

УДК 597.5

## К МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА СЕВЕРНОГО ОДНОПЕРОГО ТЕРПУГА *PLEUROGRAMMUS MONOPTERYGIUS* (PALLAS) ПО РАЗЛИЧНЫМ РЕГИСТРИРУЮЩИМ СТРУКТУРАМ

О. Г. Золотов, А. В. Буслов, И. Ю. Спирин



Исследованы чешуя, отолиты и позвонки северного одноперого терпуга, собранные за период 2000–2003 гг. с целью уточнения методики определения возраста. Установлено, что регистрирующей структурой, обеспечивающей наибольшую адекватность оценок возраста, являются отолиты, а методом — подсчет годовых колец на обожженном поперечном сломе отолита. Оценки возраста по чешуе удовлетворительно соответствуют числу прожитых лет, определенных по отолитам. Позвонки также могут обеспечивать сопоставимые оценки возраста, хотя сложности в сборе и обработке не позволяют рекомендовать их для использования в практических целях.

**O. G. Zolotov, A. V. Buslov, I. Yu. Spirin.** On the methods of Atka mackerel, *Pleurogrammus monopterygius* (Pallas), age determination using different aging structures // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 8. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2006. P. 188–197.

Scales, otoliths and vertebrae collected for the period 2000–2003 were examined in an effort to modify Atka mackerel age determination procedure. Otoliths and “break-and-burn” method recognized to be the structure and procedure providing the most adequate estimates of age. Ages determined using scales were in rather close agreement with those from otoliths “break-and-burn” method. Vertebrae also can provide satisfactory estimates of age comparatively with the otoliths, however the difficulties in their collecting and processing should not recommend them in common aging practice.

Проблемы изучения возраста и роста терпуговых рыб являются одними из наиболее сложных при исследованиях их биологии. Несмотря на весьма давнюю историю вопроса и значительные усилия, предпринимаемые в этом направлении, особенно в последние годы, вопрос валидности определения возраста терпугов остается открытым.

Впервые попытка определения возраста дальневосточных терпугов в конце 1930-х годов была предпринята Л.А. Бельчук (1938), исследовавшей в качестве возможных структур, регистрирующих возраст южного одноперого терпуга (*Pleurogrammus azonus*), чешую, отолиты (sagitta) и кости плечевого пояса (cleithrum). В дальнейшем в сферу исследования вовлекались все новые виды, использовались новые структуры, применялись более современные методики (Васильков, Левада, 1977). В последние годы к процессу изучения возраста одноперых терпугов подключились и иностранные исследователи (Kimura, Ronholt, 1988). В целом можно отметить, что в 1990-х годах наметилась тенденция к значительно более высокой оценке темпа роста и, соответственно, созревания большинства терпугов, и в первую очередь — раздельноперых (бровастых) рода *Hexagrammos*, чем это признавалось ранее (Антоненко, 2000). Прежние оценки темпа роста одноперых терпугов сейчас некоторыми специалистами также полагаются сильно заниженными (Мельников, 1996а, б;

Мельников, Ефимкин, 1993; Melnikov, 2003). Правда, специальных исследований методической направленности в отношении наиболее массового представителя семейства — северного одноперого терпуга (*Pleurogrammus monopterygius*) до настоящего времени не проводилось, за исключением одной работы, выполненной в Аляскинском рыбохозяйственном научном центре (AFSC) (Anderl et al., 1996).

В этой связи представляется очень важным восполнить существующий пробел и попытаться ревизовать использовавшуюся до последнего времени в КамчатНИРО методику определения возраста по чешуе. К настоящему времени почти общепринято, что чешуя является далеко не оптимальной регистрирующей структурой, и терпуг\* в этом плане не является исключением. В качестве альтернативных методов были приняты:

1) используемая американскими и японскими исследователями практика чтения годовых отметок возраста на отолитах (Anderl et al., 1996),

2) последняя разработка лаборатории морских рыб КамчатНИРО, состоящая в использовании для этой цели позвонков (Буслов, 2002; Buslov, 2002).

\* Здесь и далее в тексте словом терпуг обозначается наиболее массовый представитель семейства — северный одноперый терпуг (*P. monopterygius*), для других видов приводятся полные наименования.

### Краткий обзор исследований возраста и роста рыб

Как уже было сказано выше, приоритет изучения возраста терпуговых принадлежит отечественным ученым. Вслед за уже упомянутой работой Л.А. Бельчук (1938) определенный вклад в исследование данной проблемы был внесен Н.Н. Горбуновой (1962). Основным объектом ее исследований был северный одноперый терпуг прикамчатских вод. В статье автор, ссылаясь на Е.П. Рутенберга (1962), указывала, что наилучшим объектом для изучения возраста является гипуральная косточка, которую в дальнейшем во всех случаях она и использовала.

