

УДК 597.556.35–116(265.2)

Ю.П. Дьяков*

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

**ПЛОДОВИТОСТЬ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ КАМБАЛ
PLEURONECTIFORMES. ЧАСТЬ 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ПЛОДОВИТОСТИ КАМБАЛООБРАЗНЫХ РЫБ
СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА**

Обобщены литературные и архивные материалы о плодовитости 31 вида камбал, обитающих в северной части Тихого океана. Дана ее общая характеристика, сделан анализ зависимости индивидуальной абсолютной плодовитости самок от размеров тела и возраста. Получены теоретические значения количества икры у рыб с разной длиной тела и в разном возрасте. С этой целью рассчитаны соответствующие уравнения. Выполнено сравнение географической изменчивости плодовитости камбал разных видов. Показано, что среди широко распространенных видов у белокорого палтуса и звездчатой камбалы наиболее высокий уровень максимальной плодовитости наблюдается в восточной части Берингова и в Охотском море, у черного палтуса — в Охотском море, у азиатского стрелозубого палтуса — в Беринговом море, а у американского стрелозубого — в тихоокеанских водах Северной Америки. В Охотском море достигают наивысших уровней абсолютной плодовитости желтоперая, четырехбугорчатая, сахалинская, хоботная и палтусовидные камбалы. Северная двухлинейная камбала производит самое большое количество икры в водах восточной Камчатки и в восточной части Охотского моря. Максимальная плодовитость длиннорылой камбалы из Японского моря выше, чем из Охотского. Таким образом, Охотское море является местообитанием, где абсолютная плодовитость большинства видов камбал, имеющих обширный ареал, достигает наивысшего уровня.

Ключевые слова: северная часть Тихого океана, камбалы, плодовитость, связь плодовитости с размером и возрастом рыбы, географическая изменчивость плодовитости.

Diakov Yu.P. Fecundity of the Far-Eastern flatfishes Pleuronectiformes. 1. General characterization of fecundity of Pleuronectiformes in the northern part of the Pacific Ocean // *Izv. TINRO.* — 2017. — Vol. 188. — P. 54–88.

Cited and archive data on fecundity of 31 flatfish species are generalized for the North Pacific. General characterization of the fecundity is presented and correlation between absolute individual fecundity of the females and their body length or age is analyzed and formalized in equation form. Spatial variability of fecundity is described for different species: pacific halibut and starry flounder have the highest absolute fecundity in the eastern Bering Sea and Okhotsk Sea, greenland halibut, yellowfin sole, alaska plaice, sakhalin flounder, longhead dab, and flathead sole — in the Okhotsk Sea, northern rock sole — in the waters at East and West Kamchatka. kamchatka flounder — in the Bering Sea, arrowtooth flounder — in the Pacific waters at North America. So, the Okhotsk Sea is the area where the absolute fecundity

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

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

of majority wide-spread flatfish species can reach the maximal level. However, the maximal fecundity of longsnouted flounder is higher in the Japan Sea than in the Okhotsk Sea.

Key words: North Pacific, flatfish, fecundity, fecundity-size dependence, spatial variability of fecundity.

Введение

В сферу исследований популяционной динамики входит изучение популяции как живой единицы, изменяющейся в связи с рождением и гибелью составляющих ее организмов. Характер динамики популяции и уровень ее численности определяется рядом популяционных характеристик, к важнейшей из которых относится плодовитость составляющих популяцию особей.

Плодовитость рыб и число нерестующих самок определяют количество отложенной икры, которая, в свою очередь, является исходной величиной численности поколения. Плодовитость является видовым приспособлением. Она относится к факторам, обеспечивающим существование вида и его популяций в изменчивых условиях среды (Никольский, 1974).

Некоторые исследования по отношению к камбалам показали, что снижение плодовитости в местах, подверженных загрязнению, может существенно уменьшать размеры их субпопуляций (Johnson, Landahl, 1996). Теоретически рассчитанные на основе плодовитости темпы естественной смертности тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* достоверны для целей оценки запаса (Jung, 2009). Отдельные исследователи считают более правильным судить о репродуктивном потенциале популяции по продукции икры (Solemdal, 1996).

Изучению плодовитости камбал, обитающих в морях северной части Тихого океана, в той или иной мере посвятили свои работы многие исследователи (Фадеев, 1957, 1970а, б; Перцева-Остроумова, 1960, 1961, 1962; Тихонов, 1968, 1977, 1982; Иванкова, 1973; Иванов, Иванкова, 1974; Дьяков, 1982; Полутов, 1991а, б; Nichol, Acuna, 2001; Смирнов и др., 2007; и др.). Однако большинство перечисленных исследований касались отдельных видов камбал в пределах ограниченного числа районов. Многие работы носят описательный характер, отсутствует количественный анализ, позволяющий выявить какие-либо устойчивые закономерности. Вместе с тем знание таких закономерностей позволяет получить более глубокое представление о динамике численности популяций и факторах, ее определяющих (например, популяционной плодовитости). Таким образом, необходимо дальнейшее развитие указанного направления исследований на основе ранее полученных результатов.

К основным задачам исследований, результаты которых изложены в настоящей статье, относятся.

1. Описание общей характеристики плодовитости видов камбалообразных рыб, обитающих в северной части Тихого океана. Анализ зависимости индивидуальной абсолютной плодовитости самок от размеров тела и возраста.

2. Сравнение географической изменчивости плодовитости камбал разных видов, соответствующая информация о которых имела в нашем распоряжении.

