

УДК 597.556.334.1–13(265.54)

Взаимодействие эндогенных и экзогенных факторов в биологических ритмах южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в водах Приморья

А. Н. Вдовин*, А. Н. Четырбоцкий, Д. В. Измятинский

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии ("ВНИРО"),
Тихоокеанский филиал ("ТИНРО"), г. Владивосток, Россия;
e-mail: aleksandr.vdovin@tinro-center.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0754-5340>

Информация о статье

Поступила
в редакцию
10.03.2023;
получена
после доработки
23.03.2023;
принята к публикации
06.04.2023

Ключевые слова:

южный одноперый
терпуг *Pleurogrammus
azonus*, биоритмы,
экзогенные
и эндогенные факторы,
соматический и
генеративный рост,
осцилляция
температуры

Реферат

Южный одноперый терпуг *Pleurogrammus azonus* является важным промысловым видом в водах России и Японии. В российских водах Японского моря регулярное изучение его биологии проводилось на акватории Приморского края, где выполнялись ежегодные траловые съемки. Сборы материала охватывали весь календарный год. В ходе исследования установлено, что в согласовании биоритмов южного одноперого терпуга решающую роль играют эндогенные ритмы (внутренние биологические часы). Это предположение подтверждается разной продолжительностью экзогенных и эндогенных ритмов: динамика температурного показателя имеет выраженную периодизацию, равную одному астрономическому году, а продолжительность цирканых ритмов в динамике физиологических процессов и главных компонент меняется с возрастом. Связь показателей соматического и генеративного роста с осцилляцией температуры подвержена возрастной изменчивости. У молодежи эта связь явно не прослеживается. В начале периода половозрелости терпуга проявляются значимые связи. Затем зависимость показателей роста от осцилляции температуры снижается, поскольку возрастает избирательная способность рыб к выбору температурного диапазона. Избирательная способность к условиям среды в большей степени определяется не индивидуальным, а групповым поведением вида.

Для цитирования

Вдовин А. Н. и др. Взаимодействие эндогенных и экзогенных факторов в биологических ритмах южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в водах Приморья. Вестник МГТУ. 2023. Т. 26, № 2. С. 99–111. DOI: [10.21443/1560-9278-2023-26-2-99-111](https://doi.org/10.21443/1560-9278-2023-26-2-99-111)

The interaction of endogenous and exogenous factors in the biological rhythms of the Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* in the Primorie waters

Alexander N. Vdovin*, Alexander N. Chetyrbotsky, Denis V. Izmyatinsky

*Pacific Branch of All-Russian Research Institute of Fisheries
and Oceanography "VNIRO" ("TINRO"), Vladivostok, Russia;
e-mail: aleksandr.vdovin@tinro-center.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0754-5340>

Article info

Received
10.03.2023;
received in revised
23.03.2023;
accepted
06.04.2023

Key words:

Arabesque greenling
Pleurogrammus azonus,
biorhythms, exogenous
and endogenous factors,
somatic and generative
growth, temperature
oscillation

Abstract

Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* is an important commercial species in the waters of Russia and Japan. In the Russian waters of the Japan Sea, regular study of its biology was conducted in the waters of the Primorsky Krai, where annual trawl surveys were performed. Material collections covered the entire calendar year. Endogenous rhythms (internal biological clocks) play a crucial role in the coordination of biorhythms of the Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus*. This assumption is confirmed by the different duration of exogenous and endogenous rhythms: the dynamics of the temperature index has a pronounced periodization equal to one astronomical year, and the duration of the mixed rhythms in the dynamics of physiological processes and main components changes with age. The relationship of somatic and generative growth with temperature oscillation is subjected to age-related variability. In juveniles, this relationship is not clearly traceable. At the beginning of puberty period, significant connections are manifested. Then the dependence of growth indicators on the temperature oscillation is reduced, as the selective ability of the Arabesque greenling to choose the temperature range increases. Selective ability to environmental conditions is largely determined not by individual but by group behavior.

For citation

Vdovin, A. N. et al. 2023. The interaction of endogenous and exogenous factors in the biological rhythms of the Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* in the Primorie waters. *Vestnik of MSTU*, 26(2), pp. 99–111. (In Russ.) DOI: [10.21443/1560-9278-2023-26-2-99-111](https://doi.org/10.21443/1560-9278-2023-26-2-99-111)

Введение

Южный одноперый терпуг *Pleurogrammus azonus* – важный промысловый вид в водах России и Японии. В российских водах Японского моря регулярное изучение его биологии проводится на акватории Приморского края, где выполняются ежегодные траловые съемки.

Адаптация вида к изменчивости среды происходит через упорядоченное распределение физиологических процессов по времени (Дольник, 1975; Шилов, 2001 и др.). Внутренние изменения нередко опережают, "предсказывают" внешние, что позволяет особи (группе особей) оптимально приспособиться к изменившимся внешним условиям.

Согласованность биологических ритмов внутри организма определяется взаимодействием эндогенных (физиологических) и экзогенных (экологических) ритмов (Мина и др., 1976; 1980; Браун, 1977 и др.). В ряду экзогенных особо выделяются такие мощные факторы, как кормовая база и температура (Бретт, 1983; Elliot, 1975).

Стадийность онтогенеза и ритмичность физиологических процессов изучена нами на примере южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* Jordan et Metz, 1913 (сем. Hexagrammidae) и представлена в работах (Вдовин и др., 2018; 2019), где взаимодействие организма со средой детально не рассматривалось (приведены только отдельные факты). Настоящее исследование является продолжением указанных публикаций. Цель работы состоит в оценке влияния возрастной изменчивости биологического состояния терпуга на согласованность биологических ритмов с внешними экзогенными ритмами, которая определяется взаимодействием физиологических циклов с условиями среды.

Материалы и методы

Биологический материал собран в 1960–1996 гг. в морских водах Приморья (подзона Приморье, южнее м. Золотой); использованы пробы, взятые на научно-исследовательских и промысловых судах, а также рыбокомбинатах Приморья. Для биологического анализа было собрано 7 155 экземпляров. Содержание депозитного жира определено у 2 407 особей. У 1 112 экземпляров взвешивались гонады и пищевой комок. Пробы на содержание белка взяты у 906 рыб. Методы сбора проб и первичной обработки материала по физиологическим показателям (длина и масса тела, масса гонад, депозитного жира, белка и пищевого комка) представлены в наших предыдущих работах (Вдовин и др., 1993; Vdovin et al., 2014; Вдовин и др., 2015а; б; 2018; 2019).

Показатели физиологических процессов имеют следующие обозначения: FL , см – стандартная длина; Ws , г – соматические значения массы тела; Q , г – масса гонад; Fa , г – общая масса депозитного жира, являющаяся суммой печеночного, полостного и мышечного жиров; Pr , г – масса белка; fo , г – масса пищевого комка. Удельные скорости физиологических процессов Y рассчитаны по формуле (1а), указанной в работе А. Н. Вдовина и А. Н. Четырбоцкого (2018):

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

где $X(t)$ – значения параметров физиологических процессов в момент времени t .

Измерения температуры воды проводились в ходе научно-исследовательских рейсов на гидрологических станциях в 1978–2018 гг.; они были выполнены совместно с тралениями (или с постановкой дрейферных сетей) при наличии в уловах южного одноперого терпуга. Общее количество таких станций составило 6 679: 6 114 – на донных тралениях; 449 – на пелагических тралениях; 86 – на станциях дрейферного лова. Количество измерений температуры было меньше, чем количество станций, так как: 1) не на всех станциях измерялась температура; 2) некоторые значения являлись артефактами. При исключении артефактов (нереально низких или высоких значений температур) ориентировались на опубликованные термические характеристики водных масс российских вод Японского моря (Зуенко, 1994; 1998; 2008). Выборка промеров температуры у дна составила 3 170 измерений, у поверхности – 449 измерений; всего осуществлено 3 624 измерения. Показателем температурного фона служил размах вариации VR – разница между крайними значениями температуры. Другие параметры, представляющие какой-либо центр распределения значений температуры (средняя, мода, медиана), не показали значимых связей с интенсивностью физиологических процессов.

