

Промысловые виды и их биология

УДК 597.556.334.1–13(265.54)

РОСТ И СТАДИЙНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА ЮЖНОГО ОДНОПЁРОГО ТЕРПУГА
В ВОДАХ ПРИМОРЬЯ (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)А.Н. Вдовин¹, А.Н. Четырбоцкий²

¹ Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр (ФГБНУ «ТИНРО-Центр»), г. Владивосток

² Дальневосточный геологический институт (ФГБУН «ДВГИ ДВО РАН»), г. Владивосток
E-mail: vdovinan1955@mail.ru

Южный однопёрый терпуг *Pleurogrammus azonus* — важный промысловый вид в водах России и Японии. В российских водах Японского моря регулярное изучение его биологии проводилось на акватории Приморского края, где выполнялись ежегодные траловые съёмки. Рост терпуга является согласованным детерминированным процессом с выраженной стадийностью онтогенеза и меняющейся приоритетностью физиологических процессов на разных этапах развития. Первые два года преобладает накопление вещества, а далее — циклическое чередование фаз ассимиляции и диссимиляции. У половозрелых особей цикличность физиологических процессов практически идентична. При этом соматический и генеративный рост идут синхронно, как и жиронакопление в совокупности с питанием. Два последних процесса идут с месячным опережением. Наследственная программа роста терпуга не определяет жёстко заданный хронологический ритм, а корректируется фенотипической самонастройкой к условиям среды. У особей одного возраста, но разного биологического состояния физиологические и миграционные процессы проходят сходным образом. Первые пять лет жизни смертность особей осуществляется механизмами адаптивного отбора. Явные признаки старения у части особей не проявляются даже на последнем году жизни. Смертность в предельных возрастах является следствием «феноптоза» — запрограммированной смерти. Процессы обновления организма у самок гораздо эффективнее, чем у самцов, что способствует их более длительной жизни.

Ключевые слова: южный однопёрый терпуг *Pleurogrammus azonus*, линейный, весовой и генеративный рост, интенсивность жиронакопления и питания, онтогенез, старение, феноптоз.

ВВЕДЕНИЕ

Южный однопёрый терпуг *Pleurogrammus azonus* Jordan et Metz, 1913 (сем. Hexagrammidae) является важным промысловым видом в водах России и Японии [Вдовин, 1998; Irie, 1986]. В российских водах этот

объект наиболее успешно осваивается на акватории Приморского края [Гаврилов, 1998].

Рост рыб является информационным показателем онтогенеза и отражает хронологию биологических ритмов [Васнецов, 1953; Никольский, 1974; Мина, Клевезаль, 1980; Ри-

кер, 1983; Кузнецова, 2003]. В общих чертах рост южного однопёрого терпуга освещен в ряде работ [Вдовин, Швыдкий, 1993; Irie, 1986 и др.]. Вместе с тем ритмичность роста (и, соответственно, онтогенеза) рассматривалась произвольно без формализации данных.

Цель работы — построение логической схемы, которая на основе качественных изменений в динамике роста южного однопёрого терпуга отражает стадийность онтогенеза. Жизненный цикл рассматривается нами с момента выклева личинок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований выступают выборочные данные, собранные в научно-исследовательских и промысловых рейсах, которые дополнены материалами с рыбокомбинатов Приморского края (Японское море) в 1960–1996 гг. Возраст определяли по чешуе [Вдовин, Васильков, 1982]. Поскольку в Приморье массовый выклев личинок происходит в октябре, средний возраст особей в выборках определён с точностью до 0,5–1 месяца. У 6230 рыб возраст был определён по регистрирующим структурам, у 925 сеголеток был оценён по размерно-возрастным ключам. В целом полностью биологическому анализу было подвергнуто 7155 экз.

При проведении биологического анализа у рыбы измеряли длину по Смиту (FL), в см [Правдин, 1966; Тупоногов, Кодолов, 2014]. Вес тела измерялся в г. У 1112 экз. значения веса тела (без половых продуктов и пищевого комка), вес половых продуктов и пищевого комка были получены непосредственным взвешиванием. У большинства особей были определены только баллы наполнения желудка и стадии зрелости. Эти показатели пересчитывались на весовые значения с помощью регрессионных зависимостей. Например, для рыб определённого размера выводилась зависимость: балл наполнения желудка/вес пищевого комка. Для расчёта соматических значений веса тела отнимали значения веса гонад и пищи [Вдовин, Швыдкий, 1993]. В дальнейшем при употреблении термина «вес тела» будут иметься в виду его соматические значения.

Содержание депозитного жира в мышцах, печени и полости тела определяли методом экстракции серным эфиром из сухого остатка [Кривобок, Тарковская, 1962]. Методом индивидуальных проб было определено содержание жира в мышцах у 934 особей, содержание жира в печени — у 332 рыб. В связи с малым количеством полостного жира у терпуга проба на его содержание бралась у пяти — двенадцати особей сходного биологического состояния. Было взято 36 таких проб у 272 особей. Методом групповых проб было определено содержание мышечного жира у 1243 рыб (106 проб); содержание печёночного жира — у 594 рыб (71 проба).

Онтогенетические стадии и стадии зрелости половых продуктов характеризовались на основе подходов, описанных в наших опубликованных ранее работах [Вдовин, Швыдкий, 1994; Вдовин и др., 1995].

Использованы данные по промерам личинок (227 экз.) [Вдовин, Швыдкий, 1993].

На основании собранного материала была сформирована выборка возрастных распределений (96 точек) с дискретным шагом в 1 месяц. Массив данных соответствовал почти всему циклу онтогенеза терпуга с конца личиночного периода (возраст 2 месяца или 1/6 года). Материалы по половым продуктам и содержанию жира собирались с 10-месячно-го возраста (5/6 года).

Для сравнения величин разных порядков применялась процедура логарифмирования их значений.

Мерой интенсивности изменений рассматриваемых параметров состояния терпуга как определённой динамической системы выступает показатель относительной скорости их изменения:

$$k(t) = \frac{1}{X(t)} \frac{dX}{dt}, \quad (1)$$

где $X(t)$ — значение параметра в момент времени t .

В дискретном случае (1) принимает вид

$$k(t_i) = \frac{1}{X(t_i)} \frac{X(t_{i+1}) - X(t_i)}{t_{i+1} - t_i}, \quad (1a)$$

которое Броуди [цит. по: Мина, Клевезаль, 1976] использовал для определения скорости изменения массы W_k

$$k_W(t_i) = \frac{1}{W(t_i)} \frac{W(t_{i+1}) - W(t_i)}{t_{i+1} - t_i}. \quad (16)$$

Удельная скорость рассчитывалась для следующих показателей:

а) показатели роста: FL , см — стандартная длина, Ws , г — соматические значения веса тела;

б) Q , г — вес гонад;

в) Fa , г — общий вес депозитного жира, являющийся суммой печёночного, полостного и мышечного жиров;

г) fo , г — вес пищевого комка.

Масштабы различий скоростей физиологических процессов оценивались по бальной шкале от 1 до 5.

При хронологическом описании событий в онтогенезе нами используются обычные термины, которые все же требуют конкретных определений, поскольку в литературе по этой проблематике зачастую применяется различная трактовка одних и тех же терминов [Рикер, 1983; и др.].

Фаза — часть окологодичного биологического цикла, характеризующаяся нарастанием или спадом интенсивности физиологического процесса. Длится от 4 до 8 месяцев.

Окологодичный биологический (физиологический) цикл — повторяющиеся изменения периодического характера в физиологическом процессе. Цикл длится от 9–11 до 13 месяцев, увеличиваясь с возрастом [Вдовин, Швыдкий, 1993].

Период — включает в себя от одного до несколько циклов. Характеризуется разной интенсивностью физиологических процессов, степенью половозрелости и другими биологическими особенностями. Период описывает групповую изменчивость, поэтому его хронологические границы не могут быть чётко определены.

Этап — включает в себя два-три периода и длится от двух до шести лет.

Стадия — переходное состояние, которое может присутствовать в разных периодах и этапах. Определяется возрастом полового созревания и продолжительностью жизни.

Дендрограмма оценки иерархии ритмов онтогенеза была построена в системе MATLAB [Дьяконов, Круглов, 2002]. Выявление кла-

стерной структуры здесь выполняется процедурами системы MATLAB, входным параметром для которых является матрица близости между объектами выборки. Признаками объектов выступают: длина, вес тела, вес общего депозитного жира и вес гонад. Мера близости между объектами строится на основании евклидова расстояния. В рассматриваемом случае различаются как размерности признаков, так и масштабы их изменений. Поэтому для учёта значимости вкладов каждого признака в меру близости следует привести их к одному и тому же масштабу (следует выполнить так называемое обезразмеривание). Здесь для этого используется преобразование:

$$Y_{ij}^{(c)} = \frac{X_{ij}^{(c)} - X_{min,j}}{X_{max,j} - X_{min,j}}, \quad (2)$$

где: i, j — порядковый номер наблюдения j -го признака указанного набора ($0 \leq j \leq 4$);

$\left\{ X_{ij}^{(c)} : i = 1 \div T_c, j = 1 \div 4, c = 1 \div 2 \right\}$ — исходная выборка, где индекс $c = 1$ определяет подвыборку самок, а $c = 2$ — подвыборку самцов; $X_{min,j}$ и $X_{max,j}$ — предельные возрасты самок и самцов; $X_{min,j}$ и $X_{max,j}$ минимальное и максимальное значения j -го признака, которые определяются на основании всей выборки данных (независимо от разделения её на самцов и самок). При $X_{ij}^{(c)} = X_{min,j}$ левая часть (2) обращается в ноль, а при $X_{ij}^{(c)} = X_{max,j}$ она равна 1. Таким образом, в результате каждая из переменных изменяется на отрезке $[0,1]$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. *Динамика физиологических процессов.* Линейные размеры терпуга увеличиваются всю жизнь (рис. 1). В кривой весового роста с третьего года жизни отчётливо проявляются колебания, подобные гармоническим. Именно с третьего года жизни периодичность циклических изменений веса тела почти идентична периодичности веса гонад. Совпадают пики в окологодичных циклах и резкое снижение весовых показателей. Периодичность роста гонад у самцов и самок идентична. Амплитуда колебаний относительных значений больше у самцов (рис. 1). В абсолютном выражении вес гонад у самок заметно больше, чем у сам-

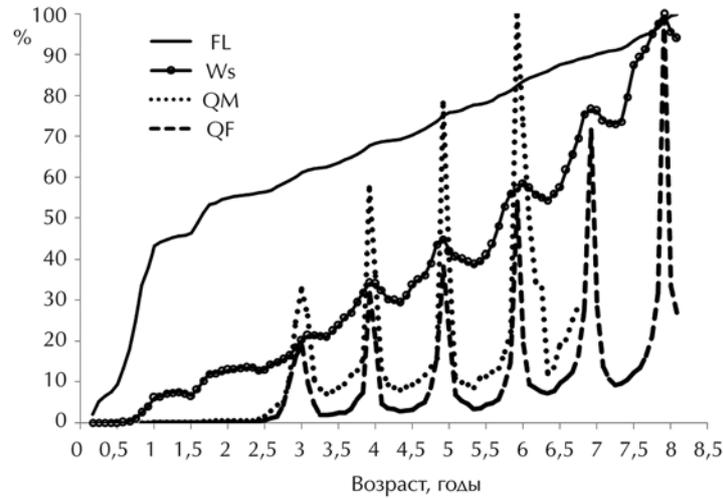


Рис. 1. Возрастная динамика длины (*FL*), веса сомы (*Ws*), веса гонад у самцов (*QM*) и самок (*QF*) южного однопёрого терпуга.