Помимо очевидного теоретического значения полученных результатов, они послужат более глубокому пониманию определенных механизмов формирования численности важных промысловых объектов, к которым относится ряд видов камбалообразных рыб.

Материалы и методы

Материал для характеристики плодовитости дальневосточных камбалообразных рыб, а также для исследования некоторых связанных с плодовитостью тенденций и закономерностей взят в основном из отечественных и зарубежных литературных источников и, в некоторой степени, из архивных данных Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО). Для сравнения онтогенетической и географической изменчивости плодовитости обработана соответствующая информация по 31 виду камбал из 14 районов северной части Тихого океана. Период, в течение которого были опубликованы использованные нами материалы, охватывает в общей сложности промежуток времени с 1953 по 2013 г. (табл. 1).

Информация, использованная для анализа плодовитости дальневосточных камбал

Таблица 1

Table 1

Data used for analysis of the Far Eastern flatfish species fecundity

Вид камбалы	Районы исследований*	Период публикаций, гг.	Характеристика плодовитости
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	ТВСА, ВЧБМ, ЗЧБМ, ВК, СЧОМ, ВЧОМ	1961–2010	Общий диапазон, средняя
<i>Reinhardtius hippoglossoides matsuurae</i>	ВЧБМ, ЦЧБМ, ЗЧБМ, СЧОМ, ВЧОМ	1971–2010	Общий диапазон, средняя, связь с длиной, массой, возрастом, относительная
<i>Atheresthes evermanni</i>	ВЧБМ, ЗЧБМ, ВК, ТВКСК, СЧОМ, ВЧОМ, ЗЧЯМ	1961–2010	Общий диапазон, средняя, связь с длиной, массой, относительная
<i>Atheresthes stomias</i>	ТВСА, ЗЧБМ	1974–2010	Общий диапазон, средняя, связь с длиной
<i>Limanda aspera</i>	ВЧБМ, ЗЧБМ, ВК, СЧОМ, ВЧОМ, ЗЧОМ, ЗЧЯМ	1953–2011	Общий диапазон, средняя, связь с длиной, массой, возрастом, относительная
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	ТВСА, ВЧБМ, ВК, СЧОМ, ЗЧЯМ	1965–2011	Общий диапазон, средняя, связь с длиной, возрастом
<i>Limanda sakhalinensis</i>	СЧОМ, ВЧОМ, ЗЧЯМ	1982–2011	Общий диапазон, средняя, связь с длиной, массой, возрастом, относительная
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	СЧОМ, ЮЧОМ, ЗЧЯМ	1974–2002	Общий диапазон, средняя, связь с длиной
<i>Myzopsetta proboscidea</i>	ВЧБМ, ЗЧБМ, ВК, СЧОМ, ВЧОМ	1965–2011	Общий диапазон, средняя, связь с длиной, массой, возрастом, относительная
<i>Limanda punctatissima</i>	СЧОМ, СЧЯМ, ЗЧЯМ	1953–2002	Общий диапазон, средняя, связь с длиной
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	ВЧБМ, ЗЧБМ, ТВКСК, ВК, СЧОМ, ВЧОМ	1965–2011	Общий диапазон, средняя, связь с длиной, массой, возрастом, относительная
<i>Hippoglossoides robustus</i>	ВЧБМ, ТВКСК, ЗЧОМ	1970–2006	Общий диапазон, средняя, связь с длиной
<i>Hippoglossoides dubius</i>	ЗЧОМ, ЗЧЯМ	1953–2002	Общий диапазон, средняя, связь с длиной
<i>Platichthys stellatus</i>	ВЧБМ, ЗЧБМ, ВК, СЧОМ, ВЧОМ, ЗЧЯМ	1954–2011	Общий диапазон, средняя, связь с длиной, массой, возрастом, относительная
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	ВЧБМ, ЗЧБМ, ТВКСК, СЧОМ, ВЧОМ	1965–2013	Общий диапазон, средняя, связь с длиной, массой, возрастом, относительная
<i>Lepidopsetta mochigarei</i>	ВЯ	1961–1993	Общий диапазон
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	СЧЯМ, ЗЧЯМ	1953–2002	Общий диапазон, средняя, связь с длиной
<i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>	СЧЯМ, ЗЧЯМ	1953–2002	Общий диапазон, средняя, связь с длиной
<i>Pseudopleuronectes schrenki</i>	ЮЧОМ, ЗЧЯМ	1993–2002	Общий диапазон
<i>Cleisthenes herzensteini</i>	ЗЧЯМ	1953–2002	Общий диапазон, средняя, связь с длиной
<i>Pleuronectes obscurus</i>	СЧОМ, ЗЧЯМ, ВЯ	1961–2002	Общий диапазон, связь с длиной
<i>Pleuronectes pinnifasciatus</i>	ЗЧЯМ	1961–2002	Общий диапазон, связь с длиной
<i>Pleuronectes glacialis</i>	СЧОМ	2001	Общий диапазон
<i>Eopsetta jordani</i>	ТВСА, ВЧБМ	1984–1986	Общий диапазон, средняя, связь с длиной

Вид камбалы	Районы исследований*	Период публикаций, гг.	Характеристика плодовитости
<i>Parophrys vetula</i>	ТВСА, ВЧБМ	1953–1984	Общий диапазон, средняя, связь с длиной, возрастом
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	СЧОМ, ЗЧЯМ	1953–2002	Общий диапазон, средняя, связь с длиной, массой, возрастом
<i>Microstomus pacificus</i>	ТВСА	1974–1986	Общий диапазон, средняя, связь с длиной
<i>Kareius bicoloratus</i>	ВЯ	1953	Общий диапазон
<i>Paralichthys olivaceus</i>	ЗЧЯМ, ЮЧЯМ, ВЯ	1953–2002	Общий диапазон
<i>Tarphops oligolepis</i>	ЮЧЯМ	1992	Максимальная
<i>Pseudorhombus pentoptalmus</i>	ЮЧЯМ	1992	Максимальная

