

Научная статья

УДК 597.556.35

DOI: 10.26428/1606-9919-2026-206-30-63

EDN: QAHSGL



РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА, ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ И СОЗРЕВАНИЕ КАМБАЛ КАРАГИНСКОГО И ОЛЮТОРСКОГО ЗАЛИВОВ

А.О. Золотов*

Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. На основе данных по размерному составу уловов, биологическому состоянию, а также результатов определения возраста по отолитам исследованы особенности размерно-возрастной структуры уловов, линейного роста и полового созревания восьми массовых видов камбал Карагинского и Олюторского заливов. Выполнен сравнительный анализ половых и межвидовых различий по скорости линейного роста и созревания, а также между несколькими группировками камбал, обитающих на разных участках шельфа п-ова Камчатка и в западной части Берингова моря. Приведены результаты расчетов параметров уравнения роста Берталанфи и оценки длины и возраста 50 %-ного полового созревания самцов и самок для каждого из видов, подтверждена информация о половом диморфизме по темпу линейного роста. Полученные результаты могут быть использованы для оценки запасов дальневосточных камбал и при проведении популяционных исследований.

Ключевые слова: дальневосточные камбалы, Берингово море, размерно-возрастная структура, рост, половое созревание

Для цитирования: Золотов А.О. Размерно-возрастная структура, линейный рост и созревание камбал Карагинского и Олюторского заливов // Изв. ТИНРО. — 2026. — Т. 206, вып. 1. — С. 30–63. DOI: 10.26428/1606-9919-2026-206-30-63. EDN: QAHSGL.

Original article

Size-age structure, linear growth and maturation of flounders in the Karaginsky and Olyutorsky Bays

Alexander O. Zolotov

Pacific branch of VNIRO (TINRO), Shevchenko Alley, 4, Vladivostok, 690091, Russia
Ph.D., leading researcher, Alk-90@yandex.ru, ORCID 0000-0002-7438-2991

Abstract. Size and age structure, linear growth and maturation are considered for eight mass flatfish species in the Karaginsky and Olyutorsky Bays (southwestern Bering Sea) on the data of size measurements and biological analyses in catches and the results of age determination by otoliths. Asymptotic patterns are determined for their growth, with the maximum gains of 4–6 cm per year in the first 3–4 years of life. Sexual dimorphism in linear growth rate with

* Золотов Александр Олегович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Alk-90@yandex.ru, ORCID 0000-0002-7438-2991.

females larger than males is observed for all investigated species. The earliest size difference is noted for Alaska plaice — by the end of the first year of life, and the latest for longhead dab — by the age of 6 years. Longhead dab and Sakhalin sole reach the body length close to the highest limit earlier than other species; length of their males and females exceeds 90 % of the maximum values in 7 and 10 years for the former species and 8 and 11 years for the latter one, respectively. The longest life expectancy is detected for starry flounder (38 years) and rock sole (31 years), the shortest — for longhead dab (age of the oldest fish did not exceed 15 years). Yellowfin sole, rock sole, and juvenile starry flounder grow faster in the Karaginsky and Olyutorsky Bays than the same species in adjacent areas of the Bering Sea and shelf of Kamchatka. On the contrary, Sakhalin sole and longhead dab grow slower in these bays than on the western and eastern Kamchatka shelves. Starry flounder form two ecological groupings in the Karaginsky Bay with different growth rate. After 4–5 years of common life in the coastal zone, one group of this species migrates to greater depth on the shelf where they grow faster than fish in another group that remains at the coast. Longhead dab become mature earlier than other species; 50 % of their females reach sexual maturation at the 4th year of life with the length of 23.0 cm. Alaska plaice and flathead sole are distinguished by the slowest maturing and reach the same level of puberty on average in the age of 9.0 and 9.3 years with the length of 35.0 and 35.3 cm, respectively. The results obtained are useful for the stocks assessment and in population studies of these species.

Keywords: flatfish, Bering Sea, size structure, age structure, linear growth, maturation

For citation: Zolotov A.O. Size-age structure, linear growth and maturation of flounders in the Karaginsky and Olyutorsky Bays, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2026, vol. 206, no. 1, pp. 30–63. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2026-206-30-63. EDN: QAHSGL

Введение

По биомассе и численности камбалы занимают одно из ведущих мест в донной ихтиофауне дальневосточных морей России [Борец, 1997], в том числе и в прикамчатских водах. Некоторые их виды образуют крупные скопления, в связи с чем на протяжении всего периода развития дальневосточной рыбной промышленности камбалы были одним из наиболее значимых объектов промысла. В 1960–1970-х гг. только на западнокамчатском шельфе объединенным флотом СССР, Японии и КНДР ежегодно добывали от 60 до 90 тыс. т [Золотов и др., 2013], а максимальный вылов камбал по Охотскому морю в целом достигал 139 тыс. т [Шунтов, 1985]. Сходным образом на тихоокеанском шельфе Камчатки наибольшие уловы были отмечены в 1955–1960 гг., когда среднегодовой вылов составлял 18,5 тыс. т, а максимальный в 1955 г. достигал 24,0 тыс. т [Золотов, Захаров, 2008].

Несмотря на существенные структурные изменения, произошедшие в рыбной отрасли России в последние десятилетия, и ее ориентацию на преимущественный вылов высокопродуктивных видов, в настоящее время камбалы остаются одним из основных промысловых объектов. В 2000–2020-х гг. их среднегодовой вылов в российских дальневосточных морях варьировал в пределах 70–75 тыс. т, что составляло около 3,2–3,6 % от уловов всех морских рыб без учета анадромных рыб [Золотов, Буслов, 2005; Золотов, Дубинина, 2017; Золотов и др., 2023].

Освоение запасов камбал в заливах северо-восточной Камчатки было начато в 1930-х гг., когда их в основном добывали в качестве прилова при промысле ставными неводами [Орехов, Полутков, 1931]. Исторический максимум совпал с началом масштабного послевоенного освоения рыбных ресурсов Дальнего Востока траловым флотом, годовой вылов в 1958–1959 гг. составил соответственно 32 и 20 тыс. т [Науменко и др., 2003; Золотов, Буслов, 2005]. После этого на фоне снижения ресурсов наступила продолжительная стагнация промысла.

В последние десятилетия в условиях постепенной стабилизации уровня запасов камбал средняя величина их годовых уловов в Карагинском и Олиторском заливах составляла около 4–5 тыс. т [Золотов, Дубинина, 2017; Золотов и др., 2023], или около 5–7 % от суммарного вылова этой группы видов в Дальневосточном бассейне. Таким

образом, камбалы данного района по-прежнему остаются значимым ресурсом прибрежного промысла.

Сравнительному анализу размерно-возрастной структуры, особенностей роста и созревания камбал дальневосточных морей традиционно уделялось повышенное внимание отечественных исследователей [Моисеев, 1953; Фадеев, 1968, 1971, 1987, 2005; Минева, 1971; Тарасюк, 1997; Дьяков, 2002а, б, 2009, 2025]. Однако к недостаткам перечисленных работ можно отнести отсутствие единого методического подхода к оценке возраста у разных видов камбал, выражающееся в использовании различных регистрирующих структур для его определения, либо чешуи, либо отолитов.

Последнее существенным образом затрудняло сравнительный анализ и приводило к расхождениям в оценке таких важных параметров, как предельная продолжительность жизни, скорость линейного роста или возраст первого и массового полового созревания, не говоря уже об определении возрастного состава уловов, являющегося базовой информацией при расчетах численности и биомассы промысловых объектов и прогнозировании состояния их запасов. Исключение составляют несколько работ, опубликованных сравнительно недавно, касающихся биологии камбал тихоокеанского побережья Камчатки [Овчеренко, 2024] и северной части Охотского моря [Юсупов, Семенов, 2023а, б; Юсупов, 2025], в которых в качестве базовой структуры для оценки возраста у всех видов использовались отолиты.

Что касается изучения биологии массовых промысловых видов камбал, обитающих в заливах северо-востока Камчатки, то краткая сводка по результатам исследований была приведена ранее [Золотов, 2010], однако в полной мере вопросы об особенностях формирования размерно-возрастной структуры, скорости линейного роста и созревания в ней не были отражены. Кроме того, некоторые аспекты экологии палтусовидных, северной двухлинейной и желтоперой камбал Карагинского и Олюторского заливов обсуждались в более общих публикациях [Золотов, 2007а; Золотов, Дубинина, 2012а; Дубинина, Золотов, 2013]. Таким образом, цель настоящей работы представить подробную сводку по обозначенной проблематике для заинтересованных специалистов в области ихтиологии и оценки запасов промысловых рыб.

Материалы и методы

По современным представлениям семейство камбаловых в Карагинском и Олюторском заливах представлено 14 видами. Это 10 видов камбал: узкозубая *Hippoglossoides elassodon* Jordan et Gilbert (1880) и северная палтусовидная — *H. robustus* Gill et Townsend (1897), северная двухлинейная *Lepidopsetta polyxystra* Orr et Matareze (2000), желтоперая *Limanda aspera* Pallas (1814), сахалинская *L. sakhalinensis* Hubbs (1915), хоботная *Myzopsetta proboscidea* Gilbert (1896), звездчатая *Platichthys stellatus* Pallas (1788), полярная *Pleuronectes glacialis* Pallas (1776), четырехбугорчатая *P. quadrituberculatus* Pallas (1814) и длинноперый малорот *Glyptocephalus zachirus* Lockington (1879), — а также четыре вида палтусов.

Анализ особенностей биологии палтусов и единично представленных в уловах полярной камбалы и длинноперого малорота остается за рамками данной работы, поэтому объектом исследований являлись оставшиеся 8 видов камбал, обитающих в пределах Карагинского и Олюторского заливов.

В работе использованы данные массовых промеров (МП) и биологических анализов (ПБА) камбал из уловов снюрреводами, донными тралами, ставными и закидными неводами, собранные сотрудниками отраслевых научно-исследовательских институтов в период научных и промысловых рейсов в 1952–2008 гг. в Карагинском и Олюторском заливах. Кроме того, биостатистические материалы отбирались и на береговых перерабатывающих предприятиях из уловов, сданных на обработку.

Возрастные пробы, использованные для оценки предельного возраста камбал и расчисления темпов их линейного роста, из других районов прикамчатских вод были

собраны специалистами КамчатНИРО в период с 1968 по 2012 г. Отбор материалов производили в соответствии со стандартными методиками [Правдин, 1966]. Общее количество использованных в работе данных МП и ПБА по всем видам камбал Каргагинского и Олюторского заливов представлено в табл. 1.

Таблица 1
Объем использованного в работе материала
Table 1
Data volume

Вид	МП	ПБА	Определение возраста	Расчисление темпов роста
<i>L. aspera</i>	183 640	18 889	2 936	1 392
<i>P. stellatus</i>	7 894	1 159	899	544
<i>P. quadrituberculatus</i>	12 972	756	735	390
<i>L. polyxystra</i>	12 203	5 637	4 573	2 923
<i>L. sakhalinensis</i>	5 782	287	247	147
<i>M. proboscidea</i>	1 344	359	319	287
<i>Hippoglossoides</i> sp.	3 614	1 521	1 030	696

Возраст рыб определяли по отолитам. Причины, по которым использование отолигов для оценки возраста дальневосточных камбал является более предпочтительным, уже обсуждались ранее [Золотов, 2006а, б, 2008а, б, 2010; Золотов, Дубинина, 2012б] и в настоящей работе отдельно не рассматриваются. Оценка возраста и определение ширины годовых приростов производили по обожженному поперечному срезу отолига в отраженном свете [Chilton, Beamish, 1982]. Формирование отолигов происходит благодаря периодическим отложениям кератиноподобного протеина (матрикса) и кальция, в результате чего образуются различимые под биноклем концентрические гиалиновые и опаковые зоны. В отраженном свете первые выглядят темными, вторые — светлыми. Совокупность опаковой и гиалиновой зон принимали за годовое кольцо.

При проведении исследований, связанных с расчислением роста, необходимо иметь представление о времени закладки годовых колец на регистрирующих структурах, поскольку от этого зависит временная привязка оценок длины рыб в ходе жизненного цикла [Золотов, 2024]. При этом известно, что у значительного количества видов рыб умеренных широт в Северном полушарии закладка нового годового кольца приходится на весенний период [Beckman, Wilson, 1995]. Для отдельных видов камбал, обитающих в Северной Пацифике, в том числе для желтоперой и двухлинейной, этот вопрос обсуждался ранее [Kitano, 1969; Золотов, 2006а, б; Золотов, Дубинина, 2012б]. В связи с этим на основании результатов данных исследований принято допущение, что формирование гиалиновой зоны на отолигах камбал в основном происходит в конце гидрологической зимы в апреле и расчисленные приросты описывают изменения длины особей камбалы по состоянию на 1 мая каждого года.

Возрастной состав уловов пересчитан с помощью размерно-возрастных ключей, сформированных на основе сборов материалов в 2000–2008 гг. Темпы линейного роста камбал рассчитывали с использованием линейного соотношения Э. Леа (1910) [цит. по: Чугунова, 1959].

Сравнение особенностей роста камбал производили на основе оценок возраста и расчислений скорости роста по отолигам. Общий объем возрастных материалов, использованных при подготовке работы, представлен в табл. 1.

При изучении особенностей роста, наряду с абсолютными и относительными приростами, использовали такие показатели, как «константа роста» и «удельная скорость роста», вычисляемые по формуле И.И. Шмальгаузена и С. Броди (1927) [цит. по: Чугунова, 1959]:

$$C(l, t) = \frac{\lg l_n - \lg l_{n-1}}{0,4343 \cdot (t_n - t_{n-1})};$$

И.И. Шмальгаузен (1935) [цит. по: Чугунова, 1959]:

$$H(l,t) = \frac{\lg l_n - \lg l_{n-1}}{0,4343 \cdot (t_n - t_{n-1})} \cdot \frac{(t_n + t_{n-1})}{2},$$

где t_n — возраст особи, l_n — длина рыбы.

Для визуальной оценки стадии зрелости гонад рыб использовали универсальную общепринятую шкалу, включающую 6 стадий зрелости для самцов и самок [Сақун, Буцкая, 1963; Алексеев, Алексеева, 1996], адаптированную для дальневосточных камбал [Дубинина, Золотов, 2017а, б]. Долю половозрелых рыб оценивали по соответствию наблюдаемых значений длины тела и возраста логистической модели:

$$Y = \frac{100}{1 + 10^{-(\alpha + \beta \cdot x)}},$$

где Y — доля половозрелых рыб по размерным или возрастным группам, %; x — длина либо возраст; α, β — параметры модели, оцениваемые методом наименьших квадратов (МНК). Исходя из приведенного соотношения длина и возраст 50 %-ного созревания могут быть определены как α/β .

Статистическую обработку проводили по общепринятым в биологических исследованиях методикам [Лакин, 1990].

Результаты и их обсуждение

Размерно-возрастной состав. Размерно-возрастной состав, скорость линейного роста и полового созревания являются важнейшими характеристиками, отражающими не только видоспецифические особенности, сформировавшиеся в ходе эволюции, но и степень воздействия на популяцию антропогенных факторов, главным из которых является промысел.

Однако, несмотря на то что анализу размерно-возрастной структуры популяций камбал, обитающих в дальневосточных морях России, посвящено значительное количество работ, информации по району, охватывающему заливы северо-восточной Камчатки, опубликовано немного. При этом наибольшее внимание уделялось исследованиям самого массового промыслового объекта — желтоперой камбалы. В одной из ранних работ по биологии камбал Карагинского и Олюторского заливов М.А. Петрова-Тычкова [1954] приводит характеристики ее группировки, незатронутой промыслом, кроме того, имеется относительно недавняя публикация, в которой достаточно подробно рассмотрены вопросы многолетней динамики размерно-возрастных показателей и роста желтоперой камбалы данного района [Золотов, 2008а]. Аналогичная информация по остальным видам камбал заливов северо-восточной Камчатки достаточно ограничена [Золотов, 2007а, б; Золотов, Дубинина, 2012а].

Желтоперая камбала. Анализу размерного состава желтоперой лиманды в разных районах Северной Пацифики посвящено большое количество публикаций. После первых работ П.А. Моисеева [1953] в 1930–1950-х гг. определенное внимание этому аспекту при изучении западнокамчатских камбал уделяли И.А. Полутов [1958], В.И. Тихонов [1970, 1975, 1976], Ю.П. Дьяков [2002 а, б]; в зал. Петра Великого — Т.А. Минева [1971], З.Г. Иванкова [2000]; на шельфе восточной Камчатки — И.А. Полутов [1967]. Кроме того, имеется информация о размерной структуре этого вида в северной части Охотского моря [Петрова-Тычкова, 1952; Юсупов, Каика, 2009; Юсупов, 2025]. Большое влияние на формирование представлений о размерном составе желтоперой камбалы в пределах ареала оказали работы Н.С. Фадеева [1962, 1963, 1968, 1971, 1987], при этом наиболее подробно его исследованиями были охвачены воды о. Сахалин и юго-восточная часть Берингова моря. Публикации иностранных авторов в основном описывают группировки, обитающие на шельфе зал. Аляска и в водах Британской Колумбии [Weber, Shippen, 1975; Nichol, 1997, 1998].

Известно, что этот самый массовый промысловый вид Северной Пацифики является одновременно и одним из самых мелких. Несмотря на то что предельная

длина и масса желтоперой камбалы могут достигать 49 см и 1,7 кг, в траловых уловах преобладают особи длиной 20–35 см, а средняя длина (по АС) редко превышает 30 см [Фадеев, 1987, 2005; Золотов, Буслов, 2025].