Значения показателей даны в % от максимальных величин

цов: в среднем в 2,5 раза выше у неполовозрелых и в 5,2 раза у половозрелых.

Самки крупнее самцов на 1,3–9,0% по длине и на 3,9–15,5% по весу. Динамика относительных (относительно максимальных значений в нашей выборке) величин размерных показателей у разных полов была практически идентична (рис. 2). В целом для обоих полов отмечается синхронность процессов роста. Коэффициенты корреляции между самками и самцами для веса гонад, абсолютного содержания депозитного жира, веса пищевого комка, веса и длины тела име-

ют высокие значения и колеблются в узком диапазоне — от 0,933 до 0,998. Исключением является динамика компонентов депозитного жира — печёночного и полостного: у половозрелых самок в годовом цикле период их ассимиляции на месяц короче, чем у самцов. Однако скорость жиронакопления для самок выше. Период расхода этих жиров у самок на месяц длиннее. В динамике же доминирующего мышечного жира половые различия не проявляются. Вследствие этого они не проявляются в динамике общего веса депозитного жира.

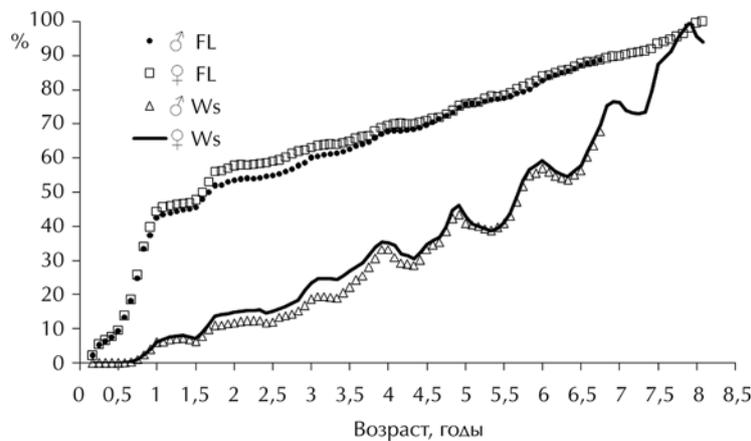


Рис. 2. Возрастная динамика длины *FL* и веса (*Ws*) у самцов (♂) и самок (♀) южного однопёрого терпуга. Шкала ординат как на рис. 1

В целом значительные потери депозитного жира и снижения интенсивности питания происходят у самцов и самок одновременно. При этом вес тела продолжает расти (рис. 3)! Данное обстоятельство позволяет предположить достаточную интенсивность питания на любые потребности организма. Во всяком случае, по имеющимся данным, это особенно явно проявляется в июле, когда суточный рацион составляет 6,7% от веса тела [Пущина, 2000]. В этом месяце самка терпуга съедает в 2 раза больше веса собственного тела и в 11 раз (!) больше суммарного месячного прироста веса тела, гонад и депозитного жира. Снижение интенсивности питания (а также и массы депозитного жира) никак не связано с кормовой базой. Ресурсы кормовой базы в морских водах Приморья используются только частично, а терпуг не имеет явных конкурентов [Пущина, 2005]. Снижение массы депозитного жира и интенсивности питания на фоне резкого увеличения массы гонад (см. рис. 1, 3) свидетельствует всего лишь о переходе живой системы (организма) в другое состояние, что требует дополнительных затрат энергии [Зотин, Зотина, 1993]. Если предположить, что вся энергия жира идёт на формирование половых продуктов, то в балансе жир — половые продукты проявляются трудно объяснимые, но весьма

существенные половые и онтогенетические различия. Расходы жира на формирование 1 г половых продуктов у самцов превышают таковые у самок в 2,6–3 раза у половозрелых рыб и в 1,3 — у впервые созревающих. У самцов данное соотношение у половозрелых особей больше, чем у впервые созревающих в 3–4,5 раза, а у самок — в 1,6–2 раза.

Первые два года прослеживается поступательное накопление вещества в организме, кроме кратковременных потерь веса тела в течение первых двух весенних месяцев в возрасте 1,4–1,5 года. Именно в этом возрасте активизируется генеративный рост. При этом наблюдаются его качественные изменения: в частности, у половины самок гонады переходят со стадии II на стадию II–III.

Наибольшая интенсивность физиологических процессов (за исключением жиронакопления) наблюдается в первый год. Согласно выборочным данным за период с февраля по октябрь длина тела увеличивается в 21 раз, вес — в 6 300 раз, вес пищевого комка — в 1000 раз. Таким образом, интенсивный рост тела в онтогенезе обеспечивается самой высокой активностью питания. В это время терпуг ведёт пелагический образ жизни. Температурный фон на первом году жизни терпуга является самым изменчивым в онтогенезе [Вдовин,

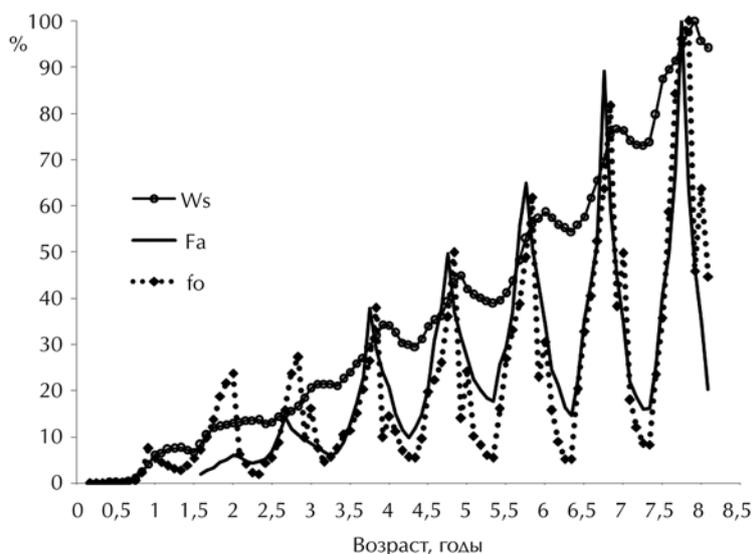


Рис. 3. Возрастная динамика весовых показателей: тела (W_s), депозитного жира (F_a) и пищевого комка (f_o) у южного однопёрого терпуга.

Значения показателей даны в % от максимальных величин

2004]. С конца первого года, в течение нескольких месяцев терпуг переходит к придонно-пелагическому образу жизни. После этого распределение молоди и половозрелых рыб принципиально не различается вплоть до того, что в нерестовый период неполовозрелые рыбы и производители совершают сходные миграции [Вдовин, Швыдкий, 1994].

С третьего года линейные годовые приросты становятся стабильными (табл. 1). Годовые приросты веса тела с возрастом увеличиваются, что определяется количественной связью между длиной и весом — кубической зависи-

мостью [Вдовин и др., 2015]. Такая ситуация характерна и для других весовых показателей (табл. 1, рис. 3). Вместе с тем скорость процессов (несмотря на проявление сезонной динамики) снижается в течение жизни (рис. 4). Только жиронакопление достигает максимальной скорости на втором году жизни, а далее следует тенденция её постепенного снижения.

Сезонная динамика питания проявляется с первого года (рис. 3, 4). Её интенсивность настолько высока, что фаза спада питания не меняет поступательного хода накопления вещества до возраста 1,4 года.

Таблица 1. Минимальные (min), максимальные (max), средние (Av) значения показателей (размерность и расшифровка обозначений даны в методической части), их коэффициент вариации (cv) и количество особей (n) в возрастных выборках южного однопёрого терпуга.

П ¹	СП ²	Возрастные группы							
		0,2–1,3	1,4–2,0	2,1–3,0	3,1–4,0	4,1–5,0	5,1–6,0	6,1–7,0	7,1–8,1
FL	min-max	1,0–21,8	21,9–26,3	26,4–29,2	29,5–32,7	32,9–36,3	36,4–39,9	40,3–43,1	43,3–47,8
	Av	12,2	24,4	27,4	30,8	34,1	37,8	41,8	45,2
	cv	67,5	7,3	3,4	3,6	3,5	3	2,2	3,5
	n	707	840	1080	1404	1199	924	648	353
Ws	min-max	0,01–103	97,8–176	180–277	286–464	400–609	527–795	738–1040	991–1356
	Av	39,2	139,5	203,5	355,6	484,3	628,6	861	1173
	cv	111,2	24,9	15,9	19,4	15,4	16,8	14	11,9
	n	580	840	1080	1404	1199	924	648	353
Fa	min-max	0,2–1,0	1,8–7,0	6,7–10,2	6,9–44,6	11,6–58,6	29,9–76,5	17,3–105	18,8–118
	Av	0,7	3,9	9,4	19,7	29,3	41,4	44,9	47,2
	cv	44,2	49,3	41,4	62,4	51,8	44,9	56,3	62,7
	n	95	231	347	429	341	254	179	97
♂Q	min-max	0,01–0,03	0,03–0,09	0,09–4,9	1,1–8,5	1,2–11,6	1,3–14,8	1,8–7,4	–
	Av	0,02	0,06	1,1	2,6	2,8	3,7	3,9	–
	cv	32,6	39,1	149	86,2	108,8	117,9	45,2	–
	n	47	236	513	488	399	215	132	–
♀Q	min-max	0,01–0,06	0,06–0,31	0,31–29,0	2,9–4,3	4,3–58,3	5,3–82,3	11–109	14,1–152
	Av	0,05	0,19	6,9	11,2	14,5	17,4	27,6	36,3
	cv	42,5	55	150	117,2	113,4	125,2	101,2	102
	n	99	433	933	990	872	599	433	172
fo	min-max	0,004–4,2	3–18,6	4,9–21,4	3,6–29,7	4,3–39,1	4,3–48,5	4,1–64	6,5–78,4
	Av		10,2	10,4	11,2	15,1	20,2	27,1	36,2
	cv	116,4	58,7	80,3	68,1	70,2	69,6	70,9	70,6
	n	467	579	761	1039	914	726	526	308

¹ П — показатели.

