализе структуры оператором, определяющим возраст рыб. Такие метки выделяют годовой класс, который затем может быть прослежен в течение времени;

- радиометрические оценки — процесс измерения относительного соотношения пары радиоизотопов, находящихся в отолитах, позволяющих достаточно точно оценить возраст, зная период их полураспада. Для долгоживущих рыб используется пара Pb-210/Ra-226; для рыб, имеющих более короткий жизненный цикл, применяется пара Th-238/Th-232;

- мечение внешними метками молоди, возраст которой точно определяется по размерному составу, или выращенной в искусственных условиях. При повторной поимке оценивается количество лет по регистрирующей структуре и сравнивается со временем, прошедшим с момента мечения.

Опосредованные методы подтверждения надежности определения возраста основываются преимущественно на частоте встречаемости варьирующих параметров:

- модальные группы на размерных кривых, которые при доминировании могут трактоваться как возрастная когорта. Считается, что этот метод лучше всего применим для идентификации годовых зон роста на структурах рыб, молодь которых имеет относительно быстрый темп роста;

- анализ краевых приростов — процедура измерения зоны прироста на краю структуры, прово-

димая, желательна, каждый месяц в течение года. Данный метод позволяет подтвердить, что в течение одного года на структуре формируется одна зона ускоренного (летнего) роста и одна — замедленного (зимнего), интерпретируемая как годовое кольцо;

- сравнение оценок возраста по нескольким (чешуя, кости, отолиты) регистрирующим структурам от одной особи;

- преобладание известного урожайного поколения на протяжении нескольких лет в возрастном составе уловов, определенном по анализируемой регистрирующей структуре;

- подтверждение возраста по суточным приростам. Применяется, как правило, к молоди.

Таким образом, при всем многообразии подходов определения возраста, для исследований роста тресковых правомерно использовать только те результаты, которые получены методами, подтвержденными на надежность. Однако, предвзяв обзор и критический анализ непосредственно для каждого вида, следует обратить внимание на весьма существенную деталь, упорядочивающую процедуру определения и записи возраста рыбы. По международному соглашению (Williams, Bedford, 1974), 01 января каждого года принят как «день рождения» рыб, вне зависимости от даты выклева. Т. е. оператор должен оценивать возраст в соответствии с этим соглашением и датой поимки рыбы, для чего необходимо ранжирование краевой зоны роста на регистрирующей структуре. При этом в ряде случаев оценка возраста будет несколько формализована. Например, возраст рыбы, выловленной после 31 декабря, увеличивается на один год вне зависимости от того, сформировано или нет на регистрирующей структуре зимнее кольцо после зоны летнего роста (рис. 1). Данное условие принято для упорядочивания сезонных различий роста и формирования регистрирующих структур у рыб одного годового класса. Далее, с учетом вышеизложенного, рассмотрим известные методы и подходы определения возраста тресковых дальневосточных морей отдельно по видам.

### Методы определения возраста минтая

Один из наиболее распространенных методов определения возраста минтая — по чешуе. Для подсчета прожитых рыбой лет данный способ применялся в самых первых исследованиях, касавшихся этого вида (Кагановская, 1950; Андреев, 1968; Ishida, 1954). Он стал достаточно популярен среди отечественных ученых в силу своей простоты и доступности. Сбор чешуи и подготовка пре-



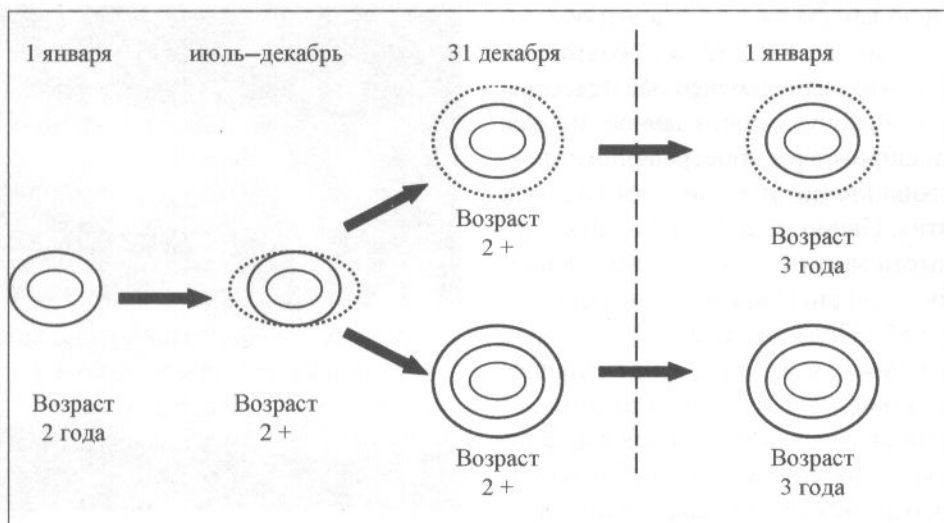


Рис. 1. Схема формирования годового прироста на регистрирующей структуре рыбы и трактовка возраста в течение календарного года. Сплошная линия — зимнее (годовое) кольцо, пунктирная линия — край зоны летнего прироста

парата — процедура не трудоемкая, а визуальная идентификация годовых колец проста. В качестве последних принимается зона суженных склеритов, которая формируется на чешуе в зимний период (рис. 2).

Соответствие первых годовых колец на чешуе реальному возрасту подтверждалось размерным составом молоди из уловов (Андреев, 1968). Однако здесь же отмечалось, что после 5–6-го колец расположение склеритов на чешуе становится неясным, и определение возраста затруднено. Многими специалистами также указывается, что край чешуи легко обрывается, что мешает точному подсчету колец в краевой зоне. По этой причине поиск структур, регистрирующих возраст минтая, продолжался, в результате чего Д. Килтон и Р. Бимиш (1982) предложили использовать срезы лучей грудных плавников (рис. 3).

Как отмечали авторы, годовые кольца на срезах лучей, проявляющиеся в качестве прозрачных узких полос, достаточно контрастны в проходящем свете, что позволяет более уверенно трактовать возраст старшевозрастных рыб. При этом важно при подготовке образца делать три среза у основания луча, так как в противном случае (дальше от основания) первое годовое кольцо не попадет в препарат. Из недостатков метода отмечается принципиальная трудность идентификации первого кольца. Для ее устранения рекомендуется измерять зону роста на лучах ювенильных особей, и в дальнейшем, с помощью этих измерений, идентифицировать первое годовое кольцо у более старых рыб. К издержкам метода можно также отнести достаточную трудоемкость подготовки препарата и чувствительность к толщине среза, обеспечиваю-

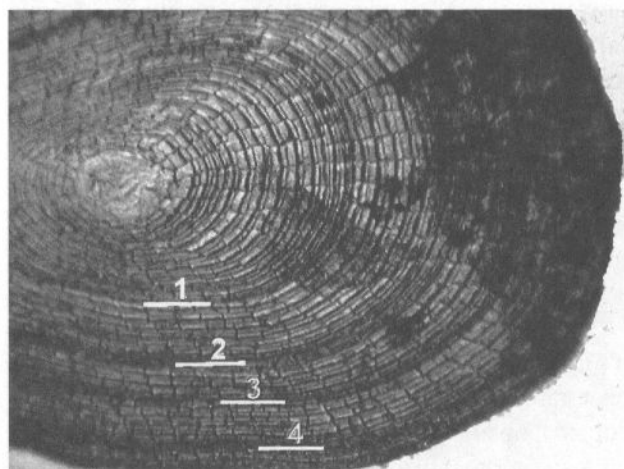


Рис. 2. Фрагмент чешуи 4-годовалого минтая. Отмечены четыре сформированных зимних кольца и зона краевого прироста (+)

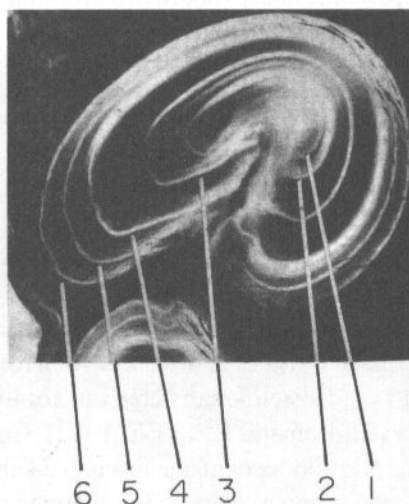


Рис. 3. Срез луча грудного плавника 6-годовалого минтая (из Chilton and Beamish, 1982)

щую оптимальную контрастность. На эти обстоятельства указывает и Е.А. Кузнецова с соавторами (1999). Очевидно, что вышеотмеченные недостатки не способствовали популярности данного метода.