В последующем вопросами определения возраста северного одноперого терпуга занимался один из авторов данной работы (Золотов 1975, 1981, 1983, 1986). Предварительно был просмотрен весь комплекс использованных ранее структур, кроме того — некоторые кости головы и срезы лучей спинного плавника, и сделано заключение, что наиболее отчетливо кольца, которые могут быть идентифицированы как годовые, просматриваются на костях, а среди последних — наилучшим образом на *hypuralia* и *cleithrum* (Золотов, 1984). Однако, учитывая, что сбор костей намного усложняет взятие биологической пробы, а процедура очистки занимает много времени, автор в своих исследованиях отдал предпочтение чешуе, хотя при этом и указывал на целый ряд недостатков, значительно затрудняющих определение возраста. Прежде всего это большая вариабельность чешуй у одной особи по размерам (до 1,5 раза в длину) и форме (от очень продолговатой до почти квадратной) в зависимости от места расположения. Во-вторых, очень велико количество чешуй с резорбированным центром и деформированным краем, что особенно характерно для крупных старшевозрастных рыб, у которых зачастую среди отобранных препаратов вообще невозможно найти ни одного пригодного для определения возраста. Наконец, это недостаточная ясность с положением первого годового кольца.

В целом результаты определения возраста северного одноперого терпуга по данным Н.Н. Горбуновой (1962) и О.Г. Золотова были близки (табл. 1). Описания методики идентификации годовых зон роста на чешуе терпуга последним автором не проводилось, констатировалось лишь, что она принципиально не отличается от типовой методики для рыб с ктеноидной чешуей, подробно изложенной Н.И. Чугуновой (1931) на примере судака Азовского моря. Максимальный возраст терпуга был оценен в 14 лет. Возраст массового полового созревания самцов — 4–5 лет, самок — 5 лет. Модальные возрастные группы в нерестовом стаде — 5–8-летние рыбы. В последующем аналогичные значения предельного возраста и близкие — доминирующих возрастных групп были получены американскими исследователями в отношении северного одноперого терпуга в водах Алеутской гряды (Kimura, Ronholt, 1988; Ronholt et al., 1994; Anderl et al., 1996) по отолитам.

Несмотря на описанные сложности использования чешуи северного одноперого терпуга, эта регистрирующая структура использовалась в КамчатНИРО в дальнейшем во всех случаях, включая расчеты запаса терпуга на основе когортных моделей, базирующихся на матрицах годового вылова по возрастам.

В последующем и для других отечественных исследователей чешуя служила единственной структурой для определения возраста северного одноперого терпуга. Это, в частности, касается специалистов СахНИРО, чьи усилия в исследовании биологии северного одноперого терпуга резко активизировались в 1990-х годах (Худя, 1999; Ким Сен Ток и др., 2003). Почти одновременно, анализируя данные траловых съемок в эпипелагиали дальневосточных морей (Охотского и Японского), И.В. Мельников (1996а, б) пришел к выводу, что продолжительность пелагической фазы южного одноперого терпуга значительно меньше, нежели это считалось раньше, и составляет всего один год или менее. Несколько позже такое же заключение было сделано и в отношении *P. monopterygius*

Таблица 1. Соотношение длины и возраста северного одноперого терпуга для основных возрастных групп по данным различных авторов

Средняя длина рыб (см) в возрасте						Пол	Источник данных
3	4	6	7	8	9		
33,0	35,0	43,2	44,0	48,0	48,0	♀♀	Юго-восточная Камчатка ( <i>hypuralia</i> ), Н.Н. Горбунова, 1962
—	33,5	39,1	40,6	42,5	—	♂♂	Северные Курилы (чешуя), О.Г. Золотов, 1984
—	30,7	37,2	40,0	41,9	—	♀♀	Алеутские острова (отолиты), И.В. Мельников (1996а, б)
—	30,8	36,8	38,5	41,5	—	♂♂	Алеутские острова (отолиты), И.В. Мельников (1996а, б)
31,5	34,2	36,7	37,6	37,8	39,0	♂♀	L.L.Ronholt et al. (1994), с изменениями*

\*Усредненные значения для Алеутского архипелага в целом (5 районов).

(Мельников, Ефимкин, 2003). Таким образом, существенно ревизовались представления о темпе роста и продолжительности жизни терпуга. В данной работе мы не ставили цель полемизировать по данному вопросу, тем более что накопленная к настоящему времени информация о размерном составе пелагических стадий терпуга (в первую очередь — личинок и мальков) и рыб, облавливающих в придонных слоях, литературные данные по суточному росту (Anderl et al., 1996) и материалы собственных наблюдений с данными по биологии размножения терпуга достаточно очевидно свидетельствуют о том, что северный одноперый терпуг в массе переходит к придонному образу жизни в возрасте от 2+ до 3 лет, хотя часть поколения и оседает в возрасте 1+.