² СП — статистические параметры.

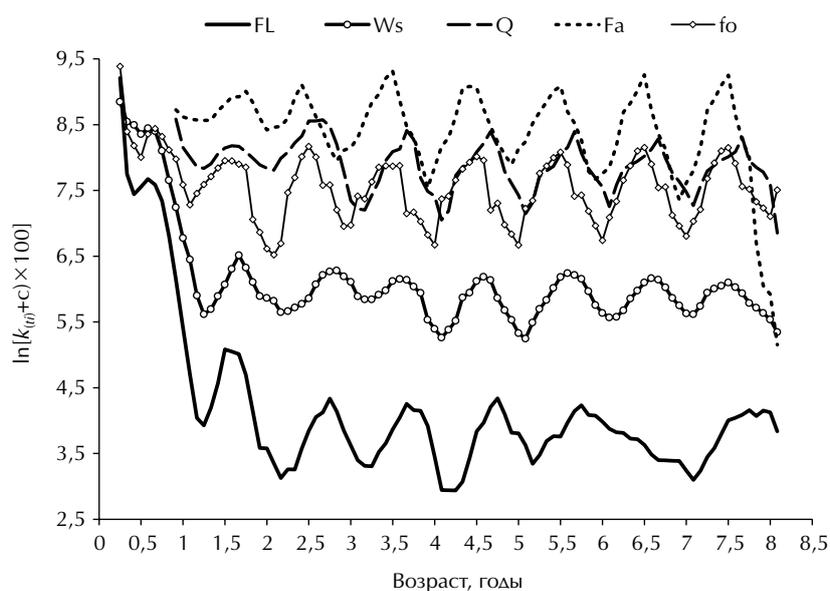


Рис. 4. Удельная скорость линейного роста и весовых показателей: тела, гонад, депозитного жира и пищевого комка у самок южного однопёрного терпуга.

Значения удельной скорости сглажены по методу скользящей средней (по пяти точкам). Обозначения как на рис. 1 и 3

После двух лет проявляется чередование положительных и отрицательных весовых приростов тела, жира и гонад. Длительность сезона ассимиляции-диссимиляции распределена следующим образом: положительные приросты половых продуктов — 8 месяцев; отрицательные приросты — 4 месяца; потери депозитного жира (самые продолжительные в онтогенезе) — 7 месяцев.

На третьем году при снижении интенсивности питания на порядок увеличивается вес половых продуктов и в 2,4 раза вес депозитного жира (рис. 3, табл. 1). Часть особей переходит в другое биологическое состояние — они становятся половозрелыми [Вдовин и др., 1995].

У половозрелых рыб (с четвёртого года жизни) продолжительность фаз потерь составляет 4–7 месяцев, а ассимиляции — 5–8 месяцев. Пиковых значений скорость жиронакопления достигает на четвёртом году жизни при массовом половом созревании (рис. 2). Усиленная аккумуляция депозитного жира используется для интенсификации качественно нового цикла гаметогенеза [Вдовин и др., 1995; Vdovin, Antonenko, 2014].

Онтогенез терпуга делится на два основных этапа: первые два года — ассимиляция органического вещества, а далее — чередование фаз накопления и потерь; этапы отличаются по

степени тесноты связей (для молодежи коэффициенты корреляции заметно выше) (табл. 2).

Коэффициенты вариации для длины и веса снижаются после первого года. Для питания вариабельность показателей снижается с первого до четвёртого года, а затем становится относительно постоянной. Для веса гонад она достигает максимума на третьем году, для жиронакопления она стабильна (табл. 1).

На втором этапе онтогенеза ослабление связей между показателями определяет наличие в системе временных сдвигов (табл. 2). Самые слабые связи отмечены для генеративного роста с жиронакоплением и питанием (R , соответственно, 0,376 и 0,414). При сдвиге распределения генеративного роста на месяц назад корреляции, характеризующие связи генеративный рост — жиронакопление и генеративный рост — питание, повышаются в 2,3 ($R = 0,865$) и 1,9 ($R = 0,787$), т. е. процесс жиронакопления идёт с опережением на месяц формирования половых продуктов. Полученный аккумулированный в форме депозитного жира энергозапас обеспечивает активный рост гонад и процесс нереста при кратковременном резком снижении интенсивности питания [Вдовин, Швыдкий, 1993]. Уместно предположить, что расход жира не только обеспечивает, но и активизирует созревание

Таблица 2. Корреляционная матрица между возрастом (Т) и показателями физиологических процессов у самок разного возраста южного однопёрного терпуга

2 г ≤						> 2 г							
Т	FL	Ws	Q	Fa	fo	Т	FL	Ws	Q	Fa	fo		
Т	0,953	0,968	0,902	0,934	0,841	Т	0,997	0,969	0,482	0,627	0,616		
FL	0,953		0,927	0,904	0,893	0,737	FL	0,997		0,975	0,502	0,617	0,623
Ws	0,968	0,927		0,960	0,938	0,889	Ws	0,969	0,975		0,574	0,654	0,702
Q	0,902	0,904	0,960		0,981	0,964	Q	0,482	0,502	0,574		0,376	0,414
Fa	0,934	0,893	0,938	0,981		0,958	Fa	0,627	0,617	0,654	0,376		0,875
fo	0,841	0,737	0,889	0,964	0,958		fo	0,616	0,623	0,702	0,414	0,875	

Примечание. Обозначения совпадают с приведенными как на рис. 1 и 2.

половых продуктов. Динамика депозитного жира, прежде всего, определяется содержанием мышечного жира. В среднем на его долю приходится 92,3% [Vdovin, Antonenko, 2014]. Однако начало расхода депозитного жира приходится на жир печени. Фаза снижения массы полостного жира может начинаться одновременно с расходом печёночного или мышечного жира, но замедление скорости его накопления всегда начинается раньше, чем у мышечного жира. Периодичность изменений показателей роста тела и генеративного роста идентична (рис. 1). Интенсивность питания лучше всего коррелирует с жиронакоплением: оба эти процесса следуют с месячным опережением роста (рис. 3, табл. 2). При существенных различиях в скоростях физиологических процессов не прослеживается явных несовпадений в фазах повышения и понижения скоростей (рис. 4). Последнее ставит под сомнение устоявшиеся парадигмы необходимости замедления белкового синтеза при активизации липидного обмена (или наоборот) и снижения темпов соматического роста для активизации генеративного [Шульман, 1972; Шатуновский, 1980; Бретт, 1983; и многие др.]. Стремительный расход жира перед окончанием созревания половых продуктов, скорее всего, связан только с затратами энергии. Увеличение размеров икринок на завершающей фазе оогенеза определяется, прежде всего, их гидратацией [Иванков, 1987].

По мнению А.А. Яржомбека [2011], половое созревание может оказывать влияние на баланс вещества и энергии, но не у созре-

вающих, а у половозрелых рыб, генеративные расходы которых достигают одной десятой — одной третьей доли годового энергетического и вещественного бюджета ассимиляции. Автор полагает, что подобное замедление роста является реализацией генетической программы. Кроме того, энергетические затраты организма направлены не только на ассимиляцию вещества, особенно при смене биологического состояния [Бретт, Гроувс, 1983; Зотин, Зотина, 1993]. Как уже отмечалось, половые продукты у самок гораздо массивнее, чем у самцов, что весьма незначительно проявляется в половых различиях динамики депозитного жира. Не только у терпуга, но и у многих других видов рыб, в частности, у минтая *Theragra chalcogramma* и полосатой камбалы *Liopsetta pinnifasciata* самки в массе опережают самцов по темпам роста, несмотря на более крупные гонады [Нуждин, 2001; Вдовин и др., 2017]. В целом же половое созревание у терпуга продолжается в течение нескольких лет [Вдовин, 1998]. При этом ход физиологических процессов принципиально не отличается у созревающих и половозрелых особей.

Ритмичность роста рыб (в т. ч. и терпуга) следует рассматривать как результат длительной эволюции с выработанными онтогенетическими возможностями компромиссного использования ассимилированной энергии как для **коррекции** данного ритма к условиям обитания (особенно к сезонным ритмам), так и для обеспечения других физиологических процессов, протекающих в организме [Шатуновский, 1980; Мина, Клевезаль, 1980].

Несмотря на то, что не только у терпуга, но и у многих других видов рыб, процесс полового созревания растянут на несколько лет, принято считать, что размеры тела корректируют скорость роста или интенсивность обменных процессов (чем больше рыба, тем медленней она растёт и т. п.) [Брет, Гроувс, 1983; Дгебуадзе, 2001]. Широко применяемые в рыбохозяйственной практике такие критерии, как размер и возраст массового полового созревания весьма условны и могут меняться в зависимости от структуры популяции и других факторов. В частности, у тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* при низком уровне численности снижается возраст полового созревания [Вдовин, Черноиванова, 2006]. Особенно это касается размеров тела. Такашима с соавторами [Takashima et al., 2016] полагают, что массовое половое созревание терпуга наступает при длине 24 см; 50% созревших самок на следующий год будут нереститься. Нами получен близкий результат. В водах Приморья длина 24 см примерно соответствует возрасту терпуга в 1,5 года. Хотя сроки нереста у терпуга в водах России и Японии различаются, но темпы роста в этих районах близки [Вдовин, 1998; Irie, 1986]. Выше уже говорилось, что именно в этом возрасте наблюдаются качественные преобразования в гаметогенезе самок. Вызывает сомнение, что именно 50% самок будут нереститься в водах Японии на следующий год. В водах Приморья меньшая часть особей принимает участие в первом нересте, и доля этих особей не может быть постоянной. Основным возражением является то, что сроки первого нереста у терпуга растянуты на три года, а соответственно меняются и разме-

ры созревания [Вдовин, 1998]. Немаловажно и то, что первыми созревают среднеразмерные особи [Вдовин и др., 1994]. Размеры и возраст полового созревания могут у некоторых видов различаться в ещё большей степени, чем у терпуга. У проходных и жилых форм тихоокеанских лососей (род *Oncorhynchus*) половое созревание наступает при возрасте и размерах, различающихся в несколько раз [Семенченко, 1989; и многие др.].

Скорости роста и анаболизма формализуются так называемой «аллометрической зависимостью» (в виде простой степенной регрессии) [Брет, Гроувс, 1983; Дгебуадзе, 2001; и многие др.]. В других теориях роста его скорость является функцией времени, а не размера. Согласно И.И. Шмальгаузену [1984], скорость роста находится в обратной связи со временем. Здесь динамика размеров тела тесно сопряжена со временем: R близок к 1 (табл. 2).

