

## Промысловые виды и их биология

УДК 597.556.334.1–13(265.54)

## Проявления полового диморфизма в соматическом и генеративном росте южного однопёрого терпуга

А.Н. Вдовин<sup>1</sup>, А.Н. Четырбоцкий<sup>2</sup><sup>1</sup> Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»), г. Владивосток<sup>2</sup> Дальневосточный геологический институт (ФГБУН «ДВГИ ДВО РАН»), Владивосток

E-mail: vdovin1955@mail.ru

Южный однопёрый терпуг *Pleurogrammus azonus* – важный промысловый вид в водах России и Японии. В половом диморфизме терпуга проявляются специфические черты и возрастные различия по соматическому и генеративному росту, жиронакоплению и питанию. В течение первых двух лет (ювенильный этап) удельная скорость линейного и весового роста самок опережает таковую у самцов. «Инерция» накопленных изменений позволяет оставаться самкам крупнее самцов, несмотря на то, что у созревающих и половозрелых самцов удельные скорости соматического роста уже больше, чем у самок. Таким образом, стадийность онтогенеза определяется не только скоростью процессов, но и накопленными изменениями. Анализ половых различий соматического и генеративного роста приводит к построению такой же схемы стадийности онтогенеза, которая была выявлена при анализе генеральной выборки без разделения на самцов и самок. Уточнена хронологическая размерность стадий половозрелости и старения, которые ранее были выделены эвристически. Для стадии старения характерно выравнивание различий между самцами и самками. Меньшая продолжительность жизни и более раннее половое созревание самцов определяется их более высоким обменом веществ на этапе половозрелости.

**Ключевые слова:** южный однопёрый терпуг *Pleurogrammus azonus*, соматический и генеративный рост, жиронакопление, питание, половые различия, иерархия онтогенеза.

## ВВЕДЕНИЕ

Южный однопёрый терпуг *Pleurogrammus azonus* Jordan et Metz, 1913 (сем. Hexagrammidae) — важный промысловый вид в водах России и Японии [Irie, 1986; Вдовин, 1998]. В ряде публикаций по биологии терпуга рассматривался его соматический и генеративный рост [Irie, 1986; Вдовин, Швыдкий, 1993; Вдовин, 1998; Вдовин и др., 2015 а, б;

Вдовин, Четырбоцкий, 2018]. Однако динамика роста изучалась без учёта половых различий. Между тем, разделение вида на самцов и самок вследствие включения дополнительных информационных показателей способствует оценке иерархии онтогенеза. В частности, оно позволяет уточнить продолжительность хронологических элементов жизненного цикла разного порядка. Последнее обуславливает ак-

туальность проявления половых различий (половой диморфизм) соматического и генеративного роста.

Целью настоящей работы стало выявление возрастных различий самцов и самок по значимым информационным признакам. Сначала приводится характеристика используемой выборки данных и преобразование её переменных для дальнейших исследований. Предметом последующих исследований является выявление особенностей проявления полового диморфизма, на основании построенных в предыдущих пунктах работы информационных показателей.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований послужили собранные в научно-исследовательских и промысловых рейсах выборочные данные, которые были дополнены материалами с рыбокомбинатов Приморского края (Японское море) в 1960–1996 гг. Анализировалась однородная выборка, собранная из одного района. На биологический анализ было собрано 7155 экз. У 2407 особей было определено содержание депозитного жира. У 1112 экз. взвешивались гонады и пищевой комок.

Методы сбора проб и первичной обработки материала по физиологическим показателям (длина и вес тела, вес гонад, депозитного жира и пищевого комка) представлены в наших предыдущих работах [Вдовин, Швыдкий, 1993; Vdovin, Antonenko, 2014; Вдовин и др., 2015а, б; Вдовин, Четырбоцкий, 2018].

Степень половых относительных различий между показателями физиологических процессов определяли двумя методами:

$$Y_{ij} = (1 - Y_{ij}^{(\sigma)} / Y_{ij}^{(\varnothing)}) \cdot 100, \quad (1)$$

где  $Y_{ij}$  — относительное половое различие (доля, %) между абсолютными величинами для  $i$ -го возраста  $j$ -го показателя;

$$p_{ij} = 100 \times Y_{ij} / \sum_i Y_{ij}, \quad (2)$$

где  $p_{ij}$  — выборочное процентное содержание  $i$ -й возрастной группы  $j$ -го показателя различий.

Построение диаграммы совместных изменений относительных половых различий длины и веса тела выполняли в среде MATLAB [Дьяконов, Круглов, 2002].

Показатели физиологических процессов имеют следующие обозначения:  $FL$  ( $j=1$ ), см — стандартная длина;  $W$  ( $j=2$ ), г — вес тела;  $Q$  ( $j=3$ ), г — вес гонад;  $Fa$  ( $j=4$ ), г — общий вес депозитного жира, являющийся суммой печёночного, полостного и мышечного жиров;  $fo$  ( $j=5$ ), г — вес пищевого комка. При анализе зависимости интенсивности физиологических процессов от интенсивности питания  $fo$  умножался на 30 (количество дней в месяце) и обозначался —  $fo^{30}$ . Этот показатель можно назвать месячным откормом.

Удельные скорости линейного и весового роста рассчитывали по формуле 1 б из работы А.Н. Вдовина и А.Н. Четырбоцкого [2018]. Для более удобного масштаба шкалирования брались умноженные на 100 натуральные логарифмы значений удельных скоростей.

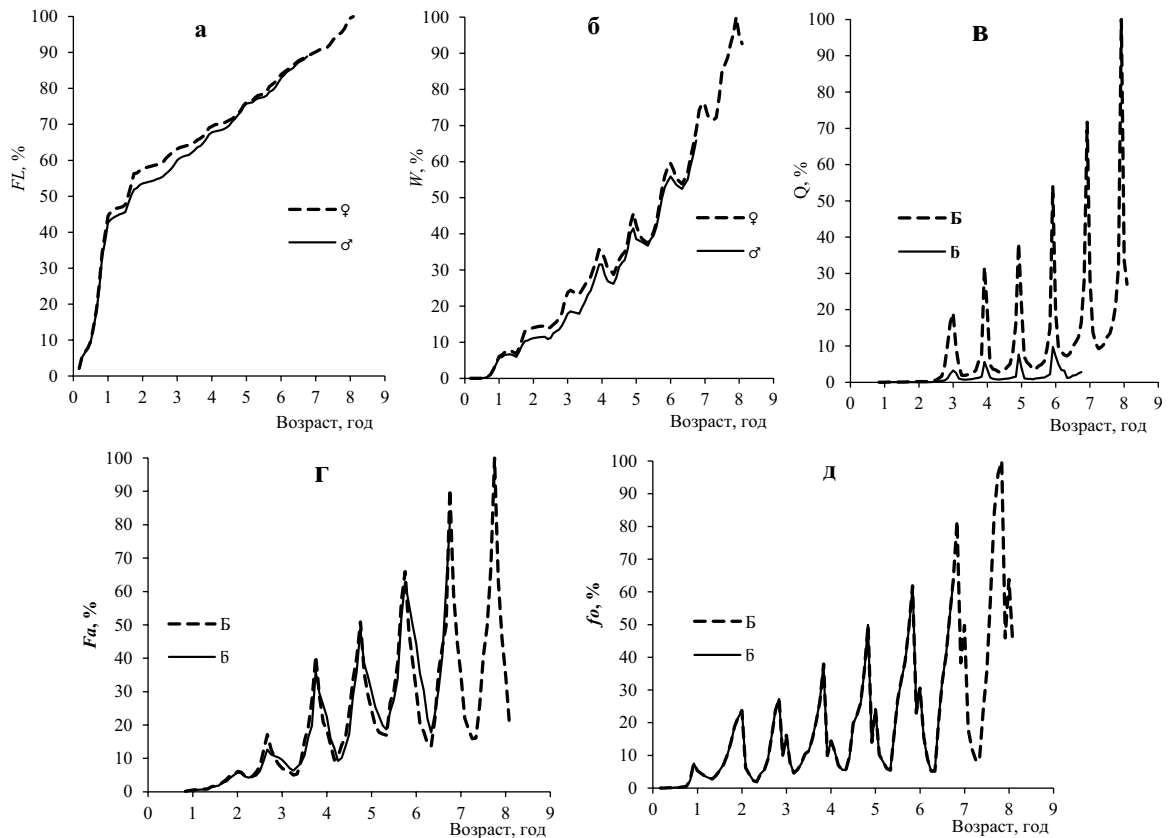
Этапы, периоды и стадии онтогенеза описаны в предыдущей работе [Вдовин, Четырбоцкий, 2018].