Желтоперая лиманда является самым массовым и распространенным представителем семейства камбаловых в заливах северо-восточной Камчатки. В многолетнем аспекте ее доля в снюрреводных и траловых уловах варьировала от 45 до 85 % [Золотов, 2008а]. В данном районе она встречается практически повсеместно, однако наибольшие концентрации приурочены к северной и центральной частям Карагинского и восточной части Олюторского заливов. Основные скопления формируются в период размножения в мае-июне на мелководных участках шельфа [Золотов, 2011].

Ранее было показано, что статистически значимые различия между размерным составом желтоперой лиманды из промысловых траловых и снюрреводных уловов в данном районе отсутствуют [Золотов, 2008а], что дает возможность использовать для анализа обобщенные материалы. В целом желтоперая камбала в уловах в Карагинском и Олюторском заливах была представлена рыбами длиной от 12,0 до 48,5 см и массой от 0,025 до 1,650 кг, что сопоставимо с предельными показателями для данного вида из других районов [Фадеев, 1987, 2005; Борец, 1997; Юсупов, 2025]. Основу уловов составляли особи размером от 24 до 30 см и возрастом 6–9 лет, на долю которых приходилось более 70 % общей численности (рис. 1, А–3, А).

Среди мелкоразмерных рыб длиной 22–28 см и массой 100–200 г доминировали самцы, тогда как среди особей длиной свыше 36 см и массой более 400 г преобладали самки. Средние за весь период значения длины и массы тела у самок оказались выше, чем у самцов: соответственно 28,1 см и 299 г и 26,0 см и 212 г. Указанные различия являлись проявлением полового диморфизма по скорости линейного роста.

Возрастной состав самцов и самок желтоперой камбалы, напротив, был сходным. Основной вклад в уловы обеспечивали 6–9-летние особи, на долю которых приходилось соответственно 71,4 и 70,0 %. Средний возраст рыб в уловах независимо от пола составил 7,1 года.

Предельный возраст самцов и самок составил 17+ и 22+ года, что вполне сопоставимо с аналогичными показателями для особей, обитающих на шельфе смежных районов и у западной Камчатки (табл. 2). Данные о более значительной (до 34 лет — у берегов Северной Америки [Munk, 2001]) продолжительности жизни желтоперой камбалы нашими исследованиями пока не подтверждаются, что, возможно, обусловлено высокой интенсивностью промысла.

Ранее было показано, что проявлением чрезмерной промысловой нагрузки на группировку желтоперой камбалы Карагинского и Олюторского заливов является омоложение ее возрастного состава, проявляющееся в уменьшении доли старшевозрастных и увеличении мелкоразмерных особей в уловах [Золотов, 2008а]. Это подтверждает выводы ряда исследователей [Минева, 1971; Иванкова, 1975; Юсупов, Каика, 2009] об уязвимости этого вида для промысла.

Северная двухлинейная камбала (далее по тексту — двухлинейная) является вторым по промысловой значимости видом в дальневосточных морях России [Золотов, Захаров, 2008; Золотов, Дубинина, 2013]. В Карагинском и Олюторском заливах этот вид встречается повсеместно, однако наибольшие концентрации наблюдаются в районе, прилегающем к мысу Олюторскому, где в нерестовый период, с февраля по март, осуществляется его целевая добыча [Золотов и др., 2023]. На остальных участках шельфа в заливах двухлинейную камбалу в основном добывают в качестве прилова.

Несмотря на то что отдельные особи двухлинейной камбалы достигают довольно крупных размеров — до 60 см (по АС) и более 3,0 кг по массе [Фадеев, 2005], в целом этот вид несколько крупнее желтоперой лиманды и, напротив, мельче звездчатой и четырехбугорчатой. По данным предыдущих исследований, в траловых уловах у северных Курильских островов встречались рыбы длиной от 11 до 52 см, массой от 90 до 1700 г и возрастом от 5 до 17 лет (по отолитам), а доминировали особи размером

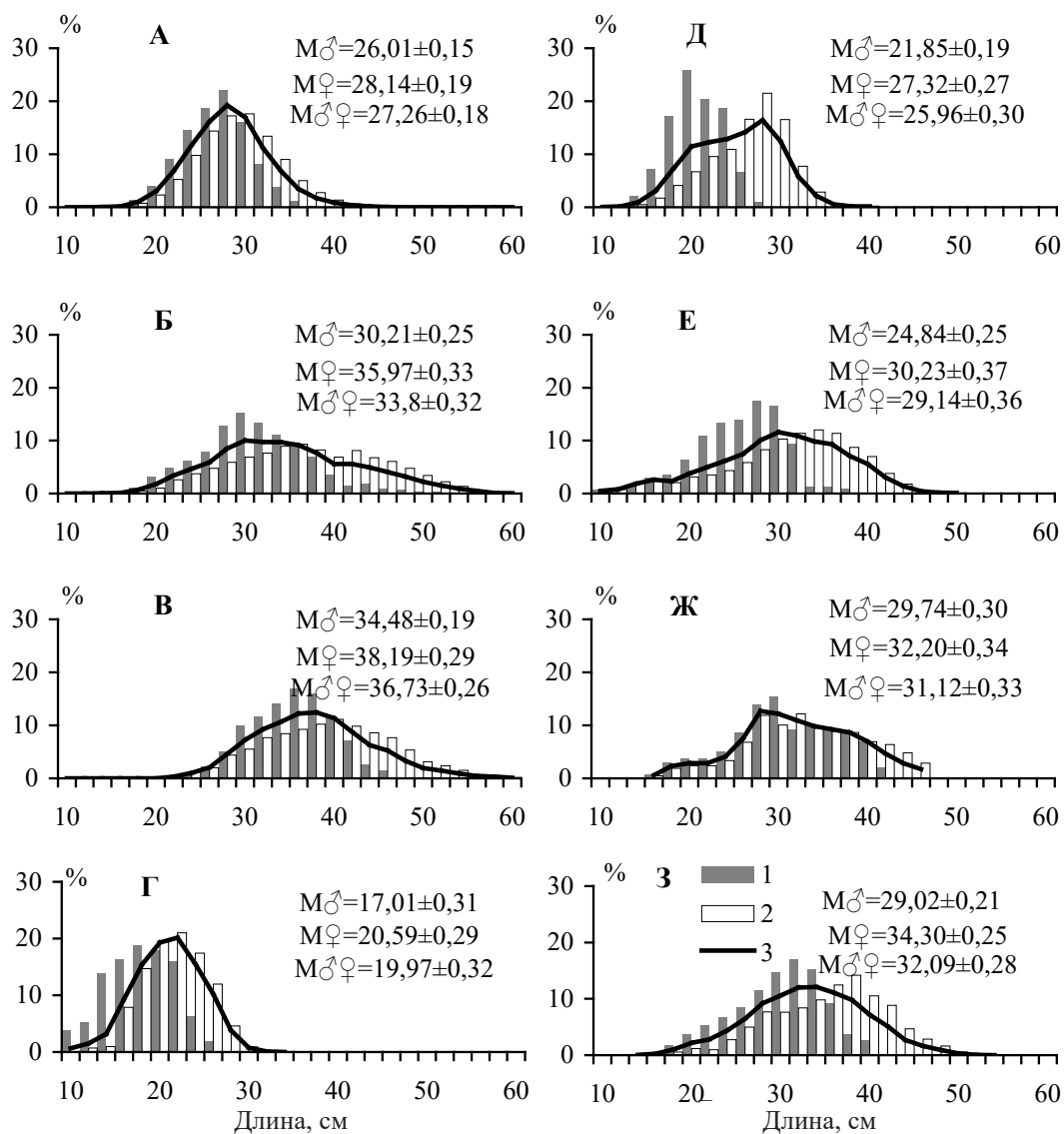


Рис. 1. Размерный состав тралово-снюрреводных уловов камбал Карагинского и Олюторского заливов (длина по АС): 1 — самцы, 2 — самки, 3 — обобщенный состав; А — желтоперая, Б — двухлинейная, В — четырехбугорчатая, Г — сахалинская, Д — хоботная, Е — северная палтусовидная, Ж — узкозубая палтусовидная, З — звездчатая. Указана средняя длина рыб в уловах

Fig. 1. Size composition of flatfish species in catches of bottom trawl and Danish seine in the Karaginsky and Olyutorsky Bays (average AC length): 1 — male, 2 — female, 3 — both sexes; А — yellowfin sole, Б — rock sole, В — alaska plaice, Г — sakhalin sole, Д — longhead dab, Е — bering flounder, Ж — flathead sole, З — starry flounder

26–36 см [Кузнецова, Кунин, 2002]; в заливах восточной Камчатки в 1968–1973 гг. в уловах отмечались особи длиной от 16 до 45 см, а преобладали рыбы размером 24–32 см [Полутов, 1975]; на шельфе наваринского района при проведении исследовательских работ в 1996–2002 гг. в тралово-снюрреводных уловах были отмечены рыбы длиной от 11 до 57 см, массой от 20 до 1250 г и возрастом от 4 до 20 лет, доминировали особи с длиной тела 29–40 см в возрасте 10–14 лет [Датский, Андронов, 2007].

Согласно данным наших исследований на северо-восточном шельфе Камчатки в снюрреводных и траловых уловах были отмечены особи длиной от 14 до 60 см и

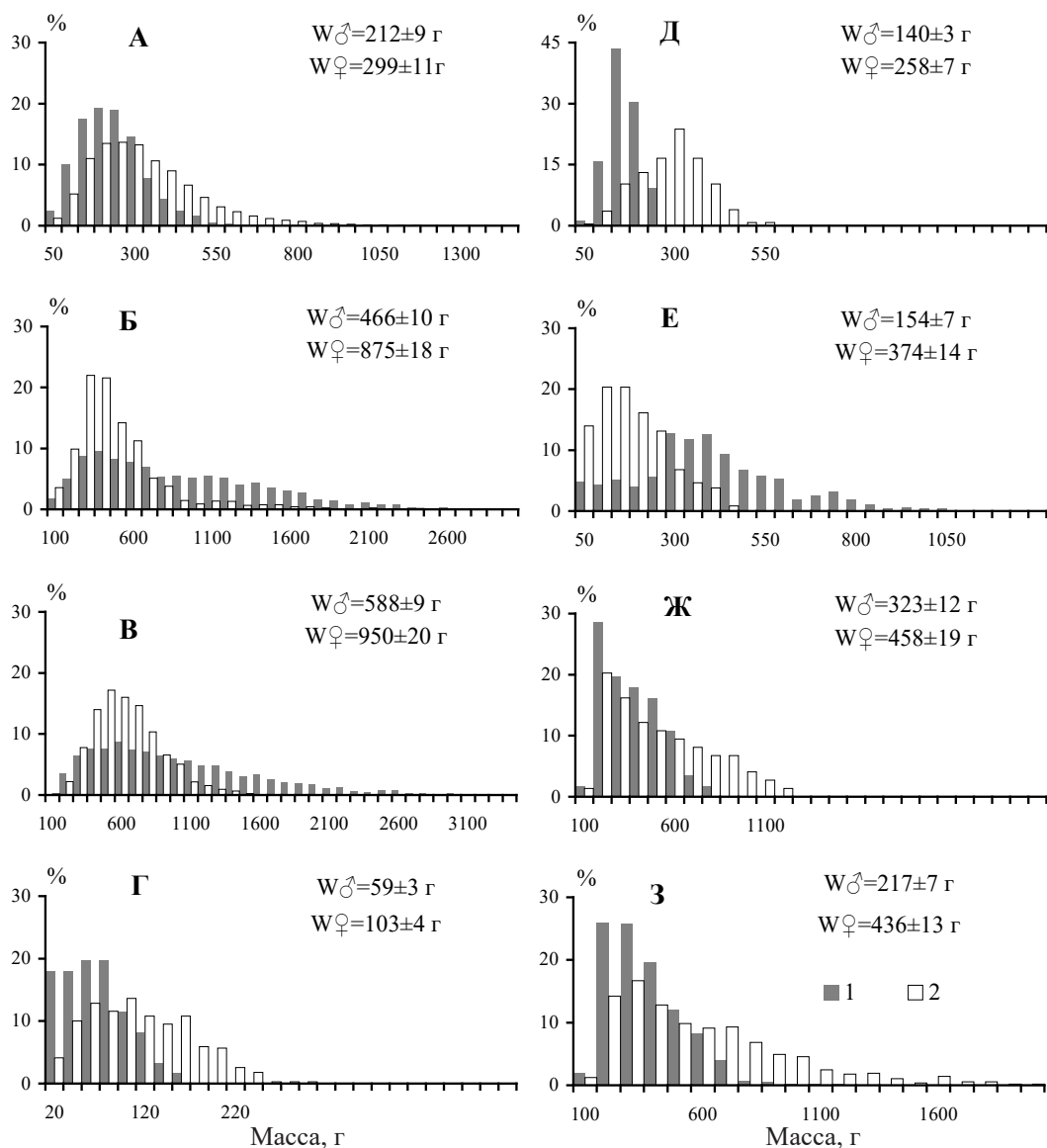


Рис. 2. Весовой состав тралово-снюрреводных уловов камбал Карагинского и Олюторского заливов; 1 — самцы, 2 — самки; А — желтоперая, Б — двухлинейная, В — четырехбугорчатая, Г — сахалинская, Д — хоботная, Е — северная палтусовидная, Ж — узкозубая палтусовидная, З — звездчатая. Указана средняя масса самцов и самок

Fig. 2. Weight composition of flatfish species in catches of bottom trawl and Danish seine in the Karaginsky and Olyutorsky Bays (average weight): 1 — male, 2 — female, 3 — both sexes; А — yellowfin sole, Б — rock sole, В — alaska plaice, Г — sakhalin sole, Д — longhead dab, Е — bering flounder, Ж — flathead sole, З — starry flounder

массой от 0,03 до 3,0 кг. Среди самцов основной вклад в уловы обеспечивали рыбы длиной 28–34 см (52,3 %), массой 300–600 г (69,0 %) и возрастом 5–8 лет (61,3 %). У самок преобладали особи размером 30–40 см (47,8 %), массой 300–700 г (41,3 %) и возрастом 5–10 лет (66,1 %) (рис. 1, Б–3, Б).

Предельный наблюдаемый возраст рыб в уловах составил 31+ и 29+ лет соответственно для самцов и самок (табл. 2). Эти показатели в настоящее время являются максимальными в пределах ареала и, возможно, свидетельствуют о том, что в 2000–2010-х гг. группировка двухлинейной камбалы, обитающая в заливах северо-восточной

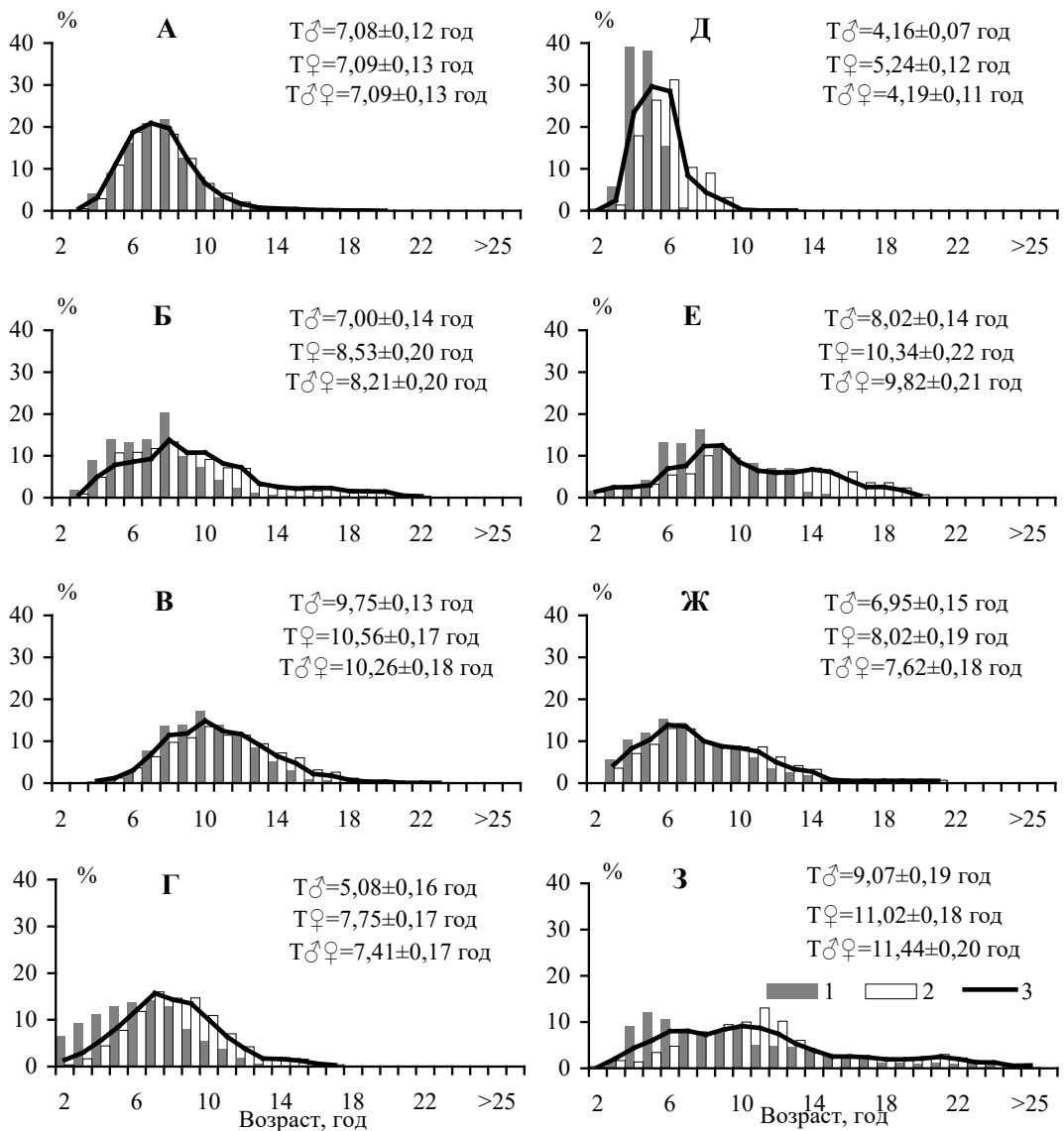


Рис. 3. Возрастной состав тралово-снюрреводных уловов камбал Карагинского и Олюторского заливов: 1 — самцы, 2 — самки, 3 — обобщенный состав; А — желтоперая, Б — двухлинейная, В — четырехбугорчатая, Г — сахалинская, Д — хоботная, Е — северная палтусовидная, Ж — узкозубая палтусовидная, З — звездчатая. Указан средний возраст рыб в уловах

Fig. 3. Age composition of flatfish species in catches of bottom trawl and Danish seine in the Karaginsky and Olyutorsky Bays (average age): 1 — male, 2 — female, 3 — both sexes; А — yellowfin sole, Б — rock sole, В — alaska plaice, Г — sakhalin sole, Д — longhead dab, Е — bering flounder, Ж — flathead sole, З — starry flounder

Камчатки, значительной промысловой нагрузки не испытывала. Поскольку ранее, на примере восточнокамчатской популяции данного вида было показано, что чрезмерное промысловое изъятие, так же как и у желтоперой камбалы, отражается в омоложении рыб в уловах и снижении их размеров [Золотов, Дубинина, 2012а].