Построить значимые регрессионные уравнения оказалось возможным только при усреднении данных по годовым интервалам. Вычислительные эксперименты показывают, что из совокупности форм регрессионных зависимостей (линейной, экспоненциальной, логарифмической и степенной) самой достоверной оказалась степенная. Несмотря на то, что между показателями размеров тела и возрастом проявляются тесные связи (табл. 2) регрессии, где в качестве аргумента использовался возраст, меньше отклонялись от исходных данных. Линии регрессии для всех физиологических процессов были подобны. Самой показательной (но не идеальной) оказалась зависимость возраст — удельная скорость весового роста (рис. 5).

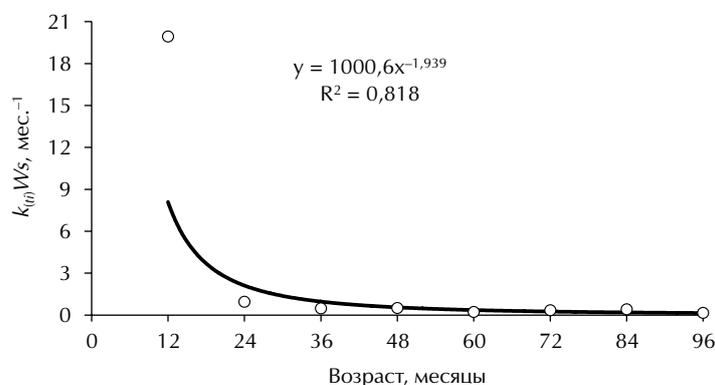


Рис. 5. Зависимость возраст — удельная скорость весового роста у южного одноперого терпуга

Конкретная математическая формализация в данном случае не определяет сути процессов. С её помощью мы только можем констатировать: скорость роста в течение двух первых лет снижается высокими темпами. В дальнейшем скорости физиологических процессов отличаются невысокой годовой изменчивостью, но в динамике всё же проявляется тренд их незначительного понижения (рис. 4). Сходная математическая формализация скорости роста и интенсивности обмена веществ позволяет интерпретировать их сходным образом [Бретт, Гроувс, 1983; Дгебуадзе, 2010]. Мы можем полагать, что исходя из снижения скорости весового роста (резкого у молоди и постепенного у половозрелых особей) снижение интенсивности обменных процессов у терпуга должно происходить сходным образом. Действительно скорость анаболизма таким образом снижается у многих групп позвоночных животных [Шмидт-Ниельсен, 1987].

Стадийность в онтогенезе терпуга определяется не только особенностями хода и взаимовлияния физиологических процессов, но и меняющимся с возрастом взаимодействием организма со средой. Важно то, что несмотря на различия в биологическом состоянии рыб одного возраста, ход физиологических процессов у всех особей подобен. Даже миграционный цикл у рыб разного биологического состояния в одном возрасте примерно один и тот же.

2. Ритмика онтогенеза. Для упорядочения возрастных выборок в сравнительно одно-

родные группы была выполнена их кластеризация (рис. 6).

Первый год жизни как у самцов, так и у самок образует обособленный кластер. Однолетки отличаются высокой скоростью соматического роста, которая инициируется активным питанием и высокой изменчивостью температурного режима в пелагиали. При этом основная часть энергии, приносимая извне (питание), расходуется на соматический рост. Рост гонад, несмотря на относительно высокую скорость, характеризуется малыми абсолютными показателями (рис. 4 и 7). Жиронакопление идет невысокими темпами.

Во второй (следующий по возрасту) кластер входят двух- и трехлетки (рис. 6). У самцов сходство этих возрастных групп является самым высоким. Кластер (2, 3) четко выделяется у обоих полов. Эта группа предваряет возраст массового полового созревания 3+, который наступает через год. При этом у самцов в данном возрасте всегда созревает не менее половины особей, а у самок доля половозрелых рыб превышает 50% только в отдельные годы (табл. 3). Тем не менее, различие между двух- и трехлетками существенно. На втором году жизни все особи являются неполовозрелыми, а на третьем — часть из них уже нерестится. Относительное содержание веса гонад и жира на третьем году заметно выше, чем на втором (рис. 7).

Начиная с четвертого года жизни, кластеризация самцов и самок уже лишена идентичности. Несмотря на имеющиеся количе-

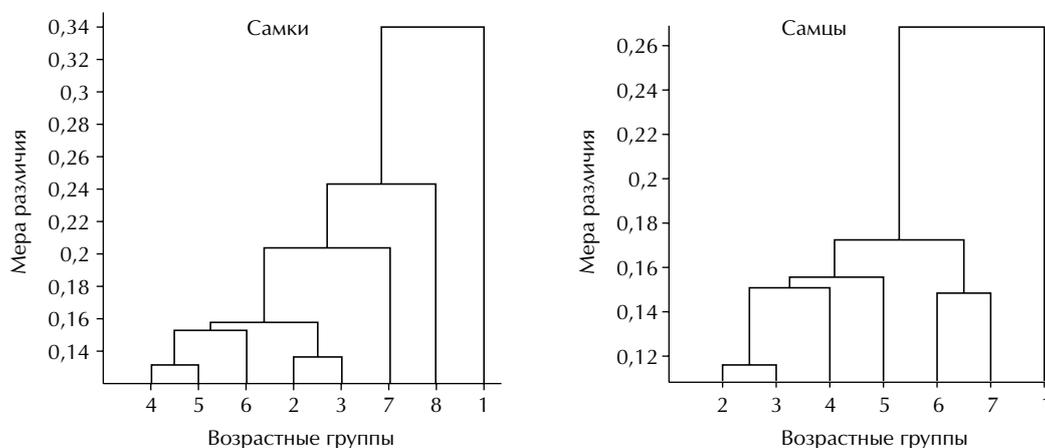


Рис. 6. Дендрограммы сходства возрастных групп (1–8 в гг.) южного однопёрого терпуга

Таблица 3. Доля (в %) половозрелых рыб у особей южного однопёрого терпуга в возрасте 2+ — 4+

Возраст	2+			3+			4+			
	Доля	min	max	Av	min	max	Av	min	max	Av
Самцы	22	40	33	50	72	65	100	100	100	100
Самки	7	14	10	32	63	52	86	100	93	93

ственные различия, которые проявляются на дендрограммах разных полов, в кластеризации самок и самцов много общего. Во-первых, совершенно обособлены однолетки. Во-вторых, близки возрастные группы 2 и 3. В-третьих, невелики различия между группами 4 и 5 не только у самок, но и у самцов. Полной идентичности у представителей разных полов и не может быть. В частности, процесс полового созревания в популяции у самцов завершается на пятом году жизни, а у самок — на шестом. Возрастная группа 6 (5+) у самок входит в единый кластер с возрастными группами 4 и 5. В-четвёртых, в значительной степени обособлены, как у самок, так и самцов две последние (самые старшие) возрастные группировки. Среди старших возрастных групп самой обособленной являются восьмилетки самок. Тем не менее, резких изменений в скорости физиологических процессов у рыб старше трёх лет не отмечено (рис. 4). Рассматривая не совокупность признаков, как в процедуре кластеризации, а отдельные физиологические процессы, мы не можем выявить каких-либо признаков «ухудшения» состояния организма. Выше уже говорилось, что скорость роста и интенсивность обмена веществ допустимо интерпретировать сходным образом. Снижение уровня обмена веществ сопровождается адаптивной самоорганизацией для воплощения эргономичной стратегии. По мере взросления уменьшение интенсивности обмена сопровождается повышением его эффективности [Брест, Гроувс, 1983]. Увеличивающуюся с возрастом эффективность обмена терпуга иллюстрирует возрастная динамика относительных величин показателей физиологических процессов (рис. 7). Только в динамике относительной массы пищевого комка проявляется отрицательный тренд, а в динамике других показателей проявляются положительные тренды.

Отсюда видно, что при относительном уменьшении потребления пищи эффективность ассимиляции возрастает. В первую очередь это обусловлено тем, что у рыб по мере увеличения возраста и размеров повышается конвертируемость пищи и уменьшаются общие затраты на обмен [Брест, Гроувс, 1983]. Кроме того, с возрастом увеличивается устойчивость организма к внешним воздействиям и повышается эффективность обмена веществ [Шмидт-Нильсен, 1987].

Замедление обмена веществ у терпуга происходит не только вследствие старения и увеличения размеров тела, но и стремления особей в биотопы с относительно низкой и стабильной температурой. Как и для многих совместно обитающих с терпугом видов, с возрастом у них прослеживается стремление к большим глубинам с относительно стабильным температурным фоном [Вдовин, Зуенко, 1997; Вдовин и др., 2001; 2004]. Более того, у терпуга с возрастом повышается конкурентоспособность в борьбе за благоприятные условия. Старые самцы, занимая нижние нерестовые участки, не пускают туда молодых [Гомелюк, 1987]. Здесь явно присутствуют элементы самоорганизации для воплощения эргономичной стратегии.

Две самые старшие возрастные группы у самок и у самцов образуют обособленные кластеры (рис. 6). Именно самые старые особи являются самыми эргономичными. При низкой скорости роста и понижении интенсивности питания относительное содержание жира и относительный вес гонад у них остаются на высоком уровне (рис. 7). Между тем, смертность терпуга после массового полового созревания с возрастом повышается, как у многих других видов [Вдовин, 1988]. Кривые выживания зачастую трактуются как регуляция структуры популяции по типу обратной связи. Это основ-

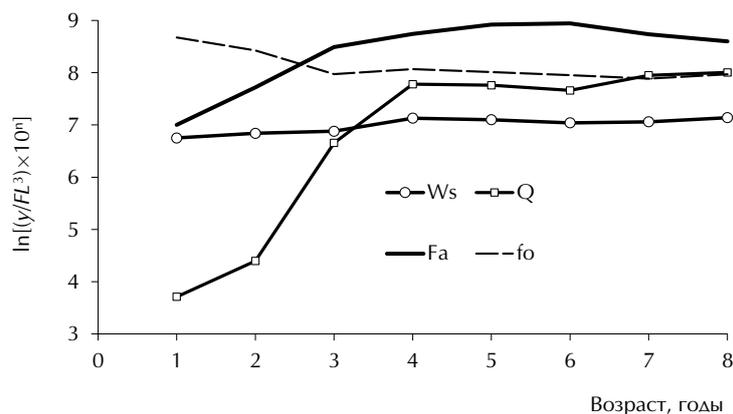


Рис. 7. Относительные величины веса тела, половых продуктов, депозитного жира и массы пищевого комка, сгруппированные по возрастным группам, у самок южного однопёрного терпуга.