Вместо него широкое распространение и международное признание получил подсчет годовых колец на отолитах. Наиболее ранние попытки определения возраста минтая по отолитам принадлежат японским и американским ученым (Ishida, 1954; Mosher, 1954). Первоначально возраст оценивался по поверхности отолиита в проходящем свете (рис. 4). Однако авторы сделали вывод о пригодности этой структуры только для рыб длиной до 35–40 см. У более крупных рыб отолииты становятся непрозрачными, что затрудняет идентификацию годовых колец. Тем не менее, впоследствии этот метод применялся другими исследователями (McFarlane, Beamish, 1990) и до сих пор используется в Аляскинском Рыбохозяйственном Центре в качестве дополнительной оценки возраста относительно молодых особей минтая (Kimura, 2008), однако при этом отолииты просветляют (хранят) в этиловом спирте. Для просмотра в падающем сверху свете отолиит погружают в воду в чашку Петри с черным дном.

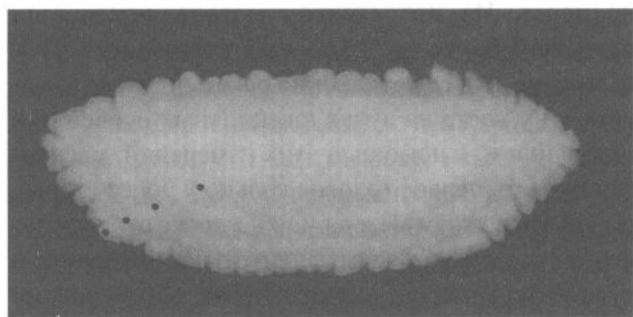


Рис. 4. Изображение поверхности отолиита минтая с видимыми четырьмя годовыми кольцами

С первой половины 1970-х годов, в связи с резким ростом промысловой значимости минтая, вопросы точного определения возраста этого вида приобрели особую актуальность. Пристальное внимание исследователей вновь было уделено использованию отолиитов (LaLanne, 1979). С начала 1980-х годов стал использоваться способ подсчета колец по обожженным сломам (спилам) отолиитов, который хорошо зарекомендовал себя для донных рыб зал. Аляска (Chilton and Beamish, 1982). Согласно данной методике, поперечный срез или распил производится через ядро отолиита. Полученная поверхность равномерно обжигается в пламени спиртовки для более четкого проявления гиалиновых (зим-

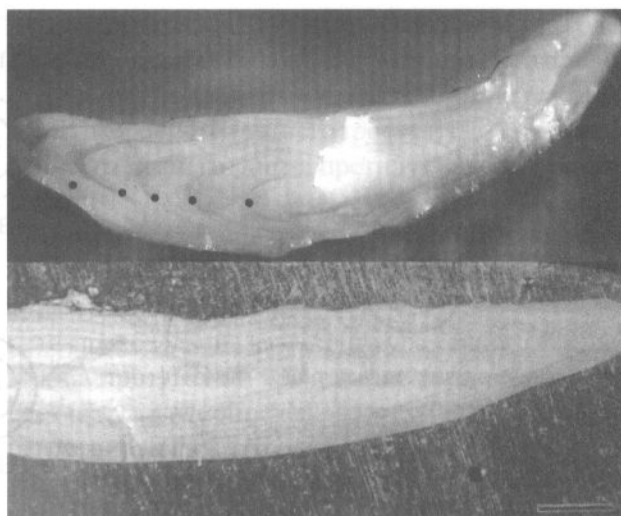


Рис. 5. Изображение поперечного слома отолиита, прокаленного в пламени спиртовки с видимыми пятью годовыми кольцами и сформированной зоной краевого прироста (сверху), и тонкий срез отолиита вдоль продольной оси (из Nishimura, 1993) (снизу)

них) зон (рис. 5). Помимо поперечного слома, в практике определения возраста минтая известно применение продольного тонкого среза (Nishimura, 1993). Впрочем, этот метод не вошел в обиход исследователей из-за сложностей, связанных с получением тонких срезов, и недостаточной четкости годовых колец. Кроме вышеуказанных способов, для определения возраста минтая предлагалось использовать позвонки (Кочкин, 1980). Однако методика подготовки препарата, предусматривающая неоднократное кипячение в автоклаве, выглядела настолько трудоемкой, что использование этой регистрирующей структуры осталось невостребованным. Позднее нами было обнаружено, что для хорошей видимости годовых колец достаточно очистить позвонок от мышечной и соединительной ткани и высушить (Буслов, 2002). Зимние кольца четко выделяются на вогнутой поверхности тела позвонка, что делает их идентификацию весьма несложной даже у старшевозрастных рыб (рис. 6). В дальнейшем этот способ определения возраста минтая был использован в качестве одного из критериев верификации метода по обожженному слому отолиита (Kimura et al., 2006).

Возраст личинок, мальков и сеголеток минтая измеряется в количестве прожитых дней, и его определение возможно по суточным приростам, которые формируются на отолитах (рис. 7). Как и в случае с годовыми кольцами, суточные приросты представлены чередованием светлых и темных полос. Комбинация светлой и темной полосы соответствует одним суткам. Формирование суточ-

ных приростов на отолитах было подтверждено исследованиями на личинках и мальках, выклевывшихся и содержавшихся в искусственных условиях. Количество приростов совпадало с известной датой выклева (Nishimura, Yamada, 1984). Как правило, получить препараты, пригодные для чтения суточных приростов, возможно от рыб не старше сеголетка, так как в дальнейшем отолит минтая искривляется и становится непригоден для изготовления тонких продольных шлифов. Для подготовки препарата отолит помещают в каплю эпоксидной смолы на покровном стекле. Затем шлифуют с помощью силикон-карбидных дисков до получения тонкого шлифа через ядро отолита. Для лучшей видимости колец препарат просветляют в

0,1-молярном растворе Триалон Б (EDTA). Подсчет колец ведется с помощью электронного микроскопа либо при большом увеличении на световом микроскопе.

С учетом значительного количества способов определения возраста минтая, для выявления более надежного метода исследователями неоднократно проводилось сравнение оценок, полученных по разным структурам (Кузнецова и др., 1999; Фронек, 2000; Буслов, Варкентин, 2001; Буслов, 2002; McFarlane, Beamish, 1990; Kimura, Lyons, 1991). В большинстве случаев сопоставлялись результаты определения по чешуе и прокаленным сломам отолитов, так как эти методы наиболее популярны в практике специалистов. Во всех работах авторы отмечали, что отклонения между двумя структурами прогрессируют с увеличением возраста, идентифицированного по отолитам. Чешуя, особенно у крупных рыб, дает существенно заниженные результаты (рис. 8).