Четырехбугорчатая камбала. В дальневосточных морях России четырехбугорчатая камбала обитает практически повсеместно, однако наиболее многочисленна и имеет промысловое значение лишь на западном и восточном побережьях Камчатки, в том числе в Карагинском и Олюторском заливах, где ее в основном добывают в качестве

прилова. В нагульный период основная масса взрослых рыб распространяется на шельфе на глубинах от 100 м и мельче, придерживаясь тех районов, где хорошо развит зимний остаточный придонный слой с низкими положительными или слабоотрицательными температурами [Золотов, 2011].

В отличие от рассмотренных выше видов, информации о размерно-возрастной структуре и линейном росте четырехбугорчатой камбалы опубликовано немного, в основном предыдущие исследователи ограничивались указанием предельных и преобладающих в уловах размеров особей из различных районов обитания [Моисеев, 1953; Фадеев, 1971, 1984, 1987, 2005; Weber, Shippen, 1975]. Исключение составляет работа А.М. Токранова и С.В. Завариной [1992], в которой достаточно подробно рассмотрены размерно-возрастная структура четырехбугорчатой камбалы западно-камчатского шельфа и ее динамика за период с 1961 по 1988 г.

Существуют также ссылки на исследования 1996–2002 гг., проведенные на корякском шельфе, в наваринском районе и в Анадырском заливе, одним из результатов которых являлся анализ размерно-возрастного состава снюрреводных и траловых уловов четырехбугорчатой камбалы этих районов [Датский, Андронов, 2007]. Результаты анализа размерно-возрастной структуры уловов четырехбугорчатой камбалы североохотоморского шельфа и тихоокеанского побережья Камчатки приводятся в двух недавно опубликованных сводках Р.Р. Юсупова [2025] и Р.Т. Овчеренко [2024].

Как следует из перечисленных работ, четырехбугорчатая камбала является одним из наиболее крупных видов камбал в Северной Пацифике. Отдельные экземпляры в восточной части Берингова моря достигают длины 62 см и массы 3,5 кг [Фадеев, 1987], в Охотском море — 60 см и 3,2 кг [Токранов, Заварина, 1992], у юго-восточного побережья Камчатки — 58 см и 3,0 кг [Золотов, 2010].

Таблица 2
Table 2

Предельный возраст камбал в прикамчатских водах и Беринговом море [по: Золотов, 2007б, с дополнениями], годы
Maximum empirical age of flatfish species in the Bering Sea and waters at Kamchatka [from [Zolotov, 2007b], with additions]

Вид	Районы											
	1		2		3		4		5		6	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
<i>H. elassodon</i>	14	18	21	17	23	21	12	—	9	24	—	32
<i>H. robustus</i>	15	18	13	20	—	—	—	—	—	—	—	29
<i>L. aspera</i>	18	18	17	22	17	14	—	—	23	23	—	39
<i>L. sakhalinensis</i>	—	—	14	17	12	17	—	—	18	23	—	—
<i>L. polyxystra</i>	20	23	31	29	26	31	19	22	24	20	—	27
<i>M. proboscidea</i>	—	—	15	15	9	10	—	—	20	20	—	—
<i>P. stellatus</i>	34	28	38	36	33	29	—	—	32	36	—	—
<i>P. quadrifuberculatus</i>	32	31	25	30	30	30	—	—	30	30	—	37

Примечание. 1 — наваринский район и корякский шельф; 2 — Карагинский и Олоторский заливы; 3 — тихоокеанские воды Камчатки и северных Курильских островов; 4 — Командорские острова; 5 — западнокамчатский шельф; 6 — восточная часть Берингова моря.

В Карагинском и Олюторском заливах предельные показатели четырехбугорчатой камбалы достигали 63,5 см и 3,5 кг. При этом основу уловов составляли рыбы длиной 34–40 см и массой 400–800 г, на долю которых приходилось более половины уловов по численности. Среди самцов в уловах преобладали особи длиной 32–40 см (более 70,0 %), массой 400–800 г (72,0 %) и возрастом 8–11 лет (58,2 %) (рис. 1, В–3, В). У самок эти показатели составляли 34–44 см (57 %); 600–1000 г (38 %) и 9–12 лет (47 %). Средние длина и масса самцов — 34,5 см и 588 г, самок — 38,2 см и 950 г.

Предельный эмпирический возраст четырехбугорчатой камбалы в уловах в Карагинском и Олюторском заливах составил 25+ и 22+ года соответственно для самцов и самок, что значительно меньше, чем в восточной части Берингова моря и в наваринском районе, где максимальная продолжительность жизни вида оценивается в 32 года (табл. 2). Возможно, отсутствие в уловах более старших рыб, так же как и в случае с желтоперой лимандой, связано с повышенным уровнем промысловой смертности при добыче камбал в Карагинском и Олюторском заливах: этот вид является одним из основных в прилове, и его среднемноголетний вклад в промысловых уловах составляет около 15 % [Золотов, 2010].

Звездчатая камбала. По биомассе и численности на шельфе северо-восточной Камчатки звездчатая камбала занимает второе место, уступая лишь желтоперой лиманде [Золотов, 2010]. Однако в структуре промысла камбал этот вид имеет подчиненное положение и добывается только в качестве прилова: ее основные концентрации в летне-осенний сезон приурочены к мелководным участкам, малодоступным для облова тралами и снюрреводами [Золотов, 2011].

Относительно размерно-возрастной структуры звездчатой камбалы в литературе имеются данные из уловов донными тралами [Моисеев, 1953], ставными сетями и закидными неводами [Токранов, 1993] на шельфе западной Камчатки; ставными сетями и неводами в прибрежной зоне северного Приморья [Колпаков, 2005]; донными тралами в период учетных работ у северо-восточного побережья о. Сахалин [Пометеев, 2002, 2004] и в зал. Терпения [Фадеев, 1971]. По результатам этих работ выяснено, что в траловых уловах преобладают особи длиной (по АС) 36–42 см и массой 500–800 г, а средний размер зачастую превышает 40 см.

Наряду с четырехбугорчатой, звездчатая камбала является одним из наиболее крупных видов. В Охотском море предельная длина и масса звездчатой камбалы по одним данным составляет до 57 см и до 2,9 кг [Фадеев, 1987], по другим — до 63 см, а у побережья Сахалина — до 50 см и 2 кг [Фадеев, 1971]. В тихоокеанских водах Камчатки максимальная зарегистрированная длина в уловах 55 см [Овченко, 2024].

Согласно результатам наших исследований в траловых и снюрреводных уловах были отмечены особи звездчатой камбалы длиной от 12 до 46 см, массой от 20 до 1970 г и возрастом от 2 до 31 года. Основу уловов составляли рыбы длиной 28–38 см, на долю которых приходилось около 65 % общей численности (рис. 1, 3–3, 3).

В целом самцы *P. stellatus* мельче самок, их средняя длина и масса составили 29,6 см и 217 г, тогда как у самок — 34,3 см и 436 г. Среди первых преобладали рыбы размером 28–34 см, чей вклад достигал 58 %. У самок доминировали особи длиной 34–42 см, и их доля — 56 %. В отличие от желтоперой лиманды, у которой возрастной состав самцов и самок оказался сходным, среди самцов звездчатой камбалы преобладали 4–7-годовики (40,2 %), тогда как у самок наибольшим был вклад 10–13-летних рыб (43,0 %).

При сравнительном анализе структуры уловов *P. stellatus* ставными неводами и снюрреводами в смежных районах Карагинского залива в 2005 г. (участки 1 и 2, рис. 4) было выяснено, что ее размерно-возрастной состав в мористой части и в прибрежье значительно различается [Золотов, 2008б].

В первом случае основу уловов составляли рыбы длиной 24–30 см (64 %) возрастом 5–7 лет, во втором — 32–38 см (54 %) возрастом 8–12 лет (рис. 5). Как можно

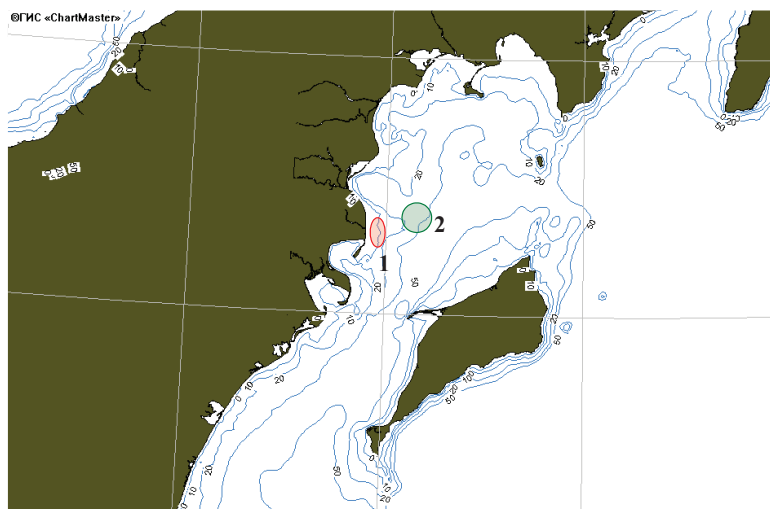


Рис. 4. Районы сбора материалов по размерно-возрастной структуре звездчатой камбалы в 2005 г.: 1 — ставными неводами в устье р. Гэтыгырваям, глубина до 10 м; 2 — снюрреводами на глубинах 25–50 м

Fig. 4. Areas of the starry flounder samples collection for investigation of size-age structure in 2005: 1 — fixed nets at the mouth of Gatygyrvayam River, depth up to 10 m; 2 — Danish seines at depths of 25–50 m

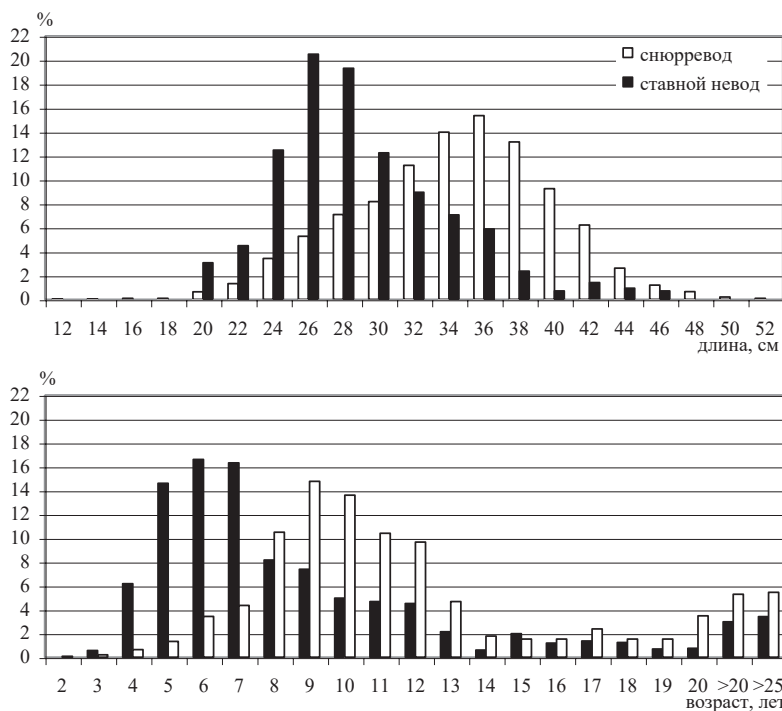


Рис. 5. Размерно-возрастной состав звездчатой камбалы Карагинского залива из уловов снюрреводами и ставными неводами

Fig. 5. Size-age composition of starry flounder in catches of Danish seine and fixed nets in the Karaginsky Bay

видеть, в данном случае картина была сходной с таковой на западнокамчатском шельфе [Токранов, 1993] и в прибрежных районах северного Приморья [Колпаков, 2005], где четко проявлялась зависимость увеличения длины и возраста рыб по мере удаления от берега.

Кроме того, в уловах ставными неводами достаточно большим оказалось количество старших рыб, чей возраст превышал 30 лет (около 2 % общей численности). Максимальный эмпирический возраст, оцененный по отолитам, составил 38 лет и был отмечен у самца звездчатой камбалы длиной 33,5 см. Это наибольшая продолжительность жизни для этого вида, зафиксированная в настоящее время (табл. 2).

Хоботная камбала самая малочисленная из промысловых камбал прикамчатских вод. Из-за невысокой промысловой привлекательности исследованиям хоботной камбалы не уделялось повышенного внимания. В основном в печати приводятся отрывочные сведения относительно отдельных аспектов ее биологии в ряде обобщающих сводок [Фадеев, 2005]. Подобно звездчатой камбале, в летнее время ее особи преимущественно обитают в распресненных зонах в приустьевых участках рек на глубинах 10–50 м, хотя встречаются и на шельфе до глубины 100–200 м [Золотов, 2011]. Нагул на северо-восточном шельфе Камчатки происходит на мелководье заливов Корфа и Олюторский и в южной части прол. Литке. Наибольшая плотность скоплений приурочена к диапазону глубин 25–50 м, где хоботную камбалу добывают снюрреводами в качестве прилова.

Наряду с сахалинской хоботная камбала является одной из самых мелких. По литературным данным основу ее уловов на западнокамчатском шельфе составляют особи длиной 28–34 см, а средняя длина по АС, даже в группировках, не затронутых промыслом, редко превышает 30 см [Моисеев, 1953; Фадеев, 1987].

По результатам исследований в Карагинском и Олюторском заливах выяснено, что предельная длина хоботной камбалы в тралово-снюрреводных уловах может достигать 42 см. Среди самцов в уловах доминировали особи длиной 20–26 см (82,2 %), массой 100–200 г (89,3 %) в возрасте 4–5 лет (77,2 %); у самок — рыбы размером 26–32 см (65,5 %), массой 250–350 г (56,9 %) в возрасте 4–6 лет (75,4 %) (см. рис. 1, Д–3, Д).

Предельная продолжительность жизни у этого вида наименьшая из рассматриваемых и составляет всего 13+ лет для самок и 10+ лет для самцов, хотя, возможно, это объясняется незначительным объемом выборки, поскольку на западнокамчатском шельфе данная величина оценивалась на уровне 20+ лет (табл. 2).

Сахалинская камбала. Это самый мелкий вид из рассматриваемых камбал. Нерест у сахалинской камбалы летний, после которого ее нагульные скопления широко распределяются по шельфу и отмечаются в пределах заливов Олюторский и Корфа на глубинах от 75 до 100 м практически повсеместно [Золотов, 2011].

Сахалинскую лиманду традиционно относят к потенциально промысловым видам лишь в силу ее многочисленности. В настоящее время в литературе имеются сведения о ее размерно-возрастном составе в траловых уловах на западнокамчатском шельфе, причем возраст в этом случае был определен по отолитам [Кузнецов, Кузнецова, 2002]. Как следует из этой работы, в уловах были встречены особи длиной от 16 до 32 см, возрастом от 4 до 12 лет, а их основу в 1999 г. составляли рыбы размером 26–28 см в возрасте 8–9 лет. Средняя длина самцов в уловах — 25,0 см, средний возраст — 6,2 года; самок — 26,9 см и 8,0 лет.

В северной части Охотского моря самцы сахалинской камбалы достигают длины 28 см и массы 206 г в возрасте 18 лет, самки — 35 см и 408 г в возрасте 21 года [Юсупов и др., 2020].

За период исследований на северо-восточном шельфе Камчатки в снюрреводных и траловых уловах отмечались ее особи длиной до 34 см и массой до 0,5 кг; их основу, как правило, составляли особи длиной 18–24 см (около 70 % по численности) и возрастом 6–9 лет (рис. 1, Г–3, Г).

Самцы были несколько мельче самок, хотя это и не столь явно выражено, как у других видов. Среди первых в уловах преобладали особи длиной 16–22 см (69,0 %), массой 20–80 г (75,4 %) в возрасте 4–7 лет (51,7 %). Среди самок доминировали особи размером 20–24 см (58,1 %), массой 60–140 г (69,2 %) в возрасте 6–9 лет (57,0 %). Средние длина и масса самцов — 17,0 см и 59 г и самок — 20,6 см и 103 г.