Вместе с тем нельзя не согласиться, что вопросы, касающиеся продолжительности пелагической фазы северного одноперого терпуга и вообще возраста и роста, остаются и требуют разрешения.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы сборы отоликов, позвонков и чешуи терпуга у берегов юго-восточной Камчатки и северных Курил за несколько последних лет (2000–2003 гг.).

**Чешуя.** Препараты чешуи готовились по стандартной методике. Возраст определялся с использованием проектора «Микрофот».

**Отолиты.** Практика использования отоликов для определения возраста терпуга общепринята в исследованиях по терпугу Алеутских островов и залива Аляска, проводимых Аляскинским научным рыбохозяйственным центром (AFSC), в том числе и в ресурсных исследованиях. В отношении терпуга российской ИЭЗ таких работ ранее не проводилось, однако за последние годы в лаборатории морских промысловых рыб КамчатНИРО хорошо отработана процедура использования отоликов для определения возраста минтая, которая носит вполне универсальный характер (Буслов, Варкентин, 2001; Буслов, 2003). Эта методика, с некоторыми дополнениями, касающимися просмотра возраста на продольном шлифе отолита, и была использована в настоящем исследовании.

В процессе подготовки отоликов к определению возраста один из двух (обычно правый) измеряли штангенциркулем и взвешивали для выявления закономерностей и зависимостей роста отолита терпуга. Измеряли длину от заднего (парарострум) до переднего (рострум) края и высоту от основания (вентральный край) до подкрылка (дорзальный край). Правый отолит разламывали пополам, слом

шлифовали на наждачной бумаге и обжигали в пламени спиртовки. Затем рассматривали с использованием глицерина под бинокулярным микроскопом в падающем свете. Левый отолит наружной поверхности фиксировали канифолью на предметном стекле и шлифовали на той же наждачной бумаге. То есть получался горизонтальный шлиф со стороны слуховой бороздки, примерно в половину толщины отолита. Затем так же аккуратно обжигали и рассматривали под бинокулярным микроскопом.

Мы не сочли целесообразным приводить подробную характеристику формы и топографии отолита северного одноперого терпуга, поскольку в литературе имеется таковая для идентичных отоликов близкородственного южного одноперого терпуга (Скалкин, 1963).

**Позвонки.** При выполнении полного биологического анализа в нескольких пробах для определения возраста были собраны позвонки. Их вырезали из переднего отдела осевого скелета (обычно четыре–пять), далее отделяли остистые отростки и соединительную ткань. Подготовленные позвонки помещали в пронумерованные пакеты и фиксировали в 96% спирте. В лабораторных условиях позвонки более тщательно отделяли от соединительных, хрящевых и жировых тканей, просушивали. Первые два позвонка измеряли штангенциркулем, причем фиксировали ширину и высоту позвонка (для выявления зависимостей).

Проблемы этого метода состоят в трудоемкости сбора и обработки позвонков, включая дополнительные затраты времени на отделение позвонков от туловища и очищение их от ткани. Наличие жира в тканях терпуга создает сложности в подготовке позвонка к исследованию. Растворенный в фиксирующей жидкости жир тканей пропитывает позвонки и хрящевые прослойки, покрывая и окрашивая пригодную для чтения возрастную поверхность позвонка. Избавиться от жира без химической и термической обработки сложно. При удалении покрывающего слоя скальпелем легко повреждается поверхность, что может исказить читаемый возраст. В то же время правильно и качественно подготовленные позвонки, как это известно, например, в отношении минтая (Буслов, 2002; Buslov, 2002), позволяют с достаточной точностью судить о возрасте рыбы.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выше уже говорилось об объективных сложностях, связанных с чтением возраста терпуга по чешуе. Дополнительно к названным следует указать



Таблица 3. Сравнительная оценка (по t-критерию Стьюдента) идентификации возраста северного одноперого терпуга по чешуе и отолитам

Показатели		Размерные классы			
		30,1–34,0	34,1–38,0	38,1–42,0	42,1–46,0
Средний возраст	по чешуе	4,75	6,33	8,15	10,40
	по отолитам	4,44	6,11	8,04	11,00
Среднее квадр. отклонение	по чешуе	0,77	1,14	1,12	2,01
	по отолитам	0,63	0,93	1,56	2,83
Количество исследованных рыб		16	61	26	10
T <sub>ф</sub>		1,24	1,17	0,08	0,55
P		>0,05	>0,05	>0,05	>0,05

Таблица 4. Соотношение оценок возраста северного одноперого терпуга по горизонтальному шлифу и поперечному слому отолига

Возраст по поверхности отолига	Возраст по слому отолига												
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
2	1												
3		1											
4			1										
5				1	9								
6					4	19	1						
7						5	10	1	1				
8							1	7	3				
9									1	5			
10										1	2		
11												1	
12													
13													1