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Ранее для особей терпуга обоих полов отмечалась сходство процессов роста [Вдовин, Четырбоцкий, 2018]. Несмотря на существенные различия в весе гонад (у самок вес гонад в среднем в 2,5 раза больше, чем у самцов для неполовозрелых рыб, и в 5,2 раза — для половозрелых), динамика генеративного роста у обоих полов совпадает (рис. 1).

Анализ возрастной динамики длины (рис. 1 а), веса тела (рис. 1 б) и веса пищевого комка (рис. 1 д) показывает, что эти характеристики у самок несколько превосходят таковые у самцов. Отмечаются незначительные различия в содержании депозитного жира (рис. 1 г) и наполнении желудка (рис. 1 д). Однако сравнение экстремальных значений жира указывает на более существенные половые различия. С третьего года жизни (когда начинается активное половое созревание) и вплоть до седьмого года жизни (предельная продолжительность жизни самцов) минимальное содержание жира у самцов выше, чем у самок, а максимальное, напротив, ниже.

Подавляющая доля депозитного жира у терпуга приходится на мышечный жир — в среднем 92,5% [Vdovin, Antonenko, 2014]. Корреляция между мышечным и общим де-



**Рис. 1.** Возрастная динамика длины (а), веса тела (б), веса гонад (в), веса депозитного жира (г), а также веса пищевого комка (д) у самцов и самок южного однопёрого терпуга относительно максимальных показателей самок

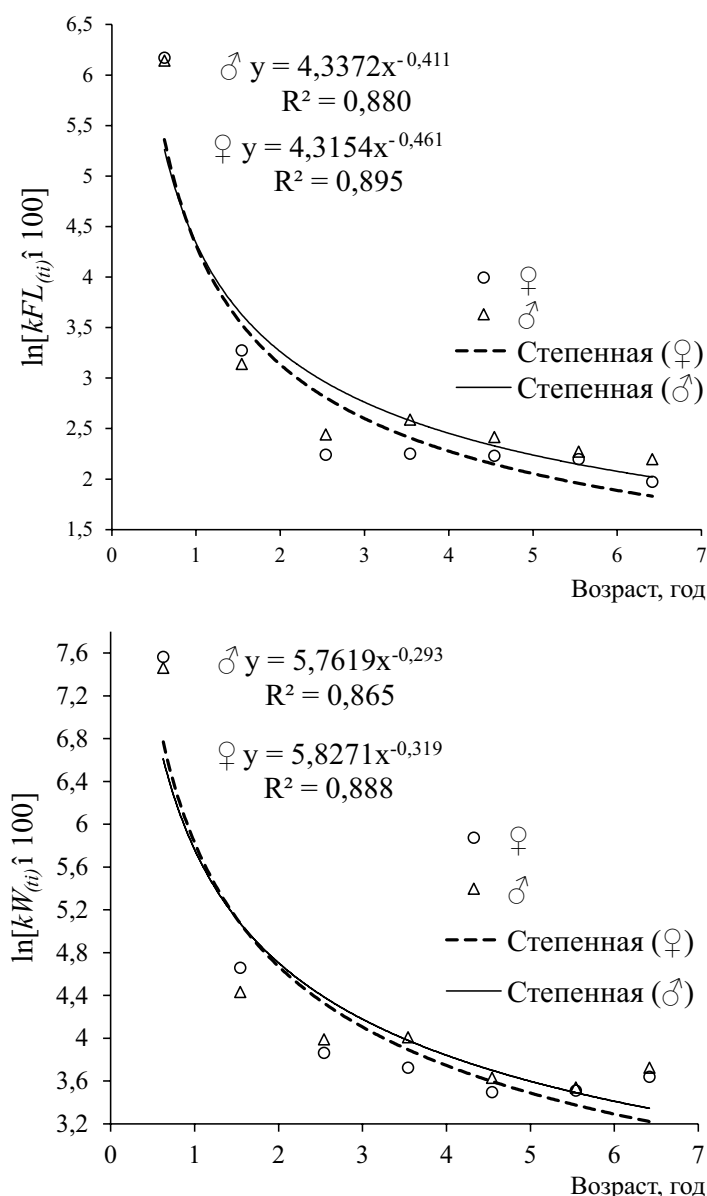
позитным жиром у самцов и самок близка к 1 (0,998). Половые различия других компонентов депозитного жира (полостного и печёночного) более контрастны: у половозрелых самок в годовом цикле период их усвоения на месяц короче, чем у самцов. Однако скорость накопления этих жиров у самок выше, а период их расхода на месяц длиннее [Vdovin, Antonenko, 2014; Вдовин, Четырбоцкий, 2018].

Следовательно, оогенез сочетается с более интенсивным накоплением жира и более длительным его расходом, чем сперматогенез. Минимальное содержание жира приходится на холодное время года — так называемый период относительного зимнего покоя [Вдовин, Швыдкий, 1993]. Для этого периода характерны минимальные скорости физиологических процессов [Вдовин, Четырбоцкий, 2018]. При снижении интенсивности обменных процессов происходят тонкие структурные перестройки организма, необходимые для нового

цикла развития [Шульман, Урденко, 1989; Жирмунский, Кузьмин, 1990]. Естественно, самкам для перестройки организма (более кардинальной, чем у самцов) в период относительного зимнего покоя необходимы большие затраты энергии.

Поскольку вещественный и энергетический баланс в организме приблизительно пропорциональны [Шмидт-Ниельсен, 1982 а, 1987; Бретт, Гроувс, 1983], интенсивность накопления и расхода вещества и энергии терпуга оценивалась по скорости весового роста. Скорости роста и анаболизма, как правило, формализуются так называемой «аллометрической» зависимостью [Бретт, Гроувс, 1983; Дгебуадзе, 2001; и мн. др.] (рис. 2 б).

Скорость удельного весового роста первые два года жизни у самцов и самок почти одинакова с незначительным превышением у самок. С началом активного увеличения массы гонад, которое интенсивно продолжается в периоде



**Рис. 2.** Зависимость удельной скорости линейного (а) и весового (б) роста от возраста у самцов и самок южного одноперого терпуга

полового созревания (третий-пятый годы жизни), скорость весового роста у самцов начинает превосходить этот показатель у самок. Тем не менее, при окончании периода полового созревания (шестой год жизни) [Вдовин, Четырбоцкий, 2018] линейные и весовые различия между самцами и самками начинают заметно уменьшаться. Динамика скорости удельного линейного роста подобна динамике скорости удельного весового роста (рис. 2).