* Районы исследований обозначены следующей аббревиатурой: ТВСА — тихоокеанские воды Северной Америки; ВЧБМ — восточная часть Берингова моря; ЦЧБМ — центральная часть Берингова моря; ЗЧБМ — западная часть Берингова моря; ТВКСК — тихоокеанские воды Камчатки и северных Курильских островов; ВК — воды Камчатки; СЧОМ — северная часть Охотского моря; ВЧОМ — восточная часть Охотского моря; ЗЧОМ — западная часть Охотского моря; ЮЧОМ — южная часть Охотского моря; СЧЯМ — северная часть Японского моря; ЗЧЯМ — западная часть Японского моря; ЮЧЯМ — южная часть Японского моря; ВЯ — воды Японии.

Имеющиеся в нашем распоряжении опубликованные и архивные материалы, касающиеся плодовитости камбал, сведены в таблицы, в которых приведены как эмпирические данные указанных в заголовках авторов, так и значения плодовитости, рассчитанные на основе уравнений из их публикаций. В ряде случаев эмпирические и теоретические значения объединялись и оценивались средние значения. Представленные материалы впоследствии могут послужить для более детальных межвидовых сравнений с учетом особенностей экологии и численности различных видов камбал. На основании представленных в таблицах величин с помощью регрессионного анализа исследовались зависимости индивидуальной абсолютной плодовитости от возраста и длины тела самок.

Результаты и их обсуждение

Многочисленные исследования биологии камбал показали, что каждый вид обладает специфическими показателями индивидуальной абсолютной плодовитости: диапазоном изменений ее величины в пределах вида, особенностями динамики в связи с возрастом и ростом, географическим расположением местообитаний популяций. В качестве основы для дальнейшего анализа целесообразно в первую очередь описать общие характеристики плодовитости камбал, используя разнообразные по степени и глубине изученности данные для различных видов этих рыб.

Белокорый палтус *Hippoglossus stenolepis*. Белокорый палтус относится к высокоплодовитым камбалам с крупной икрой, развивающейся в батипелагиали. Диаметр ооцитов этой камбалы достигает 2,9–3,8 мм (Перцева-Остроумова, 1961; Bell and St-Pierre, 1970; Forrester and Alderdice, 1973; Minami, 1999).

Индивидуальная абсолютная плодовитость белокорого палтуса в пределах его ареала изменяется, по данным разных исследователей (Перцева-Остроумова, 1961; Bell and St-Pierre, 1970; Новиков, 1974; Полутов и др., 1980; Линдберг, Федоров, 1993), от 60 тыс. до 4 млн икр. при среднем значении 1 млн 338 тыс. икр. В тихоокеанских водах Северной Америки максимальная плодовитость этого вида составляет 3 млн икр. (Beamish et al., 2008). В восточной части Берингова моря плодовитость палтуса колеблется от 200 тыс. до 4 млн икр. (Nichol, Acuna, 2001), а в западной она значительно меньше: 61 тыс. — 2 млн 800 тыс. (Современное состояние экосистемы..., 2010). В таких же пределах изменяется плодовитость у палтуса, обитающего в водах Камчатки,

включая восточную часть Охотского моря (Полутов и др., 1966; Богданов и др., 2005). И.А. Черешнев с соавторами (2001) приводят диапазон изменения плодовитости белокорого палтуса в северной части Охотского моря, равный 500 тыс. — 4 млн икр., а Н.П. Новиков с соавторами (2002) указывают наибольшее значение плодовитости данного вида в водах Приморья в 4 млн икр. Диапазон плодовитости палтуса Японского и сопредельных частей Охотского морей по данным Г.У. Линдберга и В.В. Федорова (1993) колеблется от 500 тыс. до 4 млн икр. Судя по литературным данным, плодовитость белокорого палтуса, обитающего в водах Камчатки и в западной части Берингова моря, ниже, чем в других районах.

Черный палтус *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*. Плодовитость черного палтуса относительно невелика по сравнению со многими другими камбалами. Ее изменчивостью некоторые исследователи объясняют вариабельность последующего пополнения этого вида. Колебания плодовитости могут быть ответом как фактора компенсации на соответствующее состояние запаса (Gundersen et al., 2000). Л.П. Николенко (1998) отмечает повышение средней индивидуальной плодовитости черного палтуса в Охотском море с начала до конца 1980-х гг., предположительно связывая это со снижением численности этого вида.

Крупная, диаметром 1,8–2,2 мм, икра черного палтуса развивается в батипелагиали (Линдберг, Федоров, 1993). Л.С. Кодолов и С.П. Матвейчук (Kodolov, Matveychuk, 1995), ссылаясь на данные Микавы, приводят значительно более крупные размеры ооцитов этого вида, равные 3,9–4,1 мм в диаметре. По данным других исследователей (Matarese et al., 1989; Musienko, 1970, цит. по: Nichol and Acuna, 2001) ооциты черного палтуса еще крупнее, составляя в диаметре 4,0–4,5 мм. Кроме связи величины готовящихся к вымету икринок со степенью зрелости гонад (Дьяков, 1982), по нашим неопубликованным данным их размеры у черного палтуса зависят от размеров тела самок. Такая же зависимость наблюдается и у других видов, например *Solea solea* (Witthames et al., 1996), а также специфична для разных семейств камбалообразных рыб (Van der Veer et al., 2003).

