Известия ТИНРО

2014 **Том 178**

УДК 597.587.9–116(265.53)

Ю.П. Дьяков*

Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

ПОЛОВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА И ВОСПРОИЗВОДСТВО ЖЕЛТОПЕРОЙ КАМБАЛЫ (*LIMANDA ASPERA*) ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

Обобщаются архивные данные по соотношению полов и его размерно-возрастной изменчивости у желтоперой камбалы *Limanda aspera* Pallas [1814], обитающей в восточной части Охотского моря. Размерно-возрастное соотношение полов в неполовозрелой и половозрелой части ее популяции существенно различается. Как у самцов, так и у самок естественная убыль связана с исходной численностью поколения, к которому они принадлежат. Высокая исходная численность вызывает и повышенную естественную смертность рыб таких генераций. У самцов и самок наблюдаются различия в зависимости доли зрелых рыб от возраста при разделении поколений по исходной численности. У обоих полов раньше начинают созревать рыбы малочисленных поколений. Скорость созревания рыб малочисленных поколений изменяется с возрастом в меньшей степени, чем у поколений высокой численности, т.е. процесс созревания более равномерен. На основании моделирования формирования численности генераций можно выдвинуть гипотезу о том, что благоприятные условия среды вызывают рост нерестовой части популяции и ведут к повышению доли самок в половозрелом потомстве. Следствием увеличения их доли при малой и средней численности популяции сначала становится возрастание числа рожденных впоследствии потомков, однако дальнейшее изменение полового состава в пользу самок-родителей приводит к нарушению оптимального соотношения полов и может негативно влиять на последующее воспроизводство. Динамика численности потомства значительно сильнее связана с числом родителей и до известных пределов в меньшей степени зависит от их полового состава.

Ключевые слова: желтоперая камбала, численность поколений, созревание, родительское стадо, потомство.

Diakov Yu.P. Sex-age structure and reproduction of yellowfin sole *Limanda aspera* in the eastern part of the Okhotsk Sea // Izv. TINRO. — 2014. — Vol. 178. — P. 68–86.

Data on sex ratio and size-age composition of yellowfin sole *Limanda aspera* Pallas [1814] in the eastern Okhotsk Sea are generalized. The sex structure is significantly different for mature and immature parts of this stock. Natural losses of both males and females depend on their year-class strength: the stronger the generation, the higher mortality. Besides, their maturing depends on the year-class strength, too: both males and females of high-abundant generations mature later, and rate of their gonads maturation decreases for elder age groups. Favorable environmental conditions supposedly promote growth of spawning stock with increasing of the females portion. So, for weak or mediate year-classes the leading increase of females provides an abundant recruitment at the beginning, but further the growing misbalance

* *Дьяков Юрий Петрович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, e-mail: diakov.u.p@kamniro.ru.*

Diakov Yury P., D.Sc., principal researcher, e-mail: diakov.u.p@kamniro.ru.

of sex ratio can effect on the reproduction negatively. However, dynamics of progeny correlates stronger with spawning stock than with sex ratio.
Key words: yellowfin sole, year-class strength, maturation, spawning stock, progeny.

Введение

Желтоперая камбала *Limanda aspera* Pallas [1814] — один из самых многочисленных видов камбал в восточной части Охотского моря, биомасса ее популяции занимает первое место в общей биомассе видов этой группы. Основу промысловых уловов камбал в водах западной Камчатки составляет именно желтоперая камбала. В связи с этим исследование воспроизводства и формирования численности ее популяции особенно актуально.

К одному из важнейших факторов воспроизводства популяции относится ее половая структура. С нею прямым образом связана динамика популяционной плодовитости, являющаяся начальным уровнем формирования численности поколений. Оптимальное соотношение полов в популяции относится к необходимым условиям успешного оплодотворения выметанной икры, что также относится к основам формирования численности рыб.

Половой состав популяции складывается из численности рыб разного пола у составляющих ее поколений. Численность рыб какого-либо пола в поколении в определенный момент времени регулируется двумя составляющими: исходной численностью и смертностью. По отношению к половозрелой части популяции вступает в действие и третья составляющая — скорость полового созревания.

Цель настоящей работы: выявление размерно-половых и половозрастных соотношений в популяции желтоперой камбалы восточной части Охотского моря; оценка связи исходной численности генераций с их естественной убылью и скоростью полового созревания рыб как факторами формирования половой структуры популяции этого вида; оценка связи численности и половой структуры нерестовой части популяции желтоперой камбалы с ее воспроизводством.

Материалы и методы

Материалом для исследований послужили архивные данные, собранные в многочисленных экспедициях, рейсах и на рыбообрабатывающих заводах сотрудниками КоТИНРО — КамчатНИРО и ТИНРО-центра в период с 1941 по 2011 г.

Из архивных материалов для изучения половозрастной структуры камбалы выбраны только те, которые включали в себя непосредственное определение возраста рыб. В качестве регистрирующей структуры для определения возраста использована чешуя или отолиты.

Для настоящих исследований был определен пол и измерена длина по Смиту (АС) у 47952 экз. желтоперой камбалы, а также определен возраст 20061 экз. этого вида.

Численность рыб в течение всего периода исследований оценивалась методом площадей путем траловой съемки. Как известно, траловая съемка является селективной по отношению к размерам и возрасту, вследствие чего число малоразмерных рыб младших возрастных групп учитывается не полностью. В связи с этим за исходную численность поколения (когорты) для оценки ее дальнейшей динамики мы принимали число рыб в модальной группе возрастного состава камбалы. Этим самым признавали, что оценки числа рыб этой группы и дальнейших ее изменений по мере старения являются адекватными. Как правило, к модальной группе у западнокамчатской желтоперой камбалы относились рыбы в возрасте 6 или 7 лет.

В качестве основных методов исследований в данном направлении использовали корреляционный и дисперсионный анализ, а также аналитическое моделирование.

Результаты и их обсуждение

Анализ многолетних первичных материалов (1941–2011 гг.) показал, что размерно-возрастное соотношение полов в неполовозрелой и половозрелой части популяции желтоперой камбалы, обитающей на востоке Охотского моря, существенно различается (рис. 1, 2).

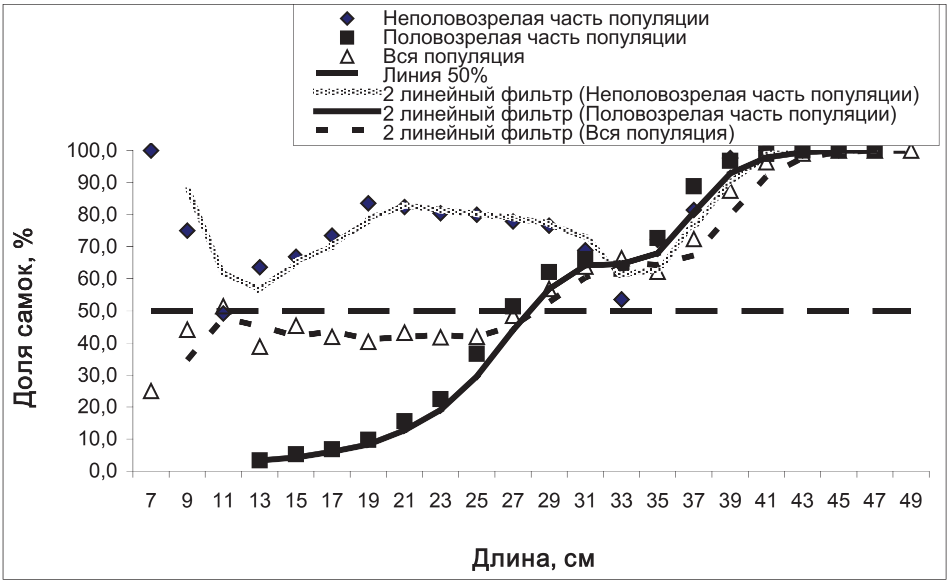


Рис. 1. Зависимость доли самок от длины тела у половозрелых и неполовозрелых особей желтоперой камбалы восточной части Охотского моря

Fig. 1. Percentage of females for mature and immature yellowfin sole in the eastern Okhotsk Sea, by size groups