Для количественной оценки интенсивности физиологических процессов использовалась выборка наблюдений, которая характеризует 12 признаков: по 6 вышеприведенных физиологических показателей для самцов и самок. Ее построение выполнялось с помощью процедуры `gprncmp` системы MATLAB (Дьяконов и др., 2002). Целесообразность использования процедуры обусловлена потребностью построения небольшого числа интегральных показателей, которые обеспечивают хорошую аппроксимацию исходных коррелированных наблюдений. При работе с большим выборочным многопараметрическим числовым материалом наблюдается взаимозависимость между динамическими рядами отдельных показателей, где для представления парной связи между ними обычно используется коэффициент корреляции (диапазон его изменения от –1 до 1). В случае его высокого значения (не ниже 0,5) целесообразно на базе таких

показателей сформировать новый набор интегральных показателей, куда каждый из исходных показателей вносит определенный вклад. Этот вклад оценивается на основании матрицы корреляции между показателями. Количество данных интегральных показателей равно количеству исходных признаков. Вместе с тем наиболее важная информация определяется набором только первых из них (на практике обычно первых двух показателей). Процедура оценки этих вкладов в формирование интегрального показателя выполняется методом главных компонент (ГК). В системе Matlab реализация алгоритма выполняется с использованием процедуры `princomp` (`principal component`), входным параметром которой является матрица выборочного распределения, а на выходе – значения главных компонент и весовые нагрузки для исходных переменных.

Здесь первая главная компонента ГК1 обеспечивает 46,6 % исходной дисперсии многомерной выборки (ее доля среди собственных значений матрицы корреляции выборочных данных), а вторая компонента ГК2 – 41 %. Эта ситуация отражает тот факт, что первые две главные компоненты показывают с высокой степенью достоверности характер связей выборочных данных.

При хронологическом описании физиологических процессов нами использовался термин "цирканный (циркальный, циркадный, окологодичный) ритм", поскольку биологические ритмы, как правило, не равны геофизическим (Браун, 1977; Шилов, 2001).

В отличие большинства схем эндогенных часов концепция хронона основывается на представлениях молекулярной биологии (Браун, 1977). ДНК программирует синтез РНК, а РНК – синтез белка. Для транскрипции всего комплекса необходимо около 24 часов, после чего начинается новый цикл. Скорость генетической транскрипции регулируется целым комплексом клеточных факторов. Настройка эндогенных часов частично осуществляется экзогенными часами (суточная ритмика освещенности) и внешними сезонными факторами (например, температура). Внешние факторы действуют на молекулярные опосредованно, через клеточные факторы. На клеточные факторы также влияют физиологические процессы, интенсивность которых отчасти зависит от внешних условий. Биоритм организма складывается под воздействием комплекса причин и может меняться с возрастом. На наш взгляд, это единственная известная нам схема эндогенных часов, которая позволяет наглядно продемонстрировать взаимодействие эндогенных и экзогенных факторов.

Результаты и обсуждение

Стадийность онтогенеза южного одноперого терпуга определяется интенсивностью физиологических процессов и сменой их приоритетности с возрастом. Первые два года преобладает накопление вещества, а далее – циклическое чередование ассимиляции и диссимиляции. С увеличением возраста снижается интенсивность физиологических процессов и в целом обмена веществ (Вдовин и др., 2018).

С возрастом также четче проявляется цикличность изменения значений физиологических процессов. Это проявляется и в динамике таких интегральных показателей, как главные компоненты ГК1 и ГК2 (рис. 1). Более четко периодичность проявляется в динамике значений ГК2. Хронологические отрезки между минимальными значениями, соответствующие окологодичному (циркальному) биоритму, составляют 11–12 месяцев. Изменчивость размеров подобных хронологических отрезков для ГК1 составляет 10–14 месяцев. В целом окологодичный жизненный цикл терпуга длится от 9–11 до 13 месяцев, увеличиваясь с возрастом (Вдовин и др., 1993).

Периодичность динамики ГК2 подобна периодичности активности питания, которая выражается через массу пищевого комка. Коэффициент корреляции между этой компонентой и удельной скоростью динамики массы пищевого комка составляет 0,895. Следующим по значимости показателем для ГК2 является динамика депозитного жира. Корреляция между удельной скоростью данного показателя и ГК2 равна 0,548. Питание является физиологическим процессом, т. е. эндогенным фактором, и в первую очередь определяется потребностью организма. Последнее напрямую подтверждается тем, что с возрастом уменьшается относительное потребление пищи (Вдовин и др., 2018). Такой внешний фактор, как кормовая база, в российских водах Японского моря рыбами используется только частично. При этом терпуг не имеет явных конкурентов (Пуцина, 2005; Пуцина и др., 2014). Таким образом, кормовая база не может оказывать на терпуга не только ультимативного, но и сколько-нибудь значительного влияния. Корреляция с показателем температуры для ГК2 составляет всего 0,225.

Периодичность и ход динамики ГК1 практически идентичны таковым для половых продуктов. Корреляция между ГК1 и удельной скоростью динамики массы гонад составляет 0,88. Связь между ГК1 и $VR, ^\circ C$, невелика – коэффициент корреляции равняется 0,429. Значимость коррелятивной связи на третьем-пятом годах (от 2+ до 4+) заметно выше 0,522. Таким образом, некое упорядочение хода динамики физиологических процессов (периодизация и согласованность) происходит после снижения темпов соматического роста на третьем году жизни (Вдовин и др., 2018).

Сходство хода циклических (циркальных) ритмов становится очевидным для ГК с четвертого года (рис. 1). Возрастная изменчивость цирканных биоритмов у терпуга отмечалась и ранее (Вдовин и др., 1993; 2015a). Динамика же температурного показателя имеет четкую периодизацию, равную астрономическому году. С возрастом меняется только размах колебаний температурного показателя (рис. 1). Взаимосвязь интенсивности физиологических процессов с температурным фактором также имеет выраженную возрастную изменчивость (таблица; рис. 2). При рассмотрении всего возрастного ряда зависимость физиологических

показателей и главных компонент от температурного фактора не прослеживается: все значения коэффициента корреляции ниже 0,5 (таблица). В возрастном ряду от 2+ до 6+ (впервые созревающие и половозрелые особи) корреляция выше 0,5 отмечается для трех физиологических процессов: линейного (*FL*), белкового (*Pr*) и соматического (*Ws*) роста. У отдельных возрастных групп отмечаются значения коэффициентов корреляции $Y(fo)$ и ГК1 немногим выше 0,5.