Оценки, полученные по поверхности отолита, у крупных рыб также были меньше, чем по прокаленному слому. Как уже отмечалось выше, это происходит вследствие снижения прозрачности отолита по мере его роста. Хорошая сходимость результатов отмечена для спилов лучей грудных плавников и прокаленных сломов отолитов, а также между последними и позвонками. Таким образом, логичен вывод, что использование сломы отолита, грудных плавников или позвонков дает наиболее адекватное представление о возрасте минтая. Из трех перечисленных структур методика поперечного сломы отолита наиболее проста и доступна для обработки возрастных проб, количество которых в каждый сезон исследований исчисляется тысячами. По этой причине данный подход был

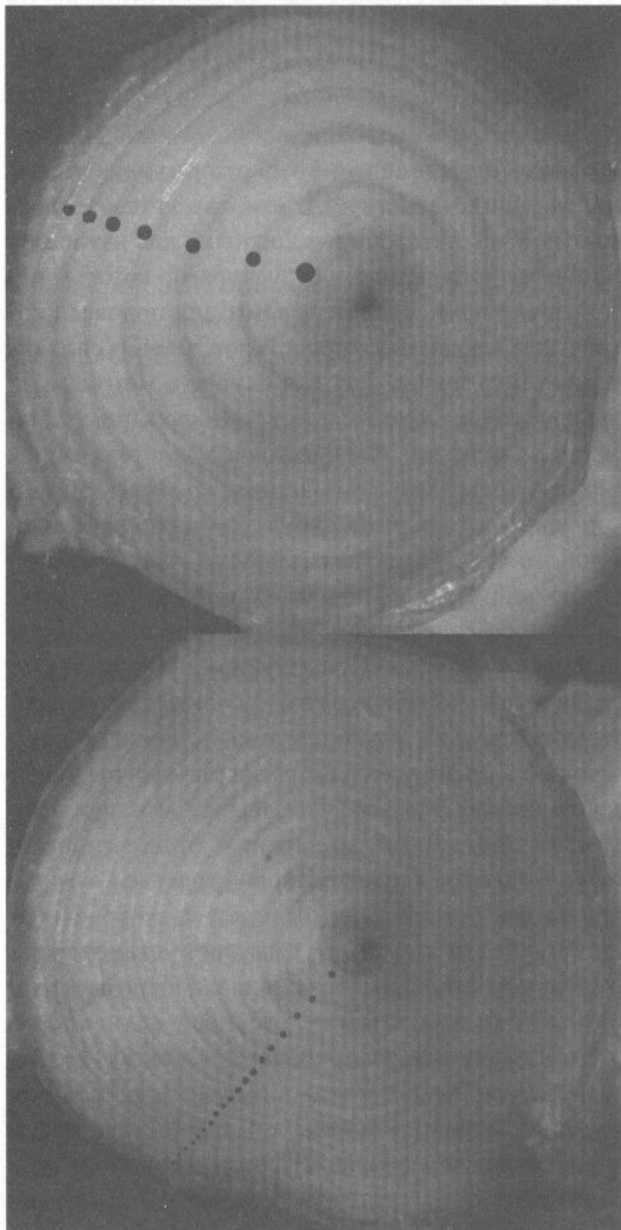


Рис. 6. Позвонки минтая с видимыми 7-ю и 19-ю годовыми кольцами

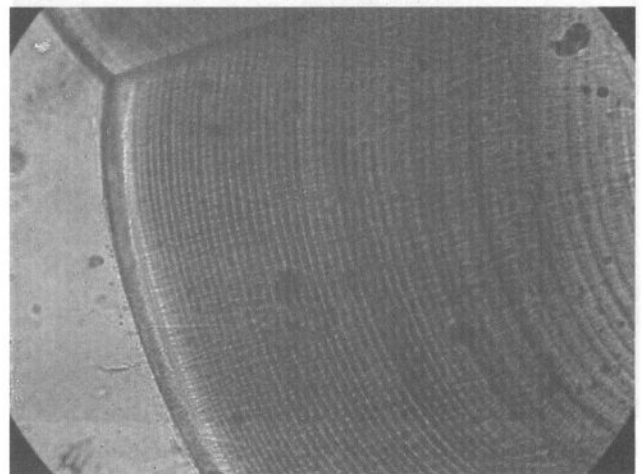


Рис. 7. Отметки суточных приростов на шлифе отолита сеголетка минтая (длиной 72 мм) из Берингова моря



принят в качестве международно признанного метода определения возраста минтая (Report from..., 1991). Позднее критерии определения возраста по прокаленным срезам отоликов были верифицированы радиометрическим методом с использованием соотношения  $Pb-210/Ra-226$  (Kastelle and Kimura, 2006). Кроме того, валидность оценок, получаемых по отоликам, была подтверждена анализом краевых приростов, доминированием в уловах в восточной части Берингова моря на протяжении более чем 10 лет суперурожайного поколения 1978 г., наконец, параллельными оценками по позвонкам (Kimura et al., 2006).

Таким образом, для минтая валидной методикой определения возраста можно признать подсчет годовых колец на прокаленных срезах отоликов. Следовательно, для изучения роста можно использовать оценки, полученные преимущественно по этой методике. Однако необходимо отметить, что долгие годы отечественные ученые для этих целей применяли чешую. Естественно, что данное

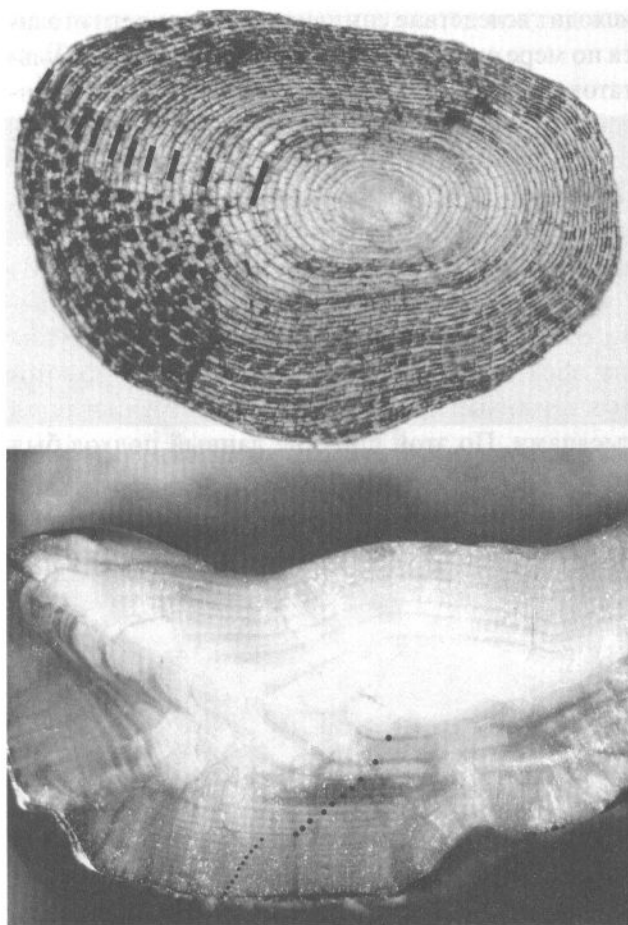


Рис. 8. Чешуя и прокаленный срез отоликов минтая длиной 54 см из восточной части Охотского моря. Возраст по чешуе определен в 11 лет, по отолику — 21 год (годовые кольца отмечены черными полосками и точками)

обстоятельство делает весьма проблематичным вопрос сопоставимости оценок, полученных по разным структурам, особенно в исследованиях, выходящих за рамки внутривидовых. Кроме того, было бы не логично полностью отказываться от «чешуйных» материалов, на которых можно проследить многолетнюю динамику роста минтая. Как показали исследования, в прикамчатских популяциях до определенного возраста (как правило, 5–6 лет) оценки по чешуе и прокаленным срезам отоликов сопоставимы и достоверно не различаются (Буслов, Варкентин, 2001). Исходя из этого, в некоторых случаях представляется возможным использовать результаты определений возраста минтая по чешуе для младших возрастных групп, например, при анализе многолетних изменений роста.

### Методы определения возраста тихоокеанской трески

Обзор публикаций, касающихся методических аспектов определения возраста тихоокеанской трески, свидетельствует о том, что этот вид можно отнести к категории «сложных» для изучения. Наиболее популярными структурами, которые использовались исследователями для подсчета количества прожитых треской лет, можно считать чешую и отолики. Как и в случае с минтаем, за годовые кольца принимаются зоны суженных склеритов на чешуе и темные кольца на поперечном срезе отоликов (рис. 9). Первые комментарии по применимости данных структур можно встретить в работе И.А. Полутова (1948). Автор отмечает, что по чешуе довольно четко определяется граница первого года жизни, однако граница второго кольца менее ясна. Последующие кольца также проявляются довольно резко, но после шестого или седьмого кольца интерпретация усложняется и у трески более старшего возраста становится почти невозможной. Здесь же указывается, что просмотр отоликов дает обратную картину: отсчет годовых колец от центра к краю становится легче и точнее, вследствие резкой видимости колец по краю отоликов, при этом трудности вызывает установление границ первого годового кольца и центра отоликов. Однако в статье автор не уточняет, каким образом подготавливался препарат для чтения — проводился ли разлом и прокаливание отоликов. Тем не менее, делается вывод, что для более точного представления о возрасте трески желательно использовать обе структуры.