Обозначения как на рис. 1. Коэффициент n для Ws равен 5, для остальных показателей — 6

ной принцип популяционного гомеостаза, который осуществляется через адаптивный отбор [Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Коновалов, 1980; Солбриг О., Солбриг Д., 1982; Шилов, 2001]. На ранних этапах онтогенеза, несомненно, весомую роль играет депривационный синдром, обусловленный несоответствием взаимодействия «среда-организм», более известный в ихтиологии как гипотеза несовпадения Кушинга [Кушинг, 1979; Халявкин, Крутько, 2014]. Предельная продолжительность жизни все же не определяется ни депривационным синдромом, ни механизмами естественного отбора. До предельных возрастов доживают самые приспособленные особи с высокой саморегулирующей адаптацией к условиям среды. Скорее всего роль отбора должна снижаться после достижения половой зрелости, поскольку именно в этом возрасте смертность рыб достигает минимума [Кушинг, 1979; Максименко, Антонов, 2003]. Следуя этому, логично полагать, что увеличение смертности после возраста полового созревания обусловлено процессами старения организма.

Существует множество теорий старения и ни одна из них не является общепринятой. Среди них выделяются две парадигмы:

1) старение как результат действия различных повреждающих факторов, которым незначительно противостоит естественный отбор (*стохастическое старение*);

2) старение как запрограммированный физиологический феномен, которому в особых

условиях благоприятствует естественный отбор (*запрограммированное старение*) [Либертини, 2014].

Несомненно, для какой-то части особей имеет место стохастическое старение. В частности, имеет место снижение репродуктивной функции. С возрастом у производителей повышаются патологические отклонения в строении гонад [Вдовин, 1998]. У самок увеличиваются количество «остаточных» (непродуктивных) икринок в яичниках и доля особей с такой икрой. В возрасте 5+ единично встречаются самки, у которых гонады полностью заполнены «остаточной» икрой; в возрасте 6+ их доля составляет уже 12,1%, а в самой старшей возрастной группе — 27,6%. В выборке у двух самок в возрасте 7+ такие гонады были заполнены жиром. У самцов также повышается доля производителей с непродуктивными половыми продуктами, но она значительно меньше, чем у самок: максимума она достигает также в предельном возрасте и составляет 11,1%. Во взаимосвязи генеративный рост — жиронакопление у яловых производителей проявляются отклонения от сбалансированного процесса, присущего продуктивным половозрелым рыбам. Размер гонад продуктивных и непродуктивных особей в пред- и нерестовый период сопоставим, но затраты жира на их формирование у яловых рыб меньше (табл. 4).

Таким образом, процесс **стохастического** старения характеризуется снижением репродуктивной функции и нарушением сбаланси-

Таблица 4. Относительное содержание жира (Fa_r) в тканях половозрелого южного однопёрого терпуга у продуктивных и яловых производителей в пред- и нерестовый период ($Fa_r = (Fa/FL^3) \times 10^4$)

Ткань	Самцы		Самки	
	продуктивные	яловые	продуктивные	яловые
Печёночная	0,72	0,80	0,35	0,57
Мышечная	4,50	5,77	3,72	7,05

рованной связи генеративный рост — жиронакопление. Однако он проявляется у меньшей части особей.

Для интерпретации максимальной продолжительности жизни терпуга мы предлагаем использовать парадигму запрограммированного старения (феноптоза) [Либертини, 2014]. С одной стороны, у шести и семи годовиков проявляются признаки снижения репродуктивной функции. С другой — плодовитость старых самок терпуга на порядок выше, чем у молодых [Горбунова, 1962; Иванков, 1976]. Следовательно, по мнению М.В. и В.П. Скулачевых [2014, с. 1205] терпуга можно отнести к тем «видам организмов, вероятность смерти которых не зависит от возраста или даже уменьшается с возрастом, что сопровождается неизменной или повышающейся плодовитостью». Конечно же, это не бесспорный постулат. Однако наши данные не противоречат логике теории феноптоза. У производителей самых старших возрастов (особенно у самок) с продуктивными половыми продуктами отсутствуют явные признаки одряхления. Но при этом их вклад в репродуктивный потенциал популяции весьма мал. Встречаемость особей предельных возрастов невысока: среди половозрелых самцов доля особей в возрасте 6+ колеблется от 0,7 до 3,9%, составляя в среднем 1,1%. Подобные оценки для самок восьми лет колеблются от 0,9 до 3,2% (в среднем 1,2%). Часть особей преклонного возраста имеют непродуктивные половые продукты. Неизвестно также об участии в нересте самцов на седьмом году. Поэтому можно предположить, что более высокая продолжительность жизни для терпуга не имеет биологического смысла (из-за мизерной доли в нерестовой части популяции) и предельный возраст запрограммирован. По мнению В.П. Скулачева [1999] феноптоз можно определить, как спо-

соб очистки сообщества организмов (здесь популяции) от ставших лишними индивидуумов посредством включения для них программы собственной гибели.

Продолжительность жизни самок примерно на год больше, чем у самцов. Чем же тогда она обусловлена? Существует мнение, что одним из наиболее эффективных механизмов омоложения является процесс оогенеза [Зотин, Зотина, 1993]. У самок и самцов процесс генеративного роста синхронен (несмотря на опережающие темпы полового созревания самцов), но его интенсивность у самок выше. Повидимому, обновление организма у самок происходит гораздо эффективнее, чем у самцов, что способствует их большей продолжительности жизни. Половые различия в наследственности у рыб маловероятны: инверсия пола относится к обычным явлениям даже у тех видов, где возможен его генетический контроль [Яржомбек, Гомельский, 1992; Брыков и др., 2008; и др.]. Вышеизложенные результаты позволяют структурировать онтогенез как иерархический процесс, в котором возможно и выделять, и объединять определённые возрастные группы. В предыдущем разделе уже было произведено основное хронологическое деление онтогенеза на два этапа: ювенальный (первые два года) и половозрелости (рис. 8). На ювенальном этапе у неполовозрелых особей идёт активное накопление органического вещества с кратковременными незначительными потерями. Первый этап, в свою очередь, делится на два периода — ювенильный и пубертатный. Жёсткой хронологической границы между этими периодами нет. Переход между периодами выражается сменой пелагического образа жизни на придонно-пелагический в течение двух-трёх месяцев. Ювенильные особи представляют самый изолированный кластер как у самцов, так и у самок (рис. 6). Относи-

тельное содержание жира и относительный вес половых продуктов являются самыми низкими в онтогенезе (рис. 7). Пубертатный период (двухлетки) является переходным. Пубертатный период характеризуется как сменой биотопа, так и сменой приоритетности процессов (рис. 6, 8). Ещё остаются высокими темпы соматического роста, но приоритетным процессом (по скорости) становится жиронакопление, а рост гонад резко активизируется.

Этап половозрелости делится на три периода — период активного полового созревания, период половозрелости и период старения (сенильный). Как уже говорилось, двух- и трёхлетки образуют единый кластер у обоих полов (рис. 6). У особей этих двух возрастных групп происходит перестройка организма, направленная на половое созревание. Мы полагаем уместным включить эти две группы в стадию полового созревания. Поскольку не все особи созревают одновременно, в нерестовую часть популяции они вступают в течение трёх лет — с третьего по пятый годы жизни (табл. 3) [Вдовин, 1998]. На основании это-

го мы считаем необходимым процесс полового созревания обозначить как интегральную стадию, входящую в два этапа — ювенальный и половозрелости. Данная стадия чётко проявляется у самцов как единый кластер (возраст 2–5 гг.) (рис. 6). Мы полагаем, что данная стадия длится несколько лет не только у поколения, но и у отдельной особи, поскольку циклы жиронакопления и генеративного роста сходны у особей разного биологического состояния. Максимальная продолжительность этой стадии у особи может составлять 4 года. Она входит в два этапа и три периода.

Поскольку предельный возраст самцов на один год меньше, чем у самок, период половозрелости у них длится 4 года (возраст 3–6 гг.), а у самок 5 лет (возраст 3–7 гг.). Последний год жизни определён нами как сенильный период, поскольку именно в предельных возрастах отмечается максимальная доля особей с нарушенной репродуктивной функцией. Но из-за постепенного снижения интенсивности процессов, повышения эффективности самоорганизующейся самоадаптации определить

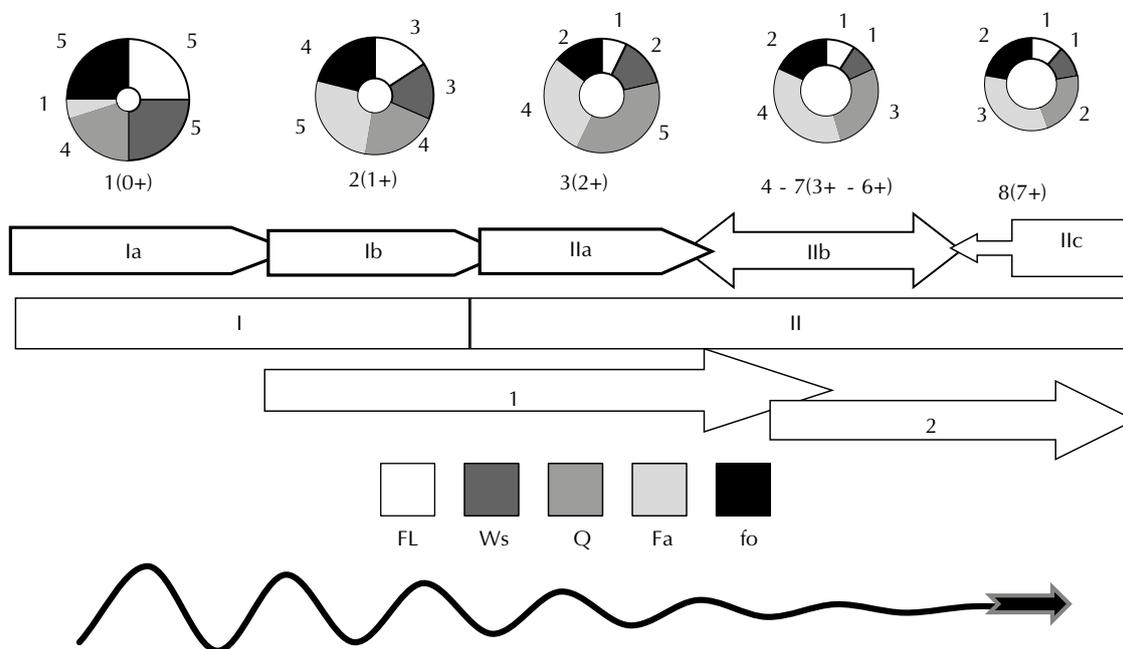


Рис. 8. Этапность онтогенеза у самок южного однопёрного терпуга:

1(0+) — 8(7+) — возрастные группы; I и II — этапы: ювенильный и половозрелости; Ia и Ib — ювенальный и пубертатный периоды; IIa, IIb и IIc — периоды активного полового созревания, половозрелости и сенильный; 1 и 2 — стадии половозрелости и старения. Площадь кольца символически отражает интенсивность обмена веществ. Цифрами у секторов колец показан балл скоростей физиологических процессов. Функция затухания ниже циклограммы демонстрирует уменьшение влияния среды на организм

чёткие границы периода старения невозможно. Полагаем уместным выделить стадию старения, которая начинается после возраста массового полового созревания, т. е. с того момента, когда естественная смертность, достигнув минимума, снова начинает увеличиваться. У самцов эта стадия длится 3 года (возраст 5–7 гг.), а у самок — 4 (возраст 5–8 гг.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Самыми значимыми хронологическими элементами онтогенеза являются этапы: ювенольный этап (до двух лет) и этап половозрелости (старше двух лет). На первом этапе преобладает активное накопление органического вещества с малозаметными кратковременными потерями. На втором этапе проявляется чередование фаз накопления и потерь органического вещества, а с четвёртого года проявляется чёткая цикличность в чередовании фаз ассимиляции и диссимиляции.