Некоторые исследователи использовали для анализа изменчивости размеров ооцитов черного палтуса элементы регрессионного анализа. В частности, мы рассчитали двухфакторные линейные уравнения зависимости диаметра икринок берингоморского черного палтуса от коэффициента зрелости гонад и массы тела без внутренностей. Эти уравнения имеют следующий вид:

для палтуса из центральной части Берингова моря

$$Y_i = 1,492 + 0,000028x_i + 0,037z_i,$$

для палтуса из северо-западной части Берингова моря

$$Y_i = 1,335 + 0,000046x_i + 0,021z_i,$$

где Y_i — средний диаметр ооцитов, мм; x_i — средняя масса самки, г; z_i — коэффициент зрелости гонад, %.

Изменчивость размеров ооцитов черного палтуса северо-восточной части Охотского моря исследовали А.А. Смирнов с соавторами (2007). По их данным средний диаметр яйцеклеток из ястыков на 4-й стадии зрелости был равен 2,4 мм, минимальный — 1,9, а максимальный — 3,0 мм. Авторы рассчитали уравнения зависимости диаметра ооцитов от некоторых биологических показателей. Уравнения выглядят следующим образом.

Для длины тела: $Y_i = 0,0007x_i^2 - 0,0806x_i + 4,8582,$

где Y_i — диаметр ооцита, мм; x_i — длина тела самок, см,

для массы тела: $Y_i = 0,0192x_i^2 - 0,1127x_i + 2,6951,$

где Y_i — диаметр ооцита, мм; x_i — масса тела самок, кг,

для возраста: $Y_i = 0,0112x_i^2 - 0,1725x_i + 3,1035,$

где Y_i — диаметр ооцита; x_i — возраст самок, лет (Смирнов и др., 2007).

Индивидуальная абсолютная плодовитость черного палтуса может значительно изменяться в зависимости от района обитания. Так, у палтуса из восточной части Берингова моря она колеблется от 41 до 129 тыс. икр. (средняя величина — 80 тыс.), в центральной части этого водоема — от 24 до 136 тыс. икр. (средняя величина — 54 тыс.),

а в его западной части — от 29 до 149 тыс. икр. (средняя величина — 61 тыс.) (Дьяков, 1982). Таким образом, наибольшей плодовитостью обладает палтус из восточных районов Берингова моря, в то время как в центральных и западных она гораздо ниже.

В северной части Охотского моря индивидуальная абсолютная плодовитость черного палтуса изменяется от 28 до 262 тыс. икр. (средняя величина — 75 тыс.), а в его восточной части — от 26 до 157 тыс. (средняя величина — 75 тыс.) (Дьяков, 1987; Черешнев и др., 2001; Смирнов и др., 2007). Следовательно, средняя плодовитость этого вида в Охотском море выше, чем у центрально- и западноберинговоморского палтуса, но несколько ниже, чем у восточноберинговоморского. В то же время наибольших величин достигает плодовитость черного палтуса из Охотского моря.

Другие исследователи (Фадеев, 1971; Новиков, 1974; Полутов и др., 1980; Линдберг, Федоров, 1993; Николенко, 1998; Состояние биологических ресурсов..., 2003; Богданов и др., 2005) приводят как близкие, так и отличающиеся значения плодовитости черного палтуса. Обобщив все имеющиеся в нашем распоряжении данные, можно заключить, что общий диапазон индивидуальной абсолютной плодовитости этого вида в северной части Тихого океана находится в пределах от 24 до 262 тыс. икр. со средней величиной 69 тыс. Для сравнения: плодовитость черного палтуса из северной Атлантики изменяется от 6,4 до 215,0 тыс. икр. (Lea, 1970; Смирнов, 2002).

Изменения индивидуальной абсолютной плодовитости черного палтуса в зависимости от размеров и возраста самок показаны в табл. 2, 3.

Таблица 2

Значения средней индивидуальной абсолютной плодовитости черного палтуса у рыб разной длины (обобщенные данные: Дьяков, 1982 и его неопубликованные материалы; Смирнов и др., 2007), тыс. икр.

Table 2

Mean absolute fecundity of black halibut individuals with different length (generalized from: Дьяков, 1982; Смирнов и др., 2007; author's unpublished data), 10³ eggs

Район	Средняя длина самок, см									Число рыб
	62,5	67,5	72,5	77,5	82,5	87,5	92,5	97,5	102,5	
Берингово море	29	44	48	53	64	76	106	123	90	84
Северная часть Охотского моря	–	41	57	69	98	102	–	–	–	33
Восточная часть Охотского моря	–	39	48	57	68	80	–	–	–	57
Все Охотское море	–	40	52	63	83	91	–	–	–	90
Все районы	29	41	51	60	77	86	106	123	90	174

Таблица 3

Значения средней индивидуальной абсолютной плодовитости черного палтуса у рыб разного возраста (обобщенные данные: Дьяков, 1982, 1987; Смирнов и др., 2007), тыс. икр.