Аналогичное резюме по методике определения возраста трески приводит П.А. Моисеев (1953), но он выражает некоторое сомнение по поводу пра-

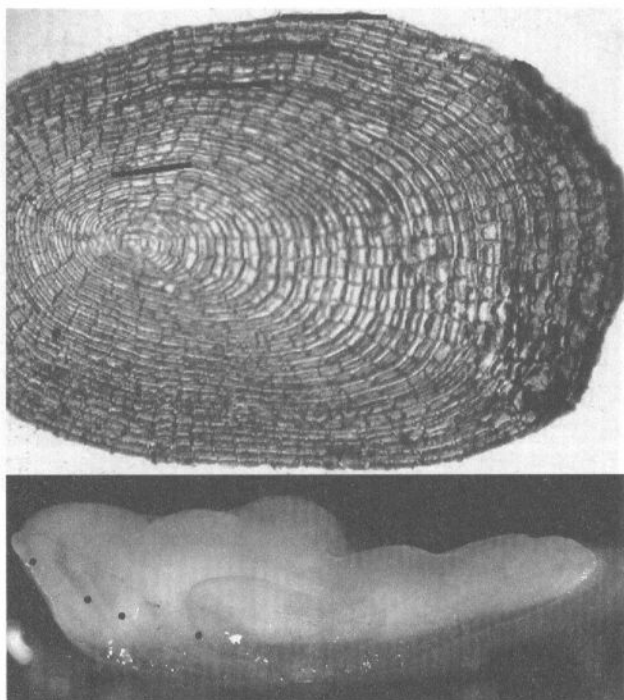


Рис. 9. Чешуя и отолит 4-годовалой трески с отмеченными годовыми кольцами

вильности оценок по чешуе из-за большой вариабельности количества склеритов в пределах годовых колец. В дальнейшем в работах отечественных исследователей вопросам валидности процедур определения возраста трески и приоритетности выбора регистрирующих структур внимания не уделялось. В равной степени при изучении роста и возраста трески советскими и российскими учеными использовались чешуя и отолиты.

В водах тихоокеанского побережья Канады в ранний период исследований о возрасте трески судили по размерному составу и результатам мечения (Ketchen, 1964). Отолиты использовались мало, хотя вывод об их пригодности был сделан (Ketchen, 1970). Отмечалось, что чтение возраста по прокаленным сломам отолита сложнее, чем по срезам лучей плавников и чешуе (рис. 10). Поэтому в дальнейшем, после описания критериев годовых колец на чешуе, применялась эта регистрирующая структура (Kennedy, 1970).

Однако с 1978 г. использование чешуи трески было приостановлено, так как оценки не совпадали с результатами полевых наблюдений за частотным распределением размеров младших возрастных групп и, вероятно, давали неправильные представления о возрасте более старых, но быстрорастущих рыб (Chilton and Beamish, 1982). В связи с этим обстоятельством были возобновлены работы по определению возраста по срезам лучей плавников. В итоге отмечено, что оценки по срезам

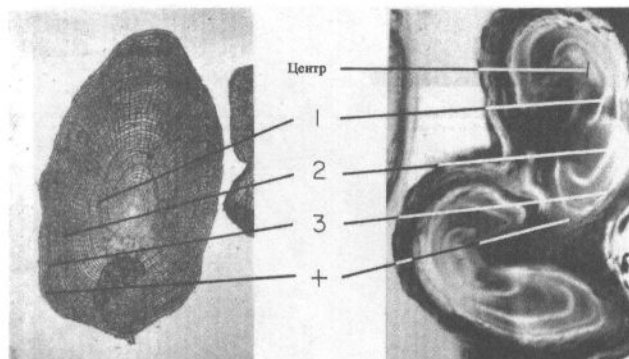


Рис. 10. Чешуя и срез луча грудного плавника трехгодовалой тихоокеанской трески с видимой зоной прироста (из Chilton and Beamish, 1982)

лучей и чешуе сходны для относительно младших возрастов, для старших рыб предпочтительнее первый метод. Кроме того, к треске, как к быстрорастущей рыбе, для младших когорт применим метод «размерно-частотного» распределения (Chilton, Beamish, 1982). Этот подход использовался также до начала 1980-х годов для трески залива Аляска и восточной части Берингова моря с параллельным определением возраста по чешуе (Foucher et al., 1984). Тем не менее, специалисты отмечали возможные затруднения идентификации годовых колец по чешуе, поэтому в дальнейшем возраст трески этого района определялся по прокаленным сломам отолитов (Roberson et al., 2005). Следует заметить, что этот метод остается основным для трески, обитающей в американских водах. Однако в процессе его использования была проведена некоторая ревизия критериев идентификации годовых колец, обусловленная резким снижением в 1990–1992 годах средней длины 1–4-годовалой трески, возраст которой определялся по прокаленным срезам отолитов. Для исследования этого аспекта использовалась техника приготовления тонких срезов отолита. Отолит запаивался в черную резину (Technovit 3040), затем при помощи низкооборотной пилы рассекался через ядро, после чего с одной из половин посредством машины для тонких срезов получали срез отолита толщиной не более 0,25 мм. Как сообщает Н. Робертсон (2001), на тонких срезах отолитов трески зоны ускоренного и замедленного роста выделяются более контрастно (рис. 11А), кроме того, тонкие срезы весьма удобны для измерений и компьютерной оцифровки.

Автор отмечает, что у трески в возрасте до 6 лет проявляется тенденция формирования на отолитах дополнительных отметок, которые похожи на годовые кольца, но не являются таковыми (рис. 11Б). Они менее четкие или контрастные по сравнению с



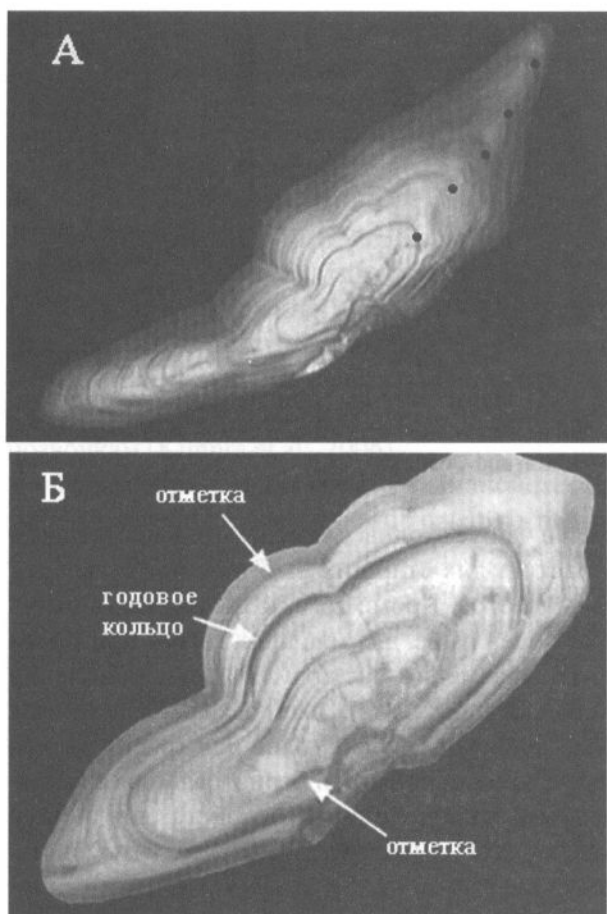


Рис. 11. Тонкие срезы отолигов тихоокеанской трески (из Roberson, 2001). А — образец возраста 5+; Б — образец возраста 1+ отметками, похожими на годовые кольца

годовыми. С учетом данного обстоятельства, ревизия образцов 1990–1992 гг. показала, что снижение средней длины 1–4-годовалой трески явилось следствием трактовки дополнительных отметок как годовых колец. Кроме того, вновь была отмечена особенность, что чем старше рыба, тем легче и увереннее трактовать годовые кольца на отолигах. Эти выводы перекликаются с результатами японских исследователей, также использовавших тонкие поперечные срезы отолигов для определения возраста трески (Hattori et al., 1992). Во всех случаях авторы указывают наличие дополнительного кольца внутри первого годового (рис. 12).