К элементам второго порядка следует отнести периоды, на которые подразделяются этапы. Хронологические периоды не такие чёткие как между этапами.

Первый этап делится на два периода — ювенольный и пубертатный. Жёсткой хронологической границы между этими периодами нет. Переход между периодами выражается сменой пелагического образа жизни на придонно-пелагический в течение двух-трёх месяцев. Пубертатный период (двухлетки) является переходным. Ещё остаются высокими темпы соматического роста, но приоритетным процессом (по скорости) становится жиронакопление, а рост гонад резко активизируется.

Этап половозрелости делится на три периода — активного полового созревания (третий год), половозрелости (три года у самцов, четыре у самок) и старения (сенильный) — последний год жизни. Период активного полового созревания, как и пубертатный, является переходным. В нём уже хорошо выражены фазы ассимиляции и диссимиляции, но фазы диссимиляции ещё кратковременны. Здесь появляются впервые нерестящиеся особи. В период половозрелости заканчивается половое созревание. Фазы ассимиляции и диссимиляции

становятся относительно равномерными. Последний год жизни (сенильный период) завершает онтогенез, но явные признаки старения отмечены у меньшей части особей.

К промежуточным элементам мы относим стадии, которые интегрально связывают между собой разные периоды и этапы. Стадия полового созревания входит в два этапа: ювенольный и половозрелости, и в то же время, в некоторой степени, совпадает с периодами: ювенольный и пубертатный, а также периодами активного полового созревания и половозрелости. Максимальная продолжительность этой стадии 4 года. Стадия старения объединяет два этапа: половозрелости и сенильный. Стадия старения начинается с пятого года и длится до конца жизни. В течение этой стадии уменьшается выживаемость половозрелых особей.

Стадии не охватывают только ювенольный период, который заканчивается окончательно при переходе молоди к придонному образу жизни.

Рост терпуга является детерминированным процессом, согласованным с генеративным ростом, жиронакоплением и интенсивностью питания. Ход соматического и генеративного роста совпадает, а ход жиронакопления и питания идёт с месячным опережением, т. е. снижение интенсивности питания и потери жира начинается на месяц раньше потерь веса тела и снижения массы гонад.

Первые пять лет жизни смертность особей осуществляется механизмами адаптивного отбора. После пятого года жизни (возраст массового полового созревания), вероятно, преобладает стохастическое старение. Явные признаки старения у части особей терпуга не проявляются даже на последнем году жизни. Следует принять, что для терпуга предельная продолжительность жизни определяется парадигмой «феноптоза» — запрограммированной смерти. Процессы обновления организма у самок гораздо эффективнее, чем у самцов, что способствует их более длительной жизни.

ЛИТЕРАТУРА

- Бретт Д.Р. 1983. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть. С. 275–345.
- Бретт Д.Р., Гроувс Д.Д. 1983. Физиологическая энергетика // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть. С. 203–274.
- Брыков В.А., Кухлевский А.Д., Шевляков Е.А., Кинас Н.М., Заварина Л.О. 2008. Регуляция соотношения полов в популяциях горбуши (*Oncorhynchus gorbusha*) и кеты (*O. keta*): возможные причины и механизмы изменения соотношения полов // Генетика. Т. 44. № 7. С. 1–7.
- Васнецов В.В. 1953. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.-Л.: АН СССР. С. 207–217.
- Вдовин А.Н. 1988. Многофакторный анализ смертности южного однопёрного терпуга в водах Приморья // Изменчивость состава ихтиофауны, урожайности поколений и методы прогнозирования запасов рыб в северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО. С. 122–126.
- Вдовин А.Н. 1998. Биология и динамика численности южного однопёрного терпуга (*Pleurogrammus azonus*) // Известия ТИНРО. Т. 123. С. 16–45.
- Вдовин А.Н. 2004. Океанологические аспекты распределения и динамики численности массовых и обычных видов терпуговых (Hexagrammidae) в северо-западной части Японского моря // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. VIII. Японское море. Вып. 2. С. 219–229.
- Вдовин А.Н., Васильков В.П. 1982. Определение возраста южного однопёрного терпуга *Pleurogrammus azonus* Jordan et Metz (Hexagrammidae) алгоритмическими методами распознавания образов с обучением // Вопросы ихтиологии. Т. 22. Вып. 6. С. 1006–1014.
- Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В. 1993. Физиологические аспекты роста однопёрного терпуга *Pleurogrammus azonus* в водах Приморья // Вопросы ихтиологии. Т. 33. № 1. С. 156–160.
- Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В. 1994. Батиметрические миграции терпуга *Pleurogrammus azonus* осенью в заливе Петра Великого // Биология моря. Т. 20. № 5. С. 351–358.
- Вдовин А.Н., Корниченко Е.С., Дроздов А.А. 1995. Особенности гаметогенеза впервые размножающихся особей южного однопёрного терпуга *Pleurogrammus azonus* // Биология моря. Т. 21. № 5. С. 329–332.
- Вдовин А.Н., Зуенко Ю.И. 1997. Вертикальная зональность и экологические группировки рыб залива Петра Великого // Известия ТИНРО. Т. 122. С. 152–176.
- Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В., Калчугин П.В. 2001. Сезонное распределение колючей камбалы *Acanthopsetta nadeshnyi* в северо-западной части Японского моря // Вопросы ихтиологии. Т. 41. № 1. С. 36–41.
- Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В., Калчугин П.В. 2004. Сезонное распределение япономорской палтусовидной камбалы *Hippoglossoides dubius* (Pleuronectidae) в северо-западной части Японского моря // Вопросы ихтиологии. Т. 44. № 3. С. 370–374.
- Вдовин А.Н., Черноиванова Л.А. 2006. Многолетняя динамика некоторых параметров популяции тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* (Clupeidae) залива Петра Великого // Вопросы ихтиологии. Т. 46. № 1. С. 54–61.
- Вдовин А.Н., Четырбоцкий А.Н., Четырбоцкий В.А. 2015. Компьютерное моделирование динамики роста рыб (на примере южного однопёрного терпуга *Pleurogrammus azonus*). Ч. II // Информационные технологии. Т. 21. № 3. С. 187–192.
- Вдовин А.Н., Четырбоцкий А.Н., Бойко М.И. 2017. Динамика роста полосатой камбалы *Liopsetta pinnifasciata* (Pleuronectidae) залива Петра Великого (Японское море) // Вопросы ихтиологии. Т. 57. № 3. С. 275–281.
- Гаврилов Г.М. 1998. Состав, динамика численности и промысел рыб в экономической зоне России и прилегающих водах Японского моря // Известия ТИНРО. Т. 124. С. 271–319.
- Гомельюк В.Е. 1987. Нерестовое поведение южного однопёрного терпуга *Pleurogrammus azonus* в зал. Петра Великого // Вопросы ихтиологии. Т. 27. № 6. С. 991–999.
- Горбунова Н.Н. 1962. Размножение и развитие рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Труды ИОАН СССР. Т. 59. С. 118–182.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука. 276 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2010. Оценки возраста и роста в популяционных исследованиях рыб // Актуальные проблемы современной ихтиологии. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 96–123.
- Дьяконов В., Круглов В. 2002. MATLAB. Анализ, идентификация и моделирование систем. Специальный справочник. СПб.: Питер. 448 с.
- Зотин А.И., Зотина Р.С. 1993. Феноменологическая теория развития, роста и старения организмов. М.: Наука. 364 с.
- Иванков В.Н. 1976. Овогенез, половой цикл и характер икротетания южного однопёрного терпуга // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток: ТИНРО. Вып. 7. С. 46–51.

- Иванков В.Н. 1987. Строение яйцеклеток и систематика рыб. Владивосток: ДВГУ. 160 с.
- Кривобок М.Н., Тарковская О.Н. 1962. Определение жира в теле рыб // Руководство по методике исследований физиологии рыб. М.: Изд-во АН СССР. С. 134–142.
- Коновалов С.М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука. 238 с.
- Кузнецова Е.Н. 2003. Рост рыб и стратегии их жизненных циклов. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: Изд-во ВНИРО. 54 с.
- Кушинг Д.Х. 1979. Морская экология и рыболовство. М.: Пищ. пром-сть. 288 с.
- Либертини Д. 2014. Парадигма запрограммированного старения: как мы стареем (обзор) // Биохимия. Т. 79. № 10. С. 1237–1251.
- Максименко В.П., Антонов Н.П. 2003. Количественные методы оценки рыбных запасов. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 256 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. Анализ на уровне организма. М.: Наука. 291 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1980. Ритмы роста и развития животных // Проблемы космической биологии. Т. 41. Биологические ритмы. С. 139–159.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищевая пром-сть. 447 с.
- Нуждин В.А. 2001. Особенности роста минтая *Theragra chalcogramma* (Gadidae) в водах южного Приморья // Вопросы ихтиологии Т. 41. № 1. С. 274–277.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 376 с.
- Пушина О.И. 2000. Особенности питания южного однопёрного терпуга *Pleurogrammus azonus* в водах Приморья // Известия ТИНРО. Т. 127. С. 203–208.
- Пушина О.И. 2005. Питание и пищевые взаимоотношения массовых видов донных рыб в водах Приморья в весенний период // Известия ТИНРО. Т. 127. С. 203–208.
- Рикер У.Е. 1983. Количественные показатели и модели роста рыб // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Лёгкая и пищ. пром-сть. С. 346–405.
- Семенченко А.Ю. 1989. Приморская сима: популяционная экология, морфология, воспроизводство. Владивосток: ДВО АН СССР. 192 с.
- Скулачев В.П. 1999. Феноптоз: запрограммированная смерть организма // Биохимия. Т. 64. № 12. С. 1418–1426.
- Скулачев М.В., Скулачев В.П. 2014. Новые сведения о запрограммированности старения медленно-го феноптоза (обзор) // Биохимия. Т. 79. № 10. С. 1205–1224.
- Солбриг О., Солбриг Д. 1982. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир. 488 с.
- Тупоногов В.Н., Кодолов Л.С. 2014. Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России. Владивосток: Русский остров. 336 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1977. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 297 с.
- Халявкин А.В., Крутько В.Н. 2014. Старение есть простой депривационный синдром, вызываемый квазипрограммированным предотвратимым и обратимым дрейфом уставок управляющих систем из-за несоответствующего взаимодействия «организм-среда» (обзор) // Биохимия. Т. 79. № 10. С. 1392–1395.
- Шатуновский М.И. 1980. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука. 288 с.
- Шилов И.А. 2001. Экология. М.: Высшая школа. 512 с.
- Шмальгаузен И.И. 1984. Рост и дифференцировка. Киев: Наукова думка. Т. 2. 168 с.
- Шмидт-Ниельсен К. 1987. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир. 259 с.
- Шульман Г.И. 1972. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром-сть. 368.
- Яржомбек А.А. 2011. Закономерности роста промысловых рыб. М.: Изд-во ВНИРО. 182 с.
- Яржомбек А.А., Гомельский Б.И. 1992. Солюбилизация метилтестостерона карпом // Вопросы ихтиологии. Т. 32. Вып. 4. С. 167–168.
- Irie T. 1986. Stock Assessment of Hokke (*Pleurogrammus azonus*) and estimation of the effect of fishing Regulation for the Stock // Report of fish. Res. Invest. Japan. Gov. No. 25 (Nov.). P. 74–97 (in Japanese with English abstract).
- Takashima T., Okada N., Asami H. et al., 2016. Maturation process and reproductive biology of female Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* in the Sea of Japan, off the west coast of Hokkaido // Fisheries science. V. 82. No. 2. PP. 225–240.
- Vdovin A., Antonenko D. 2014. Correlation between fat content and features of generative growth of arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* // Journal of Coastal Life Medicine. V. 2. No. 9. PP. 679–683.