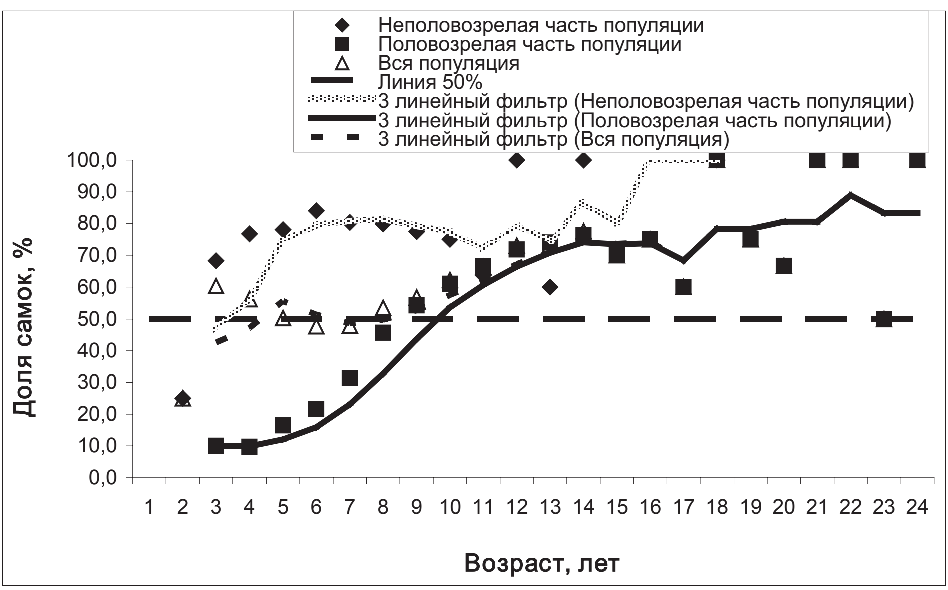


Рис. 2. Зависимость доли самок от возраста у половозрелых и неполовозрелых особей желтоперой камбалы восточной части Охотского моря

Fig. 2. Percentage of females for mature and immature yellowfin sole in the eastern Okhotsk Sea, by age groups

Если среди неполовозрелых рыб всех размерно-возрастных групп численность самок преобладает, то младшие половозрелые особи представлены в основном самцами. По мере их роста и старения доля самок неуклонно растет, достигая 100 % у крупных и старых рыб. В неполовозрелой части популяции такая закономерность выражена в значительно меньшей степени. Данные различия, несомненно, связаны с более ранним созреванием самцов и повышенной по сравнению с самками смертностью в относительно старших возрастных группах. Таким образом, для желтоперой камбалы характерен второй тип размерно-половых соотношений по классификации Д.Ф. Замахаева (1959).

Располагая соответствующими первичными материалами, мы попытались выяснить, какие же факторы влияют или могут влиять на формирование половой структуры и соотношение полов в исследуемой популяции желтоперой камбалы. Главным образом рассмотрели возможность влияния таких факторов, как численность, смертность и скорость полового созревания составляющих ее поколений рыб.

Простое сопоставление учтенной при траловых съемках численности популяции и доли в ней самок не выявило какой-либо определенной закономерности. Так, на фоне общей тенденции к ее росту в период с 1963 по 2011 г. доля самок у этого вида находилась практически на одном уровне, очень слабо снижаясь (рис. 3).

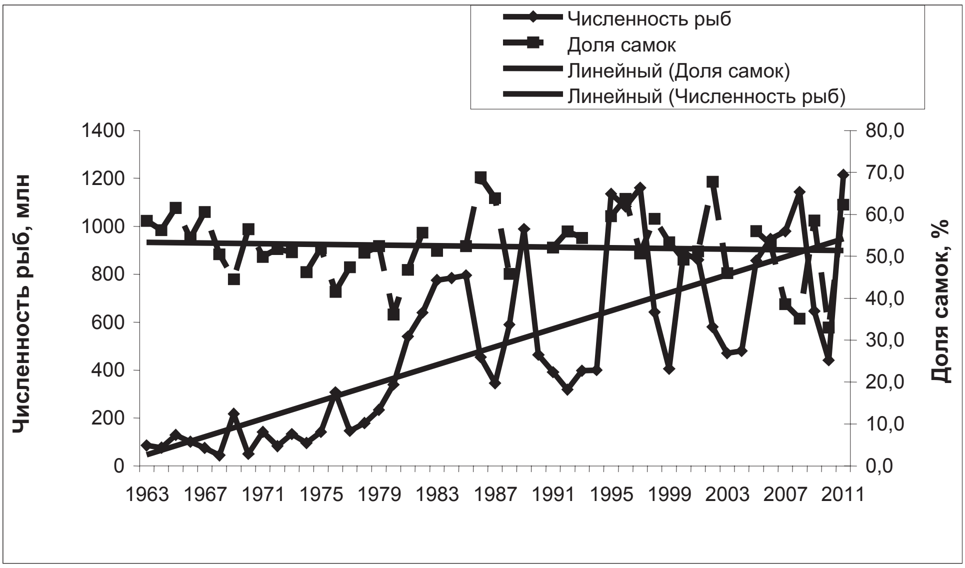


Рис. 3. Учтенная численность рыб и доля самок в популяции желтоперой камбалы восточной части Охотского моря

Fig. 3. Dependence of the females percentage on accounted stock of yellowfin sole in the eastern Okhotsk Sea

Средний уровень соотношения полов у восточноохотоморской желтоперой камбалы в целом можно признать стабильным во времени. В связи с этим основной задачей мы поставили исследовать динамику различных генераций желтоперой камбалы.

Достаточно точно это удается сделать только для той части популяции, которая в силу селективности орудия лова и особенностей распределения разных возрастных категорий рыб может быть полностью учтена при помощи используемого метода сбора материала — траловой съемки, поэтому за исходную численность особей разного пола в генерации принимали их число в модальной группе возрастного ряда, полученного при ежегодной оценке собранного материала. К таким модальным группам в подавляющем большинстве случаев относятся шести- и семигодовалые рыбы. Следовательно, полученные нами результаты анализа распространяются на часть популяции, состоящую из рыб в возрасте 6–7 лет и старше. В отдельных случаях для сравнения в расчетах использовали в качестве исходной численность других модальных классов, независимо от возрастной категории. К сожалению, при этом не учитывается влияние промысла на смертность в младших возрастных группах, которое также наблюдается, хотя и в значительно меньшей степени, чем у взрослых рыб.

Модельные эксперименты показывают, что при одной и той же смертности предельный возраст рыб многочисленной генерации должен быть выше, чем малочисленной. Однако у желтоперой камбалы восточной части Охотского моря такого не наблюдается. Более того, можно видеть определенную противофазность между отмеченным предельным возрастом рыб и исходной численностью поколений, рожденных в разные годы (рис. 4, 5). Причиной такого явления может быть повышенная естественная убыль высокочисленного поколения по сравнению с малочисленным.

Рис. 4. Исходная численность в возрасте 7 лет и предельный возраст поколений самцов желтоперой камбалы

Fig. 4. Dependence of the maximal age of the yellowfin sole males on the year-class strength at age 7 years

Рис. 5. Исходная численность в возрасте 7 лет и предельный возраст поколений самок желтоперой камбалы

Fig. 5. Dependence of the maximal age of the yellowfin sole females on the year-class strength at age 7 years

Следует, однако, иметь в виду, что в данном случае естественная убыль играет намного более существенную роль в динамике численности поколений, рожденных в середине 1970-х гг. и позже. До этого времени в восточной части Охотского моря велся более интенсивный и неконтролируемый промысел камбал отечественными и зарубежными рыбаками.

Использовать для решения поставленной задачи традиционные показатели естественной убыли или мгновенного коэффициента смертности не сочли целесообразным, так как у конкретных генераций в течение жизни эти показатели меняются с возрастом. Особенности примененного нами анализа требуют единого числового критерия, отражающего среднюю убыль в течение всего периода от исходной численности до полной элиминации генерации. Поэтому оценку уровня смертности различных по исходной численности генераций камбал производили следующим способом. Для ряда значений численности каждой конкретной генерации в ее разном возрасте, начиная с возраста исходной численности, рассчитали уравнение линейной регрессии по возрасту: $y = a + bx$, где y — численность генерации, млн рыб; x — возраст генерации, лет. Затем в качестве критерия убыли генерации использовали отношение параметров уравнений b/a. В связи с тем что численность поколения с возрастом только снижается, значение параметра b будет только отрицательным (при положительном a, так как значение исходной численности всегда положительно). В противном случае (их были единицы среди примерно полусотни) данную генерацию из дальнейшего анализа исключали. Следовательно, используемый нами критерий b/a будет всегда отрицательным, и чем он больше по абсолютному значению (модулю), тем выше характеризуемый им уровень годовой убыли генерации, начиная с возраста исходной численности.