Известен опыт применения в качестве регистрирующей структуры коракоида — кости, входящей в скелет грудного плавника (рис. 13) (Lai et al., 1987). Возраст трески, определенный по коракоиду, был сопоставим с оценками, полученными по другим структурам (чешуя, спилы лучей плавников, размерно-частотный анализ). Однако авторы в работе сделали вывод о приоритете спилов лучей плавников. Здесь же заметим, что, в отличие от минтая, наши эксперименты с позвонками трес-

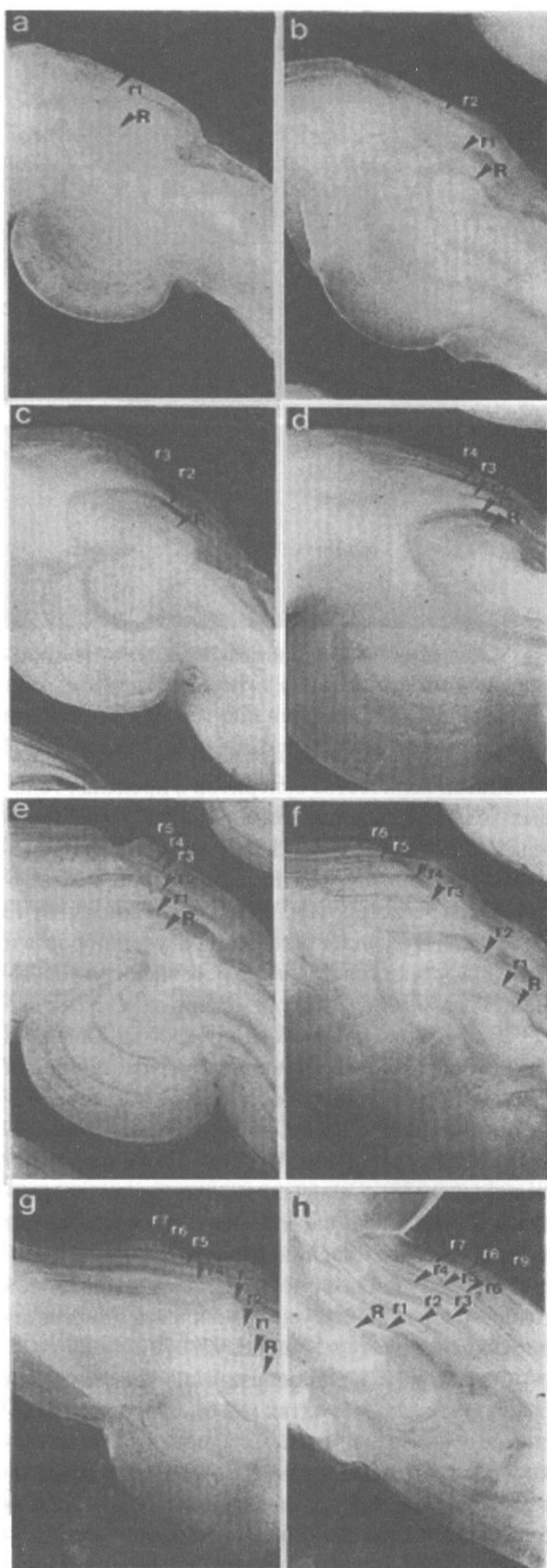


Рис. 12. Тонкие срезы отолигов трески разного возраста, буквой R обозначено дополнительное кольцо (из Hattori et al., 1992)

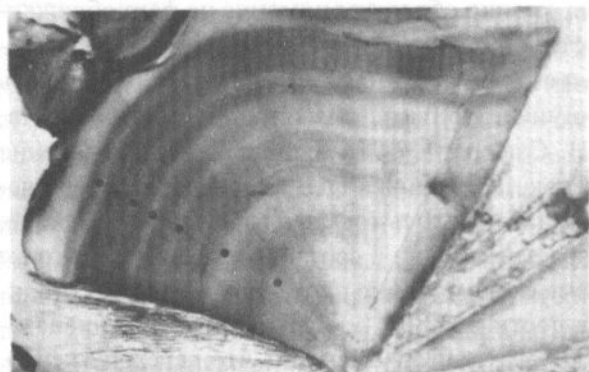
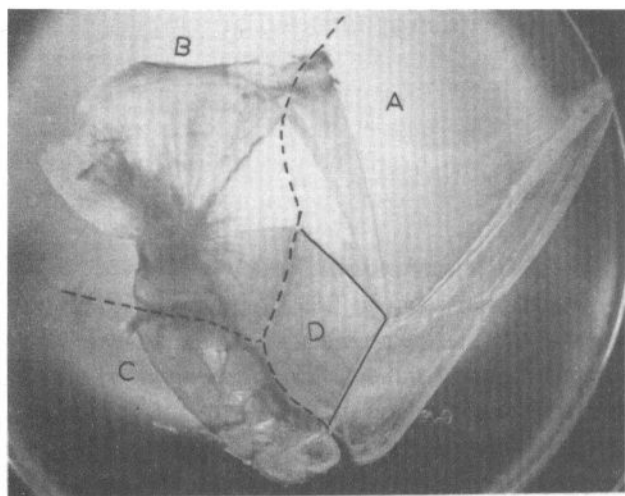


Рис. 13. Кости скелета грудного плавника трески (сверху) и часть коракоида (D), пригодная для оценки возраста (снизу) (из Lai et al., 1987)

ки показали их плохую пригодность для определения возраста в силу слабой выраженности годовых колец и наличия других похожих отметок (рис. 14).

В целом можно заключить, что несмотря на обилие подходов определения возраста трески, представления об ее размерно-возрастных характеристиках формировались преимущественно на основании использования чешуи, прокаленных срезов отолитов и анализе рядов размерно-частотного распределения. Поскольку в большинстве работ отмечается, что достоверность оценок по чешуе снижается с возрастом, а идентификация возрастных групп по размерным кривым пригодна лишь для молодежи, доказательство валидности регистрирующей структуры было проведено для отолитов (Roberson et al., 2005). У помеченных и повторно пойманных особей трески было подтверждено образование годовых колец за период пребывания в диких условиях. Кроме того, предложенные ранее критерии, позволяющие трактовать некоторые отметки как дополнительные (Roberson, 2001), получили верификацию. Опосредованное подтверждение валидности применения отолитов приводит Т. Хаттори с соавторами (1992), которые просле-

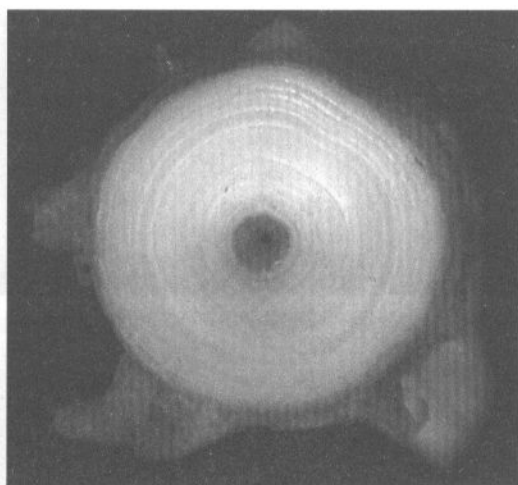


Рис. 14. Позвонок трески, возраст которой по чешуе и прокаленному срезу отолита определен в 4 года (на рис. 9)

дили в течение сезона процесс формирования приростов и колец. Выяснено, что за год на отолитах трески южного побережья Хоккайдо формируется одна зона ускоренного роста (опаковая) и одна — замедленного (годовое кольцо). Надежность использования отолитов для определения возраста проверяется также в ходе эксперимента с окситетрациклиновым мечением трески залива Аляска, содержащейся в контролируемых условиях (Worton, Abookire, 2007).

Для личинок и мальков трески валидность отолитов, как структуры, регистрирующей возраст, также подтверждена. Количество суточных приростов на отолитах выращиваемых рыб равнялось количеству прожитых дней от выклева до поимки (рис. 15) (Narimatsu et al., 2007). Кроме того, авторы сообщают о закладке дополнительной отметки у всех особей при длине 16–21 мм (50–70-й день после выклева) и связывают это с окостенением грудных плавников.

В завершение обзора методов определения возраста тихоокеанской трески уместно, на наш взгляд, привести пример идентификации возраста по размерно-частотному распределению, который, как отмечалось выше, достаточно часто использовался на практике. Как видно на рисунке 16, в размерном составе трески выделяются когорты рыб длиной 15–20 см и 27–33 см, которые ассоциируются с возрастом 1 и 2 года, соответственно.