Table 3

Mean absolute fecundity (10³ eggs) of black halibut individuals with different age (generalized from: Дьяков, 1982, 1987; Смирнов и др., 2007), 10³ eggs

Район	Возраст самок, лет											Число рыб
	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Берингово море	25	36	43	53	59	61	67	72	73	58	51	76
Северная часть Охотского моря	–	–	–	–	36	51	70	78	121	–	–	28
Восточная часть Охотского моря	–	38	54	54	50	58	72	75	97	73	73	56
Все Охотское море	–	38	54	54	43	55	71	77	109	73	73	84
Все районы	25	37	49	53	48	57	70	75	97	66	62	160

Рассчитанные нами уравнения регрессии индивидуальной плодовитости по длине тела самок наиболее удовлетворительно могут быть описаны степенной функцией. Уравнения имеют вид:

для палтуса восточной части Берингова моря

$$Y_i = 0,00009x_i^{3,1},$$

для палтуса центральной части Берингова моря

$$Y_i = 0,0001455x_i^{2,92},$$

для палтуса западной части Берингова моря

$$Y_i = 0,0000219x_i^{3,38},$$

для палтуса Берингова моря в целом

$$Y_i = 0,0006x_i^{2,6258},$$

для палтуса восточной части Охотского моря

$$Y_i = 0,00035x_i^{2,76},$$

для палтуса северной части Охотского моря

$$Y_i = 0,000006x_i^{3,7306} \text{ (Смирнов и др., 2007),}$$

для палтуса Охотского моря в целом

$$Y_i = 0,00005x_i^{3,2528},$$

для палтуса всех районов в целом

$$Y_i = 0,0005x_i^{2,6684},$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — длина тела самок по Смитту, см.

Следует отметить, что плодовитость одноразмерных рыб выше у охотоморского черного палтуса, чем у берингоморского (см. табл. 2).

Плодовитость черного палтуса, как это видно из данных табл. 3, изменяется и с возрастом рыбы, хотя в меньшей степени, чем с ее длиной. Уравнения зависимости этого показателя от возраста имеют вид:

для палтуса Берингова моря

$$Y_i = -1,0491x_i^2 + 24,192x_i - 72,124,$$

для палтуса восточной части Охотского моря

$$Y_i = 10,673x_i^{0,7638},$$

для палтуса северной части Охотского моря

$$Y_i = 2,9449e^{0,2822x_i} \text{ (Смирнов и др., 2007),}$$

для палтуса Охотского моря в целом

$$Y_i = 9,2205x_i^{0,8234},$$

для палтуса всех районов в целом

$$Y_i = 7,4068x_i^{0,891},$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — возраст самок, лет.

По нашим данным, относительная плодовитость этого вида, выраженная в числе ооцитов, приходящихся на 1 г массы тела самки без внутренностей, наиболее высока у палтуса из восточной части Берингова моря, где она колеблется от 8 до 20 шт. при средней величине 14 шт. В центральной части этого водоема соответствующие значения равны 6, 18 и 11 шт., в его западной части — 6, 22 и 12 и в восточной части Охотского моря — 6, 20, 13 шт.

Исследуя зависимости относительной плодовитости от длины, массы тела и возраста самок, мы пришли к выводу, что ее связь с указанными переменными очень слаба. Было замечено, что относительная плодовитость черного палтуса Берингова моря сначала уменьшается с увеличением возраста и длины рыб, а затем увеличивается. У охотоморского палтуса характер изменений относительной плодовитости противоположен: наибольшие значения она приобретает у средневозрастных и среднеразмерных самок.

Азиатский стрелозубый палтус *Atheresthes evermanni*. Азиатский стрелозубый палтус относится к камбалам с высокой плодовитостью, с крупной, 2,0–2,2 мм в диаметре, икрой, развивающейся на значительных глубинах в толще воды (Кашкина, 1965; Новиков, 1974).

Индивидуальная абсолютная плодовитость палтуса из различных географических районов меняется. В восточной части Берингова моря она изменяется в пределах

246–2224 тыс. икр. (Nichol, Acuna, 2001), а в западной — 220–1386 тыс. (Новиков, 1974; Современное состояние экосистемы..., 2010). В тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов диапазон ее значений находится в границах 32–1125 тыс. икр., со средней величиной 500 тыс. (Полутов и др., 1966; Мухаметов, 2001). В северной части Охотского моря минимальная абсолютная плодовитость азиатского стрелозубого палтуса составляет 220 тыс., средняя — 712 тыс. икр. (Черешнев и др., 2001), а в восточной части этого водоема она колеблется в диапазоне 200–1400 тыс. икр. (Полутов и др., 1980; Богданов и др., 2005). В водах Приморья (западная часть Японского моря) количество икры у самки этого вида достигает 1385 тыс. икр. (Новиков и др., 2002).

Таким образом, наиболее высокая плодовитость азиатского стрелозубого палтуса наблюдается в восточной части Берингова моря, а в пределах всего исследованного ареала изменяется от 32 до 2224 тыс. икр.

Изменения индивидуальной плодовитости в зависимости от размеров тела самок выглядят следующим образом (Мухаметов, 2001): длина 52,5 см — 146 тыс. икр.; 57,5 — 266; 62,5 — 485; 67,5 — 565; 72,5 — 788; 77,5 см — 997 тыс. икр. (число рыб — 74).

И.Н. Мухаметов (2001) рассчитал уравнения связи абсолютной плодовитости азиатского стрелозубого палтуса с длиной и массой тела самок по индивидуальным значениям.

Уравнения имеют вид:

для связи абсолютной плодовитости с длиной

$$Y_i = 224,66L_i^2 + 5635,6L_i - 796368,$$

для связи индивидуальной абсолютной плодовитости с массой тела

$$Y_i = -0,0109W_i^2 + 269,7W_i - 280797.$$

Рассчитанное нами по данным И.Н. Мухаметова (2001) уравнение зависимости средних значений плодовитости от длины тела имеет вид

$$Y_i = 0,3293x_i^2 - 9,0871x_i - 283,41,$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, шт. икр.; L_i — длина рыбы по Смитту, см; W_i — полная масса тела рыбы, г.