Вопреки распространенным представлениям о сахалинской камбале как о короткоцикловом виде [Борец, 1997; Дьяков, 2002], по нашим данным ее предельный возраст в снюрреводных уловах в Карагинском и Олюторском заливах составил 14+ лет у самцов, и 17+ лет — у самок (на западнокамчатском шельфе — до 22). Полученные результаты позволяют относить сахалинскую камбалу к рыбам со средней продолжительностью жизни.

Палтусовидные камбалы. Ситуация с исследованиями особенностей биологии палтусовидных камбал в российских дальневосточных водах выглядит наиболее запутанной, во многом это объясняется их значительным визуальным сходством, в связи с чем корректная идентификация этих камбал в полевых условиях затруднена. В ходе наших исследований для разделения северной и узкозубой палтусовидных камбал в уловах применяли методику, основанную на морфологических различиях этих видов, предложенную и опробованную ранее [Золотов, 2004].

В целом в период с июля по декабрь основная масса палтусовидных камбал на северо-восточном шельфе Камчатки сосредоточена в заливах Корфа и Олюторском, где они встречаются практически повсеместно. Наибольшие плотности скоплений в июле-сентябре отмечались на глубинах 75–100 м, а в октябре-декабре — в интервале от 100 до 125 м [Золотов, 2007а, 2011].

В снюрреводных уловах палтусовидные камбалы практически не встречаются, даже в прилове. В траловых уловах северная палтусовидная камбала была представлена особями длиной от 10 до 50 см, а основной вклад обеспечивали рыбы длиной 28–36 см, на долю которых приходилось 51,8 % по численности. Средняя длина особей за весь период наблюдения составила 28,1 см.

В уловах узкозубой палтусовидной камбалы отмечены особи длиной от 16 до 46 см. Основу уловов также формировали особи размером 28–36 см, чей вклад составлял около 54,9 %. Средняя длина *H. elassodon* была несколько больше и составила 31,1 см.

Среди самцов северной палтусовидной камбалы преобладали особи длиной 24–32 см (61,2 %), массой 100–250 г (70,0 %) в возрасте 6–9 лет (54,8 %) (рис. 1, Е, Ж–3, Е, Ж). Для самцов узкозубой палтусовидной камбалы соответствующие показатели составили: 28–36 см (57,7 %), 200–400 г (66,0 %) и 5–8 лет (51,9 %).

Среди самок *H. robustus* доминировали особи размером 30–38 см (53,8 %), массой 300–450 г (46,3 %) и возрастом 8–12 лет (42,9 %); у *H. elassodon* — длиной 28–36 см (53,1 %), массой 200–500 г (59,5 %) и возрастом 6–10 лет. Таким образом, в среднем самки и самцы узкозубой палтусовидной камбалы были заметно крупнее, чем северной. Предельный возраст в уловах у этих двух видов оказался сопоставим и составил 20 и 21 год (табл. 2), что сопоставимо со смежными районами прикамчатского шельфа и заметно меньше, чем в восточной части Берингова моря.

Линейный рост

Желтоперая камбала. Изучением роста желтоперой камбалы занимались многие исследователи. Рост желтоперой камбалы сахалинских вод рассмотрен в ряде работ Н.С. Фадеева [1963, 1971, 1987] и С.Н. Тарасюка [1997]. Было отмечено, что большую часть года рост замедлен, а период его ускорения совпадает с периодом питания. При этом особое значение имеет влияние среды, определяющее длительность периода нагула. Для желтоперой камбалы западнокамчатского шельфа была обнаружена обратная связь скорости роста с численностью [Тихонов, 1976]. Имеется ряд публикаций по этому вопросу для камбал, обитающих в зал. Петра Великого [Моисеев, 1953; Иванкова, 2000]. Из перечисленных выше работ следует, что в последнем районе желтоперая лиманда обладает наибольшей скоростью роста.

К сожалению, в большинстве этих работ, за исключением публикации С.Н. Тарасюка [1997], для определения возраста желтоперой камбалы использовалась чешуя, тогда как в наших исследованиях мы применяли метод обратных расчислений по отолитам. Поэтому полученные нами результаты не могут быть напрямую сопоставлены с данными предыдущих исследований.

Особенности роста желтоперой камбалы Карагинского и Олюторского заливов были достаточно подробно рассмотрены ранее [Золотов, 2008а]. В частности, было выяснено, что желтоперая лиманда относится к рыбам, которые относительно медленно достигают размеров, близких к предельным, и кривая роста которых малоизогнута (рис. 6, А). Рост имеет выраженный асимптотический характер. Независимо от пола максимальные приросты наблюдаются в течение первых трех лет жизни и составляют 4–5 см. Из-за летнего нереста абсолютные приросты на втором году жизни больше, чем на первом [Золотов, 2006а].

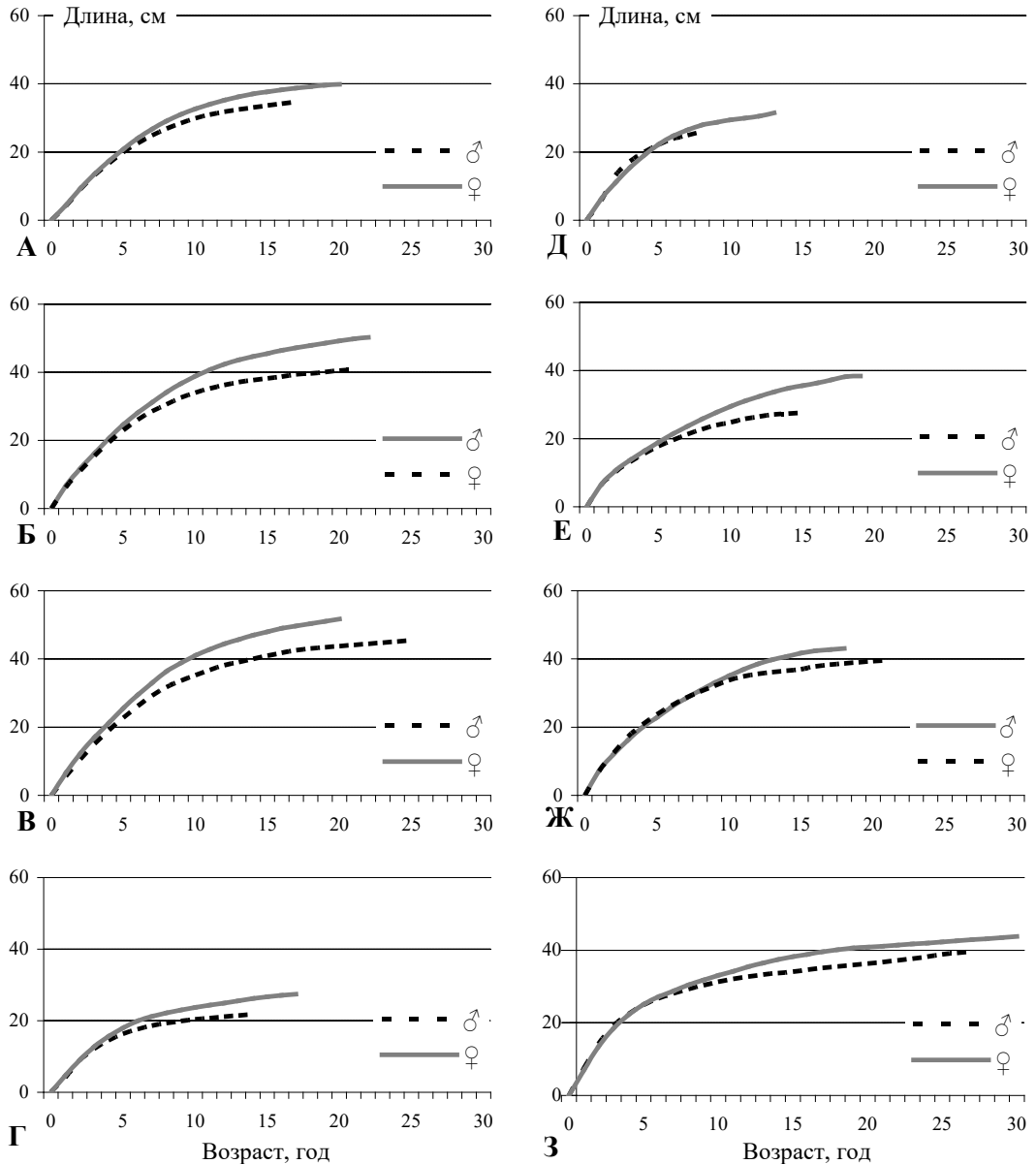


Рис. 6. Линейный рост камбал Карагинского и Олюторского заливов по данным метода обратных расчислений: А — желтоперая, Б — двухлинейная, В — четырехбугорчатая, Г — сахалинская, Д — хоботная, Е — северная палтусовидная, Ж — узкозубая палтусовидная, З — звездчатая («морская» группировка)

Fig. 6. Linear growth of flatfish species in the Karagin and Olyutorsky Bays: А — yellowfin sole, Б — rock sole, В — alaska plaice, Г — sachalin sole, Д — longhead dab, Е — bering flounder, Ж — flathead sole, З — starry flounder («marine» group)

Самцы растут достоверно медленнее самок, что связано с половым диморфизмом по скорости линейного роста, присущим многим видам камбаловых [Дьяков, 2011]. Уже в годовалом возрасте длина самок желтоперой камбалы составляет 4,38 см против 4,15 см у самцов. К четвертому году жизни, когда длина особей составляет 17,47 и 16,76 см, различия становятся достоверными и далее только увеличиваются. К пятнадцати годам самки в среднем на 4,0 см длиннее одновозрастных самцов.

В ихтиологической практике для описания асимптотического роста рыб часто используется уравнение Бергаланфи:

$$L_t = L_\infty \cdot (1 - e^{-k \cdot (t - t_0)}),$$

где L_t — длина рыбы в возрасте t ; L_∞ — физиологически возможная длина особи; k — коэффициент замедления роста; t_0 — возраст, при котором длина организма была бы равна нулю [Мина, Клевезаль, 1976].

Параметры уравнения Бергаланфи для всех промысловых видов камбал, рассматриваемых в настоящей работе, рассчитаны на основе данных обратных расчислений роста (табл. 3). Полагаем, эти данные могут оказаться полезными при проведении межвидовых или популяционных сравнений темпов роста камбаловых.

Таблица 3

Параметры уравнения линейного роста Бергаланфи для промысловых видов камбал Карагинского и Олюторского заливов

Table 3

Parameters of the von Bertalanffy linear growth function for flatfish species in the Karaginsky and Olyutorsky Bays

Вид	Самцы			Самки		
	L	k	t_0	L	k	t_0
<i>H. elassodon</i>	40,4	0,17	-0,13	49,3	0,12	-0,31
<i>H. robustus</i>	30,3	0,16	-0,50	45,4	0,10	-0,62
<i>L. aspera</i>	43,1	0,12	0,05	48,6	0,12	0,15
<i>L. sakhalinensis</i>	21,9	0,29	0,24	27,8	0,20	0,05
<i>L. polyxistra</i>	42,1	0,16	0,10	53,6	0,12	0,06
<i>M. proboscidea</i>	27,1	0,37	0,32	33,0	0,22	0,14
<i>P. stellatus</i> (1)*	35,0	0,16	-0,67	44,5	0,11	-0,95
<i>P. stellatus</i> (2)	38,0	0,17	-0,78	43,6	0,14	-0,69
<i>P. quadrituberculatus</i>	46,7	0,14	0,18	56,2	0,13	0,13

* 1 — «прибрежная» группировка; 2 — «морская» группировка.

Кроме того, на основании анализа изменений константы роста в жизненном цикле желтоперой камбалы ранее были выделены три основных периода со сходными для самцов и самок изменениями [Золотов, 2008а]. Первый временной интервал начинается от рождения особи и продолжается у самцов до шестого года жизни включительно, а у самок — до восьмого. Этот срок сопоставим с возрастом массового полового созревания, после которого происходят существенные изменения в процессах обмена, и основные энергетические затраты организма связаны уже не с соматическим ростом, а с генеративным. Второй временной интервал продолжается у самцов вплоть до 12, а у самок — до 14 лет и соответствует наиболее продуктивному возрасту. Этот период сменяется этапом старения, который продолжается до окончания жизни.

Анализ многолетней динамики удельной скорости роста для желтоперой лиманды северо-восточного шельфа Камчатки позволил выявить периоды появления быстро- и медленно растущих генераций и связать их с интервалами снижения или роста численности популяции [Золотов, 2008а]. Кроме того, было показано, что у данного вида проявляются ограниченные способности к компенсационному росту. У самцов и самок тех поколений, которые отличались повышенным темпом, после достижения возраста массового полового созревания скорость роста снижалась. И напротив, особи медлен-

норастущих поколений после достижения половой зрелости несколько компенсировали отставание за счет ускоренного роста в последующие годы.

Имеющиеся в настоящий момент данные позволяют сравнить особенности роста трех группировок желтоперой камбалы, обитающих на западно- и восточнокамчатском шельфе и в заливах северо-востока Камчатки (рис. 7, А). Наименьшей скоростью линейного роста характеризуются рыбы, обитающие на тихоокеанском шельфе полуострова. Это касается как самцов, так и самок.

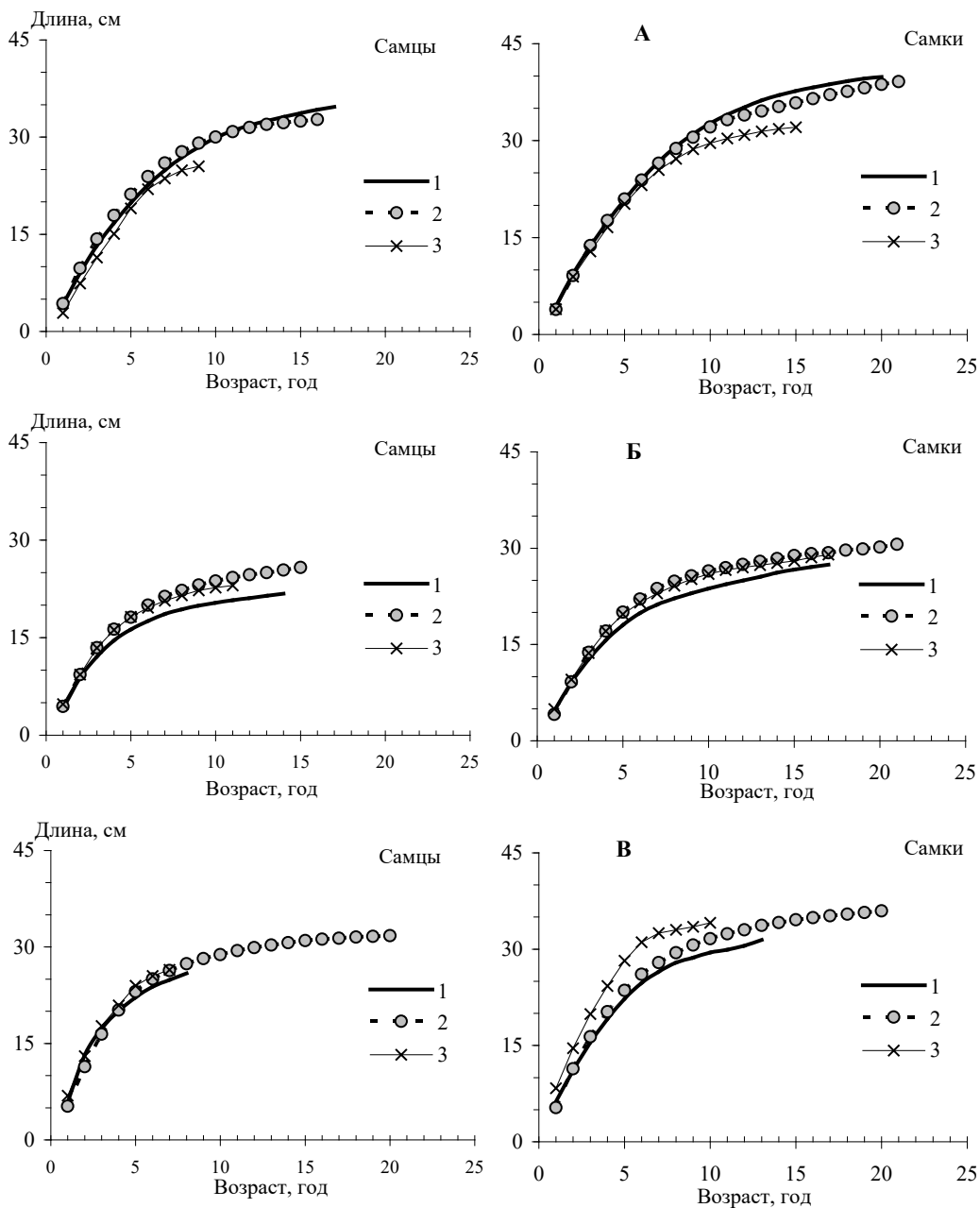


Рис.7. Линейный рост камбал Карагинского и Олюторского заливов (1), западнокамчатского шельфа (2) и тихоокеанского побережья Камчатки (3): А — желтоперая, Б — сахалинская, В — хоботная

Fig. 7. Linear growth of flatfish species in the Karaginsky and Olyutorsky Bays (1), on the shelf of West Kamchatka (2), and in the Pacific waters at Kamchatka (3): А — yellowfin sole, Б — sakhalin sole, В — longhead dab

Возраст, при котором длина особей из этого района становится значимо меньше по сравнению с двумя другими группировками, составляет два года, после чего различия нарастают и к десяти годам составляют 3,0–3,5 см. Величины годовых приростов и длина тела (по АС) самцов и самок желтоперой камбалы двух остальных районов до 9-го года жизни значимо не различаются. После этого скорость роста особей, обитающих у западной Камчатки, снижается. К 15 годам длина самцов и самок из Карагинского и Олюторского заливов превосходит таковую для западнокамчатских соответственно на 1,2 и 1,9 см.