Интенсивность питания и жиронакопления у самцов и самок примерно одинакова, однако

самки заметно превосходят самцов по размерам и многократно — по весу половых продуктов. Следовательно, можно предположить, что энергетические затраты самцов превосходят таковые у самок. Такая ситуация не обусловлена половым диморфизмом в этологии терпуга. В локомоторной активности взрослого терпуга не проявляются сколько-нибудь значимые половые различия. По завершению пелагической стадии терпуг переходит к преимущественно донному образу жизни [Гіе, 1986; Вдовин, 1998]. В первую очередь, сезонная изменчи-

вость миграций характеризуется батиметрической составляющей [Вдовин, Зуенко, 1989]. Перешедший к придонному образу жизни терпуг активных и длительных миграций не совершает. По данным мечения, отдельные особи терпуга, все же способны преодолевать расстояния порядка 500–700 км, но в течение 2–3 лет. Половой диморфизм в миграциях терпуга наблюдается только в пред- и нерестовый периоды [Вдовин и др., 1991; Вдовин, Швыдкий, 1994]. Собственно говоря, и здесь кардинальных различий не прослеживается. Самцы раньше выходят на мелководье и позже его покидают. Самки и самцы во время нереста неплохо отличаются по окраске [Гомелюк, 1987]. Личные наблюдения позволяют утверждать, что самцы, занимающие нерестовый участок, двигаются меньше самок. Самец может часами зависать над нерестовым участком, тогда как самки постоянно кружатся возле него. Однако существенные половые различия в энергетических затратах на передвижение маловероятны. Вообще энергетические затраты на передвижение у большинства видов рыб невысоки, поскольку плавание яв-

ляется самым экономичным способом передвижения [Шмидт-Ниельсен, 1982 б].

Ранее отмечалось, что ход физиологических процессов у терпуга разных полов является одновременным. Имеет место высокая теснота связи между ними (табл. 1). Отметим, что самая слабая связь со всеми параметрами отмечается у веса гонад. Особенно она низка у самцов при сопоставлении веса пищевого комка и семенников. Прежде было показано, сам генеративный рост не играет определяющей роли в регуляции физиологических процессов: динамика соматического и генеративного роста задаётся генетической программой [Вдовин, Четырбоцкий, 2018]. У рыб половые различия в наследственности не должны быть строго детерминированы: инверсия пола относится к обычным явлениям даже в тех случаях, когда возможен его генетический контроль [Яржомбек, Гомельский, 1992; Брыков и др., 2008; и др.]. Тем не менее, между самцами и самками терпуга существуют вполне определённые возрастные различия, которые ниже и рассматриваются.

По-видимому, в данном случае уместно говорить не о генетической, а о фенотипиче-

**Таблица 1.** Матрица корреляций между показателями физиологических процессов у самцов и самок южного однопёрого терпуга

Показатель	<i>FL</i>	<i>W</i>	<i>Ws</i>	<i>Q</i>	<i>Fa</i>	<i>fo</i>
<i>Самцы</i>						
<i>FL</i>	1,000	0,887	0,894	0,523	0,729	0,592
<i>W</i>	0,887	1,000	0,999	0,640	0,882	0,676
<i>Ws</i>	0,893	0,999	1,000	0,636	0,883	0,676
<i>Q</i>	0,523	0,640	0,636	1,000	0,597	0,333
<i>Fa</i>	0,729	0,882	0,883	0,597	1,000	0,859
<i>fo</i>	0,592	0,676	0,676	0,333	0,859	1,000
<i>Самки</i>						
<i>FL</i>	1,000	0,881	0,884	0,502	0,676	0,614
<i>W</i>	0,881	1,000	0,999	0,649	0,765	0,743
<i>Ws</i>	0,884	0,999	1,000	0,639	0,768	0,746
<i>Q</i>	0,502	0,649	0,639	1,000	0,488	0,489
<i>Fa</i>	0,676	0,743	0,768	0,488	1,000	0,883
<i>fo</i>	0,614	0,743	0,746	0,489	0,883	1,000

*Примечание:* *FL* — длина, см; *W* — вес тела, г; *Ws* — соматическая масса тела, г; *Q* — вес гонад, г; *Fa* — вес общего депозитного жира, г; *fo* — вес пищевого комка, г

ской настройке, которая определяет структуру различий. Что же тогда предопределяет структуру? По мнению А.М. Молчанова (1993) «структура — следствие вчерашней кинетики». В этой работе говорится о формообразующей роли колебательных процессов, которые, в свою очередь, инициируются кинетическими явлениями. Думается, что мнение этого крупного учёного не следует возносить в ранг закона. Тем не менее, именно скорости физиологических процессов определяют иерархию онтогенеза. По нашим наблюдениям, у терпуга определяющую роль играет скорость линейного роста, которая у самок выше в течение двух первых лет (рис. 2а). Именно возраст 2 года является рубежом между двумя основными этапами у терпуга: ювенальным и половозрелости [Вдовин, Четырбоцкий, 2018]. Наиболее ярко половые различия начинают проявляться на начальных стадиях второго этапа (рис. 3). Длина тела не является регулятором процессов, она только отражает динамику роста. Так, возрастные различия

размеров у разных полов невелики (рис. 1а). Возраст же полового созревания у них существенно различается. Самки в массе созревают позднее самцов и, следовательно, при гораздо больших размерах [Вдовин, Четырбоцкий, 2018].

Корреляция длины с возрастом близка к 1, а линейный рост отражает процесс белкового роста [Вдовин, Швыдкий, 1993; Вдовин, Четырбоцкий, 2018]. Белковый рост у терпуга, как и линейный, носит поступательный характер без потерь белковой массы с возрастом. Рост организма происходит при избыточном питании, а в ассимиляции органического вещества преобладает белок соответствующего аминокислотного состава [Бретт, Гроувс, 1983]. Интенсивность питания терпуга в течение онтогенеза, за исключением личиночного периода, достаточна для любых потребностей организма [Вдовин, Четырбоцкий, 2018]. При избыточном питании, запасается энергия, которая в основном аккумулируется в виде жира [Бретт, Гроувс, 1983].