По мере возрастания длины тела самок увеличивается также их относительная плодовитость (Мухаметов, 2001): длина — 52,5 см — 80 шт. икр./г полной массы тела; 57,5 — 118; 62,5 — 153; 67,5 — 144; 72,5 — 161; 77,5 см — 160 тыс. икр. (число рыб — 74). Диапазон ее значений в тихоокеанских водах северных Курильских островов изменяется от 20,3 до 175,7 шт. икр. на 1 г массы целой рыбы.

Относительная плодовитость азиатского стрелозубого палтуса по сравнению с абсолютной значительно слабее связана с размерами рыб. И.Н. Мухаметов (2001) рассчитал уравнения этой связи на основе степенной функции. Уравнения имеют вид

$$Y_i = 0,0094L_i^{2,2935},$$

$$Y_i = 0,4453W_i^{0,7029},$$

где Y_i — индивидуальная относительная плодовитость, шт. икр./г полной массы тела; L_i — длина рыбы по Смитту, см; W_i — полная масса тела рыбы, г.

По расчетам И.Н. Мухаметова (2001) наибольший вклад в воспроизводство азиатского стрелозубого палтуса из тихоокеанских вод северных Курильских островов вносят самки длиной 60,1–65,0 см: 35,9 % выметываемой икры.

Американский стрелозубый палтус *Atheresthes stomias*. Икра этого вида крупная, диаметром 1,7–2,0 мм, развивается в батипелагиали (Новиков, 1974).

Сведений о плодовитости американского стрелозубого палтуса в литературе гораздо меньше, чем азиатского. Средняя его плодовитость в водах, омывающих американское побережье, составляет 122,5 тыс. икр., а в целом по ареалу изменяется от 103,0 до 1223,0 тыс. (Фадеев, 1984). Н.П. Новиков (1974) приводит среднюю величину плодовитости одной самки палтуса, равную 300 тыс. икр. Судя по имеющимся опубликованным сведениям, плодовитость американского вида должна быть несколько ниже, чем у другого стрелозубого палтуса. Однако имеются и другие данные. Н.С. Фадеев

(1986) рассчитал уравнение зависимости индивидуальной абсолютной плодовитости американского стрелозубого палтуса из тихоокеанских вод Северной Америки от длины тела самок по Смитту. Уравнение имеет вид

$$AP = 0,171 \cdot 10^{-3} \cdot L_i^{3,68} \text{ (Фадеев, 1986),}$$

где AP — абсолютная плодовитость при длине 50 %-ного созревания, тыс. икр.; L_i — средняя длина самки при созревании 50 % особей, см.

Расчеты Н.С. Фадеева (1986) основаны на материале по самкам длиной 33–51 см и возрастом 6–7 лет. Если экстраполировать приведенное уравнение на обладающих максимальной плодовитостью более крупных рыб, нередко встречающихся в уловах, то получим следующие величины: длина 32,5 см — 63 тыс. икр.; 37,5 — 106; 42,5 — 168; 47,5 — 253; 52,5 — 366; 57,5 — 511; 62,5 — 695; 67,5 — 922; 72,5 — 1200; 77,5 см — 1533 тыс. икр. (число рыб — 65).

Судя по этим данным, плодовитость американского стрелозубого палтуса из тихоокеанских вод Северной Америки существенно выше, чем одноразмерного азиатского стрелозубого палтуса, обитающего у северных Курильских островов.

Желтоперая камбала *Limanda aspera*. Желтоперая камбала относится к одному из самых плодовитых дальневосточных видов камбал. Ее мелкая икра развивается в пелагиали. Диаметр ооцитов изменяется в пределах 0,3–1,0 мм (Фадеев, 1957). По данным Ничол и Акуны (Nichol, Acuna, 2001) он еще меньше. В планктоне встречаются икринки камбалы диаметром 0,76–0,85 мм, а в гонадах он не превышает 0,55 мм. Нерест желтоперой камбалы является порционным. В восточной части Берингова моря самки этого вида выметывают по 8–11 порций (Nichol, Acuna, 2001). Авторы, исследовавшие плодовитость камбалы в приазиатских водах, приводят меньшее число порций: две в районе Сахалина (Фадеев, 1963), не менее трех у западной Камчатки (Тихонов, 1968), 3–4 в северо-западной части Японского моря (Иванков, Иванкова, 1974).