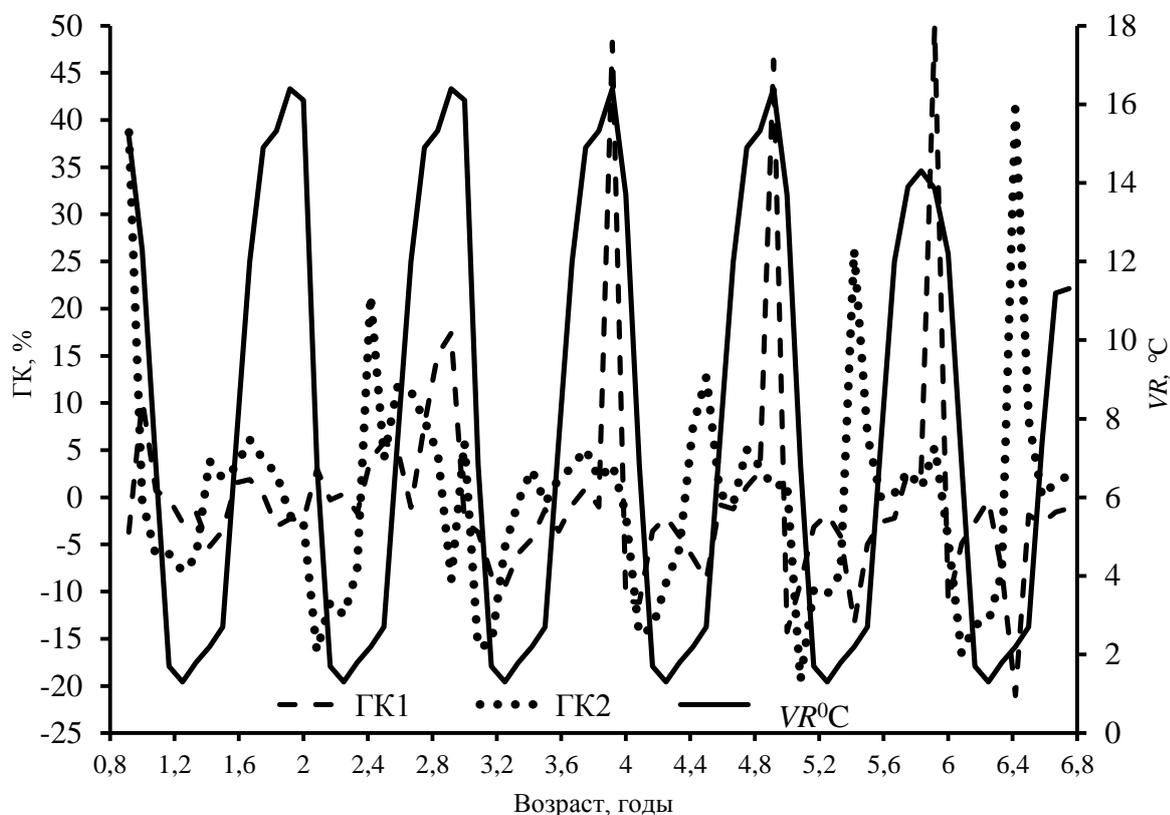


Рис. 1. Возрастное распределение значений главных компонент ГК1 и ГК2 и размаха вариации температуры VR в водах Приморья у *Pleurogrammus azonus*
 Fig. 1. Age distribution of the values of the principal components (PC1 – first, PC2 – second) and the range of temperature variation (VR) in the habitat (in the waters of the Primorsky Krai) of the Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus*

Таблица. Возрастная изменчивость коррелятивных связей размаха вариации температуры VR у *Pleurogrammus azonus* с удельной скоростью физиологических процессов и главными компонентами в водах Приморья
 Table. Age-related variability of correlative relationships of the scope of variation of the temperature (VR) in the habitat (in the waters of the Primorsky Krai) of the Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* with the specific rate of physiological processes and the principal components

Возраст T , годы	$Y(FL)$	$Y(Pr)$	$Y(Ws)$	$Y(Q)$	$Y(Fa)$	$Y(fo)$	ГК1	ГК2
0+	-0,583	-0,453	-0,456	–	–	-0,423	–	–
1+	0,283	0,151	0,278	0,379	-0,040	0,407	0,182	0,338
2+	0,816	0,835	0,743	0,528	-0,237	0,117	0,513	0,214
3+	0,714	0,626	0,567	0,548	-0,120	-0,015	0,542	0,466
4+	0,815	0,637	0,631	0,473	-0,174	-0,050	0,509	0,290
5+	0,611	0,684	0,554	0,436	-0,079	-0,199	0,463	0,072
6+	0,501	0,640	0,578	0,399	0,091	-0,163	0,363	-0,036
7+	0,529	0,479	0,286	0,428	-0,104	-0,069	–	–
От 0+ до 7+	0,479	0,421	0,420	0,376	-0,100	-0,036	0,431	0,233
От 2+ до 6+	0,700	0,595	0,616	0,480	-0,112	-0,058	0,483	0,212

Примечание. Положительные значения корреляции величиной больше 0,5 выделены жирным шрифтом.

Самые слабые связи с температурой для всего возрастного ряда (близкие к нулю) отмечены для интенсивности питания и жиронакопления. Отметим, что два этих процесса тесно взаимосвязаны (*Вдовин и др., 2018*). Интенсивность питания и темпы жиронакопления характеризуются низкими коррелятивными связями со скоростями других физиологических процессов. Высокая корреляция удельной скорости массы пищевого комка ($R = 0,895$) отмечается только с ГК2. Можно предположить, что интенсивность питания не определяется каким-либо физиологическим процессом, связанным с такими факторами среды, как температура и кормовая база, а зависит от общих потребностей организма. О малозначимой роли кормовой базы уже сказано выше. О влиянии температуры на скорость пищеварения и интенсивность питания издано множество публикаций. Мы полагаем уместным сослаться на работу (*Пономарев, 1993*): благодаря температурной компенсации пищеварительной функции, рыбы обладают способностью к эффективному гидролизу пищи в любое время года. Разумеется, речь не идет о значениях температур, выходящих за пределы толерантности. Однако терпуг и не выходит за пределы толерантности, а обычно обитает в пределах температурного оптимума, активно перемещаясь в градиентном поле температуры (*Вдовин, 1998*). По данным Симомура и Фукутаки, полученным в 1957 г. [цитируется по работе (*Горбунова, 1962*)], уже личинки терпуга обладают высокой избирательной способностью к условиям среды – они активно избегают районов с температурой выше 7 °С и соленостью ниже 17 ‰.

Жир и пища, как внутренний и внешний источники энергии, вероятно, необходимы для воплощения эргономической стратегии посредством адаптивной самоорганизации и не могут следовать какому-либо одному процессу. Приоритетной составляющей в эргономической стратегии является соотношение скорости и эффективности обмена веществ (*Бретт и др., 1983; Шмидт-Ниельсен, 1987*). Известно, что при снижении скорости обмена веществ повышается его эффективность. Данная ситуация ранее описывалась для терпуга (*Вдовин и др., 2018*). Определяющими для биологического состояния организма являются процессы соматического и генеративного роста. Интенсивность именно этих процессов определяет стадийность онтогенеза. Тем не менее динамика соматического и генеративного роста не играет определяющей роли в регуляции интенсивности физиологических процессов, а, скорее всего, задается генетической программой. Структура различий биологического состояния на разных этапах и периодах онтогенеза может определяться фенотипической настройкой (*Вдовин и др., 2018*).

Действительно, одним из критериев возрастной периодизации является оценка взаимодействия организма с условиями среды (*Антонова, 2006*). Температура – один из определяющих внешних факторов, влияющих на обмен веществ (*Джеббадзе, 2001* и др.). Широко распространено мнение, что у пойкилотермных животных повышение температуры ускоряет биохимические реакции и повышает интенсивность физиологических процессов (*Шмидт-Ниельсен, 1982* и др.). Однако многочисленные эксперименты показывают, что большее стимулирующее действие на обмен веществ рыб оказывают смена температурного режима и особенно осцилляция температуры (*Бретт, 1983; Константинов и др., 1989, 1996*). В работе (*Проссер, 1977*) приводится интересный пример в опытах с серебряным карасем *Carassius auratus gibelio*: избыточный подъем интенсивности обмена наблюдается при быстром изменении температуры в том и другом направлении.

Важнейшая роль температуры, по мнению некоторых исследователей, видится в синхронизации биоритмов (*Браун, 1977*). При этом синхронизация более эффективно проявляется не у отдельного индивидуума, а у группы особей (*Слоним, 1971*). В частности, в экспериментах с грызунами при понижении температуры обмен веществ в группе особей понижался сильнее, чем у отдельных индивидуумов. Согласованность биоритмов в группе особей определяется взаимным влиянием друг на друга. Примеры, имеющиеся для южного одноперого терпуга, весьма показательны. У особей одного возраста, но разного биологического состояния, физиологические и миграционные процессы проходят сходным образом (*Вдовин, 1998*). После перехода к придонно-пелагическому образу жизни распределение молоди и половозрелых рыб принципиально не различается, о чем свидетельствует тот факт, что в нерестовый период неполовозрелые рыбы и производители, особенно одного возраста, совершают сходные миграции (*Вдовин и др., 1994*).