Поступила в редакцию 25.01.2018 г.
Принята после рецензии 16.02.2018 г.

Commercial species and their biology

The growth and stages of ontogenesis of Arabesque greenling in the waters of Primorie (Japan Sea)A.N. Vdovin¹, A.N. Chetyrbotsky²¹ Pacific Research Fisheries Centre (FSBSI «TINRO-Centre»), Vladivostok² Far East Geological Institute (FSBSI «FEGI FEB RAS»), Vladivostok

Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* important commercial species in the waters of Russia and Japan. In the Russian waters of the Sea of Japan, a regular study of its biology carried out in the water area of Primorsky krai, where annual trawl surveys performed. Growth of this species is a coherent deterministic process with a pronounced staging of ontogenesis and a changing priority of physiological processes at different stages of development. The first two years dominated by the accumulation of matter, and then — the cyclic alternation of the phases of assimilation and dissimulation. In sexually mature individuals, the cyclicity of physiological processes is almost identical. Thus, somatic and generative growth go synchronously, as well as fat accumulation in combination with nutrition. The last two processes go with a month's advance. The hereditary growth program of the Arabesque greenling does not define a rigidly assigned chronological rhythm, but is corrected by phenotypic self-adjustment to environmental conditions. In individuals of the same age, but of different biological states, physiological and migratory processes proceed in a similar way. The first five years of life, the mortality of individuals carried out by adaptive selection mechanisms. Clear signs of aging in some individuals do not appear even in the last year of life. The mortality in extreme ages is a consequence of "phenotype" — programmed death. The processes of body renewal in females are much more effective than in males, which contributes to their longer life.

Keywords: Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus*, a linear, weight and generative growth, the intensity of fat accumulation and nutrition, ontogeny, aging, phenoptosis.

REFERENCES

- Brett D.R. 1983. Faktory sredy i rost [Environmental factors and growth] // Bioenergetika i rost ryb. M.: Leg. i pishch. prom-st'. S. 275–345.
- Brett D.R., Grouvs D.D. 1983. Fiziologicheskaya ehnergetika [Physiology energy] // Bioenergetika i rost ryb. M.: Leg. i pishch. prom-st'. S. 203–274.
- Brycov V.A., Kukhlevsky A.D., Shevlakov E.A., Kinas N.M., Zavarina L.O. 2008. Sex ratio control in pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) and chum salmon (*O. keta*) population: The possible and mechanisms of changes in the sex ratio // Russian Journal of Genetics. Vol. 7. Pp. 786–792.
- Vasnetsov V.V. 1953. O zakonmernostyakh rosta ryb [Development stages of bony fishes] // Ocherki po obshchim voprosam ikhtiologii. M.-L.: AN SSSR. S. 218–226.
- Vdovin A.N. 1988. Mnogofaktornyj analiz smertnosti yuzhnogo odnoperogo terpuga v vodakh Primor'ya [Multi-factored of mortality of *Pleurogrammus azonus* in Prymorye] // Izmenchivost' sostava ikhtiofauny, urozhajnosti pokolenij i metody prognozirovaniya zapasov ryb v severnoj chasti Tikhogo okeana. Vladivostok: TINRO. S. 122–126.
- Vdovin A.N. 1998. Biologiya i dinamika chislenosti yuzhnogo odnoperogo terpuga (*Pleurogrammus azonus*) [Life cycle and stock Dynamics of Atka

- mackerel *Pleurogrammus azonus*.] // Izvestiya TINRO. T. 123. S. 122–126.
- Vdovin A.N. 2004. Okeanologicheskie aspekty raspredeleniya i dinamiki chislennosti massovykh i obychnykh vidov terpugovykh (Hexagrammidae) v severo-zapadnoj chasti Yaponskogo morya [Oceanological aspects of the distribution and dynamics of numbers of numerous and medium-sized species (Hexagrammidae) in the northwestern part of Japan Sea] // Gidrometeorologiya i gidrokimiya morej. T. VIII. Yaponskoe more. Vyp. 2. S. 219–229.
- Vdovin A.N., Vasil'kov V.P. 1982. Opredelenie vozrasta yuzhnogo odnoperogo terpuga *Pleurogrammus azonus* Jordan et Metz (Hexagrammidae) algoritmicheskimi metodami raspoznavaniya obrazov s obucheniem [Determination of the age of the Atka mackerel *Pleurogrammus azonus* Jordan et Metz (Hexagrammidae) by algorithmic methods of pattern recognition with training] // Voprosy ikhtiologii. T. 22. Vyp. 6. S. 1006–1014.
- Vdovin A.N., Shvydkij G.V. 1993. Fiziologicheskie aspekty rosta odnoperogo terpuga *Pleurogrammus azonus* v vodakh Primor'ya [Physiological aspects of the growth of the Atka mackerel *Pleurogrammus azonus* in the water of Primorye] // Voprosy ikhtiologii. T. 33. № 1. S. 156–160.
- Vdovin A.N., Shvydkij G.V. 1994. Batimetricheskie migratsii terpuga *Pleurogrammus azonus* osen'yu v zalive Petra Velikogo [Bathymetric migrations of the Atka mackerel *Pleurogrammus azonus* in the autumn in Peter the Great Bay] // Biologiya morya. T. 20. № 5. S. 351–358.
- Vdovin A.N., Kornienko E.S., Drozdov A.L. 1995. Osobennosti gametogeneza v pervye razmnozhayushchikhsya osobej yuzhnogo odnoperogo terpuga *Pleurogrammus azonus* [Peculiarities of gametogenesis of the first reproducing individuals of the Atka mackerel *Pleurogrammus azonus*] // Biologiya morya. T. 21. № 5. S. 329–332.
- Vdovin A.N., Zuenko Yu.I. 1997. Vertikal'naya zonal'nost' i ehkologicheskie gruppировки ryb zaliva Petra Velikogo [Vertical zoning and ecological groupings of the fishes of Peter the Great Bay] // Izvestiya TINRO. T. 122. S. 152–176.
- Vdovin A.N., Shvydkij G.V., Kalchugin P.V. 2001. Sezonnoe raspredelenie kolyuchej kambaly *Acanthopsetta nadeshnyi* v severo-zapadnoj chasti Yaponskogo morya [Seasonal distribution of the Sealyeye plaice *Acanthopsetta nadeshnyi* in the northwestern part of the Sea of Japan] // Voprosy ikhtiologii. T. 41. № 1. S. 36–41.
- Vdovin A.N., Shvydkij G.V., Kalchugin P.V. 2004. Sezonnoe raspredelenie yaponomorskoj paltusovidnoj kambaly *Hippoglossoides dubius* (Pleuronectidae) v severo-zapadnoj chasti Yaponskogo morya [Seasonal distribution of the Flathead flounder *Hippoglossoides dubius* in the northwestern part of the Sea of Japan] // Voprosy ikhtiologii. T. 44. № 3. S. 370–374.
- Vdovin A.N., Chernovanova L.A. 2006. Long-Term Dynamics of Certain Parameters of Pacific Herring *Clupea pallasii* (Clupeidae) in Peter the Great Bay // Journal of Ichthyology. Vol. 46. No. 1. S. 50–57.
- Vdovin A.N., Chetyrbotskij A.N., Chetyrbotskij V.A. 2015. Komp'yuternoe modelirovanie dinamiki rosta ryb (na primere yuzhnogo odnoperogo terpuga *Pleurogrammus azonus*). Chast' II [The Computer Simulation of the Dynamics of the Length and Weight of Fish (on the Example of Atka mackerel *Pleurogrammus azonus*)] // Informatsionnye tekhnologii. T. 21. № 3. S. 187–192.
- Vdovin A.N., Chetyrbotsky A.N., Boiko M.I. 2017. Growth Dynamics of the Barfin Plaice *Liopsetta pinnifasciata* (Pleuronectidae) in Peter the Great Bay (Sea of Japan) // Journal of Ichthyology. Vol. 57. No. 3. S. 365–371.
- Dgebuadze Yu. Yu. 2001. Ehkologicheskie zakonomernosti izmenchivosti rosta ryb. [Ecological aspects of fish growth variability]. M. Nauka. 276 s.
- Dgebuadze Ju. Ju. 2010. Ocenki vozrasta i rosta v populacionnyh issledovaniyah ryb [Estimates of age and growth in population-based fish studies] // Aktual'nye problemy sovremennoj ikhtiologii. M.: Tovarishhestvo nauchnykh izdaniy KMK. S. 96–123.
- Gavrilov G.M. 1998. Sostav, dinamika chislennosti i promysel ryb v ehkonomichekoy zone Rossii i prilgayushchikh vodakh Yaponskogo morya [Fish species composition, stocks dynamics and fisheries in Russian EEZ of the Japan Sea and adjacent waters] // Izvestiya TINRO. T. 124. S. 271–319.
- Gomeljuk V.E. 1987. Nerestovoe povedenie juzhnogo odnoperogo terpuga *Pleurogrammus azonus* v zal. Petra Velikogo [The spawning behavior of Arabesque grenling *Pleurogrammus azonus* in the Peter the Great bay] // Voprosy ikhtiologii. T. 27. Vyp. 6. S. 991–999.
- Gorbunova N.N. 1962. Razmnozhenie i razvitie ryb semeystva terpugovykh (Hexagrammidae) [Reproduction and development of fish of the family (Hexagrammidae)] // Trudy IOAN SSSR. T. 59. S. 118–182.
- D'yakonov V., Kruglov V. 2002. MATLAB. Analiz, indentifikatsiya i modelirovanie sistem. Spetsial'nyj spravochnik. [Analysis, identification and modeling of systems. Special reference book]. SPb.: Piter. 448 s.
- Zotina A.I., Zotina R.S. 1993. Fenomenologicheskaya teoriya razvitiya, rosta i stareniya organizmov [Phenomenological theory of development, growth and aging]. M.: Nauka. 364 s.