Обсуждая причины проявления этого феномена, можно напомнить, что, по косвенным данным, валидность оценок возраста по обжигу поперечного слом для многих рыб является если не полностью доказанной, то, по крайней мере, в высокой степени вероятной. Международная практика использования отолига для определения возраста, в том числе и северного одноперого терпуга, также показывает приоритет метода поперечного разлома (Kimura, Ronholt, 1988; Ronholt et al., 1994; Anderl et al., 1996). Можно допустить, что разница в трактовке возраста одной и той же особи по слому и горизонтальному шлифу обусловлена особенностями роста и формирования отолига. Для проверки этой гипотезы мы рассмотрели некоторые отолигометрические показатели. Заметим, что масса

отолига взята в качестве показателя, характеризующего рост отолига в толщину, так как измерение последней непосредственно на отолигах терпуга затруднено вследствие сложной топографии его поверхности. Как видно на рис. 2, линейный рост отолигов терпуга (в длину и ширину) близок к изометрическому. Этого нельзя сказать о массе отолига. Ее изменение по мере роста рыбы характеризуется хорошо выраженной аллометрией и удовлетворительно аппроксимируется степенной функцией. Об этом же свидетельствует и соотношение непосредственно самих отолигометрических характеристик (рис. 3). Представляется, что с возрастом отолиги терпуга в большей степени нарастают в толщину либо ширину, а не в длину, и препарат, который представляет оператору толщину отолига, будет более адекватно отражать рост этой структуры. Понятно, что данному условию соответствует поперечный слом. Можно предположить, что при просмотре продольного шлифа проявляются дополнительные кольца или, поскольку в этом случае отолиг просматривается не по всему периметру, а только по его части (половине), за годовые кольца принимаются случаи бифуркации колец. В любом случае данный вопрос требует дополнительного исследования.

Позвонки терпуга, судя по тому относительно небольшому материалу, при обработке которого удалось добиться удовлетворительного качества, также могут быть объектом для определения воз-

Таблица 5. Характеристика оценок возраста терпуга по поверхностному шлифу и поперечному слому отолига

		Длина рыб														
		20	22	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
Кол-во рыб		1	1	3	3	9	12	14	9	11	3	1	5	2	1	1
Кол-во совпавших		1	1	3	2	9	7	11	3	8	1	0	1	2	0	1
Средний возраст	слом	3	2	4,7	5,0	5,7	5,8	6,2	6,6	7,4	8,3	9,0	8,8	11,5	10,0	10,0
	поверхность	3	2	4,7	5,0	5,7	6,0	6,4	7,3	7,5	7,7	9,0	8,6	11,5	9,0	10,0
Минимальный возраст	слом	–	–	4	5	5	6	6	6	7	8	–	7	10	10	–
	поверхность	–	–	4	4	5	5	6	6	7	7	–	7	10	9	–
Максимальный возраст	слом	–	–	5	5	7	7	7	8	9	9	–	11	13	–	–
	поверхность	–	–	5	5	7	7	7	7	9	9	–	10	13	–	–
Ср. квадр. отклонение	слом	–	–	0,58	0,0	0,76	0,43	0,51	0,71	0,69	0,58		1,48	2,12	–	–
	поверхность	–	–	0,58	0,58	0,71	0,62	0,43	0,53	0,82	1,15		1,14	2,12	–	–