Рис. 15. Суточные приросты на тонком шлифе отолита трески длиной 41,5 мм (из Narimatsu et al., 2007)

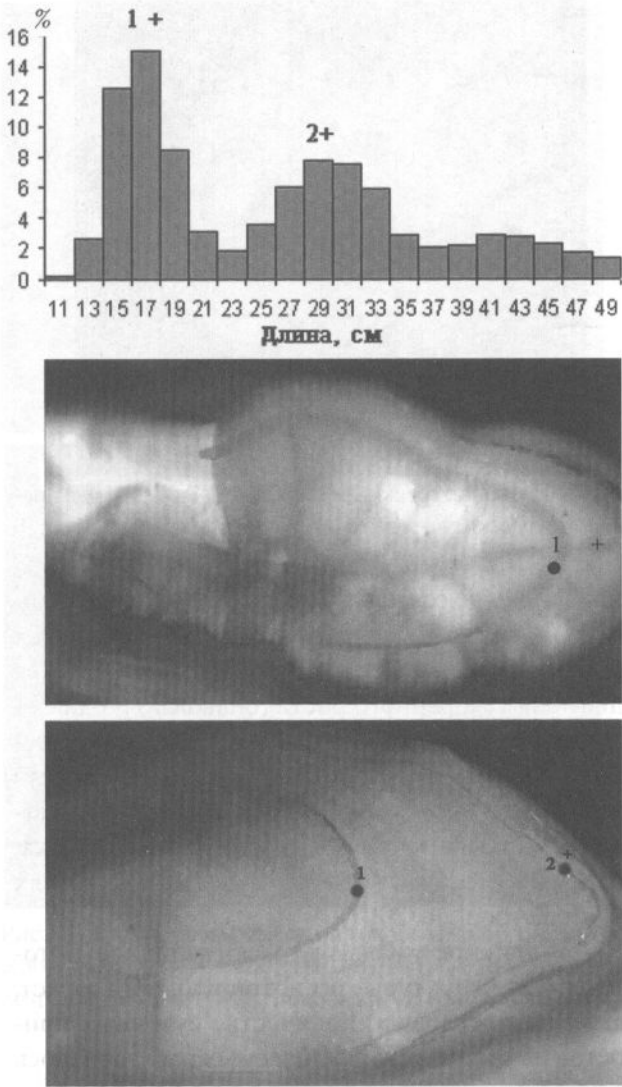


Рис. 16. Размерный состав трески в уловах летней траловой съемки у Западной Камчатки (сверху) и прокаленные сломы отолитов рыб из этого улова длиной 17 см (в середине) и 30 см (снизу). Годовые кольца отмечены точкой, прирост — знаком +

Эти оценки подтверждаются исследованием прокаленных сломов отолитов, на которых у рыбы из этого улова длиной 17 см хорошо выделяются одно годовое кольцо и зона прироста, а у особи длиной 30 см — два кольца и зона прироста.

Таким образом, для тихоокеанской трески валидной методикой определения возраста можно признать подсчет годовых колец на прокаленных сломках отолитов.

#### Методы определения возраста дальневосточной наваги

У наваги, как и у двух других представителей тресковых дальневосточных морей, для определения возраста исследователи использовали чешую и отолиты. В некоторых ранних работах говорит-

ся о параллельном применении этих структур, когда оценки получали по чешуе (рис. 17), а отолиты использовали для контроля (Дубровская, 1954; Козлов, 1959; Naga et al., 1957). При этом, если отечественные авторы не указывают способ подготовки отолитного препарата, то японские исследователи возраст определяли в проходящем свете на обточенном отолите.

Несколько позднее Т.Н. Покровская (1960) отмечала, что на прокаленных сломках отолитов ледовитоморской наваги (*Eleginus navaga*) видимость годовых колец была безупречной. Применяв этот метод к тихоокеанской наваге, Л.И. Семеновко (1970а) констатировала то же самое, одновременно обращая внимание на факт сближенности и плохой видимости зон роста по краю чешуи старых рыб (1970б). Исследуя пригодность чешуи и отолитов для определения возраста, С.Н. Сафронов (1986) сообщал, что совпадение оценок, полученных шестью операторами по чешуе, наблюдалось только для младших и средних возрастных групп и составило лишь 40%. В то же время сходимость по прокаленным сломкам отолитов достигала 80% во всем возрастном диапазоне. Этот же автор указывает, что переход с чешуи на отолиты существенно изменил представления о продолжительности жизни наваги в популяциях сахалинских вод: с 5–8 до 8–12 лет.

Следует заметить, что прокаленные сломы отолитов наваги действительно весьма «удобны» для идентификации и подсчета годовых колец, даже у рыб, возраст которых приближается к предельному (рис. 18). Зимние кольца достаточно контрастны, прослеживаются по всему периметру, дополнительные отметки легко идентифицируются. Очевидно, что такие свойства послужили закреплению этого метода в практике, как основного.

Тем не менее, необходимо сказать, что каких-либо специальных исследований, подтверждающих



Рис. 17. Чешуя наваги длиной 6, 21 и 30 см (из Naga et al., 1957)



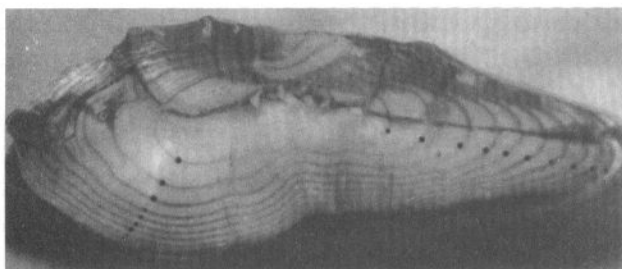


Рис. 18. Прокаленный слом отолита наваги длиной 40 см с десятью видимыми годовыми кольцами и зоной прироста

валидность определения возраста по отолитам, не проводилось. Однако в работе Кена и Сакураи (1993) приведен сезонный анализ краевых приростов на отолитах наваги из вод о. Хоккайдо, из которого видно, что в течение года на отолисте наваги формируется одна зона зимнего и одна — летнего роста. Об этом же свидетельствуют и материалы, имеющиеся в нашем распоряжении. В течение сезона на отолисах наваги Авачинской губы были сформированы одно зимнее кольцо и зона летнего роста (рис. 19). Таким образом, есть все основания считать, что метод определения возраста наваги по прокаленным срезам отолисов дает адекватное представление о количестве прожитых лет, а следовательно, является валидным.

В целом, обзор способов определения возраста тресковых дальневосточных морей свидетельствует, что во всех случаях верифицированной и наиболее применимой методикой является использование прокаленных поперечных срезов отолисов. Этот факт позволил использовать их для определения возраста посредством компьютерных технологий анализа кальцифицированных структур, что представляется весьма перспективным направлением (Васильков, 2006). Однако, вне зависимости от того, определяется ли возраст рыбы оператором или компьютерной программой, в основе лежат определенные критерии идентификации колец. Несмотря на то, что выше такие критерии в общих чертах оговаривались, в завершение уместно привести основополагающие позиции методики «чтения» возраста по прокаленным срезам (сломам) отолисов.