Динамика массы половых продуктов у особей, участвующих и не участвующих в нересте, также подобны (*Вдовин и др., 1995*). Сигнальным фактором для начала нереста служит понижение температуры на нерестилищах. Абсолютная величина температуры особой роли не играет, поскольку ее значения на разных нерестилищах отличаются на 20–40 % (*Горбунова, 1962; Ковтун, 1979; Гомелюк, 1987; Китакама и др., 1967*). Нерест начинают самые крупные особи. По мере уменьшения размеров и возраста сдвигаются сроки нереста (становятся более поздними), что обусловлено территориальным поведением терпуга. Крупные производители занимают глубокие и обширные нерестовые участки (*Гомелюк, 1987*). В период весенней нагульной миграции половозрелые особи подходят к берегу раньше молоди (*Вдовин, 1998*).

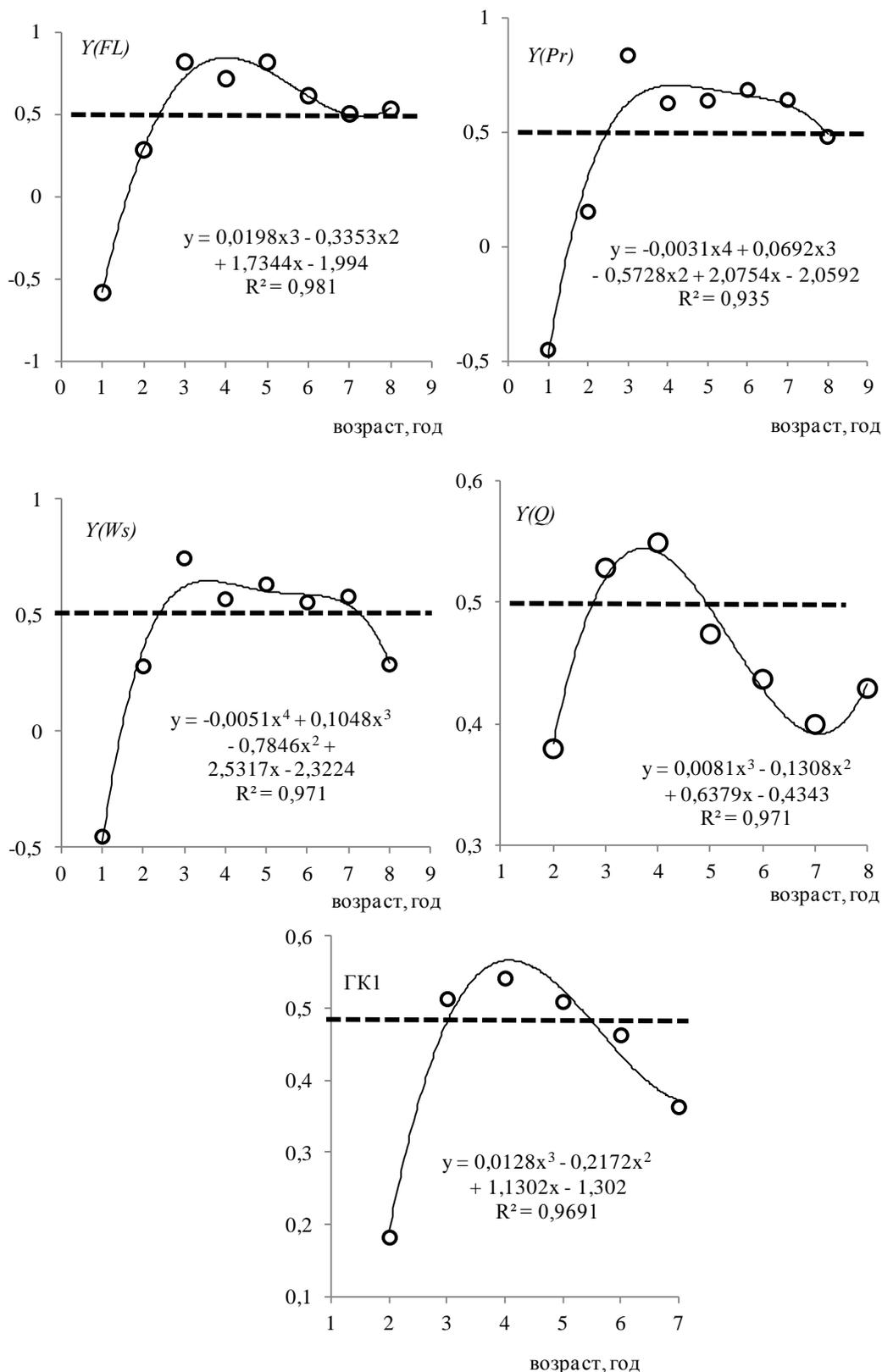


Рис. 2. Возрастная изменчивость коррелятивных связей размаха вариации температуры VR с удельной скоростью физиологических процессов и ГК1 у *Pleurogrammus azonus* в водах Приморья. По оси ординат – значения коэффициентов корреляции. Пунктирная линия разделяет значения R по 0,5
 Fig. 2. Age-related variability of correlative relationships of the scope of variation of the temperature (VR) in the habitat (in the waters of the Primorsky Krai) of the Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* with the specific rate of physiological processes and PC1. There are the values of the correlation coefficients on the ordinate axis. The dotted line divides the R values by 0.5

Отметим, что именно у половозрелых особей связь интенсивности отдельных физиологических процессов и ГК1 с температурным фактором проявляется более отчетливо, чем у неполовозрелых (рис. 2). Ход возрастной динамики связи температурного фактора с перечисленными показателями схож. В течение двух первых лет (молодь) корреляция ниже 0,5, при этом она заметно возрастает на втором году жизни. С третьего года жизни корреляция температуры с рассматриваемыми показателями в течение 2–6 лет выше 0,5. Самые высокие значения корреляционных связей осцилляции температуры отмечаются с $Y(FL)$ и $Y(Pr)$ (рис. 2). Отметим, что линейный рост является весьма условным показателем и отражает и другие процессы, в частности процесс белкового роста (*Вдовин и др., 1993*). Белковый, как и линейный, рост у терпуга носит поступательный характер – без потерь белковой массы с возрастом. Удельная скорость белкового роста тесно связана с удельными скоростями линейного и весового роста. Корреляция между этими показателями больше 0,9. Коэффициенты корреляции между остальными показателями не превышают 0,5. Основным показателем роста следует считать удельную скорость белкового роста. Содержание белка и размеры костей являются абсолютными показателями роста (*Бретт и др., 1983; Антонова, 2006*).

Тем не менее не следует забывать, что рост является комплексным процессом и тесно связан с развитием (*Мина и др., 1976; Зотин и др., 1993*). Поэтому мы полагаем, что эти три показателя (соматическая масса тела, содержание белка и линейные размеры тела) характеризуют один процесс – соматический рост.

В течение первых двух лет определенной связи соматического роста с температурным фактором не наблюдается (рис. 2). Этот хронологический отрезок ранее назван нами ювенальным этапом (*Вдовин и др., 2018*). На данном этапе преобладает активное накопление органического вещества с малозаметными кратковременными потерями. В первый год жизни (ювенильный период ювенального этапа) при самых высоких темпах соматического роста у всех трех его показателей отмечаются обратные связи с осцилляцией температуры (таблица; рис. 2). Происходит это потому, что при тренде снижения темпов соматического роста температурный тренд имеет противоположную направленность. На первом году жизни темпы роста у рыб всегда самые высокие (*Самрана, 2001*). Точнее, они должны быть самыми высокими всегда, за исключением ультимативных условий среды.

На втором году жизни (пубертатный период ювенального этапа) при некотором снижении темпов соматического роста и активизации генеративного роста и жиронакопления корреляция показателей соматического роста с жиронакоплением становится положительной (таблица; рис. 2), но ее значения меньше 0,5. Постепенная перестройка организма к этапу половозрелости не нуждается в стимуляции обмена веществ температурой. Роль температурного фактора, возможно, начинает проявляться в отдельные моменты, в частности с апреля по июнь, когда при весеннем подъеме температуры активизируется генеративный рост.