Годовая плодовитость желтоперой камбалы в восточной части Берингова моря изменяется в пределах 296–3635 тыс. икр. (Nichol, Acuna, 2001). Средняя ее плодовитость составляет 1204–1583 тыс. (Фадеев, 1965, 1986). В западной части этого водоема минимальная плодовитость камбалы равна 300 тыс., а максимальная — 2290 тыс. икр. (Полутов, 1991а; Современное состояние экосистемы..., 2010). И.А. Полутов с соавторами (1966) приводят значения плодовитости желтоперой камбалы в водах Камчатки (к сожалению, без указания конкретных районов), равные 500–1700 тыс. икр. В северной и восточной частях Охотского моря по обобщенным данным ряда исследователей (Полутов и др., 1980; Тихонов, 1982; Борец, 1997; Черешнев и др., 2001; Богданов и др., 2005) диапазон изменчивости плодовитости этой камбалы составляет 172–4840 тыс. икр., а ее рассчитанная по данным некоторых из перечисленных исследователей средняя величина — 991 тыс. От 320 до 4705 тыс., со средним значением 806 тыс. икр., изменяется плодовитость камбалы в западной части Охотского моря (обобщенные данные: Фадеев, 1957, 1986; Промысловые рыбы..., 1993*; Борец, 1997). В западной части Японского моря, преимущественно в зал. Петра Великого, число ооцитов у желтоперой камбалы существенно меньше, колеблясь по разным данным в диапазоне 120–1701 тыс., в среднем 558 тыс. икр. (Моисеев, 1953; Иванков, Иванкова, 1974; Фадеев, 1986; Иванкова и др., 1991; Новиков и др., 2002). Объединив сведения из публикаций, можно заключить, что в пределах ареала этого вида его плодовитость изменяется в диапазоне 120–4840 тыс. икр., со средним значением 937 тыс. Наиболее высокая средняя плодовитость характерна для восточноберингоморской желтоперой камбалы, а самых максимальных величин достигает плодовитость охотоморских рыб. Камбала, обитающая в западной части Японского моря, производит значительно меньше ооцитов.

Взяв за основу сведения из отечественных и зарубежных публикаций, рассчитали среднюю абсолютную плодовитость у обитающих в различных районах северной части Тихого океана самок желтоперой камбалы в зависимости от длины тела (табл. 4) и воз-

* Промысловые рыбы, беспозвоночные и водоросли морских вод Сахалина и Курильских островов. Южно-Сахалинск: Дальневост. кн. изд-во, Сахалин. отд-ние, 1993. 192 с.

Таблица 4

Значения средней индивидуальной абсолютной плодовитости желтоперой камбалы у рыб разной длины (обобщенные данные: Моисеев, 1953; Фадеев, 1957, 1963, 1965, 1970а, б, 1986; Тихонов, 1968, 1977, 1982; Иванков, 1974; Полутов, 1991а; Борец, 1997; Nichol, Asuha, 2001), тыс. икр.

Table 4

Mean absolute fecundity of yellowfin sole individuals with different body length (generalized from: Моисеев, 1953; Фадеев, 1957, 1963, 1965, 1970а, б, 1986; Тихонов, 1968, 1977, 1982; Иванков, 1974; Полутов, 1991а; Борец, 1997; Nichol, Asuha, 2001), 10³ eggs

Район	Средняя длина самок, см																Число рыб
	17,0	19,0	21,0	23,0	25,0	27,0	29,0	31,0	33,0	35,0	37,0	39,0	41,0	43,0	45,0	47,0	
Восточная часть Берингова моря	-	-	-	-	-	1005	905	1390	1529	1752	2145	2625	3079	3078	3347	-	495
Западная часть Берингова моря	-	-	-	-	436	633	863	1285	1712	1106	1367	-	-	-	-	-	50
Все Берингово море	-	-	-	-	436	819	884	1337	1620	1429	1756	2625	3079	3078	3347	-	545
Восточная часть Охотского моря	144	140	203	280	375	494	607	794	997	1227	1726	1776	2162	2421	2841	3275	459
Западная часть Охотского моря	-	-	175	286	346	479	604	787	1031	1309	1651	2015	2586	2800	-	-	213
Все Охотское море	144	140	189	283	361	486	605	790	1014	1268	1688	1896	2374	2610	2841	3275	672
Северная часть Японского моря	-	-	-	-	-	-	-	-	770	-	1035	-	-	1468	-	-	Нет данных
Западная часть Японского моря	-	-	-	-	219	316	449	612	855	1110	1365	-	-	-	-	-	25
Все Японское море	-	-	-	-	219	316	449	612	813	1110	1200	-	-	1468	-	-	25
Все районы	144	140	189	283	344	585	685	973	1149	1301	1548	2139	2609	2442	3094	3275	1242

раста (Тихонов, 1968 и его неопубл. данные): возраст 3 года — 147 тыс. икр.; 4 — 148; 5 — 170; 6 — 256; 7 — 350; 8 — 522; 9 — 733; 10 — 954; 11 — 1198; 12 — 1558; 13 — 1873; 14 лет — 2608 тыс. икр. (число рыб — 287).

Многие исследователи (Тихонов, 1968, 1977, 1982; Иванков, Иванкова, 1974; Фадеев, 1986, 1987; Полутов, 1991а; Nichol, Acuna, 2001), рассматривавшие связь плодовитости с размерами тела желтоперой камбалы, рассчитали уравнения, описывающие такую связь. В свою очередь, обобщив все приведенные в публикациях данные (табл. 4), мы рассчитали параметры уравнений зависимости абсолютной плодовитости от длины тела самок камбалы, обитающей в различных районах северной части Тихого океана (табл. 5).

Таблица 5

Параметры уравнений зависимости индивидуальной абсолютной плодовитости (Y , тыс. икр.) от длины тела самок (x) желтоперой камбалы

Table 5

Parameters of equations for dependence of the yellowfin sole absolute individual fecundity (Y , 10^3 eggs) on the female body length (x)

Район	Вид функции, параметры					Диапазон длины тела, см
	$Y = ax^2 + bx + c$			$Y = ax^b$		
	a	b	c	a	b	
Восточная часть Берингова моря	1,4708	40,827	-1338,9	—	—	26–46
Западная часть Берингова моря	-11,443	791,44	-12297	—	—	24–38
Все Берингово море	2,245	-7,6514	-716,67	—	—	24–46
Восточная часть Охотского моря	3,4267	-115,3	1105,6	—	—	16–48
Западная часть Охотского моря	—	—	—	0,0014	3,8773	20–44
Все Охотское море	3,4298	-111,78	1021,1	—	—	16–48
Северная часть Японского моря	0,5917	24,833	-693,83	—	—	32–44
Западная часть Японского моря	4,6319	-190,21	2074,8	—	—	24–38
Все Японское море	-1,2337	159,6	-3073,8	—	—	24–44
Все районы	3,1369	-90,112	710,95	—	—	16–48

Для аппроксимации связи индивидуальной плодовитости с возрастом самок желтоперой камбалы подходит уравнение

$$Y_i = 24,301x_i^2 - 206,71x_i + 587,92,$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — возраст рыб, лет.