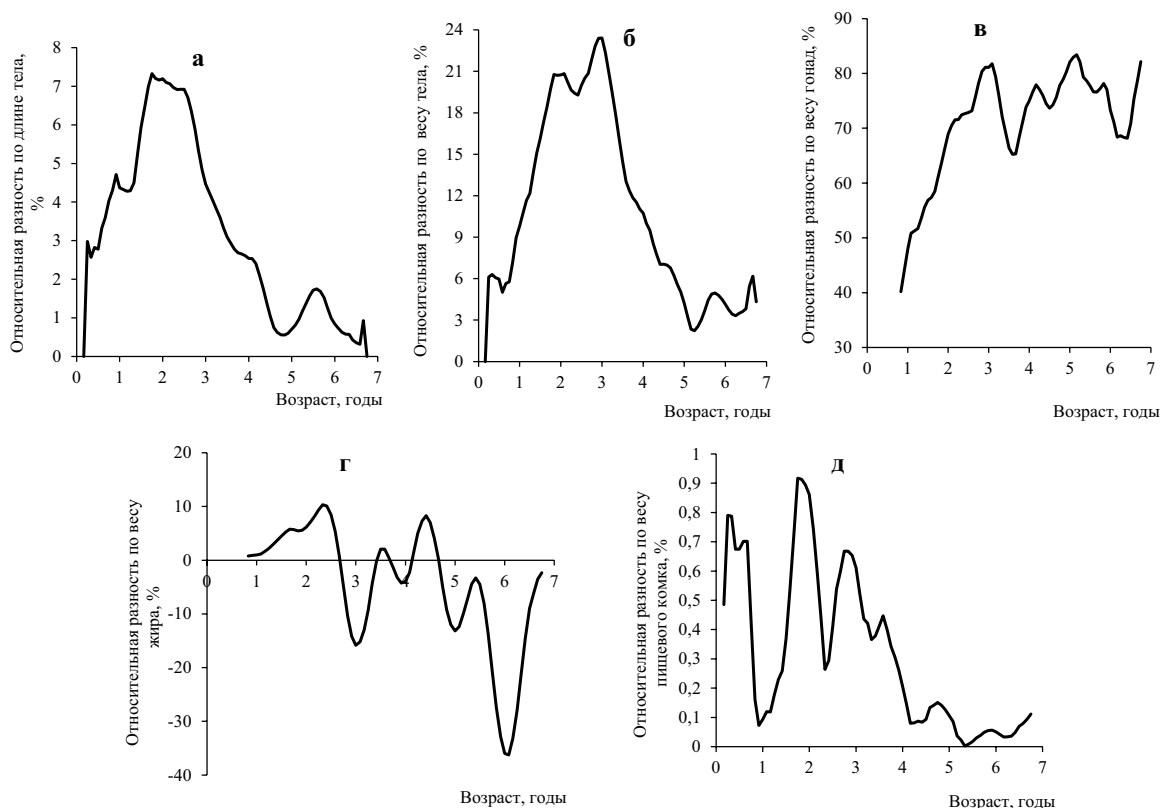


Рис. 3. Относительные половые различия показателей физиологических процессов у южного однопёрого терпуга по методу 1, сглаженные по 7 точкам (см. материал и методика)

**Таблица 2.** Статистические характеристики разницы относительных значений (%) между самцами и самками у южного однопёрного терпуга

Показатель	Статистические параметры						
	Av	$\sigma$	min	max	In	cv	n
FL	3,19	2,29	0	7,33	7,33	71,66	80
W	10,81	6,89	0	23,41	23,41	63,71	80
Fa	-4,52	11,40	-36,25	10,33	46,58	-252,11	72
Q	71,00	9,84	40,19	83,39	43,20	13,86	72
fo	0,31	0,27	+	0,92	0,92	87,08	80

Примечание: Av — средняя,  $\sigma$  — сигма, min — минимум, max — максимум; In — интервал; cv — коэффициент вариации; n — количество возрастных выборок

Наибольшие по абсолютным значениям различия отмечаются между весом семенников и яичников (рис. 1 г). По относительным половым различиям наибольший размах колебаний отмечается у половых продуктов (рис. 3 в) и жира (рис. 3 г). Слабее выражена динамика различий по весу тела (рис. 3 б), затем динамика по различиям длины (рис. 3 а), а менее всего выражена динамика по различиям веса пищевого комка (рис. 3 д). Числовые значения статистических характеристик представлены в табл. 2.

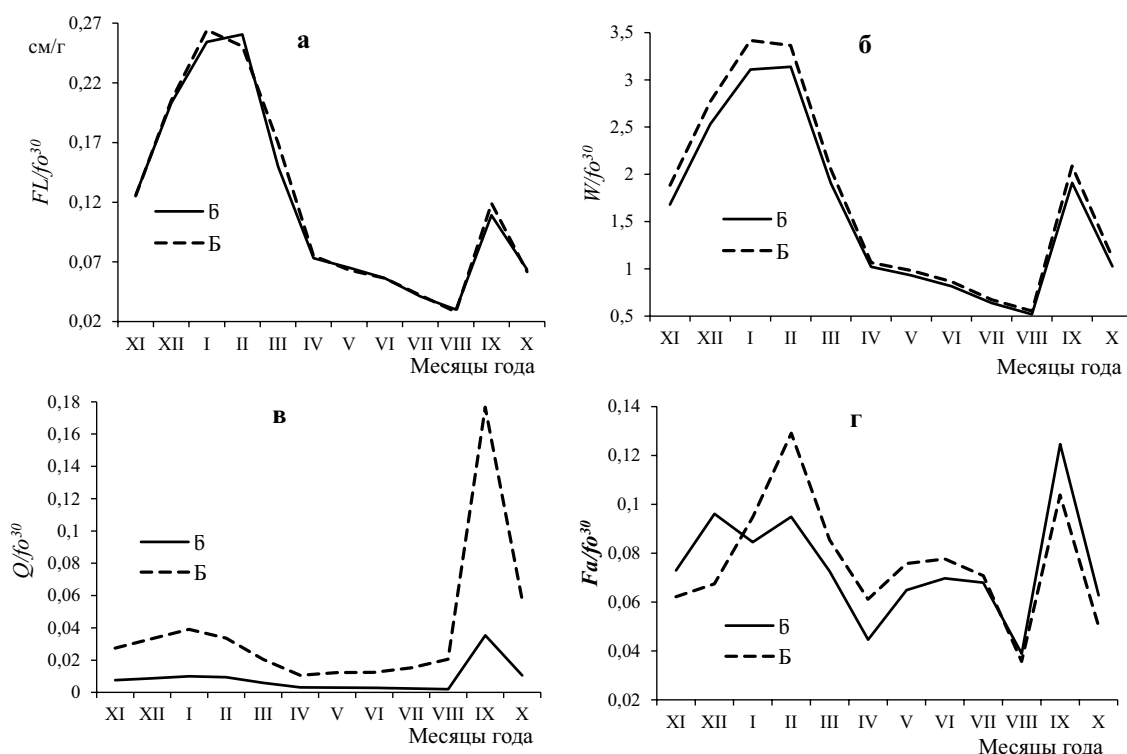
Размах колебаний при сравнении весьма слабо отражает различия в динамике процессов. Относительные различия между гонадами самцов и самок всегда имеют один знак (они всегда положительны). Поскольку знак не меняется, это позволяет говорить об устойчивой тенденции. При этом и коэффициент вариации составляет всего 13,8%, тогда как по другим показателям он превышает 50%. Несмотря на высокие различия в весе гонад у самцов и самок, между их возрастными значениями существует тесная корреляционная связь ( $R=0,930$ ). Суть этого устойчивого механизма следующая: несмотря на значительные различия в размерах гонад и кардинальные качественные различия в гаметогенезе, циклика развития половых продуктов у обоих полов идентична, что необходимо для одновременного нереста самцов и самок.

Половые различия в динамике жира действительно существенны: здесь присутствует перемена знака (с плюса на минус и наоборот) и, отмечается самый высокий коэффициент ва-

риации, что свидетельствует о проявлении разных тенденций в жиронакоплении, а именно: самки больше набирают и больше теряют жира. Как отмечалось выше, самки накапливают больше жира и больше его теряют. Кроме того, для каждого пола характерна разная длительность фаз ассимиляции и диссимиляции в динамике полостного и печёночного жиров.

Рассмотрение динамики относительных показателей обычно подтверждает выявленные здесь закономерности. В качестве базисных величин здесь использовались: длина тела, куб длины, вес тела, вес половых продуктов, вес жира и месячный откорм. Отчасти ситуация меняется, когда все показатели приводятся к весу жира или месячному откорму. Численные эксперименты показали, что наиболее приемлемой комбинацией показателей являются значения, относимые к месячному откорму (рис 4).

По нашим данным, у пятигодовиков (4+) терпуга, приведённые к весу месячного откорма абсолютные значения показателей длины (значение показателя на 1 г пищевого комка) у самцов и самок практически не отличаются (рис. 4 а). Следовательно, затраты пищи на линейный (а значит, и структурный белковый рост) у самцов и самок одинаковы. Немногим более эффективно самки используют пищу для весового роста, особенно в зимние месяцы (рис. 4 б). Такая же картина получается при замене полного веса тела весом сомы (без пищевого комка, половых продуктов и жира) с несколько меньшими различиями между самцами и самками. Затраты пищи на половые



**Рис. 4.** Динамика относительных показателей (относительно месячного рациона) у пятигодовиков южного однопёрого терпуга. Октябрь — месяц массового выклева. Обозначения см. в «материал и методика»

продукты у самок в 3,47–10,30 раза выше, чем у самцов (рис. 4 в). Для обоих полов распределения этого показателя подобны. Динамика жира относительно месячного откорма, в течение года имеет незначительные различия для самок и самцов (рис. 4 г). В среднем за год эффективность утилизации пищи при формировании жира примерно одинакова: на 1 г, потреблённой в течение месяца пищи, у самцов приходится 0,075 г жира, а у самок — 0,076 г.