Применение линейной регрессии для описания динамики численности поколения во времени является довольно упрощенным способом. Чаще всего такая динамика могла быть более адекватно описана убывающей экспонентой, однако достоинство линейной регрессии, по нашему мнению, заключается в том, что мы получаем единый и однозначный критерий, безусловно отражающий интенсивность убыли поколения, который легко может быть использован в дальнейших операциях количественного анализа. Следует отметить, что упоминаемый далее термин «критерий убыли» отличается от традиционного показателя убыли, является условным и принят лишь в рамках настоящей статьи.

В первую очередь с исходной численностью соответствующих поколений сопоставили приведенный критерий, рассчитанный по наблюденным данным, полученным посредством траловой съемки. Таким образом, выполнен анализ для реально сложившихся обстоятельств, т.е. в условиях промысла (рис. 6, 7).

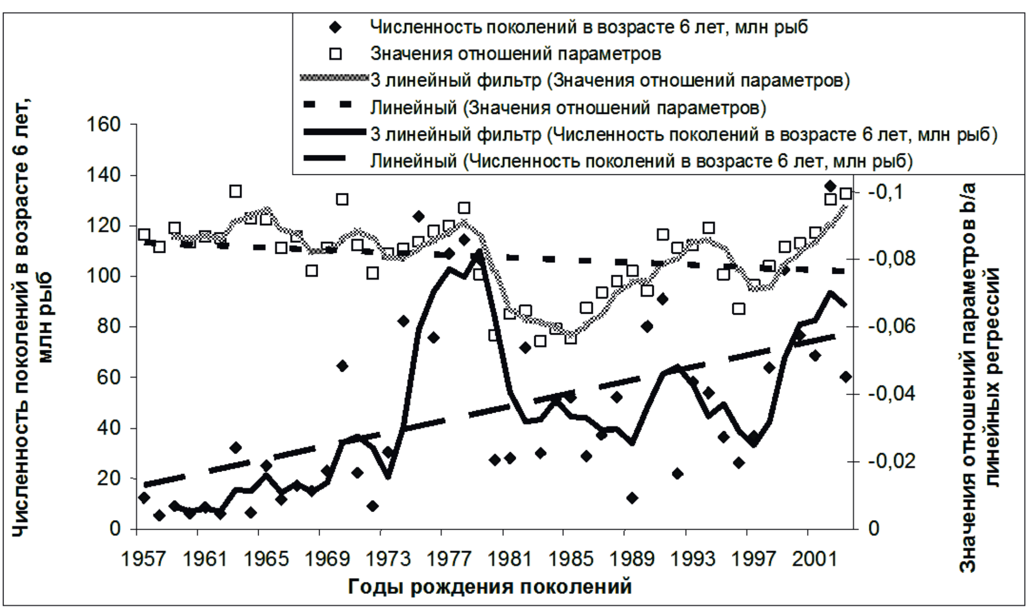


Рис. 6. Исходная численность поколений самцов в возрасте 6 лет и значения критерия их общей годовой убыли

Fig. 6. Dependence of annual mortality of the yellowfin sole males on the year-class strength at age 6 years

Анализируя представленные рисунки, можно заключить, что в период интенсивного неконтролируемого промысла (до середины 1970-х гг.) общая смертность поколений желтоперой камбалы была очень высока при их низкой исходной численности. В условиях

Рис. 7. Исходная численность поколений самок в возрасте 6 лет и значения критерия их общей годовой убыли

Fig. 7. Dependence of annual mortality of the yellowfin sole females on the year-class strength at age 6 years

ограниченного промысла (после введения 200-мильных экономических зон во второй половине 1970-х гг.) общая смертность снижалась у малочисленных и повышалась у многочисленных поколений. По нашему мнению, это может быть вызвано подавлением естественных механизмов регулирования численности при чрезмерном вылове камбалы и включением их после существенного ограничения антропогенного воздействия.

Следует иметь в виду, что желтоперая камбала восточной части Охотского моря на протяжении многих лет является объектом довольно интенсивной промысловой эксплуатации. Промысел существенно увеличивает смертность камбалы, искажая ее естественный уровень. Для решения поставленных нами задач мы попытались оценить динамику численности особей желтоперой камбалы разного пола в отдельных поколениях, как если бы промысел отсутствовал и процессы такой динамики носили бы естественный характер.

С целью оценки предполагаемой динамики численности поколений желтоперой камбалы без воздействия промыслового изъятия прибегли к аналитическому моделированию. С этой целью, преобразуя известную формулу (Засосов, 1970)

$$\varphi = v_F + v_M - v_F\, v_M,$$

получили

$$v_M = (\varphi - v_F)/(1 - v_F), \qquad (1)$$

где φ — общая убыль, доли ед.; v_M — естественная убыль, доли ед.; v_F — промысловая убыль, доли ед.

Для шага в один год, принимая $\varphi = (S_t - S_{t+1})/S_t$, $v_F = n_t/S_t$, где S_t и S_{t+1} — фактически учтенная при траловой съемке численность особей данного поколения в возрасте t и $t+1$, млн рыб; n_t — фактическое промысловое изъятие особей данного поколения в возрасте t, млн рыб; а также используя формулу (1), получили

$$N_{t+1} = N_t \cdot [S_{t+1}/(S_t - n_t)], \qquad (2)$$

где N_t и N_{t+1} — ожидаемая в отсутствие промысла расчетная численность поколения соответственно в возрасте t и $t+1$, млн рыб.

Построенную модель (2) использовали для оценки ожидаемой при отсутствии промысла численности самцов или самок каждой исследуемой генерации. При этом принимали, что $N_0 = S_0$, т.е. расчетная исходная численность генерации равна фактически учтенной при съемке в том возрасте, когда она была модальной в возрастном ряду выборки, полученной в конкретном году.

Фактически наблюдаемая при траловых съемках и смоделированная для условий отсутствия промысла средняя численность поколений самцов и самок желтоперой камбалы показана на рис. 8 и 9.

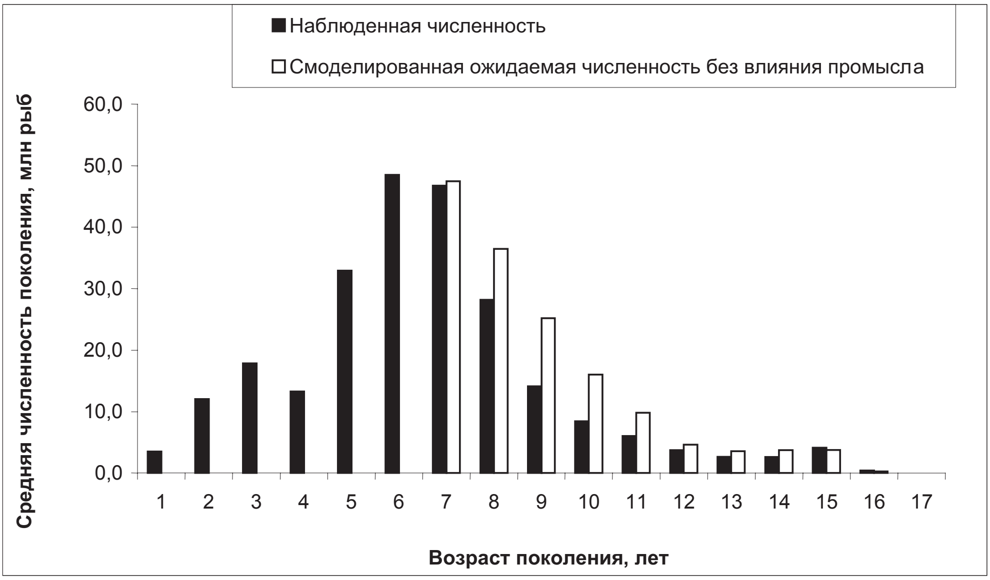


Рис. 8. Средняя численность поколений самцов желтоперой камбалы в разном возрасте
Fig. 8. Mean number of the yellowfin sole males, by ages and year-classes

Рис. 9. Средняя численность поколений самок желтоперой камбалы в разном возрасте
Fig. 9. Mean number of the yellowfin sole females, by ages and year-classes

Следует, однако, заметить, что при рассмотрении отдельных поколений иногда наблюдаются существенные выбросы модели, что, по всей вероятности, вызвано неизбежными ошибками в определении возраста и в оценке численности.