На следующем этапе онтогенеза – половозрелости, длящегося с третьего по восьмой год жизни (*Вдовин и др., 2018*), связь показателей соматического роста с размахом вариации температуры весьма стабильна (рис. 2). Полиномиальные тренды показывают наличие устойчивой тенденции: связь показателей роста с температурным фактором постепенно снижается к концу жизни. Указанная тенденция прослеживается и для показателя генеративного роста $Y(Q)$, и для ГК1 (рис. 2). В данном случае уместнее говорить не о ходе отдельных процессов, а о зависимости от температуры интенсивности обмена веществ, которую эти процессы отражают. Полагаем, что данная зависимость определяется степенью согласованности физиологических процессов. Особенно обращает на себя внимание подобие хода генеративного роста у половозрелых и впервые созревающих рыб. Несмотря на качественные различия гаметогенеза в каждой возрастной группе, динамика хода генеративного роста имеет сходный характер (*Вдовин и др., 1995*). Механизм приведения в соответствие процессов генеративного роста с другими физиологическими процессами позволяет одновозрастным рыбам относительно одновременно участвовать в нересте (*Вдовин, 1998*). Корреляция между процессами соматического и генеративного роста с температурным фактором позволяет предположить его значительную регулируемую роль в синхронизации этих процессов.

Как было отмечено выше, влияние температуры на рыб проявляется эффективней для группы видов, чем для отдельного индивидуума (*Вдовин, 1998; Вдовин и др., 1994; 1995; Слоним, 1971*). В данном случае имеются особи, которые первыми реагируют на изменения температурного фактора, а их поведение стимулирует к подобным действиям других рыб.

По мере увеличения возраста корреляция размаха вариации температуры с показателями соматического и генеративного роста уменьшается. Последнее связано с возрастанием самоорганизации для реализации эргономической стратегии (*Вдовин и др., 2018*). Во-первых, с возрастом увеличивается конкурентоспособность в борьбе за благоприятные условия. Крупные самцы первыми занимают лучшие нерестовые участки и не пускают туда молодых (*Гомелюк, 1987*). Избирательная способность к условиям среды также увеличивается, в частности снижается температурный диапазон (рис. 1). Снижение температурного диапазона у терпуга с возрастом происходит направленно. Иначе говоря, потребность в стимуляции обменных процессов температурой снижается. Рыбы крупнее 36 см перестают встречаться в пелагиали. Такого размера терпуг в массе достигает к концу пятого года жизни. Во-вторых, снижение температурного

диапазона должно способствовать снижению интенсивности общего обмена, что и происходит у терпуга с возрастом. Таким образом, воплощается адаптивная самоорганизация эргономической стратегии (Вдовин и др., 2018). О том, что интенсивность обмена и питания тесно связана с температурой, говорится во многих источниках (Кафанов и др., 1983; Фандж и др., 1983 и др.). По нашим данным, интенсивность питания не коррелирует с температурой (таблица). По мнению В. И. Пономарева (1993), активность пищеварения и не должна быть тесно связана с температурой среды из-за температурной компенсации пищеварительной функции. Однако подобная связь в условиях экспериментов, длящихся непродолжительное время, может проявляться. В нашем случае максимальная интенсивность питания непродолжительное время (июль – сентябрь) также наблюдается на фоне самой высокой осцилляции температуры. Полагаем, что интенсивность питания и жиронакопления (физиологических процессов, слабо коррелирующих с температурой) не зависит от внешних условий, а определяется потребностями организма. По данным, указанным в работе (Суханов, 1979), пойкилотермный организм в течение всего года постоянно находится в условиях среды, близких к оптимальным для роста. Снижение с возрастом температурного диапазона и обмена веществ также является благоприятным фактором для терпуга.

Снижение обмена веществ с возрастом – явление универсальное. Важнее тот факт, что по мере взросления уменьшение интенсивности обмена сопровождается повышением его эффективности (Бретт и др., 1983; Шмидт-Ниельсен, 1987). Снижение обмена веществ способствует увеличению продолжительности жизни (Радзинская и др., 1987; Зотин и др., 1993). В статьях (Суханов, 1979; Кафанов и др., 1983) на основе опубликованной информации и собственных расчетов выводится постулат о зависимости продолжительности жизни от температурного режима, что связано с замедлением обмена веществ. По мнению В. В. Суханова (1979), "по мере роста и увеличения возраста организмы с оптимальным поведением должны мигрировать в среду с более низкими температурами". Данный постулат убедительно подтверждается нашими данными по терпугу. Разумеется, продолжительность жизни зависит не только от обмена веществ. Предельная продолжительность жизни у самок на год больше, чем у самцов: вероятно, процессы обновления организма у самок эффективнее, чем у самцов (Зотин и др., 1993). Тем не менее стадийность онтогенеза у обоих полов почти идентична, а сезонная динамика интенсивности физиологических процессов почти не отличается (Вдовин и др., 2018).

Биологическая ритмика прежде всего определяется наследственной программой (Мина и др., 1976; Браун, 1977 и др.). Точкой отсчета окологодного (циркадного) ритма следует считать нерест, сроки которого отличаются у разных популяций. Темпы роста и полового созревания у южного одноперого терпуга, обитающего в водах России и Японии, весьма схожи (Вдовин, 1998; Вдовин и др., 2018; Irie, 1986; Takashima et al., 2016). Из существующих схем биологических (эндогенных) часов, основывающихся на молекулярных представлениях, наиболее убедительной и простой, на наш взгляд, является концепция хронона (Браун, 1977): "Предполагают, что существуют очень длинные фрагменты ДНК, на протяжении которых скорость генетической транскрипции регулируется целым комплексом клеточных факторов...". На клеточные факторы, в свою очередь, могут оказывать влияние внешние факторы.

Для согласования физиологических процессов, а в целом и для регуляции обмена веществ, температура окружающей среды имеет большое значение. Однако терпуг способен контролировать этот фактор благодаря активному перемещению в градиентном поле. Самый широкий температурный диапазон наблюдается в июле – августе, в преднерестовый период, когда молодь и половозрелые особи совершают миграции, направленные к берегу (и из придонных слоев воды в пелагиаль) (Вдовин, 2004) (рис. 1). Резкая смена температурного режима позволяет активизировать обмен веществ, а также соматический и генеративный рост (Вдовин и др., 2018).

О взаимосвязи разных уровней экзогенных и эндогенных ритмов имеется множество публикаций. Схему согласования биоритмов можно описать следующим образом:

1. На молекулярном уровне (хронон) скорость генетической транскрипции (соответственно, синтез пептидных цепей) регулируется комплексом клеточных факторов (ферментами и гормонами, а также комплексом метаболитов) (Браун, 1977). Гормональная и ферментативная активность во многом зависит от условий среды и главным образом от температурного режима (Проссер, 1977).

2. На уровне органов и тканей интенсивность и приоритетность физиологических процессов меняется в зависимости от биологического состояния организма. В течение первых двух лет преобладает накопление вещества, в дальнейшем – чередование фаз ассимиляции и диссимиляции (Вдовин и др., 2018). Широкий температурный диапазон активизирует обмен веществ, а узкий – снижает его интенсивность. Данная зависимость имеет не только сезонную, но и возрастную динамику. В теплый период года расширяется температурный диапазон обитания и активизируются обменные процессы. С возрастом снижается обмен веществ и сужается температурный диапазон (рис. 1).

3. На уровне организма температурный режим также играет роль сигнального. В частности, он служит сигналом начала нереста для самых зрелых особей. Наличие индивидуальной биологической ритмики и индивидуальных вариаций биологического состояния позволяет предположить разную ответную реакцию особей одного возраста на внешние раздражители (Браун, 1977).

4. Особи одного возраста, но разного биологического состояния, характеризуются подобием хода физиологических процессов и совершают сходные миграции. Так, у созревающих особей и половозрелых рыб отмечается подобие хода динамики генеративного роста (Вдовин и др., 1995). Особи способны оказывать влияние друг на друга, вследствие чего повышается групповая избирательность к условиям среды. Первыми в район нереста следуют самцы, затем самки. Эту же миграцию без захода на нерестилища повторяют созревающие, но не готовые к нересту особи (Вдовин и др., 1990; 1994). Таким образом, синхронизация биоритмов более эффективно проявляется не у отдельного индивидуума, а у группы особей (Слоним, 1971).