Динамика рассматриваемых показателей имеет выраженный сезонный характер (рис. 4). Значимые половые различия отмечаются только для веса гонад (рис. 4 в). Зато сезонные различия по самим показателям проявляются чётко.

Во время линейного и весового роста, которые представляют соматический рост, пиковые значения приходится на холодный период года, когда интенсивность питания низкая. Минимальные значения приходится на август, когда отмечается максимальное наполнение желудка. Пик относительного веса гонад и жира наблюдается в сентябре при снижении показателей

всех физиологических процессов, которые всё же остаются высокими. Такая ситуация подтверждает известное положение, что чем ниже интенсивность питания, тем выше конвертируемость пищи [Бретт, Гроувс, 1983].

Представленная схема имеет несколько условный характер, поскольку интенсивность питания терпуга достаточна для удовлетворения любых потребностей организма [Вдовин, Четырбоцкий, 2018]. Другими словами, связь ростовых процессов и жиронакопления с интенсивностью питания не ограничена жёсткими рамками. Тем не менее, с высокой вероятностью можно полагать, что половозрелые самки эффективнее утилизируют внешний источник энергии (пищу). Подобные тенденции проявляются и при рассмотрении зависимости линейного, весового и генеративного роста с внутренним источником энергии (жиром).

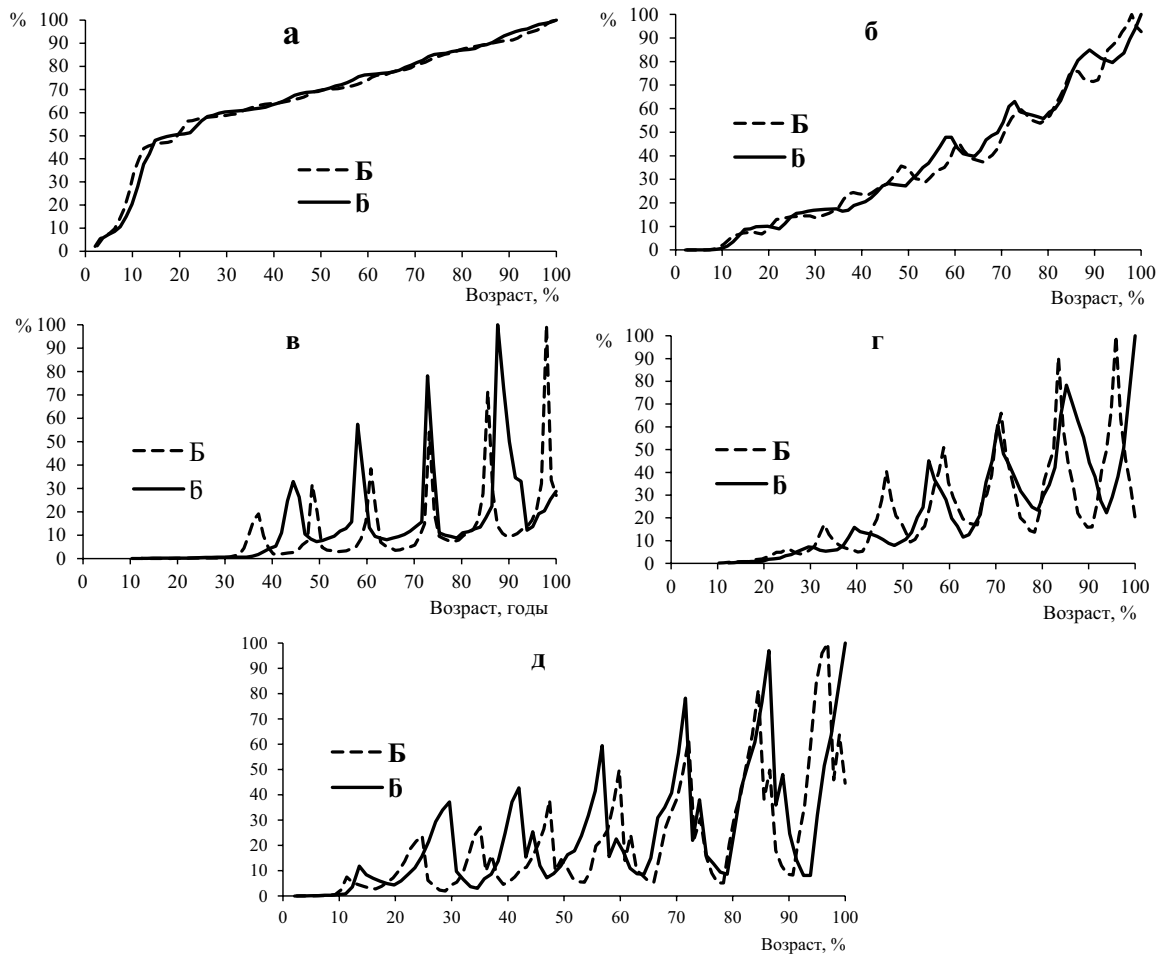
Если следовать известным аксиомам энергетического и вещественного баланса, то механизм этих тенденций весьма прост. Удельная скорость весового роста отражает скорость общего обмена, которая у половозрелых са-



мок ниже, чем у самцов (рис. 2б). При снижении скорости общего обмена увеличивается его эффективность, выраженная в повышении конвертируемости пищи и снижении общих затрат на обмен [Бретт, Гроувс, 1983; Шмидт-Ниельсен, 1987]. Вероятно, меньшая скорость обмена у самок способствует их большей продолжительности жизни (рис. 1). В экспериментах Л.И. Радзинской с соавторами [1987], проведённых на домашних сверчках *Achetadomestica*, показано: чем быстрее снижается интенсивность потребления кислорода (показатель стандартного обмена), тем выше продолжительность жизни и наоборот. Разумеется, продолжительность жизни разных полов определяется не только обменом веществ. В частности имеет значение и то, что процессы обновления организма у самок эф-

фективнее, чем у самцов [Вдовин, Четырбоцкий, 2018].

Таким образом, у половозрелых самцов терпуга ростовые, а, следовательно, и обменные процессы идут более интенсивно, чем у самок. Особенно наглядно проявляется это при рассмотрении динамики ростовых показателей в относительных шкалах, где за 100% берутся максимальные значения, как самих показателей, так и предельной продолжительности жизни для каждого пола (рис. 5). Наиболее значимое половое отличие относительного линейного роста проявляется в первые полтора года, когда самки растут быстрее самцов (рис. 5 а). В динамике остальных показателей (за исключением относительного веса пищевового комка) проявляются две основные черты: с третьего года жизни самцы превосходят са-



**Рис. 5.** Относительные показатели физиологических процессов по относительной шкале времени у южного однопёрого терпуга:

а — FL, б — W, в — Q, г — Fa, д — fo (обозначения см. в «материал и методика»)

мок по длительности циклов и размаху колебаний (рис. 5 б-г). Именно размах колебаний нагляднее, чем удельная скорость весового роста, демонстрирует более высокую интенсивность жизни самцов в половозрелом периоде.

Иерархия онтогенеза самцов и самок в общих чертах совпадает, за исключением старших возрастных групп [Вдовин, Четырбоцкий, 2018]. У самцов шести- и семигодовики образуют один кластер, а семи- и восьмигодовики самок относятся к отдельным кластерам. Отчасти это можно объяснить процессами старения, связанными с понижением репродуктивной функции и нарушением сбалансированной связи генеративный рост-жиронакопление. У самок данное явление проявляется в виде тенденции и резко прогрессирует к предельному возрасту. У самцов оно малозаметно. Собственно говоря, сенильный период (старения) четко выделяется только у самок.