Для оценки исследуемой связи применили корреляционный анализ. Рассчитали значения корреляций между величинами исходной численности поколений и критериями (***b/a*** вышеуказанной линейной регрессии) их последующей убыли, используя смоделированные значения численности генераций в разном возрасте. Для сравнения выбрали несколько вариантов исходной численности. К ним относятся: 1 — численность поколения любой (независимо от возраста) модальной возрастной группы в рядах, построенных по результатам траловых съемок; 2 — численность поколений в возрасте 5, 6, 7, 8 лет отдельно, в тех случаях, когда эти возрастные группы являются модальными; 3 — численность поколений в возрасте 6 или 7 лет отдельно, независимо от того, являются эти возрастные группы модальными или нет. Результаты произведенных расчетов показаны в табл. 1.

Таблица 1

Коэффициенты корреляций между исходной численностью поколений желтоперой камбалы и критерием их последующей естественной убыли (пояснения в тексте, k — число степеней свободы: $n - 2$)

Table 1

Correlation coefficients between the year-class strength and natural mortality for yellowfin sole (see detailed explanations in the text, k — degree of freedom: $n - 2$)

Пол	Возраст рыб при исходной (модальной) численности поколения, лет						
	Все модальные группы	5	6	7	8	6*	7*
Самцы	**–0,51****** *k = 44*	**–0,80**** *k = 5*	**–0,72****** *k = 13*	–0,45 *k = 14*	–0,30 *k = 7*	**–0,46****** *k = 43*	**–0,42****** *k = 45*
Самки	**–0,50****** *k = 44*	–	**–0,74**** *k = 8*	–0,23 *k = 15*	**–0,82**** *k = 5*	**–0,55****** *k = 41*	**–0,42****** *k = 43*

* Независимо от того, является ли данная группа модальной.
** Статистически достоверен на 95 %-ном уровне.
*** Статистически достоверен на 99 %-ном уровне.

В качестве иллюстрации одной из таких связей приведен рис. 10.

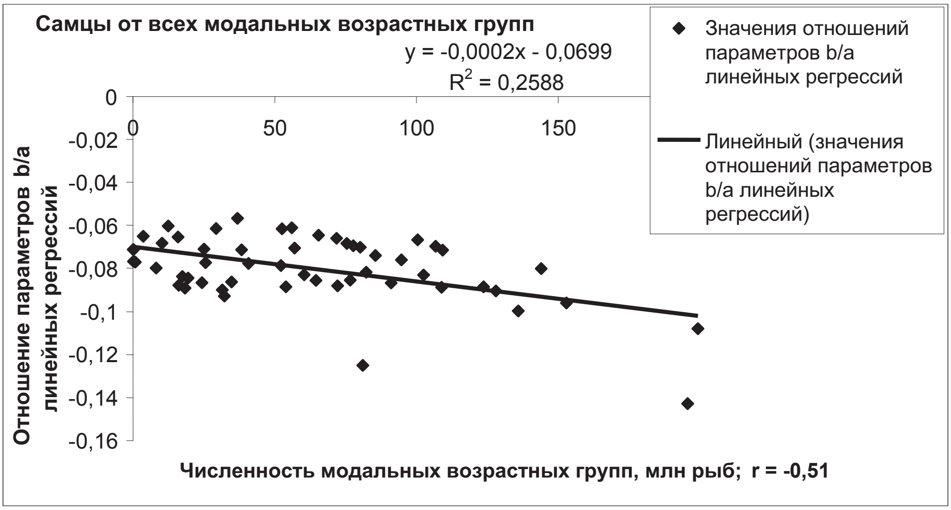
Коэффициенты корреляции показывают, что связи между рассматриваемыми переменными отрицательны. Это означает, что чем больше исходная численность поколения, тем выше его последующая смертность. Однако чем старше рыбы, число которых мы принимаем за исходное, тем меньше выражена связь между исходной численностью и отношением ***b/a***. Коэффициенты корреляции между соответствующими переменными для семи- и восьмигодовалых самцов, а также семигодовалых самок, когда их численность в указанном возрасте являлась модальной в выборках, статистически недостоверны (табл. 1). Исключением стала связь между исходной численностью самок в возрасте 8 лет и дальнейшей убылью поколения. По всей видимости, в старших возрастных группах их исходная численность снижает свое влияние на смертность рыб по мере дальнейшего старения. В особенной степени это характерно для самцов, менее выражено у самок. Одной из причин такой тенденции, наряду с прочими, по нашему мнению, может быть то, что если предельный возраст закреплен генетически, то при высокой исходной численности поколения его смертность должна быть выше, чем при низкой.

Для исследования формирования половой структуры в половозрелой части популяции желтоперой камбалы в зависимости от исходной численности составляющих ее поколений рассмотрели некоторые особенности полового созревания многочисленных и малочисленных генераций. С этой целью разделили все генерации этого вида на две группы. К группе многочисленных генераций отнесли те, исходная численность которых была выше средней для всей их совокупности, а к группе малочисленных — с исходной численностью ниже средней. В каждой группе оценили среднюю долю половозрелых рыб в зависимости от возраста, а также скорость полового созревания. На основе полученных данных построили модели полового созревания камбалы.

Уравнения зависимости доли половозрелых особей от возраста выглядят следующим образом.

Для малочисленных генераций самцов $\boldsymbol{N_i = 100 - 100{,}0001 \cdot 10^{-0{,}239166*(ti-2)}}$ (пределы возраста 2–13 лет);

для многочисленных генераций самцов $\boldsymbol{N_i = 100 - 268{,}9709 \cdot 10^{-0{,}429705*(ti-2)}}$ (пределы возраста 3–15 лет);



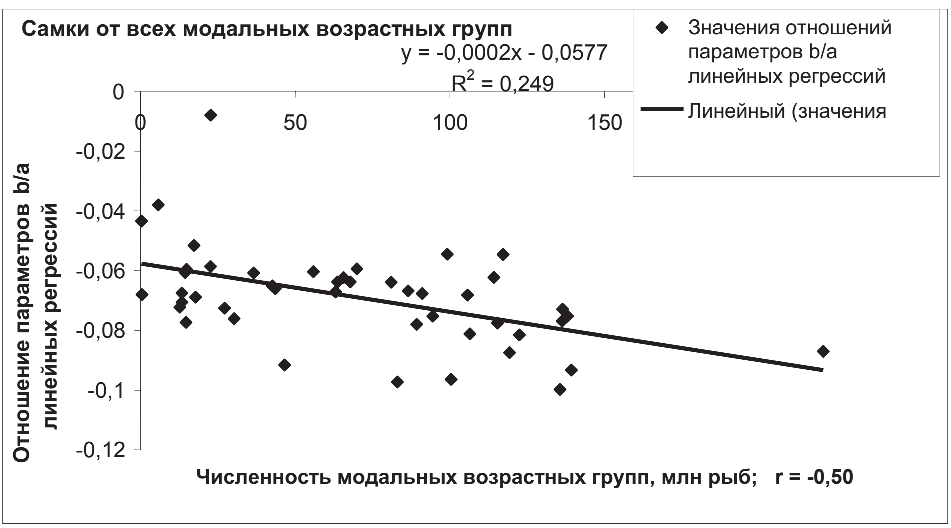


Рис. 10. Связь между исходной численностью поколений желтоперой камбалы и критерием их естественной убыли (**r** — коэффициенты корреляции с уровнем статистической достоверности 99 %)

Fig. 10. Correlation between the year-class strength and natural mortality for yellowfin sole (**r** — correlation coefficient with significance 99 %)

для малочисленных генераций самок $N_i = 100/(1 + 10^{1,289625 - 0,18509*ti})$ (пределы возраста 2–21 год);

для многочисленных генераций самок $N_i = 100/(1 + 10^{2,593896 - 0,35615*ti})$ (пределы возраста 2–22 года),

где N_i — доля половозрелых рыб в возрасте i, %; t_i — возраст, лет.

Графическая интерпретация построенных моделей приведена на рис. 11.

Преобразуя вышеуказанные уравнения, получили модели скорости полового созревания желтоперой камбалы.