Северная двухлинейная камбала. В отличие от других видов камбал для данного вида ранее был выполнен сравнительный анализ особенностей роста нескольких крупных группировок, обитающих в Дальневосточном бассейне [Золотов, Дубинина, 2012б]. Показано, что наибольшей скоростью линейного роста отличаются самцы и самки двухлинейной камбалы из Олюторского залива, далее следуют особи из района у мыса Наварин и в Карагинском заливе, медленнее всех растут рыбы, населяющие прибрежную зону Командорских островов, остальные группировки занимают промежуточное место.

В целом рост двухлинейной камбалы, так же как желтоперой, асимптотический, и независимо от пола максимальные приросты отмечаются на первых годах жизни и составляют 4–6 см (см. рис. 6, Б). Северной двухлинейной камбале также присущ половой диморфизм по скорости линейного роста: самки растут быстрее самцов. Достоверные различия в длине особей отмечаются на втором-третьем году жизни; к концу пятого года различия достигают 1,0–1,5 см; к концу десятого года — 4,0–5,0 см, а к пятнадцати годам — 6,0–7,0 см.

Наибольшей скоростью роста отличаются особи относительно немногочисленных группировок, обитающих в районах с высокой плотностью бентоса и с расширенной площадью нагульного ареала. Поэтому наибольшие годовые приросты характерны именно для рыб, населяющих шельф у мыса Олюторского, в Карагинском заливе и у мыса Наварин, наименьшие — у Командорских островов, остальные группировки занимают промежуточное положение.

Так же как и у желтоперой лиманды, фактор плотности влияет на скорость роста в пределах одной группировки. На примере северной двухлинейной камбалы тихоокеанского побережья Камчатки было показано, что период увеличения численности в 1990-е гг. совпадал с появлением поколений с пониженной скоростью роста [Золотов, Дубинина, 2012а].

Четырехбугорчатая камбала. Как и у других видов, самки четырехбугорчатой камбалы Карагинского и Олюторского заливов растут существенно быстрее самцов (см. рис. 6, В). Разница в годовых приростах и длине тела (по АС) между одновозрастными особями становится достоверной уже к концу первого года жизни. В среднем расчисленная длина годовалых самок составляет 6,62 см, тогда как самцов лишь 5,60 см; на пятом году жизни разность в длине составляет 2,8 см (25,56 см против 22,76); на десятом — 5,8 см (41,0 и 35,24 см); а к 20 годам 7,95 см (51,72 и 43,77 см).

Звездчатая камбала. Анализ особенностей роста звездчатой камбалы Карагинского залива свидетельствует о том, что особи, которые облавливаются снюрреводами, имеют большую скорость роста (рис. 8), тогда как в распресненных зонах в уловах ставными неводами в основном встречаются рыбы, обладающие замедленным темпом линейного роста [Золотов, 2008б].

Различия в длине тела между самцами и самками из уловов этими двумя орудиями лова достоверны на 5 %-ном уровне значимости начиная со второго года жизни. При этом у самцов из уловов неводами и снюрреводами к 10-му году жизни разница в длине достигает 2,8 см, у самок — 1,9 см. После 20-го года жизни темп роста самок, обитающих на шельфе, постепенно замедляется, и различия в длине тела постепенно сокращаются. У самцов наблюдается обратная картина, и к 27 годам разность в размерах превышает 5 см.

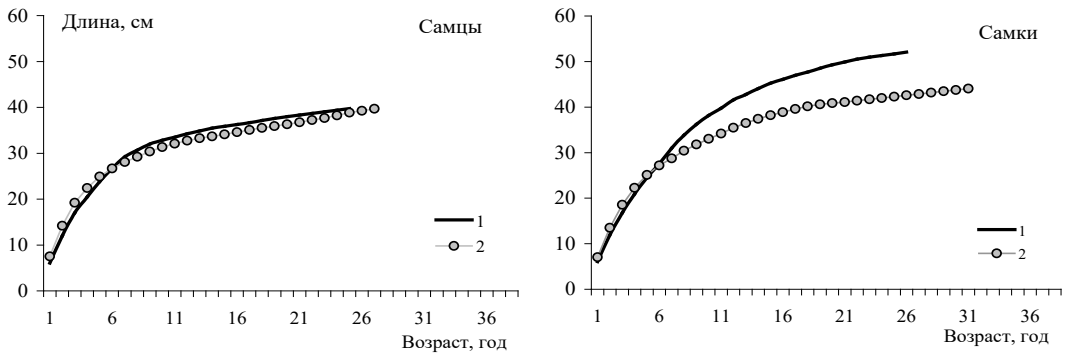


Рис. 8. Линейный рост звездчатой камбалы Карагинского и Олюторского: 1 — ставные невода, 2 — снюрреводы

Fig. 8. Linear growth of starry flounder caught in the Karaginsky and Olyutorsky Bays by fixed nets (1) and by Danish seine (2)

Приведенные факты, видимо, подтверждают предположения Н.С. Фадеева [2005] о существовании у звездчатой камбалы двух экологических форм — прибрежной, заходящей в устья рек, и морской, обитающей на больших глубинах. В настоящее время с учетом того, что молодь данного вида после выклева примерно до 4–5-го года жизни обитает в прибрежье [Золотов, 2011], остается невыясненным, на каком этапе впоследствии происходит разделение особей и почему одна часть предпочитает и в дальнейшем держаться на мелководье, тогда как другая смещается на шельф.

Как и у других видов камбал, самки *P. stellatus* обеих экологических группировок растут быстрее самцов. У рыб, обитающих преимущественно в прибрежье, эти различия становятся достоверными на четвертом, а у шельфовых — на шестом году жизни (см. рис. 6, 3). К 10 годам разница в длине тела между одновозрастными самцами и самками достигает в первом случае — 2,6 см, во втором — 1,7 см; к 20 годам — уже соответственно 6,8 и 4,7 см.

Таким образом, имеющийся в нашем распоряжении материал позволяет произвести сравнения темпов линейного роста для особей морских экологических группировок, обитающих на западном и северо-восточном шельфе Камчатки (рис. 9). В первые годы жизни самки и самцы западнокамчатской морской группировки имеют достоверно меньшую длину тела (соответственно до пятого и шестого года жизни). Вероятно, условия обитания молоди звездчатой камбалы в прибрежной распресненной зоне Карагинского и Олюторского заливов лучше, чем на западной Камчатке.

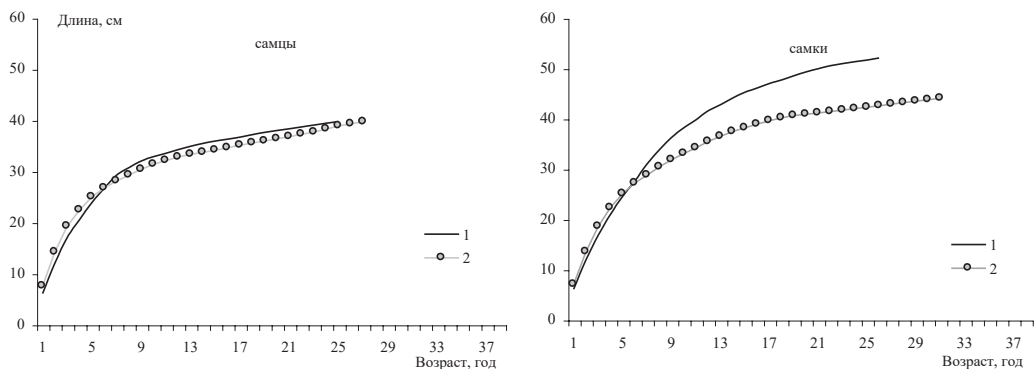


Рис. 9. Линейный рост звездчатой камбалы «морской» группировки на шельфе западной Камчатки (1), Карагинского и Олюторского заливов (2)

Fig. 9. Linear growth of starry flounder from the «marine» group on the shelf of West Kamchatka (1) and in the Karaginsky and Olyutorsky Bays (2)

Однако впоследствии, при переходе к шельфовому образу жизни, скорость роста звездчатой камбалы северо-восточного побережья Камчатки снижается, и к седьмому году уже западнокамчатские особи имеют достоверно большие размеры тела. Особенно быстрым ростом отличаются самки, длина которых к 15 годам составляет 45 см, а к 22 годам превышает 50 см, что выше соответствующих показателей для одновозрастных рыб из Карагинского и Олюторского заливов на 7 и 9 см. Указанные данные сопоставимы с результатами исследований темпов роста западнокамчатской звездчатой камбалы, опубликованными ранее, согласно которым к 20 годам длина самок этого вида составляет около 50 см, а предельной длины в 57 см они достигают к 26 годам жизни [Токранов, 1993; Дьяков, 2002а].

Хоботная камбала. По сравнению с другими видами особи хоботной камбалы значительно быстрее достигают длины, близкой к предельной. Так, у самцов на 7-м году жизни, а у самок на 10-м длина тела составляет около 90 % от максимальной, тогда как у других видов, за исключением сахалинской, этот период составляет соответственно 12–15 и 14–18 лет.

В остальном характер роста хоботной камбалы сходен с таковым для видов, представленных выше (см. рис. 6, Д). Рост, как и у всех других рассмотренных видов, асимптотический. В первые несколько лет половые различия не проявляются, а затем, к шестому году жизни, разность в длине тела между самцами и самками становится статистически достоверной на 5 %-ном уровне значимости. К восьми годам эта величина составляет 2,02 см.

В отличие от желтоперой камбалы, темп роста которой в заливах северо-восточной Камчатки по сравнению с западно- и восточнокамчатским шельфом максимальный, для хоботной камбалы наблюдается обратная картина (см. рис. 7, В). Как можно видеть, самцы и самки *M. proboscidea* из Карагинского и Олюторского заливов растут заметно медленнее, чем особи западно- и восточнокамчатской группировок. Для самок различия становятся достоверными с 2–3-летнего возраста, для самцов — с 5-летнего. К семи годам разность между наиболее быстрорастущими особями, обитающими на тихоокеанском шельфе Камчатки, и рыбами из северо-восточных заливов составляет 1,6 см для самцов и 6,0 см — для самок. При сравнении с западнокамчатской группировкой эти величины несколько меньше и для обоих полов составляют 1,5 см.

Сахалинская камбала. Как и хоботная камбала, особи сахалинской лиманды раньше других видов достигают длины, близкой к предельной. Возраст, при котором длина тела превышает 90 % от максимальной, у данного вида составляет 8 лет у самцов и 11 лет у самок. Возможно, ускоренный рост в первые годы жизни у *M. proboscidea* и *L. sakhalinensis* является адаптацией с целью выхода из-под пресса хищников, что актуально в связи с небольшими размерами особей данного вида.

Наибольшая скорость роста отмечается на первом году жизни (см. рис. 6, Г). Самки растут быстрее самцов, различия становятся достоверными на четвертом году жизни, когда длина тела составляет 14,6 см у самцов и 15,7 у самок. К 14 годам различия в длине составляют 4,4 см (соответственно 21,8 и 26,2 см).

Еще одним сходством с хоботной камбалой является то, что самцы и самки сахалинской лиманды из Карагинского и Олюторского заливов растут заметно медленнее по сравнению с камбалами двух других районов (см. рис. 7, Б). Во всех случаях достоверные различия отмечаются с 3-летнего возраста, а к 10 годам разница в длине тела между одновозрастными самцами и самками из северо-восточных заливов Камчатки по сравнению с западно- и восточнокамчатским шельфом достигают 2–3 см.

Палтусовидные камбалы. Анализ особенностей линейного роста палтусовидных камбал западной части Берингова моря и тихоокеанского шельфа Камчатки уже проводился ранее в связи с исследованиями их популяционной структуры [Золотов, 2007а]. В частности, было выяснено, что особи *H. robustus*, обитающие в заливах северо-восточной Камчатки, более тугорослы по сравнению с *H. elassodon*. Например, к 5 годам

разница в длине самцов *H. robustus* и *H. elassodon* северо-восточного шельфа Камчатки достигает 5,9 см, у самок — 3,9 см; к 10 годам эти показатели равны 8,8 и 5,6 см; к 15 — 9,4 и 6,1 см (см. рис. 6, Е, Ж).

Отметим также, что обоим видам палтусовидных камбал свойствен половой диморфизм по скорости линейного роста. Самки растут достоверно быстрее самцов, при этом различия в средних длинах тела к десяти годам достигают 2 см у *H. elassodon* и 3 см у *H. robustus*.

Половое созревание

Желтоперой камбале, как и большинству камбал, свойственно замедленное созревание, которое у представителей отдельного поколения растягивается на несколько лет [Моисеев, 1953; Фадеев, 1987; Борец, 1997; Четвергов, 2002]. При этом характер ее созревания в зависимости от длины в разных районах достаточно сходен: в заливах Петра Великого и Терпения самцы впервые созревают при длине 13,0 см [Фадеев, 1987], в восточной части Берингова моря — при 14,0 см [Фадеев, 1987], у западного побережья Камчатки — при 13,5 см [Четвергов, 2002], в северной части Охотского моря — 13,0 см [Юсупов, Семенов, 2023а]. Средняя длина созревания 50 % самцов этих группировок по тем же источникам составляет 22; 20; 17, 15 и 17,3 см.

Наименьшая длина впервые созревших самок желтоперой камбалы зал. Петра Великого и восточной части Берингова моря составляет 19,0 см; в зал. Терпения — 18,0 см; у западного побережья Камчатки — 17,5 см, в северной части Охотского моря — 18,0 см. Длина, при которой к воспроизводству готовы 50 % самок выше-названных районов, составляет соответственно 26; 29,5; 26,0; 27,5 и 29,5 см.

Согласно результатам наших исследований самки желтоперой камбалы Карагинского и Олюторского заливов впервые созревают на пятом году жизни при минимальной длине 20 см. Близкие размерные данные для самок этого района приводил и В.И. Полутов [1991а] — 19 см. Самцы начинают созревать в возрасте 3 лет при наименьшей длине тела 16,5 см (рис. 10, А).

Процесс созревания у самцов менее растянут, чем у самок. Так, у первых к 10-му году жизни при длине 32 см становятся половозрелыми все особи, тогда как у вторых даже среди рыб длиной свыше 38 см встречаются незрелые. Полностью созревание самок завершается к 13 годам.

Длина и возраст 50 %-ного созревания самцов и самок желтоперой камбалы были определены по теоретическим кривым (рис. 11, А). Выяснено, что половина самцов достигает половой зрелости в возрасте 4,6 года при длине 21,4 см; у самок эти показатели составляют 7,7 года и 28,5 см. Отметим также, что самцов рождается больше, чем самок. К тому моменту, когда созревает около 50 % самок, соотношение полов выравнивается. Среди старшевозрастных рыб преобладают самки.

Здесь намеренно не обсуждаются литературные данные по возрасту первого и 50 %-ного созревания желтоперой камбалы, поскольку во всех перечисленных выше работах его оценивали по чешуе. Исключение составляют работы Р.Р. Юсупова [2025] и Р.Р. Юсупов, Ю.К. Семенов [2023а], согласно которым половина самцов и самок в северной части Охотского моря становятся половозрелыми в возрасте соответственно 4,7 и 7,9 года.

Северная двухлинейная камбала. Так же как и при изучении особенностей линейного роста, для данного вида ранее был выполнен сравнительный анализ особенностей созревания для нескольких группировок, воспроизводящихся в российских водах Северной Пацифики [Дубинина, Золотов, 2013].

Самцы двухлинейной камбалы Карагинского и Олюторского заливов впервые начинают созревать при длине 17 см на четвертом году жизни, в среднем 50 % особей созревают в возрасте 5,13 года при длине 27,3 см, а на восьмом году жизни около 90 % всех рыб половозрелы (см. рис. 10, Б, 11, Б). Для самок эти показатели составляют соответственно 23 см, 31,4 см, 6,6 года и 11 лет.