Наиболее отчетливо особенности иерархии онтогенеза терпуга проявляются при рассмотрении половых относительных различий совместных изменений линейного и весового роста (рис. 6). Построение диаграммы совместных изменений длины и веса выполнялось по методу 2 (см. материал и методику).

Диаграмма совместных изменений различий длины и веса имеет несколько точек перегиба. Первая точка (1 год) соответствует окончанию ювенального периода, а вторая

(1,42 года) — первым кратковременным потерям веса тела и активизации генеративного роста. При этом наблюдаются его качественные изменения: в частности, у половины самок гонады переходят со стадии II на стадию II—III [Вдовин, Четырбоцкий, 2018].

Третий маркер соответствует петле с временными ориентирами 1,83–2,08 года. На этом возрастном отрезке происходят важные онтогенетические изменения. Эта хронологическая граница делит онтогенез на два этапа — ювенильный и половозрелости, которые являются самыми значимыми элементами онтогенеза. Также она является границей между элементами второго порядка онтогенеза: пубертатным периодом и периодом полового созревания [Вдовин, Четырбоцкий, 2018].

Четвертая точка (2,58 года) предшествует первому нересту. На хронологическом отрезке 1,83–2,58 года высокая степень половых различий (как по длине, так и по весу) обусловлена разными темпами генеративного роста у самцов и самок. Активизация генеративного роста и половое созревание у самцов идут опережающими темпами в течение нескольких лет: в среднем в первом нересте участвует 33% самцов и 10% самок [Вдовин, Четырбоцкий, 2018]. Рост гонад происходит и у тех особей, которые не будут участвовать в нересте [Вдовин и др., 1995]. Одновременно происходит перестройка биологического состояния с по-

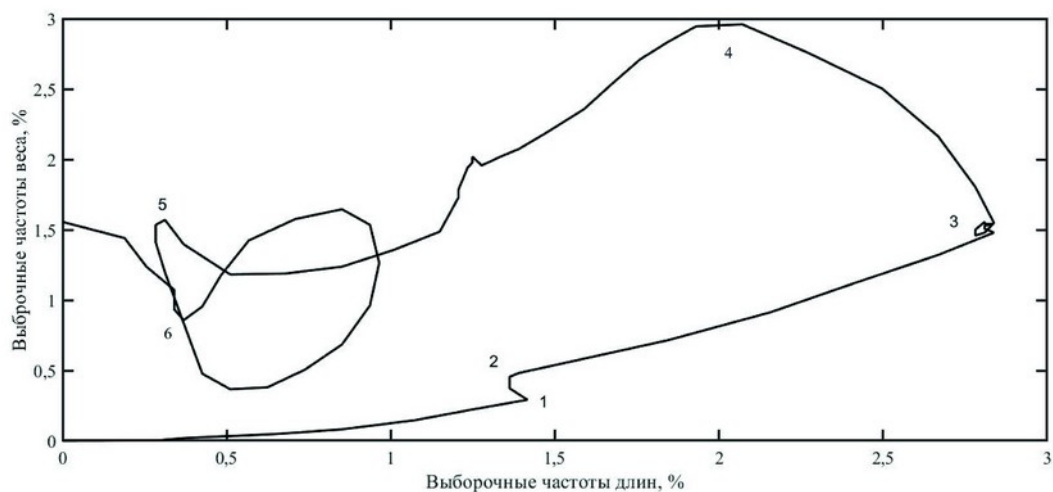


Рис. 6. Диаграмма совместных изменений длины и веса тела у южного одноперого терпуга. Частоты длины и веса рассчитывались по методу 2 (см. материал и методика)

ступательного хода накопления вещества на сезонную цикличность, со сменой фаз ассимиляции и диссимиляции вещества.

В течение последующих двух лет у самцов и самок терпуга происходит выравнивание различий, как по длине, так и по весу тела (точки 4–5, возраст 2,58–4,67 года). Вероятно, это обусловлено выравниванием соотношения доли зрелых особей у разных полов. Заметное преобладание зрелых самцов наблюдается только в первом нересте. В следующем нересте соотношение доли зрелых самцов и самок составляет 65 и 52%, а через год — 100 и 93% [Вдовин, Четырбоцкий, 2018]. Этот отрезок времени (2,58–4,67 года) приходится на стадию половозрелости, которая не определяется чёткими временными границами. В представленной ранее схеме начало стадии половозрелости совпадало с началом периода активного полового созревания [Вдовин, Четырбоцкий, 2018]. Думается, что правильнее считать началом этой стадии возраст не 2,58 года (май), а следующий возраст (2,67 года, июнь), когда чётко намечается разделение неполовозрелой молодежи и впервые созревающих рыб [Вдовин и др., 1995].

Форма последнего участка (от пятой точки до конца кривой, возраст 4,75–6,75 года) образует замкнутую в точке 6 петлю, соответствующую возрастам 5,17 и 6,17 года, которые приходились на декабрь начала периода относительного зимнего покоя [Вдовин, Швыдкий, 1993]. Этот «петлеобразный» участок на этапе половозрелости характеризуется случайной изменчивостью и низкой корреляцией ( $-0,182$ ) между различиями длины и веса, что говорит об отсутствии выраженных линейных тенденций с определённой направленностью. Данный возрастной промежуток соответствует стадии старения, которая не имеет чётких возрастных границ, как и стадия половозрелости [Вдовин, Четырбоцкий, 2018]. Длительность стадии старения должна быть продолжена, поскольку половые различия прослеживаются на протяжении жизни самцов. Подчёркнём, что стадия — это переходное состояние, которое может присутствовать в разных этапах и периодах. Тем не менее, диаграмма совместных изменений длины и веса позволяет конкретнее ориентироваться

на начало и конец стадии половозрелости и начало стадии старения.

На стадии старения происходит окончательное выравнивание темпов генеративного роста и уменьшение различий по длине и весу тела (рис. 3а, б). Динамика различий длины распадается на две согласованные между собой части в точке 4,75 года (рис. 3а). Левая часть кривой демонстрирует высокую динамику различий, пик которых (1,83–2,08 года) приходится на конец ювенильного этапа. Правая часть кривой демонстрирует значительно меньшие различия (в среднем в 4,1 раза). Именно выравнивание различий по величине тела между полами характеризуется стадия старения, поскольку каких-либо других их качественных отличий в ней не прослеживается. Даже период старения от периода половозрелости отличается только наличием меньшей части рыб с ухудшением репродуктивной функции и с нарушением сбалансированной связи генеративный рост-жиронакопление [Вдовин, Четырбоцкий, 2018]. Если старение не рассматривается как сугубо разрушительный процесс, то оно идёт параллельно росту и развитию [Зотин, Зотина, 1993; и мн. др.]. Такая точка зрения хорошо объясняется с позиций термодинамики: стремление системы (здесь поколения) к упорядоченному состоянию («стрела времени») [Пригожин, Стенгерс, 1986]. Происходит это за счёт «отсеивания» промежуточных неупорядоченных состояний. В определённых рамках, это обеспечивает устойчивость системы, но выход за эти рамки грозит её разрушением, т. е. смертью поколения. Следовательно стадию старения можно охарактеризовать выравниванием различий между самцами и самками.