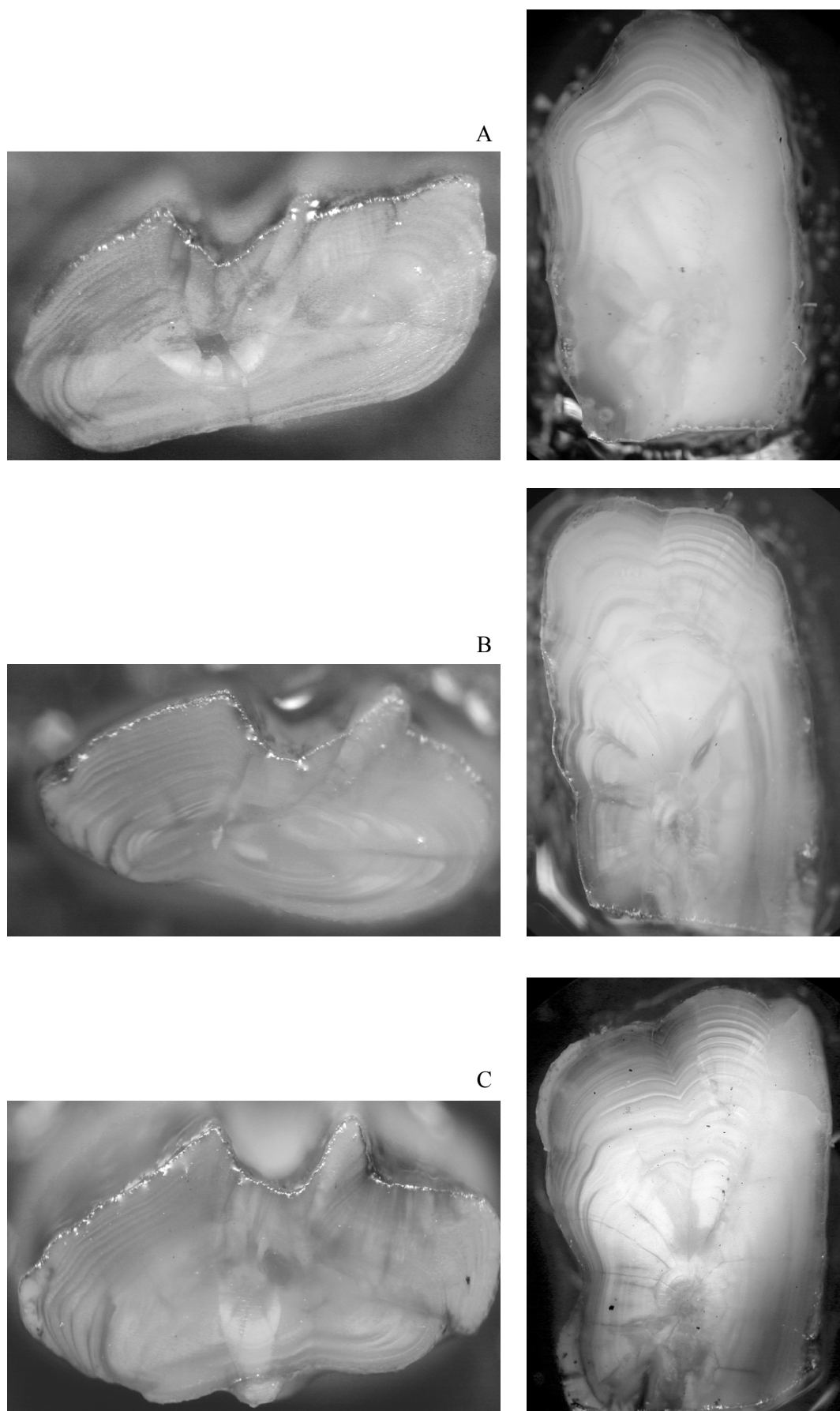


Рис. 1. Поперечный срез (вверху) и шлиф поверхности отолита (внизу) северного одноперого терпуга: А — 46 см, 10 лет; В — 40 см, 9 лет; С — 41 см, 9 лет

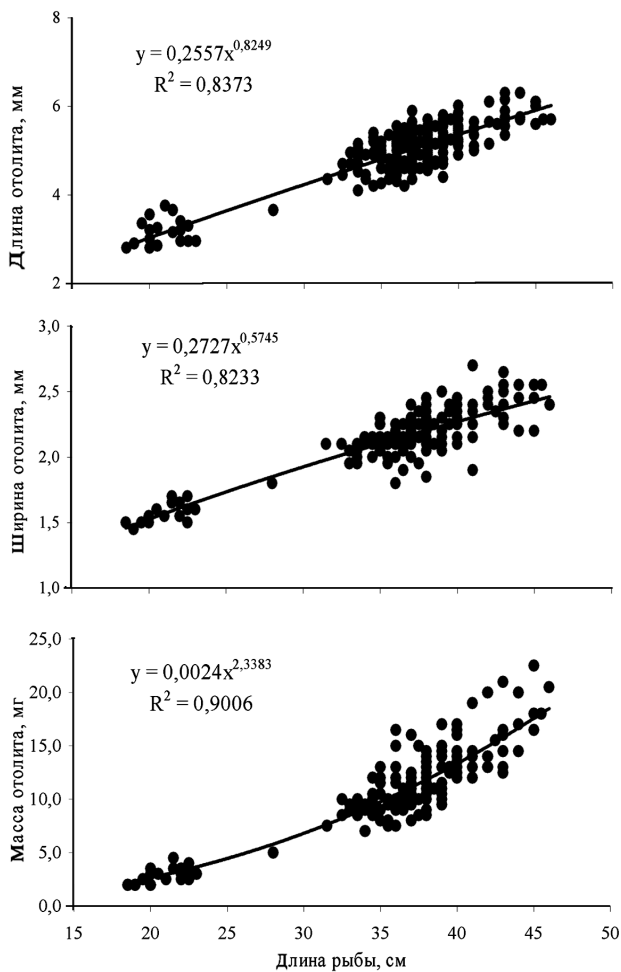


Рис. 2. Изменение отолитометрических характеристик северного одноперого терпуга в связи с его длиной

раста. На рис. 3 представлены фотографии поверхности позвонков трех особей терпуга в возрасте 4 года и 6 лет. Концентрические темные кольца, идентифицируемые как годовые зоны замедленного роста, просматриваются на этих примерах достаточно четко. Вместе с тем такие образцы единичны. Как уже указывалось в разделе «Материал и методика», у большинства собранных экземпляров добиться удовлетворительного качества оказалось невозможным. В перспективе, если будет найден более подходящий метод консервации позвонков и упрощенные способы очистки их от окружающих тканей, возможно дальнейшее использование их в качестве контрольного объекта.