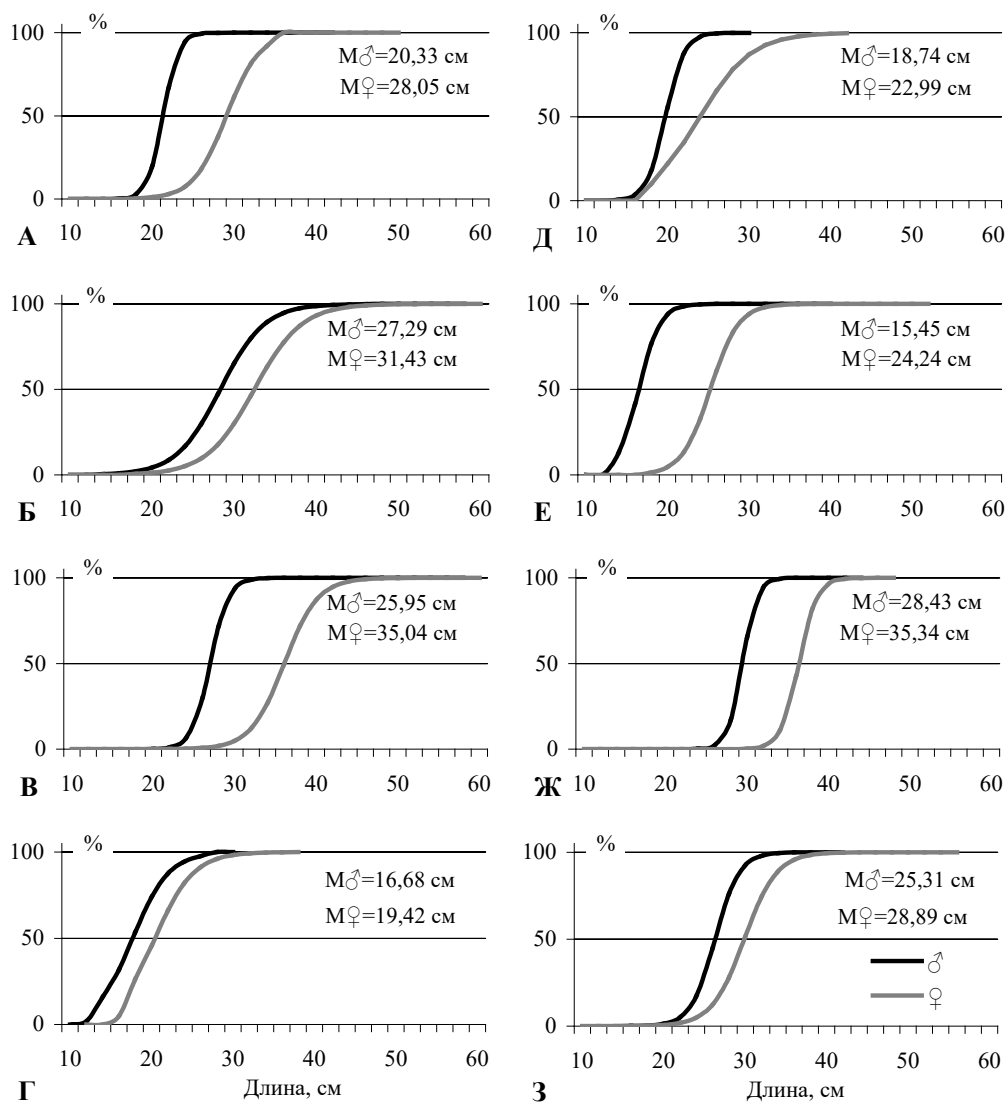


Рис. 10. Огивы полового созревания камбал Карагинского и Олюторского заливов в зависимости от длины рыб: А — желтоперая, Б — двухлинейная, В — четырехбугорчатая, Г — сахалинская, Д — хоботная, Е — северная палтусовидная, Ж — узкозубая палтусовидная, З — звездчатая. Указана длина созревания 50 % особей

Fig. 10. Length of 50 % maturation for flatfish species in the Karagin and Olyutorsky Bays: А — yellowfin sole, Б — rock sole, В — alaska plaice, Г — sakhalin sole, Д — longhead dab, Е — bering flounder, Ж — flathead sole, З — starry flounder

Известно, что самцы двухлинейной камбалы тихоокеанского шельфа Камчатки и северных Курильских островов начинают созревать при длине 20–22 см, самки — 23–24 см. При размерах тела соответственно 24–26 и 31–33 см около половины особей становятся половозрелыми, а после достижения самцами длины свыше 34 см, а самками 38 см более 90 % из них участвуют в воспроизводстве [Полутов, 1975; Дубинина, Золотов, 2013].

Как можно заметить, массовое наступление половой зрелости двухлинейной камбалы тихоокеанского шельфа Камчатки происходит при наименьшей длине. Так, длина 50 %-ной зрелости самцов на тихоокеанском шельфе Камчатки составила 23,8 см, в Карагинском и Олюторском заливах — 27,7 и 27,2 см; у самок соответствующие величины были равны 30,5 и 31,4 см.

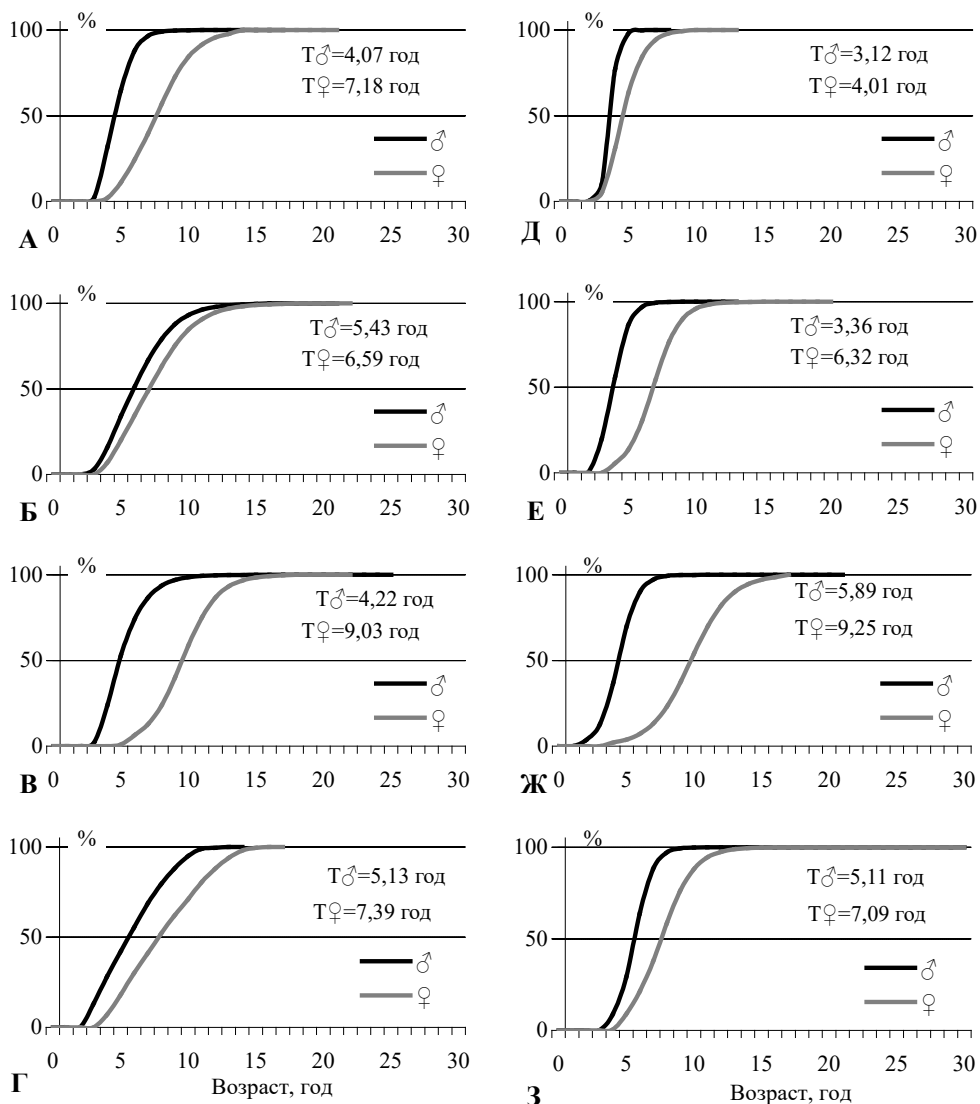


Рис. 11. Огивы полового созревания камбал Карагинского и Олюторского заливов в зависимости от возраста рыб: А — желтоперая, Б — двухлинейная, В — четырехбугорчатая, Г — сахалинская, Д — хоботная, Е — северная палтусовидная, Ж — узкозубая палтусовидная, З — звездчатая. Указан возраст созревания 50 % особей

Fig. 11. Age of 50 % maturation for flatfish species in the Karaginsky and Olyutorsky Bays: А — yellowfin sole, Б — rock sole, В — alaska plaice, Г — sakhalin sole, Д — longhead dab, Е — bering flounder, Ж — flathead sole, З — starry flounder

Однако возрастные особенности созревания северной двухлинейной камбалы этих районов оказались сходными. Исходя из этого было сделано заключение, что различия в длине полового созревания двухлинейной камбалы на этих двух участках прикамчатского шельфа при сходных возрастных особенностях обусловлены разным темпом линейного роста. Особи, обитающие в Карагинском и Олюторском заливах, как было показано выше, обладают большей скоростью роста, чем и объясняются большие значения длины 50 %-ной зрелости.

Четырехбугорчатая камбала. Самцы четырехбугорчатой камбалы северо-восточного шельфа Камчатки впервые начинают созревать на третьем году жизни при наименьшей длине 19 см, самки — на пятом году при длине 21 см. Средний возраст созревания 50 % самцов 4,2 года при длине 26 см, самок — 9,0 года, при длине

35 см (см. рис. 10, В, 11, В). Таким образом, половое созревание самок значительно замедлено. В среднем 90 % из них созревают лишь к 13-му году жизни, а полностью половозрелым поколение становится лишь к 18 годам.

Заметим, что в восточной части Берингова моря 50 % самок созревают при меньших размерах — 30,8 см, что соответствует 7–8-му году жизни [Zhang et al., 1988], а на западнокамчатском и североохотоморском шельфе, наоборот, — несколько позднее и при большей длине — 36,2 и 9,6 года [Четвергов, 2002] и 36,5 см и 9,7 года [Юсупов, Семенов, 2023а].

Как и у других видов, рассмотренных ранее, у четырехбугорчатой камбалы Карагинского и Олюторского заливов соотношение полов в младших возрастах незначительно сдвинуто в сторону самцов. К 6–8-му году жизни, по достижении рыбами длины 30 см, оно выравнивается, а в старших возрастах доминируют самки.

Звездчатая камбала. Самцы звездчатой камбалы морской группировки из Карагинского и Олюторского заливов впервые созревают на четвертом, а самки на пятом году жизни при длине тела 22 и 25 см. К девятому году жизни около 90 % всех самцов, а к двенадцатому — всех самок становятся половозрелыми. Длина и возраст созревания 50 % особей составляют соответственно 25,3 см и 5,1 года и 28,9 см и 7,1 года (см. рис. 10–11, 3).

Таким образом, созревание звездчатой камбалы, обитающей на северо-восточном шельфе Камчатки, происходит раньше и при меньших размерах, чем на западнокамчатском. По данным А.В. Четвергова [2002] самцы этого вида начинают созревать при длине 24,5 см, самки — 29,5 см, а массовое созревание наблюдается в возрасте 5,6 и 8,0 года при длине 26,5 и 33,9 см. На североохотоморском шельфе особи *P. stellatus* начинают созревать в 3-летнем возрасте при длине самцов 20,9 см, самок — 20,5 см. А массовое половое созревание в этом районе происходит при длине тела соответственно 27,1 см в возрасте 4,6 года и 32,8 см и 5,8 года [Юсупов, Семенов, 2023а].

Среди младшевозрастных особей звездчатой камбалы, обитающей на шельфе северо-востока Камчатки, длиной до 25 см преобладают самцы в приближенном отношении 2 : 1. Соотношение полов выравнивается у размерных групп 34–36 см, а среди рыб длиной свыше 40 см самцы практически не встречаются.

К сожалению, небольшой объем выборки не позволил оценить скорость созревания особей прибрежной группировки звездчатой камбалы Карагинского залива.

Хоботная камбала. По данным А.В. Четвергова [2002] на западнокамчатском шельфе самцы хоботной камбалы начинают созревать при достижении длины 18 см, самки — 19 см. Размеры и возраст массового созревания составляют для первых 19,7 см и 3,6 года, для вторых — 26,8 см и 6,9 года.

Согласно результатам наших исследований (рис. 10–11, Д) самцы хоботной камбалы северо-восточного шельфа Камчатки впервые начинают созревать на третьем году жизни при наименьшей длине 16 см, самки — на четвертом году, при длине 18 см. 50 % самцов достигают половой зрелости в возрасте 3,4 года, при длине 18,7 см, 50 % самок — в возрасте 6,3 года, при длине 23,0 см. Таким образом, скорость созревания сопоставима со скоростью особей этого вида, обитающих на шельфе западной Камчатки. Но этот процесс у хоботной камбалы протекает заметно быстрее по сравнению с другими промысловыми видами камбал Карагинского и Олюторского заливов. К 8-му году жизни самцов и к десятому самок все особи хоботной камбалы становятся половозрелыми.

Сахалинская камбала. Самцы сахалинской камбалы Карагинского и Олюторского заливов впервые созревают на третьем году жизни при наименьшей длине тела 12,5 см. Средний возраст созревания 50 % самцов составляет 5,13 года при длине 16,7 см, а к 11 годам все особи становятся половозрелыми (рис. 10–11, Г).

У самок первые половозрелые особи отмечаются при длине 16 см на четвертом году жизни при средней длине 19,4 см в возрасте 7,4 года, 50 % из них становятся половозрелыми. Завершается созревание самок к 14 годам.

В размерных группах 10–14 см преобладают самцы в соотношении 3 : 2. В классах 16–20 см соотношение полов близко к 1 : 1. У старших рыб преобладают самки. Среди особей длиной более 28 см самцов не отмечено.

Для сравнения, на шельфе северной части Охотского моря самцы также начинают созревать при длине 12,5 см в возрасте 3 лет, а 50 % их становятся половозрелыми на 4-м году при длине 15,2 см [Юсупов, Семенов, 2023а]. Для самок данные величины оценивались на уровне 16,0 см, 5 лет, 6 лет и 19,9 см. Возраст, при котором все особи становятся половозрелыми, оценивался на уровне 14 и 16 лет, что, видимо, свидетельствует о том, что в Карагинском и Олюторском заливах процессы созревания сахалинской лиманды происходят несколько быстрее.

Палтусовидные камбалы. Особи северной палтусовидной камбалы становятся половозрелыми раньше узкозубой. При этом самцы впервые начинают созревать на 3-м году жизни, а длина и возраст, при которых 50 % из них готовы к первому нересту, составляют 15,5 см и 3,4 года. К 8 годам все самцы этого вида вступают в репродуктивную часть запаса. Массовое созревание самок происходит несколько позже — к 7–9 годам, а к 11 годам неполовозрелые особи встречаются единично. Средняя длина и возраст 50 %-ного созревания составляет 24,4 см и 6,3 года (рис. 10–11, Е, Ж).

На североохотоморском шельфе самцы и самки *H. robustus* начинают созревать на 3-м году жизни при длине 13–14 см [Юсупов, Семенов, 2023а]. Половина особей становится половозрелой при длине 20,1 и 22,0 см и возрасте 4,3 и 6,3 года, а соответственно к 11 и 16 годам все рыбы принимают участие в размножении. Вероятно, в северной части Охотского моря процессы созревания у северной палтусовидной камбалы более растянуты.

Период массового наступления половозрелости самцов *H. elassodon* приходится на возраст 5–9 лет, а самок — с 7 до 11 лет. При этом неполовозрелые самцы встречаются даже среди 11-летних рыб, а неполовозрелые самки — среди 13–14-летних. Длина, при которой 50 % самцов и самок узкозубой палтусовидной камбалы Карагинского и Олюторского заливов становятся половозрелыми, составляет соответственно 28,4 и 35,3 см.

Сведений о плодовитости палтусовидных камбал в целом опубликовано немного, а литературных данных о плодовитости самок *H. robustus* нам обнаружить не удалось. Согласно результатам наших исследований индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) самок северной палтусовидной камбалы из Карагинского и Олюторского заливов длиной 24,5–40,0 см изменяется от 41 до 411 тыс. икринок, в среднем составляя 196,7 тыс. икринок.

Максимальное значение ИАП было отмечено у самки длиной 37 см в возрасте 15 лет. Зависимость этого показателя от длины хорошо аппроксимируется степенным уравнением:

$$F = 0,0003 \cdot L^{3,7855} (R^2 = 0,90),$$

где F — абсолютная плодовитость; L — длина особи.

Плодовитость *H. robustus* Карагинского и Олюторского заливов несколько выше, чем одноразмерных особей *H. elassodon* [Полутов, 1991б], обитающих у юго-восточного побережья Камчатки (рис. 12).

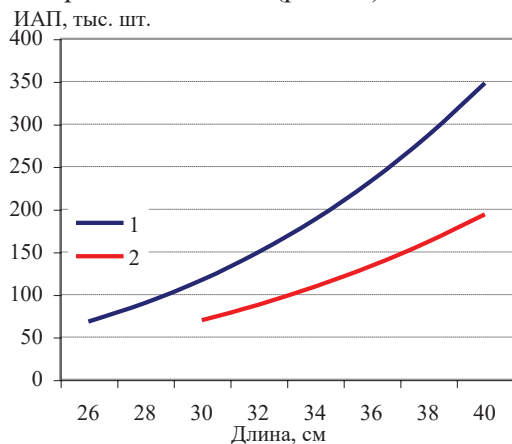


Рис. 12. Зависимость индивидуальной абсолютной плодовитости самок палтусовидных камбал от длины тела: 1 — северная палтусовидная камбала Карагинского и Олюторского заливов, собственные данные; 2 — узкозубая палтусовидная юго-восточного побережья Камчатки [Полутов, 1991б]

Fig. 12. Individual absolute fecundity for two flatfish species in dependence on body length: 1 — bering flounder in the Karaginsky and Olyutorsky Bays (author's data); 2 — flathead sole in the waters at southeastern Kamchatka ([Polutov, 1991])

Заключение

В ходе проведенных исследований проанализированы особенности размерно-возрастной структуры, линейного роста и созревания 8 основных промысловых видов камбал, обитающих на шельфе и верхней части материкового склона Карагинского и Олюторского заливов.

Рост камбал асимптотический, максимальные приросты отмечаются в первые 3–4 года жизни и составляют 4–6 см. У всех видов наблюдается половой диморфизм по скорости линейного роста. Раньше всех различия в длине тела проявляются у четырехбугорчатой камбалы, у которой одновозрастные самки становятся достоверно длиннее самцов уже к концу первого года жизни. Меньше всего этот эффект проявляется у хоботной камбалы, у которой различия становятся достоверными к 6 годам.

Наибольшая продолжительность жизни в Карагинском и Олюторском заливах отмечена для звездчатой камбалы — 38+ лет и северной двухлинейной — 31+ год, наименьшая — для хоботной, у которой возраст самых старших рыб не превышал 15+ лет.