Поскольку, как говорилось выше, наследственность пола у рыб жёстко не запрограммирована, можно предположить, что различия в процессах роста, половом созревании и продолжительности жизни во многом определяются фенотипической самонастройкой. Регулирующим механизмом, скорее всего, является скорость роста у неполовозрелых особей. «Рывок» в начале онтогенеза в дальнейшем является сдерживающим фактором. У самок, которые первые два года растут быстрее, в дальнейшем обмен веществ становится медленнее, чем

у самцов. Последнее определяет их более медленное половое созревание и большую продолжительность жизни.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Динамика рассмотренных половых различий роста показателей и жиронакопления укладывается приведённую ранее схему онтогенеза и дополняет её. Возрастная изменчивость половых различий выражается, прежде всего, скоростью физиологических процессов. В течение первых двух лет (ювенильный этап) удельная скорость линейного и весового роста самок опережает таковую у самцов, что позволяет оставаться самкам крупнее самцов, несмотря на то, что у созревающих и половозрелых самцов удельные скорости линейного и весового роста уже больше, чем у самок. Таким образом, стадийность онтогенеза определяется не только скоростью физиологических процессов, но и накопленными изменениями.

Результаты исследования показали, что резкая граница между хронологическими ритмами онтогенеза терпуга определяется только в возрасте 1 года, когда заканчивается ювенильный период. В это время меняется биологическое состояние и образ жизни этого вида: он переходит от пелагического образа жизни к придонно-пелагическому.

Возраст 1,83–2,08 года делит онтогенез на два этапа — ювенильный и половозрелости, которые являются самыми значимыми элементами онтогенеза. Также это граница между элементами второго порядка онтогенеза: пубертатным периодом и периодом полового созревания.

В возрасте 1,83–2,58 года высокая степень различий (как по длине, так и по весу тела) обусловлена разными темпами генеративного роста у самцов и самок. Одновременно происходит перестройка биологического состояния с поступательного роста на сезонную цикличность, со сменой фаз накопления и расхода вещества.

В течение последующих двух лет происходит выравнивание различий, как по длине, так и по весу тела (возраст 2,58–4,67 года), что обусловлено выравниваем соотношения зрелых особей у разных полов. В представленной ранее схеме начало стадии половозрелости при-

ходило на начало периода активного полового созревания. Правильнее считать началом этой стадии возраст не 2,58 года (май), а следующий возраст (2,67 года, июнь), когда чётко намечается дифференциация неполовозрелой молоди и впервые созревающих рыб.

С возраста 4,67 года у терпуга начинается стадия старения, которая характеризуется выравниваем различий между самцами и самками.

Анализ половых различий соматического и генеративного роста привёл к построению такой же схемы стадийности онтогенеза, которая была выявлена при анализе генеральной выборки без разделения на самцов и самок. Более того, анализ половых различий позволил чётче определить хронологическую размерность стадий половозрелости и старения, которые ранее были выделены эвристически.

У самок процессы обновления организма эффективнее, чем у самцов, а обмен веществ ниже, что способствует их большей продолжительности жизни.

### ЛИТЕРАТУРА

- Бретт Д.Р., Гроувс Д.Д. 1983. Физиологическая энергетика // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Лёгк. 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.
- Вдовин А.Н. 1991. Некоторые данные о пространственной дифференциации южного одноперого терпуга в водах Приморья // Деп. в ВНИЭРХ. № 1165-рх.— 17 с.
- Вдовин А.Н. 1998. Биология и динамика численности южного одноперого терпуга (*Pleurogrammus azoanus*) // Изв. ТИНРО. Т. 123. С. 16–45.
- Вдовин А.Н., Зуенко Ю.И. 1989. Сезонное распределение южного одноперого терпуга в водах Приморья // Рыбн. хозяйство. № 5. С. 49–51.
- Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В., Гомелюк В.Е. 1990. Особенности распределения южного одноперого терпуга в летне-осенний период в заливе Петра Великого // Рыбн. хозяйство. № 11. С. 25–27.
- Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В. 1993. Физиологические аспекты роста одноперого терпуга *Pleurogrammus azoanus* в водах Приморья // Вопросы ихтиологии. Т. 33, вып. 1. С. 156–160.

- Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В. 1994. Батиметрические миграции терпуга *Pleurogrammus azonus* осенью в заливе Петра Великого // Биол. моря. Т. 20. № 5. С. 351–358.
- Вдовин А.Н., Корниченко Е.С., Дроздов А.Л. 1995. Особенности гаметогенеза впервые размножающихся особей южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus*// Биология моря. Т. 21. № 5. С. 329–332.
- Вдовин А.Н., Четырбоцкий А.Н., Четырбоцкий В.А. 2015а. Компьютерное моделирование динамики роста рыб (на примере южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus*). Ч. I // Информационные технологии. Т. 21. № 2. С. 116–120.
- Вдовин А.Н., Четырбоцкий А.Н., Четырбоцкий В.А. 2015б. Компьютерное моделирование динамики роста рыб (на примере южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus*). Часть II // Информационные технологии. Т. 21. № 3. С. 187–192.
- Вдовин А.Н., Четырбоцкий А.Н. 2018. Рост и стадийность онтогенеза южного одноперого терпуга в водах Приморья (Японское море) // Труды ВНИРО. Т. 170. С. 26–46.
- Гомелюк В.Е. 1987. Нерестовое поведение южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в зал. Петра Великого // Вопросы ихтиологии. Т. 27. № 6. С. 991–999.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука. 276 с.
- Дьяконов В., Круглов В. 2002. MATLAB. Анализ, идентификация и моделирование систем. Специальный справочник. СПб.: Питер. 448 с.
- Жирмунский А.В., Кузьмин В.И. 1990. Критические уровни в развитии природных систем. Л.: Наука. 223 с.
- Зотин А.И., Зотина Р.С. 1993. Феноменологическая теория развития, роста и старения организмов. М.: Наука. 364 с.
- Молчанов А.М. 1993. Возможная роль колебательных процессов в эволюции // Русская мысль. № 1/2. С. 118–126.
- Пригожин И., Стенгерс И. 1986. Порядок из хаоса: новый диалог человека с природой. М.: Прогресс. 432 с.
- Радзинская Л.И., Никольская И.С., Чудакова И.В. 1987. Влияние аллатектомии на дыхание, вес и продолжительность жизни домового сверчка *Achetadomestica* L. // Онтогенез. Т. 18. № 3. С. 281–287.
- Шмидт-Ниельсен К. 1982 а. Физиология животных. Приспособление и среда. Кн. 1. М.: Мир. 416 с.
- Шмидт-Ниельсен К. 1982 б. Физиология животных. Приспособление и среда. Кн. 2. М.: Мир. 384 с.
- Шмидт-Ниельсен К. 1987. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир. 259 с.
- Шульман Г.И., Урденко С.Ю. 1989. Элементы физиологии и биохимии общего и активного обмена у рыб. Киев: Наукова думка. 188 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 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)
- Vdovin A., Antonenko D. 2014. Correlation between fat content and features of generative growth of arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* // J. of Coastal Life Medicine. V.2, No. 9. PP. 679–683.

Поступила в редакцию 03.10.2018 г.  
Принята после рецензии 17.10.2018 г.

Commercial species and their biology

**Manifestations of sexual dimorphism in the somatic and generative growth of the Arabesque greenling**

A.N. Vdovin<sup>1</sup>, A.N. Chetyrbotsky<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Pacific branch of FSBSI «VNIRO» («TINRO»), Vladivostok

<sup>2</sup> Far East Geological Institute (FSBSI «FEGI FEB RAS»), Vladivostok

Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* is an important commercial species in the waters of Russia and Japan. In the sexual dimorphism of the Arabesque greenling, specific features and age differences are revealed in terms of somatic and generative growth, fat accumulation and nutrition. During the first two years (juvenile stage), the specific speed of linear and weighty growth of females is ahead of that in males. The “inertia” of the accumulated changes allows females to remain larger than males, despite the fact that maturing and mature males have rates of somatic growth already higher than females. Thus, the milestones of ontogenesis is determined not only by the speed of the processes, but also by the accumulated changes. Analysis of sex differences in somatic and generative growth leads to the construction of the same scheme of stages of ontogenesis, which was revealed in the analysis of the general sample without division into males and females. The durability of the stages of the stages of maturity and aging is specified, which was previously determined heuristically. The stage of aging is characterized by equalization of differences between males and females. The shorter life expectancy and earlier maturation of males is determined by their higher metabolism at the maturity stage.