5. Для демонстрации согласованности нами предлагается упрощенная схема, в основу которой положена концепция хронона (Браун, 1977) (рис. 3). Предполагается, что настройка биологических часов (хронон) определяется клеточными факторами. На клеточные факторы, в свою очередь, могут влиять физиологические процессы, а точнее – их интенсивность. Физиологические процессы и клеточные факторы взаимосвязаны. На клеточные факторы, физиологические процессы и биоритмы организма оказывают влияние внешние условия. Непосредственное влияние внешних факторов на биоритмы может проявляться как сигнал к смене биологического сезона. Возрастной биоритм у терпуга определяется способностью выбора оптимальных условий среды.

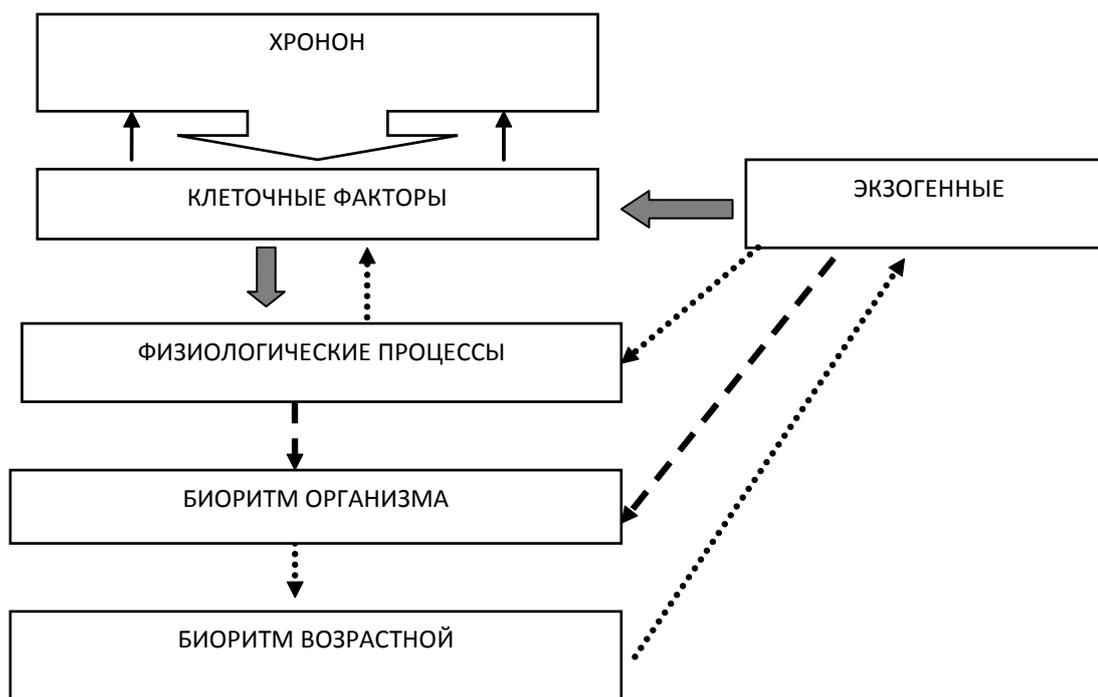


Рис. 3. Схема согласования биоритмов южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus*
Fig. 3. Scheme of coordination of the Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* biorhythms

Заключение

В синхронизации биоритмов южного одноперого терпуга решающую роль играют эндогенные ритмы (внутренние биологические часы). Данное предположение подтверждается аргументами, свидетельствующими о разной продолжительности экзогенных и эндогенных ритмов:

– динамика температурного показателя в среде обитания терпуга имеет выраженную периодизацию, равную одному астрономическому году. Продолжительность цирканых ритмов в динамике физиологических процессов и главных компонент меняется с возрастом. Изменчивость цирканного ритма физиологических процессов терпуга по ГК1 составляет 10–14 месяцев, по ГК2 – 11–12 месяцев. В целом окологодичный жизненный цикл терпуга длится от 9–11 до 13 месяцев, увеличиваясь с возрастом;

– возрастной изменчивости подвержена связь показателей соматического и генеративного роста с температурным фактором. Тенденция этой изменчивости проявляется одинаково для всех показателей роста. В течение первых двух лет, когда в росте терпуга не проявляется явная периодичность и преобладает процесс накопления органического вещества, корреляция с температурным фактором незначительна. В начале периода половозрелости наблюдаются значимые связи, затем зависимость показателей роста от температуры снижается, поскольку возрастает избирательная способность терпуга к выбору температурного диапазона;

– избирательная способность к условиям среды в большей степени определяется не индивидуальным, а групповым поведением терпуга.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Библиографический список

- Антонова О. А. Возрастная анатомия и физиология. М. : Высшее образование, 2006. 192 с.
- Браун Ф. Биологические ритмы // Сравнительная физиология животных. В 3 т. Т. 2 / под ред. Л. Проссера. М. : Мир, 1977. С. 208–260.
- Бретт Д. Р. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб / под ред. У. Хоара [и др.]. М. : Легкая и пищевая промышленность, 1983. С. 275–345.
- Бретт Д. Р., Гроувс Д. Д. Физиологическая энергетика // Биоэнергетика и рост рыб / под ред. У. Хоара [и др.]. М. : Легкая и пищевая промышленность, 1983. С. 203–274.
- Вдовин А. Н. Биология и динамика численности южного одноперого терпуга (*Pleurogrammus azonus*) // Известия ТИНРО. 1998. Т. 123. С. 16–45. EDN: YPWUXS.
- Вдовин А. Н. Океанологические аспекты распределения и динамики численности массовых и обычных видов терпуговых (Hexagrammidae) в северо-западной части Японского моря // Гидрометеорология и гидрохимия морей. В 10 т. Т. 8. Японское море. Вып. 2. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности / отв. ред. Ф. С. Терзиев. СПб., 2004. С. 219–229.
- Вдовин А. Н., Корниенко Е. С., Дроздов А. Л. Особенности гаметогенеза впервые размножающихся особей южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* // Биология моря. 1995. Т. 21, № 5. С. 329–332. EDN: YOQYAK.
- Вдовин А. Н., Швыдкий Г. В., Гомелюк В. Е. Особенности распределения южного одноперого терпуга в летне-осенний период в заливе Петра Великого // Рыбное хозяйство. 1990. № 11. С. 25–27.
- Вдовин А. Н., Швыдкий Г. В. Физиологические аспекты роста одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в водах Приморья // Вопросы ихтиологии. 1993. Т. 33, № 1. С. 156–160.
- Вдовин А. Н., Швыдкий Г. В. Батиметрические миграции терпуга *Pleurogrammus azonus* осенью в заливе Петра Великого // Биология моря. 1994. Т. 20, № 5. С. 351–358.
- Вдовин А. Н., Четырбоцкий А. Н. Рост и стадийность онтогенеза южного одноперого терпуга в водах Приморья (Японское море) // Труды ВНИРО. 2018. Т. 170. С. 26–46. EDN: OVUATZ.
- Вдовин А. Н., Четырбоцкий А. Н. Проявления полового диморфизма в соматическом и генеративном росте южного одноперого терпуга // Труды ВНИРО. 2019. Т. 175. С. 48–63. EDN: QYSSEV.
- Вдовин А. Н., Четырбоцкий А. Н., Четырбоцкий В. А. Компьютерное моделирование динамики роста рыб (на примере южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus*). Часть I // Информационные технологии. 2015а. Т. 21, № 2. С. 116–120. EDN: TIXJZR.
- Вдовин А. Н., Четырбоцкий А. Н., Четырбоцкий В. А. Компьютерное моделирование динамики роста рыб (на примере южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus*). Часть II // Информационные технологии. 2015б. Т. 21. № 3. С. 187–192. EDN: TMZWVZ.
- Гомелюк В. Е. Нерестовое поведение южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в заливе Петра Великого // Вопросы ихтиологии. 1987. Т. 27, № 6. С. 991–999.
- Горбунова Н. Н. Размножение и развитие семейства терпуговых (Hexagrammidae) // Труды Института океанологии АН СССР. 1962. Т. 59. С. 118–182.
- Дгебуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М. : Наука, 2001. 276 с.
- Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. М. : Наука, 1975. 398 с.
- Дьяконов В., Круглов В. MATLAB. Анализ, идентификация и моделирование систем. Специальный справочник. СПб. : Питер, 2002. 448 с.
- Зотин А. И., Зотина Р. С. Феноменологическая теория развития, роста и старения организмов. М. : Наука, 1993. 364 с.
- Зуенко Ю. И. Типы термической стратификации вод на шельфе Приморья // Комплексные исследования морских гидробионтов и условий их обитания. Владивосток : ТИНРО, 1994. С. 20–39.
- Зуенко Ю. И. Элементы структуры вод северо-западной части Японского моря // Известия ТИНРО. 1998. Т. 123. С. 262–290. EDN: JDOUXK.
- Зуенко Ю. И. Промысловая океанология Японского моря. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2008. 227 с.
- Китакама М., Накамити К., Ямомото М., Исикава М. Исследования стадных признаков одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в водах Хоккайдо // Bull. Hokkaido. Reg. Fish. Res. Lab. 1967. N 33. P. 2–15. (In Japan.).
- Ковтун А. А. О нерестовом периоде южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* (Jordan et Metz) в прибрежье о. Манерон // Вопросы ихтиологии. 1979. Т. 19. Вып. 5. С. 847–852.
- Константинов А. С., Зданович В. В., Костюк Ю. А., Соловьева Е. А. Скорость изменения метаболизма рыб при смене гомотермальной среды на гетеротермальную // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36, № 6. С. 834–837.