Особи хоботной камбалы и сахалинской лиманды раньше других достигают длины тела, близкой к предельной. Возраст, при котором длина самцов и самок этих видов превышает 90 % от максимальной, составляет соответственно 7 и 10, 8 и 11 лет.

Показано, что особи желтоперой, северной двухлинейной и молодь звездчатой камбалы Карагинского и Олюторского заливов растут достоверно быстрее, чем особи тех же видов из смежных районов прикамчатского шельфа и западной части Берингова моря. Напротив, особи сахалинской и хоботной камбалы из северо-восточных заливов отличаются замедленным ростом по сравнению с камбалами западно- и восточнокамчатского шельфа.

Для звездчатой камбалы Карагинского залива на основе анализа скорости линейного роста показано существование двух экологических группировок. После 4–5-го года жизни в прибрежной зоне те особи, которые смещаются на большие глубины шельфа, отличаются и большей скоростью роста. Те самцы и самки, которые остаются в прибрежных распресненных зонах, растут достоверно медленнее.

Фактор плотности оказывает влияние на рост желтоперой и северной двухлинейной камбалы, у которых периоды увеличения численности совпадали с появлением поколений с пониженной скоростью роста. Кроме того, в районах с развитым промыслом отчетливо проявляется эффект омоложения состава уловов, проявляющийся в снижении доли крупноразмерных и старшевозрастных рыб.

Быстрее всех в Карагинском и Олюторском заливах созревают особи хоботной камбалы, у которых 50 % самок становятся половозрелыми на 4-м году жизни при длине 23,0 см. Медленнее всего процессы достижения половозрелости происходят у четырехбугорчатой и узкозубой палтусовидной камбал, у которых аналогичные показатели составляли соответственно 9,0 года и 35,0 см и 9,3 года и 35,3 см.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает благодарность специалистам отраслевых научно-исследовательских институтов, принимавшим участие в сборе биологических материалов для исследований.

The author is grateful to colleagues from the fisheries research institutes who collected the biological materials used in the study.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not sponsored.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented. The author declares that he has no conflict of interest.

Список литературы

Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И. Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб : метод. пособ. — Калининград : АтлантНИРО, 1996. — 75 с.

Борец Л.А. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1997. — 217 с.

Датский А.В., Андронов П.Ю. Ихтиоцен верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря : моногр. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2007. — 261 с.

Дубинина А.Ю., Золотов А.О. Гистологические изменения в гонадах северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* в ходе ее жизненного цикла // Изв. ТИНРО. — 2017а. — Т. 191. — С. 34–57. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-191-34-57. EDN: ZUFHEX.

Дубинина А.Ю., Золотов А.О. Репродуктивный цикл и шкала стадий зрелости гонад северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* // Изв. ТИНРО. — 2017б. — Т. 191. — С. 58–78. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-191-58-78. EDN: ZUFHFR.

Дубинина А.Ю., Золотов А.О. Плодовитость и созревание северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* Orr et Matarese (2000) тихоокеанских вод Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 119–132. EDN: QCKRWH.

Дьяков Ю.П. Воспроизводство камбалообразных рыб (Pleuronectiformes) северной части Тихого океана : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатский филиал ФГБНУ ВНИРО, 2025. — 496 с.

Дьяков Ю.П. Западнокамчатские камбалы (распределение, биология и динамика популяций) // Изв. ТИНРО. — 2002а. — Т. 130. — С. 954–1000. EDN: HSLAEJ.

Дьяков Ю.П. Индивидуальная продукция массовых видов западнокамчатских камбал сем. Pleuronectidae // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2002б. — Вып. 6. — С. 101–115. EDN: UYWUAI.

Дьяков Ю.П. Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2009. — 48 с.

Дьяков Ю.П. Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России (пространственная организация фауны, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2011. — 433 с.

Золотов А.О. Использование метода обратных расчислений роста для определения возрастного состава уловов некоторых видов морских промысловых рыб // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 4. — С. 1003–1017. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-1003-1017. EDN: WSMBSP.

Золотов А.О. Использование оценок возрастного состава желтоперой камбалы (*Limanda aspera*) западной части Берингова моря по чешуе и отолитам в виртуально-популяционном анализе // Изв. ТИНРО. — 2006а. — Т. 147. — С. 36–46. EDN: JJYVZV.

Золотов А.О. Сравнение оценок возраста желтоперой (*Limanda aspera* Pallas) и северной двухлинейной (*Lepidopsetta polyxistra* Orr et Matarese) камбал западной части Берингова моря и восточного побережья Камчатки по чешуе и отолитам // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2006б. — Вып. 8. — С. 198–206. EDN: KNPJAH.

Золотов А.О. Камбалы западной части Берингова моря: динамика численности и особенности биологии : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2010. — 20 с.

Золотов А.О. О возможности дифференциации палтусовидных камбал северо-западной части Берингова моря на основе морфологических различий // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 180–188. EDN: HPMOLF.

Золотов А.О. О популяционной структуре палтусовидных камбал тихоокеанских вод Камчатки и западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2007а. — Т. 148. — С. 113–129. EDN: IBZMZN.

Золотов А.О. О предельном возрасте камбал (Pleuronectidae) Охотского и Берингова морей и тихоокеанского побережья Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 8-й междунар. науч. конф., посвящ. 275-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732–1733 гг.). — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2007б. — С. 251–253. EDN: BGEARA.

Золотов А.О. Особенности размерно-возрастной структуры, линейного роста и полового созревания желтоперой камбалы *Limanda aspera* юго-западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2008а. — Т. 152. — С. 99–113. EDN: JVUIBP.

Золотов А.О. Особенности линейного роста звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* Pallas Карагинского залива Берингова моря // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 9-й междунар. конф., посвящ. 100-летию с начала Камчатской экспедиции Императорского Русского географического общества, снаряженной на средства Ф.П. Рябушинского. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2008б. — С. 217–220. EDN: XOZIRF.

Золотов А.О. Распределение и сезонные миграции камбал Карагинского и Олюторского заливов // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2011. — Вып. 21. — С. 73–100. EDN: ONQQUF.

Золотов А.О., Буслов А.В. Обзор современного промысла камбал (Pleuronectidae) прикамчатских вод и некоторые аспекты их лова снюрреводами // Вопр. рыб.-ва. — 2005. — Т. 6, № 3(23). — С. 499–517. EDN: KGXANH.

Золотов А.О., Буслов А.В. Опыт использования результатов снюрреводных исследований для оценки запасов желтоперой камбалы залива Терпения // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2025. — Вып. 77. — С. 41–60. DOI: 10.15853/2072-8212.2025.77.41-60. EDN: APEENC.

Золотов А.О., Глубоков А.И., Варкентин А.И. Разработка подходов к регулированию промысла камбал Западно-Берингоморской зоны // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2023. — Вып. 68. — С. 70–89. DOI: 10.15853/2072-8212.2023.68.70-89. EDN: TXDTPR.

Золотов А.О., Дубинина А.Ю. Линейный рост северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* Ott et Matarese (2000) в прикамчатских водах // Изв. ТИНРО. — 2012а. — Т. 171. — С. 97–120. EDN: ZQCPRM.

Золотов А.О., Дубинина А.Ю. О сезонности формирования опаковой зоны на отолитах северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* тихоокеанского шельфа Камчатки и северных Курил // Вопр. ихтиол. — 2012б. — Т. 52, № 6. — С. 731–733. EDN: PEUHMV.

Золотов А.О., Дубинина А.Ю. Многолетняя динамика запасов и современный промысел камбал Южных Курильских островов // Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление : сб. мат-лов Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 85-летию Камчат. науч.-исслед. ин-та рыб. хоз-ва и океаногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2017. — С. 62–73. EDN: JUCYER.

Золотов А.О., Дубинина А.Ю. Современное состояние запасов камбал тихоокеанского шельфа Камчатки и Северных Курил и проблемы регулирования их промысла // Тр. СахНИРО. — 2013. — Т. 14. — С. 17–35. EDN: KWEDFA.

Золотов А.О., Захаров Д.В. Камбалы тихоокеанского побережья Камчатки: запасы и промысел // Рыб. хоз-во. — 2008. — № 3. — С. 44–47. EDN: JXJXNR.

Золотов А.О., Терентьев Д.А., Новикова О.В., Ильин О.И. Многолетняя динамика биомассы донных рыб на шельфе западной Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 30–45. EDN: RMTXAN.

Иванкова З.Г. Биология и состояние запасов камбал залива Петра Великого. 1. Желтоперая и малоротая камбалы // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 188–202. EDN: IBWPIF.

Колпаков Н.В. О биологии звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae) прибрежных вод северного Приморья // Вопр. ихтиол. — 2005. — Т. 45, № 5. — С. 625–637. EDN: HSCEDP.

Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н. Об изменениях в сообществе рыб Охотского моря на шельфе западной Камчатки // Тр. ВНИРО. — 2002. — Т. 141. — С. 58–65. EDN: TNGICL.

Кузнецова Е.Н., Кунин А.М. Новые данные о биологии северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопр. ихтиол. — 2002. — Т. 42, № 3. — С. 336–340. EDN: DQQGRZ.

Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.

- Мина М.В., Клевезаль Г.А.** Рост животных: анализ на уровне организма : моногр. — М. : Наука, 1976. — 291 с.
- Минева Т.А.** Биологическая характеристика и основы рационального использования запасов камбал в заливе Петра Великого : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1971. — 24 с.
- Моисеев П.А.** Треска и камбалы дальневосточных морей : Изв. ТИНРО. — 1953. — Т. 40. — 288 с.
- Науменко Н.И., Антонов Н.П., Куприянов С.В.** Состояние запасов и промысел желтоперой камбалы северо-востока Камчатки // Вопр. рыб-ва. — 2003. — Т. 4, № 2(14). — С. 315–326.
- Овчеренко Р.Т.** Промысловые дальневосточные камбалы (Pleuronectidae) тихоокеанских вод Камчатки: биология и запасы : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 2024. — 24 с.
- Орехов А.Д., Полутов И.А.** Развитие рыбопромышленности в Олюторском районе // Соц. реконструк. рыб. хоз-ва Дальнего Востока. — 1931. — № 8–10. — С. 81–84.
- Петрова-Тычкова М.А.** К биологии желтоперой камбалы из Олюторского залива // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 41. — С. 341–343.
- Петрова-Тычкова М.А.** Некоторые данные по биологии желтоперой камбалы из бух. Нагаево // Изв. ТИНРО. — 1952. — Т. 37. — С. 254.
- Полутов В.И.** О размножении желтоперой лиманды у северо-восточного побережья Камчатки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО, 1991а. — Вып. 1, ч. 2. — С. 3–8.
- Полутов В.И.** Темп полового созревания и плодовитость палтусовидной камбалы у восточного побережья Камчатки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский : КоТИНРО, 1991б. — Вып. 1, ч. 2. — С. 16–22.
- Полутов В.И.** О темпе созревания и соотношении полов двухлинейной камбалы Кроноцкого залива // Исслед. по биол. рыб и пром. океанографии. — Владивосток : ТИНРО, 1975. — Вып. 6. — С. 76–81.
- Полутов И.А.** Запасы камбаловых и донных рыб в водах Камчатки и развитие активного рыболовства // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 57. — С. 98–121.
- Полутов И.А.** Состояние запасов и промысел желтоперой камбалы у западного побережья Камчатки // Техн.-эконом. биол. Камч. Совнархоза. — 1958. — № 2–3. — С. 8–12.
- Пометеев Е.В.** О возрасте и росте звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae, Pleuronectiformes) северо-восточного Сахалина // Тр. СахНИРО. — 2002. — Т. 4. — С. 163–172. EDN: OMPJWF.
- Пометеев Е.В.** Распределение звездчатой камбалы (*Platichthys stellatus*) на шельфе северо-восточного побережья о. Сахалин // Тр. СахНИРО. — 2004. — Т. 6. — С. 76–86. EDN: EOJMQ.
- Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А.** Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. — М. : Главрыбвод, 1963. — 36 с.
- Тарасюк С.Н.** Биология и динамика численности основных промысловых камбал Сахалина : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1997. — 24 с.
- Тихонов В.И.** Весовой рост западнокамчатской желтоперой камбалы // Изв. ТИНРО. — 1975. — Т. 98. — С. 99–105.
- Тихонов В.И.** Краткопериодические изменения роста западнокамчатской желтоперой камбалы (*Limanda aspera* Pallas) // Изв. ТИНРО. — 1976. — Т. 100. — С. 53–57.
- Тихонов В.И.** Рост желтоперой камбалы западного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 73. — С. 127–140.
- Токранов А.М.** Размерно-возрастная структура звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в эстуарии реки Большая (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 1993. — Т. 33, № 2. — С. 305–309.
- Токранов А.М., Заварина С.В.** Размерно-возрастная структура и соотношение полов желтобрюхой морской камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* на западнокамчатском шельфе // Вопр. ихтиол. — 1992. — Т. 32, № 3. — С. 27–35.
- Фадеев Н.С.** Биология и промысел тихоокеанских камбал : моногр. — Владивосток : Дальиздат, 1971. — 100 с.
- Фадеев Н.С.** Камбалы юго-восточной части Берингова моря. Промыслово-биологический очерк. — Южно-Сахалинск : Дальневост. кн. изд-во, 1968. — 47 с.
- Фадеев Н.С.** Промыслово-биологическая и морфологическая характеристика желтоперой камбалы Сахалина : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1962. — 22 с.

Фадеев Н.С. Промыслово-биологическая характеристика желтоперой камбалы южного Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1963. — Т. 49. — С. 3–64.

Фадеев Н.С. Северотихоокеанские камбалы (распространение и биология) : моногр. — М. : Агропромиздат, 1987. — 175 с.

Фадеев Н.С. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 366 с.

Четвергов А.В. Половое созревание западнокамчатских камбал // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 940–953. EDN: HSLADZ.

Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб (методическое пособие по ихтиологии). — М. : АН СССР, 1959. — 164 с.

Шунтов В.П. Биологические ресурсы Охотского моря : моногр. — М. : Агропромиздат, 1985. — 224 с.

Юсупов Р.Р. Камбалы и палтусы (Pleuronectidae) северной части Охотского моря (популяционная биология и развитие) : моногр. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2025. — 224 с.

Юсупов Р.Р., Каика А.И. Промыслово-биологическая характеристика североохотоморских камбал в условиях увеличившейся нагрузки // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. тр. — Магадан : МагаданНИРО, 2009. — Вып. 3. — С. 396–406.

Юсупов Р.Р., Метелев Е.А., Сергеев А.С., Данилов В.С. Первые данные о размерно-возрастной и половой структуре сахалинской камбалы *Limanda sakhalinensis* (Pleuronectidae) северной части Охотского моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2020. — Вып. 57. — С. 117–124. DOI: 10.15853/2072-8212.2020.57.117-124. EDN: DQLLGQ.

Юсупов Р.Р., Семенов Ю.К. Половое созревание камбаловых рыб в северной части Охотского моря в 1997–2019 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2023а. — Вып. 68. — С. 90–111. DOI: 10.15853/2072-8212.2023.68.90-111. EDN: WENOHK.

Юсупов Р.Р., Семенов Ю.К. Размерно-возрастная и половозрастная структура камбаловых рыб в северной части Охотского моря в 1997–2019 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2023б. — Вып. 69. — С. 27–54. DOI: 10.15853/2072-8212.2023.69.27-54. EDN: DCYIQC.

Beckman D.W., Wilson C.A. Seasonal timing of opaque zone formation in fish otoliths // Recent developments in fish otolith research. — Columbia: University of South Carolina Press, 1995. — P. 27–44.

Chilton D.E., Beamish R.J. Age determination methods for fishes studied by the groundfish program at the Pacific Biological Station : Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. — 1982. — Vol. 60. — 102 p.

Kitano Y. The Age and Growth on the Yellowfin sole (*Limanda aspera*) in Hecate Strait, British Columbia : Technical Report № 109. — Canada : Fisheries research board of Canada, 1969. — 36 p.

Munk K.M. Maximum ages of groundfishes in waters off Alaska and British Columbia and consideration of age determination // Alaska Fish. Res. Bull. — 2001. — Vol. 8, № 1. — P. 12–21.

Nichol D.G. Annual and between-sex variability of yellowfin sole, *Pleuronectes asper*, spring-summer distributions in the Bering Sea // Fish. Bull. — 1998. — Vol. 96(3). — P. 547–561.

Nichol D.G. Effects of geography and bathymetry on growth and maturity of yellowfin sole, *Pleuronectes asper*, in the Bering Sea // Fish. Bull. — 1997. — Vol. 95(3). — P. 494–503.

Weber D.D., Shippen H.H. Age-length-weight and distribution of Alaska plaice, rock sole, and yellowfin sole collected from southeastern Bering Sea in 1961 // Fish. Bull. — 1975. — Vol. 74(3). — P. 919–925.

References

Alekseev, F.E. and Alekseeva, E.I., *Assessment of gonades maturity stages and study of sex cycles, fecundity, eggs, production and maturation rate of marine commercial fishes*, Kaliningrad: AtlantNIRO, 1996.

Borets, L.A., *Donnye ikhtiotseny rossiiskogo shel'fa dal'nevostochnykh morei: sostav, struktura, elementy funkcionirovaniya i promyslovoye znachenije* (Benthic Ichthyocoenes on the Russian Shelf of the Far Eastern Seas: Composition, Structure, Functioning Elements, and Commercial Significance), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1997.

Datsky, A.V. and Andronov, P.Yu., *Ikhtiotsen verkhnego shel'fa severo-zapadnoi chasti Beringova morya* (The Ichthyocoene on the Upper Shelf of the Northwestern Bering Sea), Magadan: Sev.-Vost. Nauchn. Tsentr, Dal'nevost. Otd., Ross. Akad. Nauk, 2007.