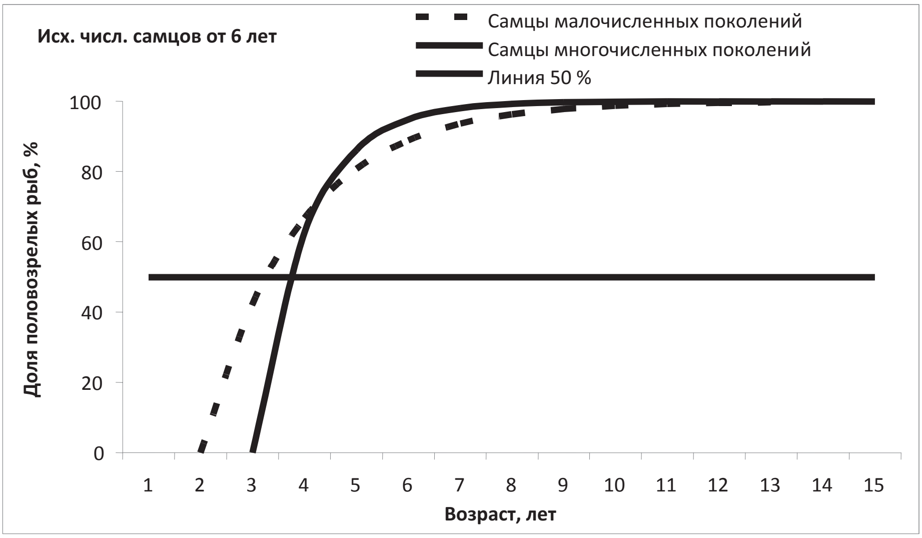
Для малочисленных генераций самцов $\Delta N/\Delta t = 100,0001\,(10^{-0,239166*(ti-3)} - 10^{-0,239166*(ti-2)})$;

для многочисленных генераций самцов $\Delta N/\Delta t = 268,9709(10^{-0,429705*(ti-3)} - 10^{-0,429705*(ti-2)})$;

для малочисленных генераций самок $\Delta N/\Delta t = 100\,(10^{1,29-0,18509*(ti-1)} - 10^{1,29-0,18509ti})/(1 + 10^{1,29-0,18509ti} + 10^{1,29-0,18509*(ti-1)} + 10^{2,58-0,18509t-0,18509*(ti-1)})$;

для многочисленных генераций самок $\Delta N/\Delta t = 100\,(10^{2,59-0,35615*(ti-1)} - 10^{2,59-0,35615ti})/(1 + 10^{2,59-0,35615ti} + 10^{2,59-0,35615*(ti-1)} + 10^{5,19-0,35615ti-0,35615*(ti-1)})$,

где $\Delta N/\Delta t$ — скорость созревания генерации — доля достигших половозрелости рыб за год, %; t_i — возраст, лет.



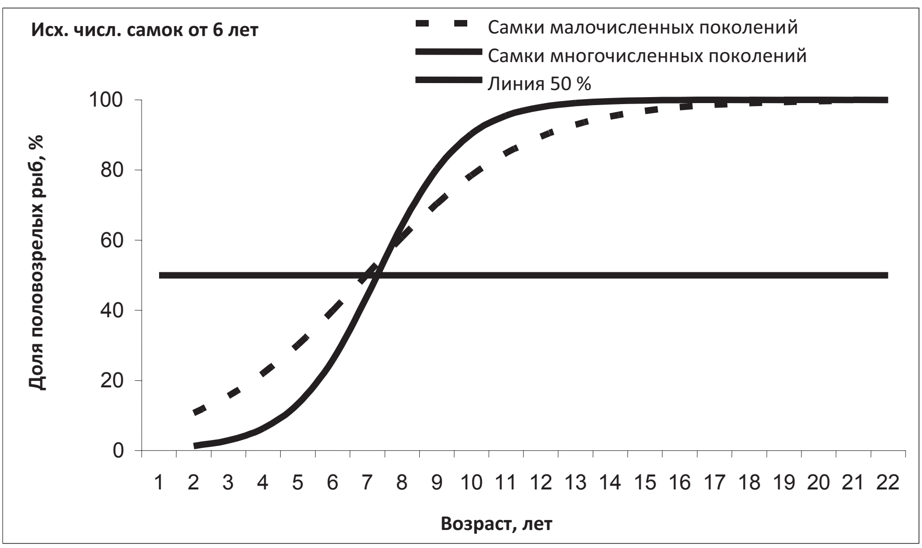


Рис. 11. Зависимость доли созревших особей желтоперой камбалы от возраста, %
Fig. 11. Percentage of mature yellowfin sole, by ages

Графическая интерпретация моделей скорости созревания желтоперой камбалы приведена на рис. 12.

Как у самцов, так и у самок наблюдаются различия в зависимости доли зрелых рыб от возраста при разделении поколений по исходной численности в возрасте 6 лет. У обоих полов раньше начинают созревать рыбы малочисленных поколений, и в младших возрастных группах доля зрелых рыб у малочисленных поколений выше, чем у многочисленных.

Несмотря на то что начало созревания самцов многочисленных генераций происходит позднее, скорость их созревания до 6–7-летнего возраста выше, чем у самцов малочисленных поколений. Затем она становится практически равной.

Скорость созревания наиболее младших и наиболее старших самок многочисленных поколений ниже, а средневозрастных самок существенно выше, чем у поколений низкой численности.

Благодаря такой динамике доля созревших рыб в средних и старших возрастных группах у многочисленных поколений желтоперой камбалы превышает таковую у малочисленных до полного созревания всех рыб, хотя у поколений с высокой численностью самок в наиболее старшем возрасте скорость их созревания вновь значительно падает.

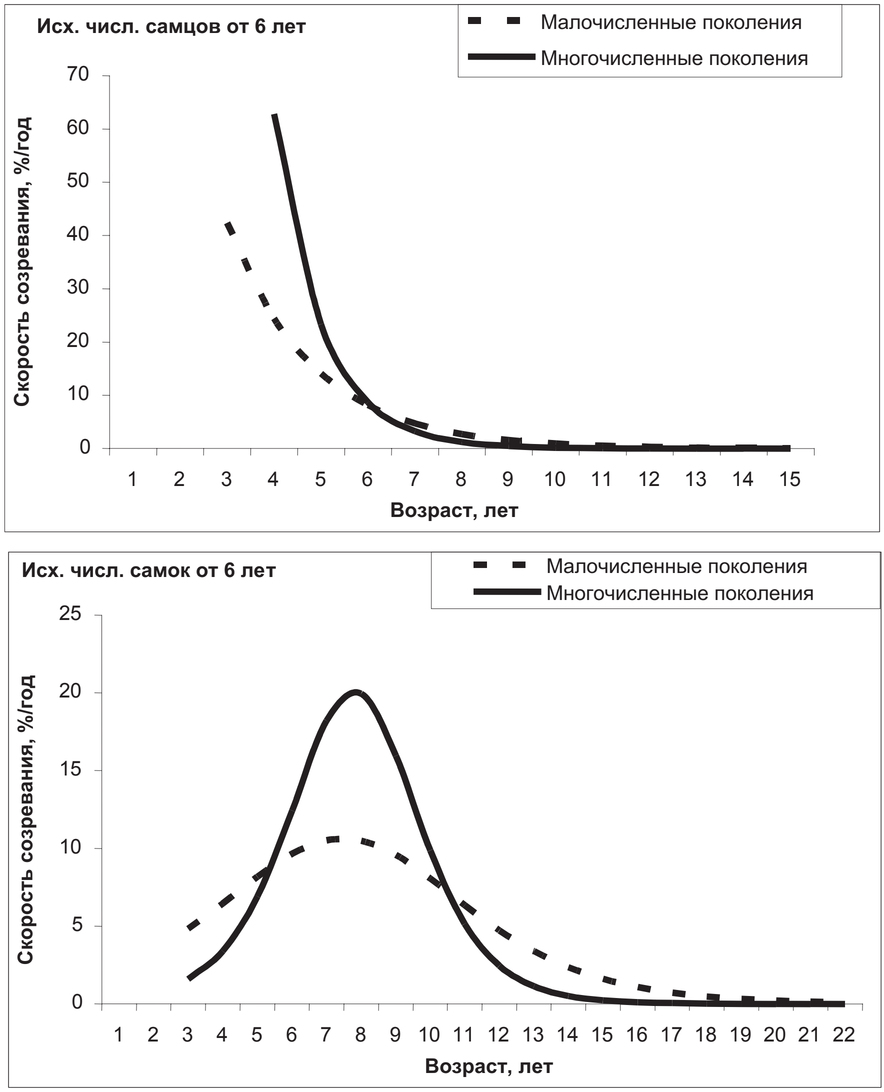


Рис. 12. Скорость созревания желтоперой камбалы у поколений разной численности
Fig. 12. Rate of maturing for year-classes of yellowfin sole with different strength

Скорость созревания рыб малочисленных поколений изменяется с возрастом в меньшей степени, т.е. процесс созревания более равномерен.

Основываясь на полученных результатах, мы выдвигаем две гипотезы для объяснения таких особенностей созревания поколений желтоперой камбалы разной численности.

Первая из них предполагает, что различия в динамике скорости созревания у малочисленных и многочисленных поколений, возможно, вызваны внутривидовой конкуренцией между поколениями, когда многочисленные поколения угнетают малочисленные.