- Константинов А. С., Зданович В. В., Тихомиров Д. Г. Влияние осцилляции температуры на энергетику роста рыб // Вопросы ихтиологии. 1989. Т. 29, № 6. С. 1019–1027.
- Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. Анализ на уровне организма. М. : Наука, 1976. 291 с.
- Мина М. В., Клевезаль Г. А. Ритмы роста и развития животных // Проблемы космической биологии. Т. 41. Биологические ритмы / Акад. наук СССР, Отд-ние биол. наук. М., 1980. С. 139–159.
- Пономарев В. И. Межсезонные изменения уровня активности пищеварительных ферментов у рыб северных широт // Вопросы ихтиологии. 1993. Т. 33, № 3. С. 401–406.
- Проссер Л. Температура // Сравнительная физиология животных. В 3 т. Т. 2 / под ред. Л. Проссера. М. : Мир, 1977. С. 84–209.
- Пущина О. И. Питание и пищевые взаимоотношения массовых видов донных рыб в водах Приморья в весенний период // Известия ТИНРО. 2005. Т. 127. С. 203–208.
- Пущина О. И., Соломатов С. Ф., Борисов Б. М. Особенности питания тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*, минтая *Theragra chalcogramma* и южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в зал. Петра Великого (Японское море) // Известия ТИНРО. 2014. Т. 176. С. 189–200. EDN: SFCKJP.
- Радзинская Л. И., Никольская И. С., Чудакова И. В. Влияние аллатектомии на дыхание, вес и продолжительность жизни домового сверчка *Acheta domestica* L. // Онтогенез. 1987. Т. 18, № 3. С. 281–287.
- Слоним А. Д. Экологическая физиология животных. М. : Высшая школа, 1971. 448 с.
- Суханов В. В., Кафанов А. И. Температурная зависимость продолжительности развития и жизни у пойкилотермных животных: эколого-физиологическая интерпретация // Биология моря. 1983. Т. 9, № 5. С. 21–27. EDN: WCAIXT.
- Суханов В. В. Рост пойкилотермных животных под влиянием температурных и пищевых условий среды // Биология моря. 1979. № 4. С. 6–13. EDN: WCAHJJ.
- Фандж Р., Гроув Д. Пищеварение // Биоэнергетика и рост рыб / под ред. У. Хоара [и др.]. М. : Легкая и пищевая промышленность, 1983. С. 112–202.
- Шилов И. А. Экология. М. : Высшая школа, 2001. 512 с.
- Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. В 2 кн. Кн. 1. М. : Мир, 1982. 414 с.
- Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? М. : Мир, 1987. 259 с.
- Campana S. E. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods // Fish Biology. 2001. V. 59, Iss. 2. P. 197–242. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00127.x>.
- Elliot J. M. The growth rate of brown trout, *Salmo trutta* L., fed on maximum ration // The Journal of Animal Ecology. 1975. Vol. 44, Iss. 3. P. 805–821. DOI: <https://doi.org/10.2307/3720>.
- Irie T. Stock assessment of Hokke (*Pleurogrammus azonus*) and estimation of the effect of fishing regulation for the stock // Report of Fish. Res. Invest. Japan. Gov. 1986. N 25 (Nov.). P. 74–97. (In Japanese with English abstract).
- Takashima T., Okada N., Asami H., Hoshino N. [et al.]. Maturation process and reproductive biology of female Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* in the Sea of Japan, off the west coast of Hokkaido // Fisheries Science. 2016. Vol. 82, Iss. 2. P. 225–240.
- Vdovin A., Antonenko D. Correlation between fat content and features of generative growth of arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* // Journal of Coastal Life Medicine. 2014. Vol. 2, Iss. 9. P. 679–683.

References

- Antonova, O. A. 2006. Age-related anatomy and physiology. Moscow. (In Russ.)
- Brown, F. 1977. Biological rhythms. In *Comparative physiology of animals*, 2. Mir, Moscow, pp. 208–260. (In Russ.)
- Brett, D. R. 1983. Environmental factors and growth. In *Bioenergetics and growth of fish*. Ed. U. Hoar. Moscow, pp. 275–345. (In Russ.)
- Brett, D. R., Groves, D. D. 1983. Physiological energetic. In *Bioenergetics and growth of fish*. Ed. U. Hoar. Moscow, pp. 203–274. (In Russ.)
- Vdovin, A. N. 1998. Biology and population dynamics of Arabesque greenling (*Pleurogrammus azonus*). *Izvestiya TINRO*, 123, pp. 16–45. EDN: YPWUXS. (In Russ.)
- Vdovin, A. N. 2004. Oceanological aspects of distribution and population dynamics of mass and common species of greenlings (Hexagrammidae) in the north-western part of the Japan/East Sea. In *Hydrometeorology and hydrochemistry of the seas, 8, Japan/East Sea, 2, Hydrochemical conditions and oceanological foundations of biological productivity*. Sankt Petersburg, pp. 219–229. (In Russ.)
- Vdovin, A. N., Kornienko, E. S., Drozdov, A. L. 1995. Features of gametogenesis of the first-time breeding individuals of Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus*. *Russian Journal of Marine Biology*, 21(5), pp. 329–332. EDN: YOQYAK. (In Russ.)
- Vdovin, A. N., Shvydky, G. V., Gomelyuk, V. E. 1990. Features of the distribution of Arabesque greenling in the Summer-Autumn period in Peter the Great Bay. *Fisheries*, 11, pp. 25–27. (In Russ.)