Следует затронуть еще один методический аспект, касающийся интерпретации результатов чтения годовых колец.

Традиционно количество зон замедленного роста на чешуе и других структурах, используемых для регистрации возраста, принято интерпретировать как число прожитых рыбой лет. Однако в отношении терпуга в этом плане имеются опреде-

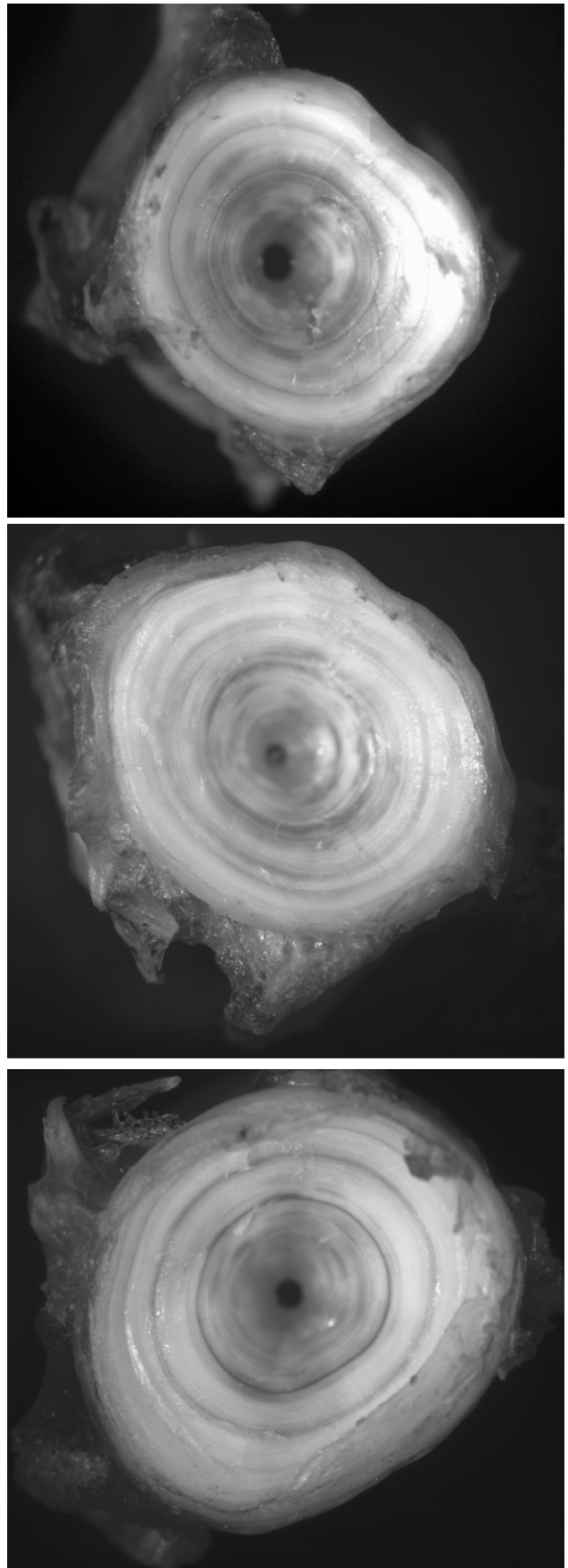


Рис. 3. Фотографии поверхности позвонков северного одноперого терпуга. Возраст 4 года (верхний) и 6 лет (2 нижних)

ленные сомнения. Исследования, выполненные американскими специалистами, показали, что при определении его возраста необходимо учитывать особенности сезонного роста на первом году жизни, а именно — крайне замедленный рост личинок (Anderl et al., 1996).

Так, личинки терпуга, собранные в марте вблизи о. Кадьяк, имели длину от 10 до 23 мм, в среднем — 17 мм (при нересте в конце лета—ранней осенью). Количество суточных приращений, подсчитанных на отолитах, составляло от 60 до 136 при среднем значении 90, а поскольку интервалы между кольцами располагались чрезвычайно тесно, то, по мнению авторов, не все приращения могли быть учтены. Очевидно, что увеличение длины личинок этого вида происходит крайне медленно, в среднем около 1,5 мм/месяц (Anderl et al., 1996). У терпуга, обитающего в западной части ареала, у берегов Камчатки и Курил, имеющего сходные размеры весной (15–30 мм в апреле), но более ранний нерест (Горбунова, 1962), личиночный рост, вероятно, происходит еще медленнее в силу большей суровости зимнего температурного режима приповерхностных вод. После ускорения линейного роста в конце весны по истечении 12 месяцев после выклева, т. е. к концу лета—началу осени, рыбы достигают размеров около 15–17 см. Годовое кольцо на отолитах в это время еще отсутствует. Его образование происходит лишь в конце следующей зимы—весной. Таким образом, как показали американские исследователи на основании анализа количества суточных приращений на отолитах личинок, сезонности формирования краевой зоны роста на отолитах молоди и ее длины, северный одноперый терпуг проживает два осенне-зимних периода до формирования первой гиалиновой зоны роста.