По второй — рыбы многочисленных поколений, задержавшись с началом созревания, компенсируют это обстоятельство повышенной его скоростью. Кроме того, это может быть компенсацией более высокой смертности у многочисленных поколений. За счет этого они раньше достигают близкого к полному созреванию уровня, после чего скорость созревания существенно снижается.

С целью оценки влияния возраста и размеров рыб на соотношение полов в соответствующих размерно-возрастных классах выполнили двухфакторный дисперсионный анализ неортогонального иерархического комплекса, где за фактор ***A*** был принят возраст (лет), а за фактор ***В*** — длина рыб (см). В качестве градаций факторов приняли следующие интервалы: для фактора ***А*** — $А_1 < 5$; $А_2 =$ 5–8; $А_3 =$ 9–12; $А_4 > 12$; для фактора ***В*** — $В_1 =$ 11–32; $В_2 =$ 33–47.

Окончательные результаты анализа сведены в табл. 2.

Таблица 2

Результаты дисперсионного анализа влияния возраста и длины рыб на соотношение полов у желтоперой камбалы

Table 2

Results of dispersion analysis of age and size effects on sex ratio for yellowfin sole

Вариация	Степени свободы	Суммы квадратов	Средние квадраты	Дисперсионные отношения			Сила влияния		
				Fф	*Fst.* 5 %	*Fst.* 1 %	h^2_A	h^2_B	h^2_y
По фактору ***А***	3	16457,8	5485,9	1,35	2,7	3,9	0,15	–	–
По фактору ***В***	4	16267,9	4067,0	**11,65**	2,4	3,5	–	0,55	–
Остаточная	119	41557,9	349,2	–	–	–	–	–	0,30
Общая	126	74283,6	–	–	–	–	–	–	–

Примечание. Fф — фактическое дисперсионное отношение; *Fst.* — стандартные значения критерия Фишера (соответственно при 5 %-ном и 1 %-ном уровнях значимости); h^2_A — показатель силы влияния фактора *А*; h^2_B — показатель силы влияния фактора *В*; h^2_y — показатель силы влияния других факторов.

Расчеты показали статистически высоко достоверное влияние длины рыб на изменение соотношения полов у камбалы (соответствующий критерий выделен жирным шрифтом в табл. 2). Критерий зависимости этого показателя от возраста ниже значимого порога достоверности. Сила влияния возраста камбалы на соотношение полов равна 15 %, ее длины — 55, а других факторов — 30 %.

Таким образом, половая структура популяции восточноохотоморской желтоперой камбалы зависит главным образом от размеров составляющих ее особей. Влияние возраста носит второстепенный характер и реализуется через изменение длины рыб. В те периоды, когда популяция в большой степени представлена крупными рыбами старшего возраста, соотношение полов будет сдвинуто в сторону самок. На основании этого можно предположить, что различия в уровне смертности рыб разного пола у быстрорастущих особей камбалы существенно выше, чем у медленнорастущих.

Анализ связи соотношения полов с численностью половозрелой части популяции показал, что в наибольшей степени такая связь проявляется с временным лагом 5 лет между переменными (рис. 13), т.е. изменение доли половозрелых самок сильнее всего связано с изменением численности половозрелых рыб 5 лет назад. Указанная связь положительна, и следует принять во внимание, что в возрасте 5 лет начинается массовое созревание желтоперой камбалы. Таким образом, повышение численности репродуктивной части популяции вызывает смещение ее полового состава в сторону преобладания самок, главным образом у потомства. Вполне вероятно, что данное обстоятельство — реакция популяции на благоприятные условия среды, что предполагает возможность ее роста в перспективе, путем увеличения популяционной плодовитости.

Вместе с тем известно, что зависимость численности потомства от численности родителей не является линейной, а носит куполообразный характер, т.е. наиболее многочисленное поколение рождается при средней численности родительского стада (Dyakov, 1995; Дьяков, 2002, 2011). Сопоставляя данный факт с изложенными выше результатами анализа, можно предположить, что существует определенное интегральное воздействие величины родительской части популяции и ее полового состава на формирование численности поколений. Для того чтобы проверить это предположение, попытались исследовать воздействие одновременно двух факторов на численность поколения в потомстве: численности родительского стада и доли в нем самок. Выполнили три варианта анализа, когда за численность рыб в потомстве последовательно принималось число рыб в возрасте 4, 6 и 7 лет (рис. 14).

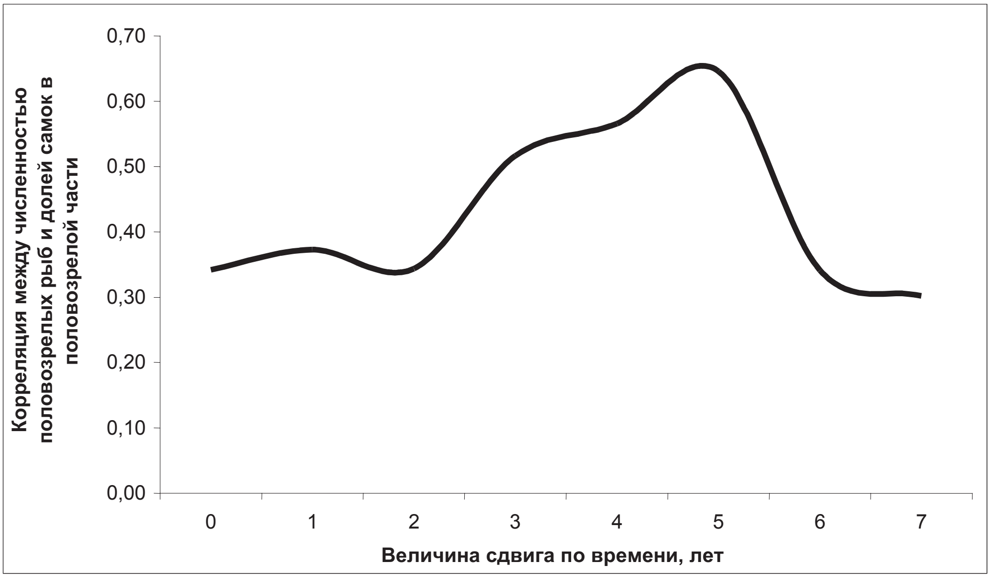


Рис. 13. Кореллограмма связи численности рыб и долей самок в половозрелой части популяции желтоперой камбалы

Fig. 13. Correlation between abundance and females percentage for mature yellowfin sole

Можно видеть, что во всех трех вариантах численность потомства наиболее высока при средней численности родителей. При низкой и высокой численности родительского стада в потомстве появляются малочисленные поколения.

При средней численности родителей по мере роста доли самок в родительском стаде численность потомства в возрасте 4 года снижается. При высокой численности родителей численность четырехлетнего потомства по мере роста доли самок в родительском стаде слабо повышается.

По мере роста численности родителей от низкой до средней и роста доли самок в родительской части популяции число рыб в поколении потомства в возрасте 6 лет возрастает. При низкой и высокой численности родителей численность потомства этого же возраста практически не зависит от доли самок в родительском стаде.

Численность потомства в возрасте 7 лет почти не изменяется в зависимости от доли самок в родительском стаде средней величины. В то же время оно заметно снижается при повышенной доле самок у многочисленных родителей. Снижение численности потомства в старшем возрасте, рожденного от многочисленных родителей с повышенной долей самок, может являться механизмом стабилизации динамики популяции.

С целью исследования поведения системы «родители — потомство» построили модель ее динамики в зависимости от двух факторов: численности родительского стада и доли в нем самок. Возраст потомства принят за 6 лет, так как данная возрастная группа относится к наиболее частым модальным классам. Двухфакторную модель создали на основе двух уравнений: уравнения Рикера (Максименко, Антонов, 2004), характеризующего связь численности потомства с числом родителей, и полинома третьего порядка, использованного для аппроксимации связи численности потомства с долей самок в родительской части популяции.