В основе лежат общепринятые процедуры (Chilton, Beamish, 1982; Penttilla, Dery, 1988). Изображения отолисов минтая, трески и наваги с указанными основными структурными элементами представлены на рисунке 20. Поскольку строение отолисов этих видов достаточно сходно, то, как правило, приоритетные оси чтения возраста размещаются в вентральной и дорзальной частях от

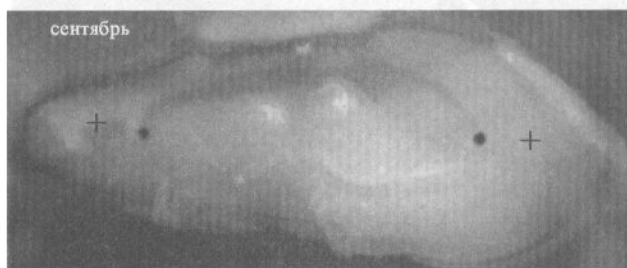
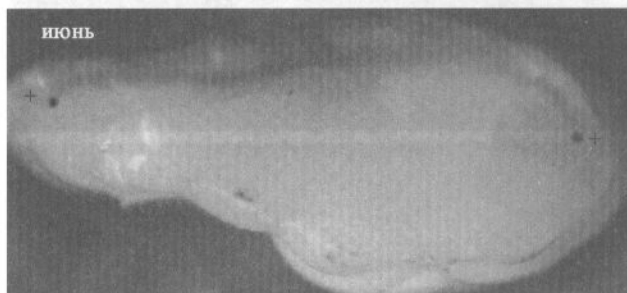
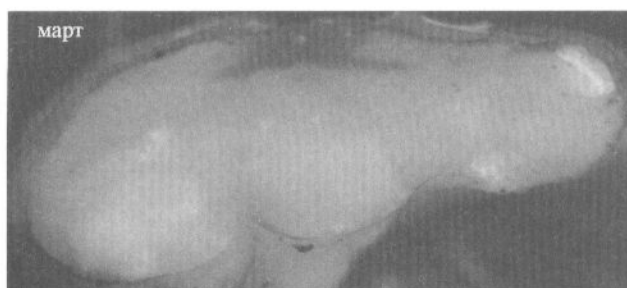


Рис. 19. Образование зимнего кольца и зоны летнего роста на отолисах наваги Авачинской губы (зимнее кольцо отмечено черной точкой, прирост знаком +)

центра к внутренней стороне отолиста. В районе слуховой бороздки (*sulcus acusticus*) располагается «зона искривления» годовых колец.

Одним из важных условий при определении возраста является знание даты поимки рыбы, в соответствие с которой трактуется тип краевого прироста, или опаковой (летней) зоны. Для того, чтобы оценить краевой прирост, оператору необходимо иметь представление о величине «ожидаемого» прироста: либо это незаконченный прошлогодний, или нового года. Необходимо учитывать, что у неполовозрелых рыб прирост, как правило, формируется значительно раньше, чем у зрелых, и занимает большую площадь на рисунке регистрирующей структуры. Одним из свойств отолиста

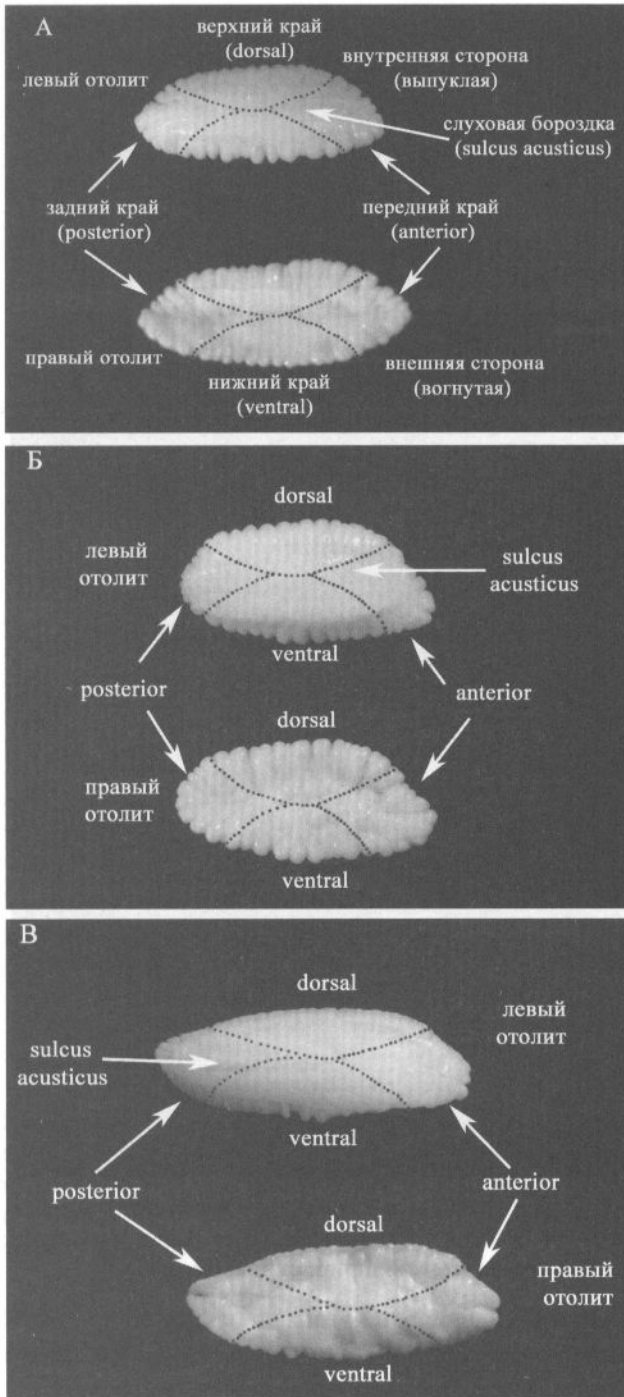


Рис. 20. Схема основных зон поверхности отоликов минтая (а), трески (б) и наваги (в)

является неравномерность отложения приростов и годовых колец в направлении какой-либо одной оси. Наиболее приоритетной зоной для подсчета является так называемая область «фут» на коротком крае (рис. 21). Однако это касается преимущественно старых рыб. При интерпретации возраста «молодой» особи или первых четырех–пяти колец на отоликах старших рыб следует иметь в виду, что годовые (зимние) зоны должны быть видимы на протяжении всего периметра прокаленного сре-

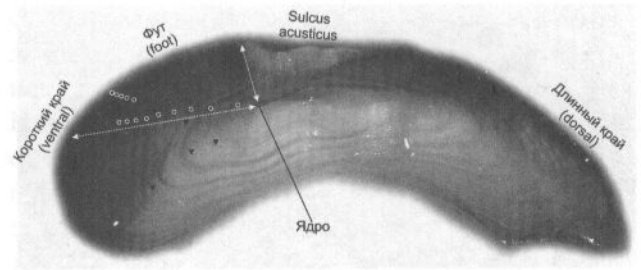


Рис. 21. Прокаленный поперечный срез отолига 14-летнего минтая. Точками обозначены годовые кольца в приоритетной зоне чтения, треугольниками — дополнительные отметки

за. Если это условие не соблюдается, то, скорее всего, отметка является дополнительной. Необходимо также заметить, что подсчет колец производится обычно по нескольким осям, т. е. там, где они лучше всего проявляются, как это видно на иллюстрации. Кроме того, у трески и наваги достаточно часто зона уверенного чтения может располагаться в направлении «длинного края». В ряде случаев у минтая более четкий возрастной рисунок можно обнаружить в зоне выклинивания (sulcus acusticus) или рядом с ней на дорзальной части слома. В такой ситуации полезно изучить эти оси и сопоставить прочитанный возраст с таковым на вентральном крае. При совпадении результатов подсчета оценка количества прожитых лет может считаться верной. Кроме того, даже в случаях, когда для чтения выбирается одна ось, оценка должна быть продублирована. Только после подтверждения результата оператором устанавливается окончательный возраст рыбы.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В.Л. 1968. К методике определения возраста и роста минтая // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 65. С. 253–257.

Брюзгин В.Л. 1969. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отоликам. Киев: Наукова думка, 187 с.

Буслов А.В. 2002. Опыт использования позвонков для определения возраста минтая // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. 6. С. 87–91.

Буслов А.В. 2005. Рост минтая и размерно-возрастная структура его популяций. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 228 с.

Буслов А.В., Варкентин А.И. 2001. Сравнительная характеристика оценок возраста и некоторых попу-

ляционных параметров минтая при использовании чешуи и отолитов // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 128. С. 164–176.

Васильков В.П. 2006. Анализ цифровых изображений кальцифицированных структур для оценки возрастных маркеров. Владивосток: ВГУЭС, 228 с.

Глубоков А.И., Котенев Б.Н. 2006. Популяционная структура минтая *Theragra chalcogramma* северной части Берингова моря. М.: ВНИРО, 200 с.

Гудков П.К., Назаркин М.В., Вострецов Ю.Е. 2005. Реконструкция по ископаемым отолитам структуры популяции тихоокеанской наваги *Eleginus Gracilis* (Gadidae), обитавшей в Амурском заливе 245–2400 лет назад // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 3. С. 357–362.