Еще в большей степени сказанное, безусловно, относится к чешуе, поскольку, во-первых, она начинает закладываться у северного одноперого терпуга намного позже, чем отолиты, а во-вторых — при размерах, больших, чем у личинок, встречающихся в ихтиопланктоне с сентября по май, а именно — при 31–37 мм (Kobayashi, 1958).

Таким образом, следует признать наиболее вероятным, что северный одноперый терпуг адаптирован к очень продолжительной пелагической постэмбриональной фазе, в ходе которой личинки, обитая в приповерхностных слоях, крайне медленно увеличиваются в размерах. Этот длительный период, не оставляющий видимых возрастных отметок на регистрирующих структурах, сменяется в мае—июне, с наступлением теплого сезона в эпипелагиали северной Пацифики, фазой резкого уско-

рения роста. Формирование первого годового кольца, по всей видимости, происходит при достижении терпугом возраста около 20 месяцев. В прикладном плане это означает, что при установлении реального возраста путем подсчета годовых колец (зон сближенных склеритов) на чешуе либо числа гиалиновых зон на отолитах к их фактическому числу надо добавлять один год, как это принято в практике определения возраста в Аляскинском научном рыбохозяйственном центре (Kimura, Ronholt, 1988; Ronholt et al., 1994). Следует отметить, что при определении возраста терпуга по чешуе в КамчатНИРО такая процедура практически выполнялась, хотя и не вполне осознанно. В этом случае за первое годовое кольцо принимали довольно четкую граничную область между сравнительно суженными склеритами замедленного весеннего роста в мае—июне и зоной сильно расширенных склеритов летнего, очень интенсивного роста, что в принципе и отвечает нормальной картине сезонного роста.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ литературных данных дает основания считать, что проблемы изучения возраста и роста терпуговых рыб являются одними из наиболее сложных в биологии семейства Hexagrammidae. Вопрос валидности оценок возраста терпугов остается открытым. Большинство исследователей изучали возраст северного одноперого терпуга, используя в качестве регистрирующей структуры чешую.

Исследование материалов по северному одноперому терпугу, собранных в КамчатНИРО за последние годы (2000–2003), позволило установить, что регистрирующей структурой, обеспечивающей наибольшую адекватность оценок возраста, следует признать отолиты, а методом — подсчет годовых колец на обожженном поперечном сломе отолита. Оценки возраста по чешуе удовлетворительно соответствуют числу прожитых лет, определенных по отолитам. Позвонки терпуга также могут обеспечивать сопоставимые оценки возраста, хотя сложности в сборе и обработке не позволяют рекомендовать их для использования в практических целях.

Северный одноперый терпуг проходит в раннем онтогенезе длительный планктонный личиночный период, не оставляющий видимых возрастных отметок на регистрирующих структурах (отолиты и чешуя). При установлении его реального возраста путем подсчета годовых колец (зон сближенных склеритов) на чешуе либо по числу гиалиновых зон на отолитах к их фактическому числу надо добав-



лять один год.