**Keywords:** Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus*, somatic and generative growth, fat accumulation, nutrition, sex differences, hierarchy of ontogenesis.

REFERENCES

- Brett D.R., Grouvs D.D. 1983. Fiziologicheskaya ehnergetika [Physiology energy] // Bioehnergetikairostryb. 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 gorbuscha*) 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.
- Vdovin A.N. 1991. Nekotorye dannye o prostranstvennoj differenciacii yuzhnogo odnoperogo terpuga v vodah Primor'ya [Some data on the spatial differentiation] // Dep. v VNIERH. N1165-rh. 17 s.
- Vdovin A.N. 1998. Biologiya i dinamika chislennosti yuzhnogo odnoperogo terpuga (*Pleurogrammus azonus*) [Life cycle and stock Dynamics of Atka mackerel (*Pleurogrammus azonus*)] // Izvestiya TINRO. T. 123. S. 16–45.
- Vdovin A.N., Zuenko Yu. I. 1989. Sezonnoe raspredelenie yuzhnogo odnoperogo terpuga v vodah Primor'ya [Seasonal distribution of southern of Arabesque greenling in the waters of Primorye] // Rybnoe Hozyajstvo. № 5. S. 49–51.
- Vdovin A.N., Shvydkij G.V., Gomelyuk V.E. 1990. Osobennosti raspredeleniy uzhnogo odnoperogo terpuga v letne-osennij period v zalive Petra Velikogo [Peculiarities of the distribution of Arabesque greenling in the summer-autumn period in Peter the Great Bay] // Rybnoe Hozyajstvo. № 11. S. 25–27.
- 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., Chetyrbotskij A.N., Chetyrbotskij V.A. 2015. Komp'yuternoe modelirovanie dinamiki rosta ryb (naprimere yuzhnogo odnoperogo terpuga *Pleurogrammus azonus*). Chast' I [Mathematical of the Dynamics Fish Growth (forexample, southern Atka mackerel *Pleurogrammus azonus*)] // *Informatsionnye tekhnologii*. T. 21. No2. S. 187–192.
- 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. No 3. S. 187–192.
- Vdovin A.N., Chetyrbotskij A.N. 2018. Rost i stadijnost' ontogeneza yuzhnogo odnopyorogo terpuga v vodah Primor'ya (Yaponskoe more) [The growth of ontogenesis of Arabesque greenling in the waters of Primorie (Japan Sea)] // *Trudy VNIRO*. T. 170. S. 26–46.
- Gomeljuk V.E. 1987. Nerestovoe povedenie juzhnogo odnoperogo terpuga *Pleurogrammu azonus* v zal. Petra Velikogo [The spawning behavior of Arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* in the Peter the Great bay] // *Voprosy ihtologii*. T. 27. Vyp. 6. S. 991–999.
- Dgebuadze Yu. Yu. 2001. Ehkologicheskie zakonomernosti izmenchivosti rosta ryb. [Ecological aspects of fish growth variability]. M.: Nauka. 276 s.
- 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.
- Zhurmunsky A.V., Kuzmin V.I. 1990. Kriticheskie urovni v razvitii prirodnyh sistem. [Critical levels in the development of natural systems]. L.: Nauka. 223 s.
- Zotin A.I., Zotina R.S. 1993. Fenomenologicheskaya teoriya razvitiya, rosta i stareniya organizmov [Phenomenological theory of development, growth and aging]. M.: Nauka. 364 c.
- Molchanov A.M. 1993. Vozmozhnaya rol' kolebatel'nyh processov v evolyucii [Possible role of oscillatory processes in evolution] // *Russkaya mysl'*. № 1/2. S. 118–126.
- Prigoine I., Stengers I. 1984. Order out of Chaos: Man's new dialogue with nature. Bantam Books. Heinemann. L. 349 p.
- Radzinskaya L.I., Nikol'skaya I. S., Chudakova I.V. 1987. Vliyanie allatektomii na dyhanie, ves i prodolzhitel'nost' zhizni domovogo sverchka *Achetadomestica* L. [The effect of allatectomy on respiration, weight and life expectancy of the house cricket *Achetadomestica* L.] // *Ontogenez*. T. 18. № 3. S. 281–287.
- Shmidt-Nielsen K. 1982 a. Fiziologiya zhivotnyh. Prispoblenie i sreda [Shmidt-Nielsen K. 1975. Animal physiology. Adaptation and Environment. Cambridge University Press]. Kn. 1. M.: Mir. 416 s.
- Shmidt-Nielsen K. 1982 b. Fiziologiya zhivotnyh. Prispoblenie i sreda [Shmidt-Nielsen K. 1979. Animal physiology. Adaptation and Environment. Cambridge University Press]. Kn. 2. M.: Mir. 384 s.
- Shmidt-Nielsen K. 1987. Razmery zhivotnykh: pochemu oni tak vazhny? [Shmidt-Nielsen K. 1984. Scaling: why is animal size to important? University Press of Cambridge]. M.: Mir. 259 s.
- Shul'man G. I., Urdenko S. Yu. 1989. Elementy fiziologii i biohimii obshchego i aktivnogoobmena u ryb. [Elements of physiology and biochemistry of general and active metabolism in fish]. Kiev: Naukovadumka. 188 s.
- Yarzhombek A.A., Gomel'skij B. I. 1992. Solyubizatsiya metiltestosterona 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 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)
- Vdovin A., Antonenko D. 2014. Correlation between fat content and features of generative growth of arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* // *J. of Coastal Life Medicine*. V.2, No. 9. PP. 679–683.

TABLE CAPTIONS

**Table 1.** Matrix of correlations between the indices of physiological processes for males and females of the Arabesque greenling.  $FL$ — length, cm;  $W$ — body weight, g;  $W_s$ — the somatic mass of the body, g;  $Q$ — the weight of gonads, g;  $Fa$ — the weight of total deposit fat, g;  $fo$ — the weight of the food lump, g

**Table 2.** Statistical characteristics of the difference in the relative values (%) between males and females for of the Arabesque greenling.  $Av$  — medium,  $\sigma$  — sigma, min — minimum, max — maximum; In — interval; cv —coefficient of variation; n —the number of age samples

FIGURE CAPTIONS

**Fig. 1.** Age dynamics of length (a), body weight (б), weight of gonads (в), weight of deposit fat (г), and weight of food lump (д) in males and females of the Arabesque greenling relative to maximum values of females

**Fig. 2.** Dependence of the specific rate of linear (a) and weight (б) growth on age in males and females of the Arabesque greenling

**Fig. 3.** Relative sex differences in the parameters of physiological processes of the Arabesque greenling by method 1, smoothened over 7 points (see materials and methods)

**Fig. 4.** Dynamics of relative indicators (relative to the monthly diet) for five-year-olds fishes of the Arabesque greenling. October is the month of mass hatching. Designations see in “Material and Methods”

**Fig. 5.** Relative indicators of physiological processes according to the relative time scale of the Arabesque greenling. a —  $FL$ , б —  $W$ , в —  $Q$ , г —  $Fa$ , д —  $fo$  (designations see in “Material and Methods”)

**Fig. 6.** Diagram of joint changes in length and body weight of the Arabesque greenling. Frequencies of length and weight were calculated by method 2 (see material and method)