Дубровская Н.В. 1954. Биология и промысел дальневосточной наваги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московский технический институт рыбной промышленности и хозяйства им. Микояна, 15 с.

Зверькова Л.М. 2003. Минтай. Биология, состояние запасов. Владивосток: ТИНРО-Центр, 248 с.

Кагановская С.М. 1950. Материалы к познанию минтая // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 32. С. 103–120.

Козлов Б.М. 1959. Биология и промысел наваги северной части Татарского пролива // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 47. С. 118–144.

Кочкин П.Н. 1980. Методика изготовления препаратов позвонков рыб для определения их возраста // Вопр. ихтиологии. Т. 20. Вып. 6 (125). С. 941–944.

Кузнецов В.В., Котенев Б.Н., Кузнецова Е.Н. 2008. Популяционная структура, динамика численности и регулирование промысла минтая в северной части Охотского моря. М.: ВНИРО, 174 с.

Кузнецова Е.Н., Френкель С.Э., Кокорин Н.В. 1999. Сравнительный анализ методов определения возраста берингоморского минтая *Theragra chalcogramma* // Вопр. ихтиологии. Т. 33. Вып. 2. С. 224–232.

Моисеев П.А. 1953. Треска и камбалы дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 40, 287 с.

Покровская Т.Н. 1960. Географическая изменчивость биологии наваги (рода *Eleginus*) // Тр. ИОАН. Т. 31. С. 19–110.

Полутов И.А. 1948. Треска Авачинского залива // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 28. С. 103–126.

Сафронов С.Н. 1986. Экология дальневосточной наваги *Eleginus gracilis Tilesius* (Gadidae) шельфа Сахалина и Южных Курильских островов: дис. ... канд. биол. наук. Южно-Сахалинск, 227 с.

Семенов Л.И. 1970а. Особенности роста тихоокеанской наваги // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 71. С. 98–108.

Семенов Л.И. 1970б. Биологическая характеристика нерестовых популяций тихоокеанской наваги. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 28 с.

Чугунова Н.И. 1952. Методика изучения возраста и роста рыб. М.: Сов. наука, 116 с.

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

Фронек С.Л. 2000. Возраст и рост западнокамчатского минтая по чешуе и отолитам // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки. Тез. Второй науч.-практ. конф. (Петропавловск-Камчатский, 3–6 октября 2000). Петропавловск-Камчатский. С. 104–106.

Beamish R.J., McFarlane G.A. 1983. The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *Transaction Amer. Fish. Soc.* 112: 735–743.

Beamish R.J., McFarlane G.A. 1995. A discussion of the importance of aging errors, and an application to walleye Pollock: the world's largest fishery // *Recent Developments in Fish Otolith Research*. University of South Carolina Press: Columbia, SC. P. 545–565.

Bradford M.J. 1991. Effect of aging errors on recruitment time series estimated from sequential population analysis. *Can. J. of Fish. Aquat. Sci.* 48. P. 555–558.

Campana S.E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods // *Journal of Fish Biology*. 59. P. 197–242.

C.A.R.E. 2006. (Committee of Age-Reading Experts). Manual on generalized age determination. Procedures for groundfish. [www.psmcf.org/care](http://www.psmcf.org/care), 53 p.

Chen A.L., Sakurai Y. 1993. Age and growth of saffron cod (*Eleginus gracilis*) // *Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn.* № 42. P. 251–264.

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



- Foucher R.P., Bakkala R.G., Fournier D. 1984. Comparison of age frequency derived by length-frequency analysis and scale reading for Pacific cod in the north Pacific ocean // Bull. Int. North. Pac. Comm. № 42. P. 232–242.
- Haga S., Ishida T., Mikami S., Tanino Y. 1957. Growth and age determination of “Komai” *Eleginus gracilis* (Tilesius) // Bull. of the Hokkaido Reg. Fish Res. Lab. № 14. P. 23–30.
- Hattori T., Sakurai Y., Shimazaki K. 1992. Age determination by sectioning of otoliths and growth pattern of Pacific Cod // Nippon Suisan Gakkaishi. 58 (7). P. 1203–1210.
- Ishida T. 1954. On the age determination and morphometrical differences of the otolith of Alaska pollack in the Hokkaido coast // Bull. of the Hokkaido Reg. Fish Res. Lab. № 11, 67 p.
- Kastelle C.R., Kimura D.K. 2006. Age validation of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) from the Gulf of Alaska using the disequilibrium of Pb-210 and Ra-226. ICES J. of Marine Science. 63. P. 1520–1529.
- Kennedy W.A. 1970. Reading scales to age Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) from Hecate Strait // J. Fish. Res. Bd. Canada. V. 27. P. 915–922.
- Ketchen K.S. 1964. Preliminary results of studies on growth and mortality of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) in Hecate Strait, British Columbia // J. Fish. Res. Bd. Canada. V. 21. P. 1051–1067.
- Ketchen K.S. 1970. An examination of criteria for determining the age of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) from otoliths // Fish. Res. Bd. Can. Tech. Rep. 171, 42 p.
- Kimura D.A. 2008. Brief History of Age Determination of Walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*) at the Alaska Fisheries Science Center. [www.afsc.noaa.gov](http://www.afsc.noaa.gov).
- Kimura D.K., Kastelle C.R., Goetz B.J., Gbarski C.M., Buslov A.V. 2006. Corroborating the age of walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*) // Marine and Freshwater Research. 57. P. 323–332.
- Kimura D.K., Lyons J.J. 1991. Comparisons of scale and otolith ages for Walleye Pollock // AFSC Processed Report. 91–06. P. 7.
- Lai H-L., Gunderson D.R., Low L.L. 1987. Age determination of Pacific cod, *Gadus macrocephalus*, using five methods // Fish. Bull. Vol. 85. № 4. P. 713–723.
- LaLanne J.J. 1975. Age determination of walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*) from otoliths. NWAFC Processed Rep. 19 p.
- Maschner H., Betts M., Reedy-Maschner K., Trites A.A. 2008. 4500-year time of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) size and abundance: archaeology, oceanic regime shifts, and sustainable fisheries // Fish. Bull. № 106. P. 386–394.
- McFarlan G.A., Beamish R.J. 1990. An examination of age determination structures of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) from five stocks in the Northeast Pacific Ocean. I.N.P.F.C. Bulletin. № 50. P. 30.
- Mosher K. Use of otoliths for determining the age of several fishes from the Bering Sea // Extrait du Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer. 1954. 19. P. 337–344.
- Narimatsu Y., Hattori T., Ueda Y., Matsuzaka H., Shiogaki M. 2007. Somatic growth and otolith microstructure of larval and juvenile Pacific cod *Gadus macrocephalus* // Fisheries science. Vol. 73. № 6. P. 1257–1264.
- Nishimura A. 1993. Age determination of walleye Pollock based on the otoliths (Review) // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. 42. P. 37–49.
- Nishimura A., Yamada J. 1984. Age and growth of larval and juvenile walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas), as determined by otolith daily growth increments // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. № 2–3. P. 191–205.
- Penttilla J., Dery L. 1988. (edit.) Age determination methods for Northwest Atlantic species. NOAA Technical Report NMFS 72, 137 p.
- Report from Workshop on Ageing Methodology of Walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*). 1991 // Alaska Fish. Center Proc Rep. Seattle, Washington. 91–06, 23 p.
- Roberson N.E. 2001. Pacific cod: the ageing of a difficult species. Quarterly Report for April-May-June [www.afsc.noaa.gov](http://www.afsc.noaa.gov). 11 p.
- Roberson N.E., Kimura D.K., Gunderson D.R., Shimada A.M. 2005. Indirect validation of the age-reading method for Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) using otoliths from marked and recaptured fish // Fish. Bull. № 103. P. 153–160.
- Williams T., Bedford B.C. 1974. The use of otoliths for age determination // The aging of fish. Proceedings of an International Symposium. Unwin Brothers Ltd., Surrey, England. P. 114–123.
- Worton C., Abookire A. 2002. Pacific cod *Gadus macrocephalus* in captivity. [ftp://ftp.afsc.noaa.gov/posters/pWorton01\\_cod.pdf](http://ftp.afsc.noaa.gov/posters/pWorton01_cod.pdf)