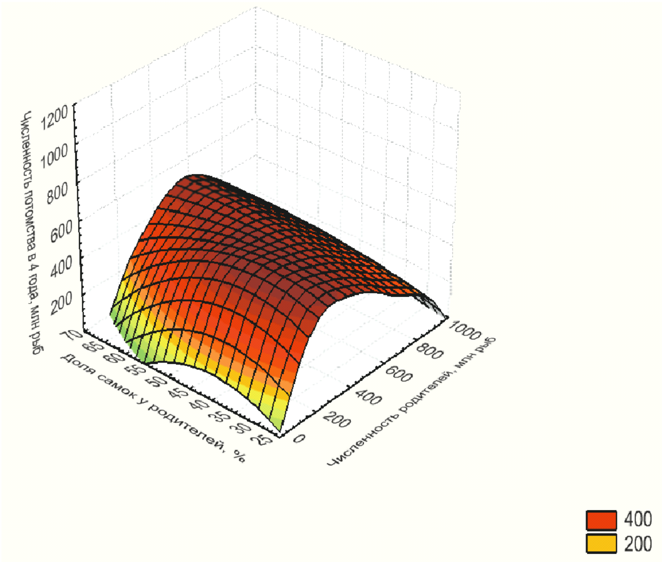
В аналитическом виде модель выглядит следующим образом:

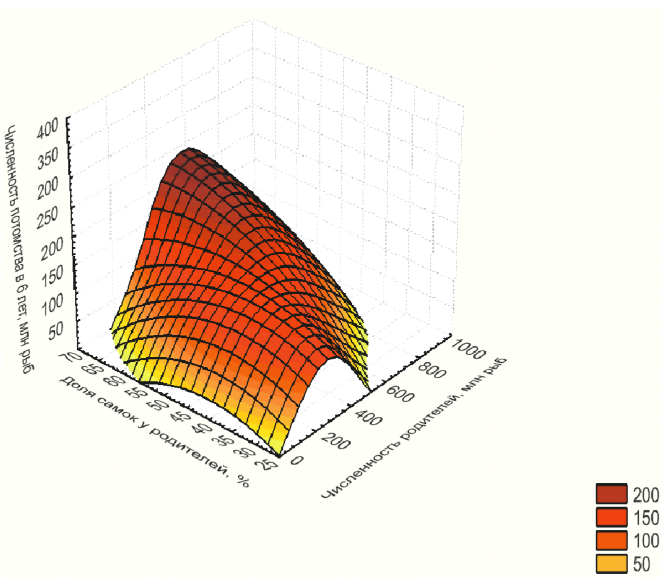
$$R = 0{,}65315Se^{-0{,}00269S} - 0{,}00054N^3 + 0{,}02869N^2 + 0{,}10927N + 3{,}30950,$$

где R — численность поколения потомства в возрасте 6 лет, млн рыб; S — численность родителей, млн рыб; N — доля самок в родительском стаде, %.

Ее графическая интерпретация приведена на рис. 15.

На диаграмме рассеяния в трехмерных координатах (рис. 15, А), так же как и при иллюстрации сплайна, построенного на основе эмпирических значений (см. рис. 14 для шестигодовалых рыб), довольно отчетливо прослеживается тенденция к возрас-





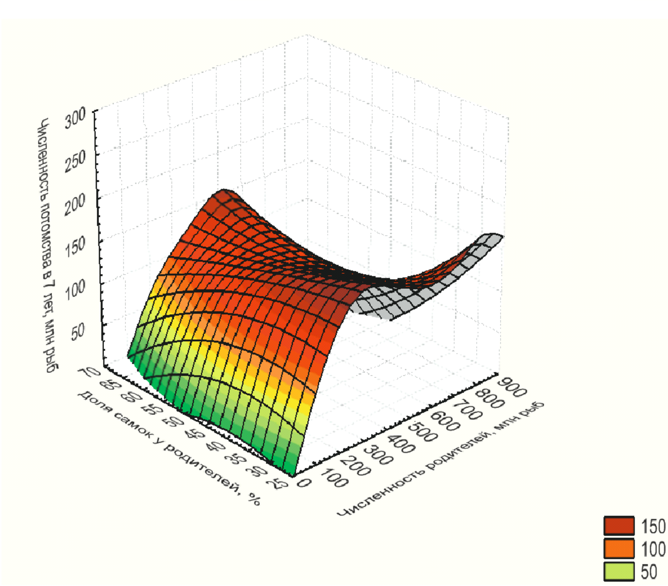
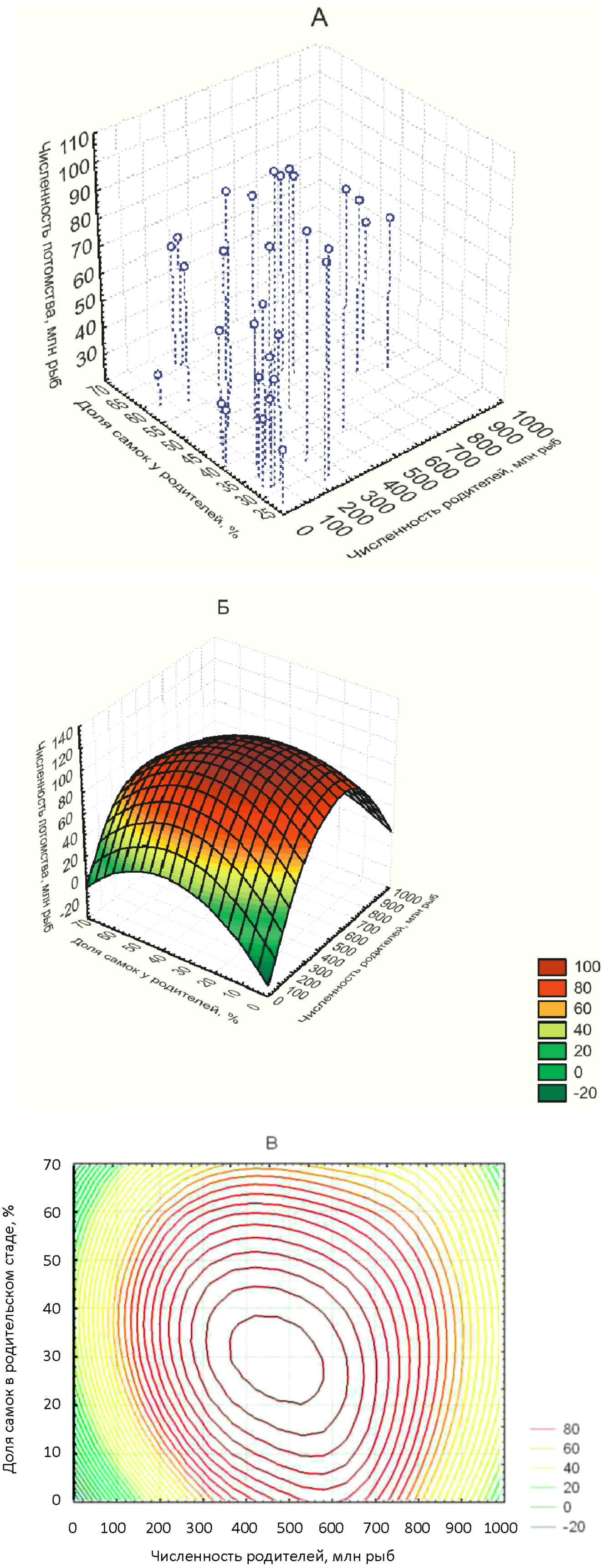


Рис. 14. Зависимость численности потомства от численности родителей и доли самок в родительском стаде

Fig. 14. Dependence of recruits number on spawning stock and its females portion

Рис. 15. Двухфакторная модель связи численности поколения в потомстве в возрасте 6 лет с численностью родителей и долей самок в родительском стаде: **А** — трехмерная диаграмма рассеяния; **Б** — график поверхности; **В** — контурная диаграмма

Fig. 15. 2-factor modeling of the year-class strength at age 6 years for yellowfin sole in dependence on parental spawning stock and its females portion: **A** — 3D scattering diagram; **Б** — curve of the surface; **В** — counter diagram



танию численности потомства с увеличением доли самок-родителей по мере роста родительского стада до его среднего уровня численности. Поверхность модели (рис. 15, Б) имеет куполообразную форму и показывает, что в наибольшей степени численность потомства зависит от числа родителей, возрастая до максимума при средней величине родительского стада и снижаясь по мере его отклонения в ту или другую сторону.

Вместе с тем поверхность и особенно контурная диаграмма модели (рис. 15, Б, В) демонстрируют градиент повышения численности потомства по мере роста доли самок до определенных пределов у родителей низкой и средней численности. Дальнейшее смещение у них соотношения полов в сторону самок вызывает снижение численности потомства, причем у поколений, рожденных от малочисленных родителей, это происходит при более высокой доле самок в родительском стаде по сравнению с потомством, появившимся от родительского стада средней численности. Потомство, рожденное от многочисленных родителей, практически не показывает роста численности с увеличением доли самок-родителей до 40–50 %-ного уровня, после достижения которого число рожденных потомков резко снижается.