- Vdovin, A. N., Shvydky, G. V. 1993. Physiological aspects of the growth of the greenling *Pleurogrammus azonus* in the waters of Primorye. *Journal of Ichthyology*, 33(1), pp. 156–160. (In Russ.)
- Vdovin, A. N., Shvydky, G. V. 1994. Bathymetric migrations of the greenling *Pleurogrammus azonus* in Autumn in Peter the Great Bay. *Russian Journal of Marine Biology*, 20(5), pp. 351–358. (In Russ.)
- Vdovin, A. N., Chetyrbotsky, A. N. 2018. Growth and stages of ontogenesis of Arabesque greenling in the waters of Primorye (the Japan/ East Sea). *Trudy VNIRO*, 170, pp. 26–46. EDN: OVUATZ. (In Russ.)
- Vdovin, A. N., Chetyrbotsky, A. N. 2019. Manifestations of sexual dimorphism in somatic and generative growth of Arabesque greenling in the waters of Primorye (the Japan/ East Sea). *Trudy VNIRO*, 175, pp. 48–63. EDN: QYSSEV. (In Russ.)
- Vdovin, A. N., Chetyrbotsky, A. N., Chetyrbotsky, V. A. 2015a. Computer modeling of the dynamics of fish growth (using the example of Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus*), Part 1. *Information Technologies*, 21(2), pp. 116–120. EDN: TIXJZP. (In Russ.)
- Vdovin, A. N., Chetyrbotsky, A. N., Chetyrbotsky, V. A. 2015b. Computer modeling of the dynamics of fish growth (using the example of Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus*), Part 2. *Information Technologies*, 21(3), pp. 187–192. EDN: TMZWVZ. (In Russ.)
- Gomelyuk, V. E. 1987. Spawning behavior of Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* in Peter the Great Bay. *Voprosy ikhtiologii*, 27(6), pp. 991–999. (In Russ.)
- Gorbunova, N. N. 1962. Reproduction and development of the family of greenlings (Hexagrammidae). *Trudy Instituta Okeanologii AN SSSR*, 59, pp. 118–182. (In Russ.)
- Dgebuadze, Yu. Yu. 2001. Ecological aspects of fish growth variability. Moscow. (In Russ.)
- Dolnik, V. R. 1975. Migration state of birds. Moscow. (In Russ.)
- Dyakov, V., Kruglov, V. 2002. MATLAB. Analysis, identification and modeling of systems. Special reference book. St. Petersburg. (In Russ.)
- Zotin, A. I., Zotina, R. S. 1993. Phenomenological theory of development, growth and aging of organisms. Moscow. (In Russ.)
- Zuenko, Yu. I. 1994. Types of thermal stratification of waters on the Primorye shelf. In *Complex studies of marine hydrobionts and their habitat conditions*. Vladivostok, pp. 20–39. (In Russ.)
- Zuenko, Yu. I. 1998. Elements of the structure of the waters of the north-western part of the Japan/East Sea. *Izvestiya TINRO*, 123, pp. 262–290. EDN: JDOUXK. (In Russ.)
- Zuenko, Yu. I. 2008. Commercial oceanology of the Japan/Sea. Vladivostok. (In Russ.)
- Kitakama, M., Nakamiti, K., Yamamoto, M., Ishikawa, M. 1967. Studies of herd characteristics of Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* in the waters of Hokkaido. *Bull. Hokkaido. Reg. Fish. Res. Lab.*, 33, pp. 2–15. (In Japan.)
- Kovtun, A. A. 1979. On the spawning period of the southern greenling *Pleurogrammus azonus* (Jordan et Metz) in the coastal area of Maneron Island. *Voprosy ikhtiologii*, 19(5), pp. 847–852. (In Russ.)
- Konstantinov, A. S., Zdanovich, V. V., Kostyuk, Yu. A., Solovieva, E. A. 1996. The rate of change in fish metabolism during the change of homothermal environment to heterothermal. *Voprosy ikhtiologii*, 36(6), pp. 834–837. (In Russ.)
- Konstantinov, A. S., Zdanovich, V. V., Tikhomirov, D. G. 1989. The influence of temperature oscillations on the energy of fish growth. *Voprosy ikhtiologii*, 29(6), pp. 1019–1027. (In Russ.)
- Mina, M. V., Clevezal, G. A. 1976. The growth of animals. Analysis at the level of the organism. Moscow. (In Russ.)
- Mina, M. V., Clevezal, G. A. 1980. Rhythms of growth and development of animals. In *Problemy kosmicheskoy biologii. T. 41. Biologicheskiye ritmy*, Akad. nauk SSSR, pp. 139–159. (In Russ.)
- Ponomarev, V. I. 1993. Inter-seasonal changes in the activity level of digestive enzymes in fish of northern latitudes. *Voprosy ikhtiologii*, 33(3), pp. 401–406. (In Russ.)
- Prosser, L. 1977. Temperature. In *Comparative physiology of animals*, 2. Moscow, pp. 84–209. (In Russ.)
- Pushchina, O. I. 2005. Feeding and nutritional relationships of mass species of bottom fish in the waters of Primorye in the spring. *Izvestiya TINRO*, 127, pp. 203–208. (In Russ.)
- Pushchina, O. I., Solomatov, S. F., Borisov, B. M. 2014. Feeding features of Pacific herring *Clupea pallasii*, Walleye pollock *Theragra chalcogramma* and Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* in Peter the Great Bay (the Japan/ East Sea). *Izvestiya TINRO*, 176, pp. 189–200. EDN: SFCKJP. (In Russ.)
- Radzinskaya, L. I., Nikolskaya, I. S., Chudakova, I. V. 1987. The effect of allatectomy on respiration, weight and life duration of the house cricket *Acheta domestica* L. *Ontogenez*, 18(3), pp. 281–287. (In Russ.)
- Slonim, A. D. 1971. Ecological physiology of animals. Moscow. (In Russ.)
- Sukhanov, V. V., Kafanov, A. I. 1983. Temperature dependence of the duration of development and life in poikilothermic animals: ecological and physiological interpretation. *Russian Journal of Marine Biology*, 9(5), pp. 21–27. EDN: WCAIXT. (In Russ.)
- Sukhanov, V. V. 1979. The growth of poikilothermic organisms under the influence of temperature and food conditions of the environment. *Russian Journal of Marine Biology*, 4, pp. 6–13. EDN: WCAHJJ. (In Russ.)
- Fange, R., Grove, D. 1983. Digestion. In *Bioenergetics and growth of fish*. Moscow, pp. 112–202. (In Russ.)

- Shilov, I. A. 2001. Ecology. Moscow. (In Russ.)
- Schmidt-Nielsen, K. 1982. Animal physiology, adaptation and environment, Book 1. Moscow. (In Russ.)
- Schmidt-Nielsen, K. 1987. Animal sizes: Why are they so important? Moscow. (In Russ.)
- Campana, S. E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Fish Biology*, 59(2), pp. 197–242. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00127.x>.
- Elliot, J. M. 1975. The growth rate of brown trout, *Salmo trutta* L., fed on maximum ration. *The Journal of Animal Ecology*, 44(3), pp. 805–821. DOI: <https://doi.org/10.2307/3720>.
- 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.*, 25 (Nov.), pp. 74–97. (In Japanese with English abstract)
- Takashima, T., Okada, N., Asami, H., Hoshino, N. 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*, 82(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*, 2(9), pp. 679–683.

Сведения об авторах

Вдовин Александр Николаевич – пер. Шевченко, 4, г. Владивосток, Россия, 690091; Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии ("ВНИРО"), Тихоокеанский филиал ("ТИНРО"), канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник; e-mail: aleksandr.vdovin@tinro-center.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0754-5340>

Alexander N. Vdovin – 4 Shevchenko Lane, Vladivostok, Russia, 690091; Pacific Branch of All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography "VNIRO" ("TINRO"), Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher; e-mail: aleksandr.vdovin@tinro-center.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0754-5340>

Четырбоцкий Александр Наумович – пр. 100-летия Владивостока, 159, г. Владивосток, Россия, 690022; Дальневосточный геологический институт ДВО РАН, д-р физ.-мат. наук, вед. науч. сотрудник; e-mail: chetyrbotsky@yandex.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3982-3608>

Alexander N. Chetyrbotsky – 159, 100-letiya Ave., Vladivostok, Russia, 690022; Far East Geological Institute FEB RAS, Dr Sci. (Physics & Mathematics), Senior Researcher; e-mail: chetyrbotsky@yandex.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3982-3608>

Измятинский Денис Владимирович – пер. Шевченко, 4, г. Владивосток, Россия, 690091; Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии ("ВНИРО"), Тихоокеанский филиал ("ТИНРО"), канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник; e-mail: denis.izmyatinskiy@tinro-center.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5167-330X>

Denis V. Izmyatinsky – 4 Shevchenko Lane, Vladivostok, Russia, 690091; Pacific Branch of All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography "VNIRO" ("TINRO"), Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher; e-mail: denis.izmyatinskiy@tinro-center.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5167-330X>