Вместе с тем результаты, полученные в ходе проведенной работы, ни в коем случае нельзя считать окончательными. Нуждаются в уточнении продолжительность пелагической фазы, возраст перехода к придонно-пелагическому образу жизни и т. д. Все эти вопросы необходимо решить путем организации целенаправленного сбора материалов для определения возраста, в том числе суточных приращений на отолитах на первом–втором годах. Это требует введения в практику исследований возраста терпуга совершенно новой методики. Кроме того, мы считаем полезным обратиться к сбору костных структур, ранее использовавшихся другими исследователями (*hipuralia*, *cleithrum*), что позволило бы при положительных результатах еще раз доказать обоюдную подтверждаемость оценок возраста.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антоненко Д.В.* 2000. Пространственно-возрастная структура и некоторые черты биологии терпугов рода *Hexagrammos* залива Петра Великого (Японское море) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Ин-т биологии моря ДВО РАН, 24 с.
- Бельчук Л.А.* 1938. К вопросу об определении возраста одноперого терпуга (южного) // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 14. С. 165–168.
- Берг Л.С.* 1940. Система рыбообразных и рыб // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 5. С. 85–517.
- Буслов А.В.* 2002. Опыт использования позвонков для определения возраста минтая. Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 6. С. 87–91.
- Буслов А.В.* 2003. Рост минтая и размерно-возрастная структура его популяций // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 24 с.
- Буслов А.В., Варкентин А.И.* 2001. Сравнительная характеристика оценок возраста и некоторых популяционных параметров минтая при использовании чешуи и отолитов // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 128. С. 164–176.
- Васильков В.П., Левада Т.П.* 1977. Опыт машинного определения возраста рыб Тихого океана // «Экспресс-информация». М.: Изд. ЦНИИТЭПРХ. Сер I. Вып. 7. С. 12–16.
- Вдовин А.Н.* 1988. Биология и состояние запасов южного одноперого терпуга в водах Приморья // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Ин-т биол. моря ДВО АН СССР, 23 с.
- Вдовин А.Н., Васильков В.П.* 1982. Определение возраста южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* Jordan et Metz (Hexagrammidae) алгоритмическими методами распознавания образцов с обучением // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 6. С. 1006–1014.
- Горбунова Н.Н.* 1962. Размножение и развитие рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 59. С. 111–182.
- Золотов О.Г.* 1975. Некоторые черты биологии и распределение северного одноперого терпуга в водах западной части Командоро-Алеутской гряды // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 98. С. 89–98.
- Золотов О.Г.* 1981. О двухлетней цикличности в численности северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (Pallas) в шельфовых водах Курило-Камчатского района // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 105. С. 120–123.
- Золотов О.Г.* 1983. Возможность использования биологических показателей терпуга для оценки относительной численности его поколений // Рыб. хоз-во. № 2. С. 24–26.
- Золотов О.Г.* 1984. Биология северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (Pallas) в водах Камчатки и Курильских островов // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 22 с.
- Золотов О.Г.* 1986. Северный одноперый терпуг // Биол. ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 310–319.
- Мельников И.В.* 1996а. Молодь южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в эпипелагиали глубоководных районов дальневосточных морей. 1. Охотское море // Вопр. ихтиологии. Т. 36. Вып. 4. С. 454–462.
- Мельников И.В.* 1996б. Молодь южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в эпипелагиали глубоководных районов дальневосточных морей. 2. Японское море // Вопр. ихтиологии. Т.36. Вып. 4. С. 463–469.
- Мельников И.В., Ефимкин А.Я.* 2003. Молодь северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* в эпипелагиали глубоководных районов северной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 469–482.

- Рутенберг Е.П.* 1962. Обзор рыб семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Тр. ин-та океанологии АН СССР. Т. 59. С. 3–100.
- Скалкин В.А.* 1963. Отолиты некоторых рыб дальневосточных морей // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 49. С. 159–199.
- Чугунова Н.И.* 1931. Биология судака Азовского моря // Тр. Аз.-Чер. науч.-пром. экспедиции. Вып. 9. С. 3–157.
- Anderl D.M., Nishimura A., Lowe S.A.* 1996. Is the first annulus on the otolith of the Atka mackerel, *Pleurogrammus monopterygius*, missing? // Fish. Bull. V. 94. P. 163–169.
- Buslov A.V.* 2002. The use of vertebrae for walleye pollock age estimation // North Pacific Marine Science Organization (PICES) 11<sup>th</sup> Annual Meeting Abstracts (Qingdao, People's Republic of China, October 18–26, 2002). P. 57.
- Kastelle C.R., Kimura D.K., Nevissi A.E., Gundersson D.R.* 1994. Using Pb-210/Ra-226 disequilibria for sablefish, *Anoplopoma fimbria*, age validation // Fishery Bull. V. 92. P. 292–301.
- Kimura D.K., Ronholt L.L.* 1988. Atka mackerel. Condition of groundfish resources of the eastern Bering Sea and Aleutian Islands region in 1987 // In: R.G.Bakkala (editor). NOAA Tech. Memo. NMFS F/NWC-139. P. 143–171.
- McFarlane G.A., Beamish R.J.* 1995. Validation of the otolith cross-section method of age determination for sablefish (*Anoplopoma fimbria*) using oxytetracycline // In: Recent developments in fish otolith research (Editors: Seacor D.H., Dean J.M., Campana S.E.). University of South Carolina Press. P. 319–329.
- Melnikov I.V.* 2003. Juvenile northern Atka mackerel (*Pleurogrammus monopterygius*) in the epipelagial of deep-sea areas of the northern Pacific Ocean // North Pacific Marine Science Organization (PICES) 12<sup>th</sup> Annual meeting Abstracts (Seoul, Republic of Korea, October 10–18, 2003). P.16.
- Munk K.A.* 2001. Maximum ages of groundfishes in waters off Alaska and British Columbia and considerations of age determination // Alaska Fish. Res. Bull. Vol. 8 (1). P. 12–21.
- Ronholt L.L., Teshima K., Kessler D.W.* 1994. The groundfish resources of the Aleutian Island Region and Southern Bering Sea 1980, 1983, and 1986 // U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-31. 351 p.