Таким образом, при низкой численности родительского стада существенную роль в формировании потомства играет, по всей видимости, популяционная плодовитость, которая, возрастая с увеличением доли самок до определенных пределов, приводит к повышению численности рожденного поколения. При средней численности родителей формирование потомства, вероятно, зависит и от степени оплодотворенности икры, так как соотношение полов у родителей, в случае рождения высокочисленных генераций, сдвинуто в сторону самцов, оптимальное количество которых составляет, судя по модели, 1,5–3,0 на самку. В условиях многочисленного родительского стада хорошо выражено влияние плотностных факторов, когда возрастание доли самок-родителей и, следовательно, популяционной плодовитости не приводит к существенному росту численности рожденного поколения («компенсация»), а дальнейшее увеличение их доли ведет к падению численности потомства («сверхкомпенсация», по терминологии М. Бигона с соавторами (1989)).

Сопоставляя результаты корреляционного анализа (см. рис. 13), свидетельствующие о том, что повышение численности репродуктивной части популяции вызывает смещение ее полового состава в сторону преобладания самок у потомства, и выводы, сделанные на основе моделирования (см. рис. 15), можно предположить существование следующего гипотетического механизма саморегуляции численности желтоперой камбалы. Благоприятные условия среды вызывают рост нерестовой части популяции, что приводит к повышению доли самок в половозрелом потомстве. Увеличение их доли при малой и средней численности популяции сначала вызывает возрастание числа рожденных впоследствии потомков, однако дальнейшее изменение полового состава в пользу самок-родителей, в результате роста численности популяции, приводит к нарушению оптимального соотношения полов, что может негативно влиять на последующее воспроизводство.

В заключение мы сравнили данные, рассчитанные по модели Рикера и по построенной нами двухфакторной модели, с наблюденными непосредственно при траловых съемках значениями численности камбалы в возрасте 6 лет (рис. 16).

Как можно видеть, величины, полученные по этим моделям, близки между собой, что также свидетельствует о первостепенной роли именно общей численности родителей. Их половое соотношение играет, по всей видимости, менее важную роль. Тем не менее в период после введения 200-мильных экономических зон и ослабления давления неконтролируемого промысла на популяцию желтоперой камбалы динамика численности поколений, родившихся после 1977 г., в шестилетнем возрасте несколько лучше описывается двухфакторной моделью. Соответствующие среднемноголетние отклонения модельных величин от эмпирических значений составляют для двухфакторной модели 31,7 %, а для модели Рикера — 39,8 %. На наш взгляд, полученные результаты позволяют рекомендовать построенную нами двухфакторную модель для целей прогнозирования численности поколений. Следует подчеркнуть, что данная

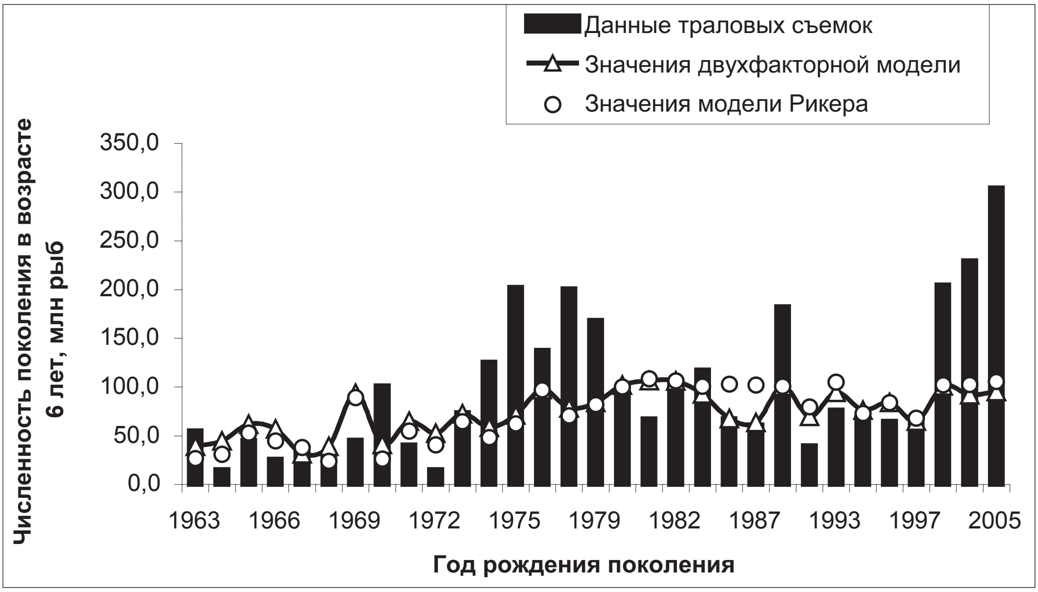


Рис. 16. Динамика численности поколений желтоперой камбалы в возрасте 6 лет
Fig. 16. Dynamics of the year-class strength at age 6 years for yellowfin sole

модель применима главным образом для периода со второй половины 1970-х гг., т.е. после ограничения промысла путем введения 200-мильных зон. В более ранний период интенсивного промысла естественные механизмы регуляции численности могли быть существенно нарушены, и ее динамика значительно хуже поддается предложенной модельной интерпретации.

Заключение

Исследуя некоторые факторы формирования половой структуры камбал на примере восточноохотоморской популяции желтоперой камбалы, можно сделать следующие выводы.

Размерно-возрастное соотношение полов в неполовозрелой и половозрелой части этой популяции существенно различается. Если среди неполовозрелых рыб всех размерно-возрастных групп преобладают самки, то младшие половозрелые особи представлены в основном самцами. Среди неполовозрелых рыб увеличение доли самок по мере роста и старения рыб выражено в значительно меньшей степени, чем среди половозрелых.

Как у самцов, так и у самок естественная убыль связана с исходной численностью поколения, к которому они принадлежат. Высокая исходная численность вызывает и повышенную естественную смертность рыб таких генераций.

У обоих полов раньше начинают созревать рыбы малочисленных поколений, и в младших возрастных группах доля зрелых рыб у них выше, чем у многочисленных. Однако скорость созревания рыб многочисленных генераций в средневозрастных группах выше по сравнению с малочисленными, вследствие чего доля их половозрелых рыб в средних и старших возрастных классах превышает таковую у поколений низкой численности.

Половая структура популяции восточноохотоморской желтоперой камбалы зависит главным образом от размеров составляющих ее особей. Влияние возраста носит второстепенный характер и реализуется через изменение длины рыб.

Моделирование формирования численности генераций показало, что при постоянной численности родительского стада увеличение доли в нем самок до оптимального уровня приведет к появлению урожайного потомства, однако превышение такого уровня может негативно сказаться на численности произведенного поколения. Вместе с тем динамика численности потомства значительно сильнее связана с числом родителей и до известных пределов в меньшей степени зависит от их полового состава.

Сопоставление построенной нами двухфакторной модели и модели Рикера показало, что в период после введения 200-мильных экономических зон и ослабления давления неконтролируемого промысла на популяцию желтоперой камбалы динамика численности поколений, родившихся после 1977 г., в шестилетнем возрасте несколько лучше описывается двухфакторной моделью. Полученные результаты позволяют после необходимой настройки рекомендовать ее для прогнозирования численности поколений.

Автор выражает глубокую признательность всем сотрудникам КоТИНРО — КамчатНИРО и ТИНРО — ТИНРО-центра, собиравшим материалы по дальневосточным камбалам в течение многих десятилетий, а также выполнившим их первичную обработку в лабораториях.

Список литературы

Бигон М., Харпер Дж., Таундсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества : монография. — М. : Мир, 1989. — Т. 1. — 667 с. (Пер. с англ.)

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

Дьяков Ю.П. Камбалообразные *(Pleuronectiformes)* дальневосточных морей России (пространственная организация фауны, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций) : монография. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2011. — 427 с.

Замахаев Д.Ф. О типах размерно-половых соотношений у рыб // Тр. Моск. ин-та рыб. пром. и хоз-ва (Мосрыбвтуз). — 1959. — Вып. 10. — С. 183–209.

Засосов А.В. Теоретические основы рыболовства : монография. — М. : Пищ. пром-сть, 1970. — 292 с.

Максименко В.П., Антонов Н.П. Количественные методы оценки рыбных запасов : монография. — М. : Бюл. журн. «Вопр. рыб-ва», 2004. — 256 с.

Dyakov Yu.P. Reproduction of Some Flounder Species from the West Kamchatkan Shelf // Proc. Intern. Symp. on North Pacific Flatfish. — Anchorage, Alaska, 1995. — P. 17–33.

Поступила в редакцию 6.05.14 г.