- Ivankov V.N.* 1976. Ovogenez, polovoj tsikl i kharakter ikrometaniya yuzhnogo odnoperogo terpuga [Ovogenesis, the sexual cycle and the character of spawning of the Atka mackerel] // Issledovaniya po biologii ryb i promyslovoj okeanografii. Vladivostok: TINRO. Vyp. 7. S. 46–51.
- Ivankov V.N.* 1987. Stroenie yajtsekletok i sistematika ryb. [Structure of ova and systematics of fish]. Vladivostok: DVGU. 160 s.
- Krivobok M.N., Tarkovskaya O.N.* 1962. Opredelenie zhira v tele ryb [Determination of fat in the body of fish] // Rukovodstvo po metodike issledovaniy fiziologii ryb. M.: Izd-vo AN SSSR. S. 134–142.
- Konovalov S.M.* 1980. Populyatsionnaya biologiya tikhookeanskikh lososej [Populational biology of Pacific salmon]. L.: Nauka. 238 s.
- Kuznetsova E.N.* 2003. Rost ryb i strategii ikh zhiznennykh tsiklov. [Growth of fish and strategies for their life cycles]. Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. M.: VNIRO. 54 s.
- Kushing D. Kh.* 1979. Morskaya ehkologiya i rybolovstvo [Marine Ecology and Fisheries]. M.: Pishch. prom-st'. 288 s.
- Libertini G.* 2014. The Programmed Aging Paradigm: How We Get Old // Biochemistry (Moscow). Vol. 79. No. 10. S. 1004–1016.
- Maksimenko V.P., Antonov N.P.* 2003. Kolichestvennye metody otsenki rybnyykh zapasov. [Quantitative Methods of Fish Reserves Evaluation] Petropavlovsk-Kamchatskij: KamchatNIRO. 256 s.
- Mina M.V., Klevezal' G.A.* 1976. Rost zhivotnykh. Analiz na urovne organizma [Growth of animals. Analysis at the level of the body]. M.: Nauka. 291 s.
- Mina M.V., Klevezal' G.A.* 1980. Ritmy rosta i razvitiya zhivotnykh [Rhythms of growth and development of animals] // Problemy kosmicheskoy biologii. T. 41. Biologicheskii ritmy. S. 139–159.
- Nikol'skij G.V.* 1974. Teoriya dinamiki stada ryb kak biologicheskaya osnova ratsional'noj ehkspluatatsii i vosproizvodstva rybnyykh resursov [Theory of fish population dynamics as the biological background for rational exploitation and management of fishery resources]. M.: Pishchevaya prom-st'. 447 s.
- Nuzhdin V.A.* 2001. Osobennosti rosta mintaya *Theragra chalcogramma* (Gadidae) v vodakh yuzhnogo Primor'ya [Peculiarities of Alaska pollock growth *Theragra chalcogramma* (Gadidae) in the waters of southern Primorye] // Voprosy ikhtiologii. T. 41. № 1. S. 274–277.
- Pravdin I.F.* 1966. Rukovodstvo po izucheniyu ryb [Guide to the study of fish]. M.: Pishch. prom-st'. 376 s.
- Pushchina O.I.* 2000. Osobennosti pitaniya yuzhnogo odnoperogo terpuga *Pleurogrammus azonus* v vodakh Primor'ya [Feeding habits of the atka mackerel *Pleurogrammus azonus* in Primorye coastal waters] // Izvestiya TINRO. T. 127. S. 203–208.
- Pushchina O.I.* 2005. Pitanie i pishchevye vzaimootnosheniya massovykh vidov donnykh ryb v vodakh Primor'ya v vesennij period [Feeding and food relations of mass bottom fishes in the waters of Primorye in spring] // Izvestiya TINRO. T. 127. S. 203–208.
- Riker W.E.* 1983. Kolichestvennye pokazateli i modeli rosta ryb [Growth rates and model. Fish physiology] // Bioenergetika i rost ryb. M.: Legkaya i pishch. prom-st'. S. 346–405.
- Semenchenko A. Yu.* 1989. Primorskaya sima: populyatsionnaya ehkologiya, morfologiya, vosproizvodstvo [Primorye Cherry salmon: population ecology, morphology, reproduction]. Vladivostok: DVO AN SSSR. 192 s.
- Skulachev V.P.* 1999. Fenoptoz: zaprogrammirovannaya smert' organizma [Fenoptosis: programmed death of an organism] // Biokhimiya. T. 64. № 12. S. 1418–1426.
- Skulachev M.V., Skulachev V.P.* 2014. New Data on Programmed Aging — Slow Phenoptosis // Biochemistry (Moscow). Vol. 79. No. 10. PP. 977–993.
- Solbrig O., Solbrig D.* 1982. Populyatsionnaya biologiya i ehvolyutsiya [Introduction to Population Biology and Evolution]. M.: Mir. 488 s.
- Tuponogov V.N., Kodolov L.S.* 2014. Polevoj opredelitel' promyslovykh i massovykh vidov ryb dal'nevostochnykh morej Rossii [Field determinant of commercial and mass fish species in the Far Eastern seas of Russia]. Vladivostok: Russkij ostrov. 336 s.
- Timofeev-Resovskij N.V., Vorontsov N.N., Yablokov A.V.* 1977. Kratkij ocherk teorii ehvolyutsii [Brief essay on the theory of evolution]. M.: Nauka. 297 s.
- Shatunovskij M.I.* 1980. Ehkologicheskie zakonomernosti obmena veshchestv morskikh ryb [Ecological regularities in the metabolism of marine fish]. M.: Nauka. 288 s.
- Shilov I.A.* 2001. Ehkologiya. [Ecology] M.: Vysshaya shkola. 512 s.
- Shmal'gauzen I.I.* 1984. Rost i differentsirovka. [Growth and differentiation]. Kiev: Naukova dumka. T. 2. 168 s.
- Shmidt-Nielsen K.* 1987. Razmery zhivotnykh: pochemu oni tak vazhny? [Scaling: why is animal size to important?] M.: Mir. 259 s.
- Shul'man G.I.* 1972. Fiziologo-biokhimicheskie osobennosti godovykh tsiklov ryb. [Physiological and biochemical features of annual fish cycles]. M.: Pishch. prom-st'. 368.
- Khalyavkin A.V., Krutko V.N.* 2014. Aging Is a Simple Deprivation Syndrome Driven by a Quasi-programmed Preventable and Reversible Drift of Control System Set Points Due to Inappropriate Organism-Environment

- Interaction // Biochemistry (Moscow). Vol. 79. No. 10. S. 1133–1135.
- Yarzhombek A.A. 2011. Zakonomernosti rosta promyslovykh ryb [Regularities in the growth of commercial fish]. M.: Izd-vo VNIRO. 182 s.
- Yarzhombek A.A., Gomel'skij B.I. 1992. Solyubizatsiya metilttestosterona karpom [Solubilization of methyltestosterone by carp] // Voprosy ikhtiologii. T. 32. Vyp. 4. S. 167–168.
- Irie T. 1986. Stock Assessment of Hokke (*Pleurogrammus azonus*) and estimation of the effect of fishing Regulation for the Stock // Report of fish. Res. Invest. Japan. Gov. No. 25 (Nov.). P. 74–97 (in Japanese with English abstract).
- Takashima T., Okada N., Asami H. et al., 2016. Maturation process and reproductive biology of female Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* in the Sea of Japan, off the west coast of Hokkaido // Fisheries science. V. 82. No. 2. PP. 225–240.
- Vdovin A., Antonenko D. 2014. Correlation between fat content and features of generative growth of arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* // Journal of Coastal Life Medicine. V. 2. No. 9. PP. 679–683.

TABLE CAPTIONS

Table 1. The minimum (min), maximum (max), average (Av) values of parameters (the dimension and decoding of notations are given in the methodical part), their coefficient of variation (cv) and the number of individuals (n) in the age samples of Arabesque greenling

Note. ¹П — parameters. ²СП — statistical parameters.

Table 2. Correlation matrix between age (T) and indicators of physiological processes in females of different ages of Arabesque greenling

Note. The notations are given as in Fig. 1 and 2.

Table 3. Proportion (%) of mature fish of Arabesque greenling at the age 2+ — 4+

Table 4. The relative fat content (Far) in the tissues of the mature Arabesque greenling in productive and barren fishes during the pre- and spawning period ($Far = (Fa / FL^3) \times 10^4$)

FIGURE CAPTIONS

Fig. 1. Age dynamics of length (FL), weight of body (Ws), weight of gonads in males (QM) and females (QF) of Arabesque greenling. The values of the indicators are given in% of the maximum values

Fig. 2. Age dynamics of the length (FL) and weight (Ws) in males (♂) and females (♀) of Arabesque greenling. The scale of the ordinate is given in Fig. 1

Fig. 3. Age dynamics of weight indicators: the body (Ws), the deposit fat (Fa) and the food lump (fo) from the Arabesque greenling. The values of the indicators are given in% of the maximum values.

Fig. 4. Specific rate of linear growth and weight parameters: body, gonads, deposit fat and food lump in females of Arabesque greenling. The values of the specific rate are smoothed by the moving average method (five points each). Designations as in Fig. 1 and 3

Fig. 5. Dependence of age — the specific rate of weight growth for Arabesque greenling

Fig. 6. Dendrograms of the similarity of age groups (1 to 8 years old) of Arabesque greenling

Fig. 7. Relative values of body weight, weight of gonads, deposit fat and weight of the food lump by age groups of females of Arabesque greenling. Designations as in Fig. 1. The coefficient n for Ws is equal to 5, for the remaining indicators — 6

Fig. 8. Stages of ontogeny in females of Arabesque greenling:
1 (0+) — 8 (7+) — age groups; I and II — stages: immaturity and maturity; Ia and Ib — juvenile and puberty periods; IIa, IIb and IIc -periods of active puberty, maturity and senile; 1 and 2 — the stages of maturity and aging. The area of the ring symbolically reflects the intensity of metabolism. The figures in the ring sectors show the rate of physiological processes. The attenuation function below the cyclogram demonstrates a decrease in the effect of the medium on the body