Dubinina, A.Yu. and Zolotov, A.O., Histological changes in gonads of rock sole *Lepidopsetta polyxystra* during its life cycle, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 191, pp. 34–57. doi 10.26428/1606-9919-2017-191-34-57. EDN: ZUFHEX

Dubinina, A.Yu. and Zolotov, A.O., Reproductive cycle and the scale of gonad maturity for rock sole *Lepidopsetta polyxystra*, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 191, pp. 58–78. doi 10.26428/1606-9919-2017-191-58-78. EDN: ZUFHFR

Dubinina, A.Yu. and Zolotov, A.O., Fecundity and maturation of northern rock sole *Lepidopsetta polyxystra* Orr et Matarese (2000) on the Pacific shelf of Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 172, pp. 119–132. EDN: QCKRWH

Dyakov, Yu.P., *Vosproizvodstvo kambaloobraznykh ryb (Pleuronectiformes) severnoy chasti Tikhogo okeana* (Reproduction of flatfishes (Pleuronectiformes) of the northern part of the Pacific Ocean), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskiy filial FGBNU VNIRO, 2025.

Dyakov, Yu.P., West Kamchatka flounders (distribution, biology and population dynamics), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 130, pp. 954–1000. EDN: HSLAEJ

Dyakov, Yu.P., Individual production of the Western Kamchatka mass species of Pleuronectidae family, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2002, vol. 6, pp. 100–115. EDN: UYWUAI

Dyakov, Yu.P., Flatfish (Pleuronectiformes) of the Far Eastern Seas of Russia, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2009.

Dyakov, Yu.P., *Kambaloobraznye (Pleuronectiformes) dal'nevostochnykh morei Rossii* (Flatfish (Pleuronectiformes) of the Far Eastern Seas of Russia), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2011.

Zolotov, A.O., Using the method of inverse growth calculations to determine the age composition of catches for certain species of marine commercial fish, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 4, pp. 1003–1017. doi 10.26428/1606-9919-2024-204-1003-1017. EDN: WSMBSP

Zolotov, A.O., Using the estimations of yellowfin sole (*Limanda aspera*) age structure in the western Bering Sea by its scales and otoliths for virtual populations analysis, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 147, pp. 36–46. EDN: JJYVZV

Zolotov A.O., A comparison of age assessment from scales and otoliths for yellowfin sole (*Limanda aspera* Pallas) and northern rock sole (*Lepidopsetta polyxystra* Orr et Matarese) in the western bering sea and east Kamchatka, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2006, vol. 8, pp. 198–206. EDN: KNPJAH

Zolotov, A.O., Flounders of the western Bering Sea: Abundance dynamics and biological features, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2010.

Zolotov, A.O., On possibility to differentiate flat-headed flounders of the northwestern Bering Sea on the base of morphological differences, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 139, pp. 180–188. EDN: HPMOLF

Zolotov, A.O., On population structure of flathead flounders off the coast of East Kamchatka and in the western Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 148, pp. 113–129. EDN: IBZMZN

Zolotov, A.O., On the limiting age of flounders (Pleuronectidae) of the Okhotsk and Bering seas and the Pacific coast of Kamchatka, in *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters: Materials of VIII international scientific conference, is dedicated to the 275th anniversary of the start of the Second Kamchatka Expedition (1732–1733)*, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2007, pp. 251–253. EDN: BGEARA

Zolotov, A.O., Size-age structure, linear growth, and maturation of yellowfin sole *Limanda aspera* Pallas (1814) in the southwestern Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 152, pp. 99–113. EDN: JVUIBP

Zolotov, A.O., Linear growth peculiarities of the starry flounder *Platichthys stellatus* Pallas from the Karaginsky Bay of Bering Sea, in *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters: Materials of IX international scientific conference, dedicated to the 100th anniversary of the start of the Kamchatka Expedition that was financed by F.P. Ryabushinskii*. — Petropavlovsk-Kamchatsky: Publishing house Kamchatpress, 2008, pp. 217–220. EDN: XOZIRF

Zolotov, A.O., Distribution and seasonal migrations of flounders in Karaginsky and Olutorsky gulfs, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2011, no. 21, pp. 73–100. EDN: ONQQUF

Zolotov, A.O. and Buslov, A.V., A review of modern fishery of flounders (Pleuronectidae) in the waters adjacent Kamchatka and some aspects of flounder fishing with danish seines, *Vopr. Rybolov.*, 2005, vol. 6, no. 3(23), pp. 499–517. EDN: KGXANH

Zolotov, A.O. and Buslov, A.V., Experience of using danish seine survey results to assess yellowfin sole stock abundance in Terpeniya Bay, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2025, vol. 77, pp. 41–60. doi 10.15853/2072-8212.2025.77.41-60. EDN: APEENC

Zolotov, A.O., Glubokov, A.I., and Varkentin, A.I., Development of approaches to regulation of flatfish fishery in the West Bering Sea zone, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2023, vol. 68, pp. 70–89. doi 10.15853/2072-8212.2023.68.70-89. EDN: TXDTPR

Zolotov, A.O. and Dubinina, A.Yu., Linear growth of the rock sole *Lepidopsetta polyxystra* Orr et Matarese (2000) in the Kamchatka waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 171, pp. 97–120. EDN: ZQCPRM

Zolotov, A.O. and Dubinina, A.Yu., On the seasonal pattern of formation of opaque zone on otoliths of the northern rock sole *Lepidopsetta polyxystra* of the Pacific shelf of Kamchatka and the Northern Kurils, *Vopr. Ichtiol.*, 2012, vol. 52, no. 9, pp. 668–670. doi 10.1134/S0032945212060112. EDN: RGIWOR

Zolotov, A.O. and Dubinina, A.Yu., Long-term stock dynamics and current fishery of flatfishes of the southern Kurile Islands, in *Sb. mater. Vseross. nauchn. konf. mezhdunar. uchastiem, posvyashch. 85-letiyu Kamchatskogo nauchno-issled. inst. rybn. khoz. okeanogr. "Vodnye biologicheskie resursy Rossii: sostoyanie, monitoring, upravlenie"* (Proc. All-Russ. Sci. Conf. Int. Participation, Commem. 85th Anniv. Kamchatka Res. Inst. Fish. Oceanogr. "Aquatic Biological Resources of Russia: State, Monitoring, and Management"), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2017, pp. 62–73. EDN: JUCYER

Zolotov, A.O. and Dubinina, A.Yu., Current status of stocks of flounders on the Pacific shelf of Kamchatka and the northern Kuril Islands and problems of regulation of their harvesting, *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 14, pp. 17–35. EDN: KWEDFA

Zolotov, A.O. and Zakharov, D.V., Soles of pacific coast of Kamchatka: stocks and fishery, *Rybn. Khoz.*, 2008, no. 3, pp. 44–47. EDN: JXJXNR

Zolotov, A.O., Terentiev, D.A., Novikova, O.V., and Il'in O.I., Long-term dynamics of demersal fish biomass on the shelf of West Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 173, pp. 30–45. EDN: RMTXAN

Ivankova, Z.G., Biology and stock condition of flounders in Peter the Great Bay. 1. Yellowfin sole and korean flounder, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2000, vol. 127, pp. 188–202. EDN: IBWPIF

Kolpakov, N.V., On the biology of the starry flounder *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae) in nearshore waters of northern Primorye, *Vopr. Ichtiol.*, 2005, vol. 45, no. 5, pp. 625–637. EDN: HSCEDP

Kuznetsov, V.V. and Kuznetsova, E.N., On changes in the Sea of Okhotsk fish community on the Western Kamchatka shelf, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 141, pp. 58–65. EDN: TNGICL

Kuznetsova, E.N. and Kunin, A.M., New data on the biology of the northern double-lined flounder *Lepidopsetta polyxystra* in the Pacific waters of North Kuril Islands and southeastern Kamchatka, *Vopr. Ichtiol.*, 2002, vol. 42, no. 3, pp. 336–340. EDN: DQQGRZ

Lakin, G.F., *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Vysshaya Shkola, 1990, 4th ed.

Mina, M.V. and Klevezal', G.A., *Rost zhivotnykh: analiz na urovne organizma* (Animal Growth: An Analysis on the Level of Organism), Moscow: Nauka, 1976.

Mineva, T.A., Biological characteristics and principles of rational use of flounder stocks in Peter the Great Bay, *Extended Abstract of Cand. (Biol.) Sci. Dissertation*, Vladivostok, 1971.

Moiseev, P.A., Cod and flounders of the Far Eastern seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1953, vol. 40.

Naumenko, N.I., Antonov, N.P., and Kupriyanov, S.V., Status of stocks and fishery of yellowfin flounder in northeastern Kamchatka, *Vopr. Rybolov.*, 2003, vol. 4, no. 2(14), pp. 315–326.

Ovcherenko, R.T., Commercial Far Eastern flounders (Pleuronectidae) of the Pacific waters of Kamchatka: biology and stocks, *Extended Abstract of Cand. (Biol.) Sci. Dissertation*, Moscow, 2024.

Orekhov, A.D. and Polutov, I.A., Development of the fishing industry in the Olyutorsky district, *Sots. rekonstruk. ryb. khoz-va Dal'nego Vostoka*, 1931, no. 8–10, pp. 81–84.

Petrova-Tychkova, M.A., On the biology of yellowfin flounder from Olyutorsky Bay, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1954, vol. 41, pp. 341–343.

Petrova-Tychkova, M.A., Some data on the biology of yellowfin flounder from the bay. Nagaevo, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1952, vol. 37, pp. 254.

Polutov, V.I., On the reproduction of the yellowfin estuary off the northeastern coast of Kamchatka, in *Issledovaniye biologii i dinamiki chislennosti promyslovykh ryb zapadnokamchatskogo shel'fa* (Research on the biology and dynamics of the number of commercial fish in the West Kamchatka shelf), Petropavlovsk-Kamchatsky: KoTINRO, 1991, Iss. 1, part 2, pp. 3–8.

Polutov, V.I., The rate of sexual maturation and fertility of the halibut flounder off the eastern coast of Kamchatka, in *Issledovaniye biologii i dinamiki chislennosti promyslovykh ryb zapadnokamchatskogo shel'fa* (Research on the biology and dynamics of the number of commercial fish in the West Kamchatka shelf), Petropavlovsk-Kamchatsky: KoTINRO, 1991, Iss. 1, part 2, pp. 16–22.

Polutov, V.I., The rate of sexual maturity and sex ratio of rock flounder in the Kronotsk Bay, *Issled. Biol. Ryb. Promysl. Okeanogr.*, Vladivostok: TINRO, 1975, no. 6, pp. 76–81.

Polutov, I.A., Stocks of flounder and bottom fish in the waters of Kamchatka and the development of active fishing, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 57, pp. 98–121.

Polutov, I.A., State of stocks and fishery of yellowfin flounder off the western coast of Kamchatka, *Tekhn.-ekonom. byul. Kamch. Sovnarkhoza*, 1958, no. 2–3, pp. 8–12.

Pometeev, E.V., About age and growth features of starry flounder *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae, Pleuronectiformes) off the northeastern Sakhalin, *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 4, pp. 163–172. EDN: OMPJWF

Pometeev, E.V., Distribution of starry flounder (*Platichthys stellatus*) on the northeastern Sakhalin shelf, *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 6, pp. 76–86. EDN: EOJJMQ

Pravdin, I.F., *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* (Guide to the Study of Fish), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966.

Sakun, O.F. and Butskaya, N.A., *Opredeleniye stadiy zrelosti i izucheniyeye polovykh tsiklov ryb* (Determination of stages of maturity and study of sexual cycles of fish), Moscow: Glavrybvod, 1963.

Tarasyuk, S.N., Biology and population dynamics of the main commercial flounders of Sakhalin, *Extended Abstract of Cand. (Biol.) Sci. Dissertation*, Vladivostok, 1997.

Tikhonov, V.I., The weight of the western part of Kamchatka yellowfin sole, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1975, vol. 98, pp. 99–105.

Tikhonov, V.I., Short period changes in the growth of the West Kamchatka yellowfin sole (*Limanda aspera* Pallas), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1976, vol. 100, pp. 53–57.

Tikhonov, V.I., Growth of yellowfin sole *Limanda aspera* (P.) in west Kamchatka coastal waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 73, pp. 127–140.

Tokranov, A.M., Length-age structure of the starry flounder, *Platichthys stellatus*, in the River Bol'shaya estuary (West Kamchatka), *Vopr. Ikhtiolog.*, 1993, vol. 33, no. 2, pp. 305–309.

Tokranov, A.M. and Zavarina, S.V., Size-age structure and sex ratio in the Alasca plaice, *Pleuronectes quadrituberculatus*, on the West Kamchatka shelf, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1992, vol. 32, no. 3, pp. 27–35.

Fadeev, N.S., *Biologiya i promysel tikhookeanskikh kambal* (Biology and fishery of Pacific flounders), Vladivostok: Dal'izdat, 1971.

Fadeev, N.S., *Kambaly yugo-vostochnoy chasti Beringova morya. Promyslovo-biologicheskii ocherk* (Flounders of the southeastern part of the Bering Sea. A field-biological sketch), Yuzhno-Sakhalinsk: Dal'nevost. kn. izd-vo, 1968.

Fadeev, N.S., Commercial, biological, and morphological characteristics of yellowfin flounder of Sakhalin, *Extended Abstract of Cand. (Biol.) Sci. Dissertation*, Vladivostok, 1962.

Fadeev, N.S., Commercial and biological characteristics of yellowfin flounder of southern Sakhalin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1963, vol. 49, pp. 3–64.

Fadeev, N.S., *Severotikhookeanskije kambaly (rasprostraneniye i biologiya)* (North Pacific Flounders (Distribution and Biology)), Moscow: Agropromizdat, 1987.

Fadeev, N.S., *Spravochnik po biologii i promyslu ryb severnoi chasti Tikhogo okeana* (A Reference Book on Biology and Harvesting of Fishes in the Northern Pacific Ocean), Vladivostok: TINRO-Tsent, 2005.

Chetvergov, A.V., Maturation of west Kamchatka flounders, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 130, pp. 940–953. EDN: HSLADZ

Chugunova, N.I., *Rukovodstvo po izucheniyu vozrasta i rosta ryb (metodicheskoye posobiye po ikhtiologii)* (Guidelines for studying the age and growth of fish (a manual on ichthyology)), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1959.

Shuntov, V.P., *Biologicheskiye resursy Okhotskogo morya* (Biological Resources of the Sea of Okhotsk), Moscow: Agropromizdat, 1985.

Yusupov, R.R., *Kambaly i paltusy (Pleuronectidae) severnoy chasti Okhotskogo morya (populyatsionnaya biologiya i razvitiye)* (Flounders and halibuts (Pleuronectidae) of the northern part of the Sea of Okhotsk (population biology and development)), Moscow: KMK, 2025.

Yusupov, R.R. and Kaika, A.I., Commercial and biological characteristics of the northern Okhotsk Sea flounders under conditions of increased pressure, in *Sostoyaniye rybnokhozyaystvennykh issledovaniy v basseine severnoi chasti Okhotskogo morya* (The Status of Fisheries Research in the Northern Sea of Okhotsk), Magadan: MagadanNIRO, 2009, no. 3, pp. 396–406.

Yusupov, R.R., Metelev, E.A., Sergeev, A.S., and Danilov, V.S., First data on size-age and sexual structure of Sakhalin sole *Limanda sakhalinensis* (Pleuronectidae) in the northern part of the Sea of Okhotsk, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2020, vol. 57, pp. 117–124. Doi 10.15853/2072-8212.2020.57.117-124. EDN: DQLLGQ

Yusupov, R.R. and Semenov, Yu.K., Maturation of flounder species in the northern part of the Sea of Okhotsk in 1997–2019, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2023, vol. 68, pp. 90–111. doi 10.15853/2072-8212.2023.68.90-111. EDN: WEHOHR

Yusupov, R.R. and Semenov, Yu.K., Size-age and sex-age structure of flounders in the northern part of the Sea of Okhotsk in 1997–2019, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2023, vol. 69, pp. 27–54. doi 10.15853/2072-8212.2023.69.27-54. EDN: DCYIQC

Beckman, D.W. and Wilson, C.A., Seasonal timing of opaque zone formation in fish otoliths, *Recent developments in fish otolith research*, Columbia: University of South Carolina Press, 1995, pp. 27–44.

Chilton, D.E. and Beamish, R.J., Age determination methods for fishes studied by the groundfish program at the Pacific Biological Station, *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 1982, vol. 60.

Kitano, Y., The Age and Growth on the Yellowfin sole (*Limanda aspera*) in Hecate Strait, British Columbia, *Technical Report № 109*, Canada: Fisheries research board of Canada, 1969.

Munk, K.M., Maximum ages of groundfishes in waters off Alaska and British Columbia and consideration of age determination, *Alaska Fish. Res. Bull.*, 2001, vol. 8, no. 1, pp. 12–21.

Nichol, D.G., Annual and between-sex variability of yellowfin sole, *Pleuronectes asper*, spring-summer distributions in the Bering Sea, *Fish. Bull.*, 1998, vol. 96(3), pp. 547–561.

Nichol, D.G., Effects of geography and bathymetry on growth and maturity of yellowfin sole, *Pleuronectes asper*, in the Bering Sea, *Fish. Bull.*, 1997, vol. 95(3), pp. 494–503.

Weber, D.D. and Shippen, H.H., Age-length-weight and distribution of Alaska plaice, rock sole, and yellowfin sole collected from southeastern Bering Sea in 1961, *Fish. Bull.*, 1975, vol. 74(3), pp. 919–925.

Поступила в редакцию 2.02.2026 г.

После доработки 26.02.2026 г.

Принята к публикации 6.03.2026 г.

The article was submitted 2.02.2026; approved after reviewing 26.02.2026;
accepted for publication 6.03.2026