Кроме того, В.И. Тихонов (1982) приводит уравнение связи плодовитости с массой тела, которое имеет вид $P = -343 + 2,90W$, где P — плодовитость, тыс. икр.; W — масса тела, г.

Судя по материалам указанных публикаций, зависимость индивидуальной абсолютной плодовитости от длины тела и возраста желтоперой камбалы в большинстве районов северной части Тихого океана может быть наиболее удовлетворительно описана уравнением параболы второго порядка. Следует отметить, что исследователи, рассчитавшие соответствующие уравнения не по средним, а по индивидуальным значениям абсолютной плодовитости, приводят другие параметры. Например, связь индивидуальной абсолютной плодовитости с длиной камбалы из северо-западной части Японского моря, оцененная таким способом, выражается степенным уравнением $Y_i = 0,000038x_i^{4,836}$ (Иванков, Иванкова, 1974). Ничол и Акуна (Nichol, Acuna, 2001) описывают общую плодовитость как функцию от длины рыбы для желтоперой камбалы восточной части Берингова моря уравнением $F = 3,3225 \cdot TL^{3,6312}$, где F — общее количество ооцитов; TL — длина рыбы, см.

Они приводят также уравнение связи порционной плодовитости с размерами рыбы, которое, независимо от порядка порции, имеет вид $B = 1,6481 \cdot TL^{3,1879}$, где В — порционная плодовитость.

Плодовитость желтоперой камбалы непостоянна во времени. Так, наблюдалось ее возрастание у одноразмерных рыб в восточной части Охотского моря в период 1963–1969 г. (Тихонов, 1977).

Относительная плодовитость желтоперой камбалы западной части Берингова моря изменяется от 1000 до 6500 икр./г полной массы тела (средняя величина — 2990 икр.) (Полутов, 1991а), а восточной части Охотского моря — от 750 до 5750 икр./г полной массы тела (средняя величина — 2140 икр.) (Тихонов, 1982). Н.С. Фадеев (1970а) приводит значения относительной плодовитости (количество икры в штуках на 1 г массы тела) у желтоперой камбалы разных размеров из восточной части Берингова моря (табл. 6).

Таблица 6

Относительная плодовитость желтоперой камбалы восточной части Берингова моря
(Фадеев, 1970а), шт. икр./г массы тела

Table 6

Relative fecundity of yellowfin sole in the eastern Bering Sea (Фадеев, 1970а),
eggs/g of the total body weight

Показатель	Длина рыбы, см				
	32–34	34–36	36–38	38–40	40–42
Относительная плодовитость	3228	3395	3529	3714	3972
Число рыб, экз.	5	7	10	10	10

Как видно из данных табл. 6, относительная плодовитость камбалы возрастает по мере увеличения размеров ее тела.

Четырехбугорчатая камбала *Pleuronectes quadrituberculatus*. Диаметр пелагических икринок этого, одного из наиболее крупных видов малоротых камбал, колеблется от 1,90 до 2,05 мм, составляя в среднем 0,97–1,01 мм (Перцева-Остроумова, 1961). По свидетельству Н.С. Фадеева (1971), четырехбугорчатая камбала откладывает две порции икры за сезон, а ее готовые к вымету ооциты имеют диаметр 1,3–2,4 мм. В планктоне восточной части Берингова моря встречаются икринки камбалы размером от 1,67 до 2,21 мм (Nichol, Acuna, 2001).

Индивидуальная абсолютная плодовитость четырехбугорчатой камбалы невысока. В восточной части Берингова моря, по разным сведениям, она изменяется от 30 до 521 тыс. икр., со средним значением 197 тыс. (Фадеев, 1970б, 1984, 1986). В водах Камчатки плодовитость этой камбалы составляет 30–350 тыс. икр. (в среднем 100 тыс.) (Токранов, 2004; Богданов и др., 2005), а в северной части Охотского моря — 80–250 тыс. икр. (Черешнев и др., 2001). Такой же диапазон колебаний плодовитости приводят Н.П. Новиков с соавторами (2002) для западной части Японского моря. Таким образом, можно заключить, что в целом по ареалу индивидуальная абсолютная плодовитость четырехбугорчатой камбалы изменяется в пределах 30–521 тыс. икр., составляя в среднем 149 тыс.

Значения плодовитости этого вида в зависимости от длины тела самок приведены в табл. 7. Абсолютная плодовитость у рыб разного возраста изменяется следующим образом (неопубл. данные В.И. Тихонова): 6 лет — 60 тыс. икр.; 7 — 74; 8 — 74; 9 — 101; 10 — 158; 11 — 143; 12 — 224; 13 — 330; 14 — 274; 15 — 461; 16 — 383; 17 лет — 554 тыс. икр.

На основе приведенных выше значений рассчитали уравнения зависимости индивидуальной абсолютной плодовитости от длины самок и их возраста. В отличие от желтоперой камбалы зависимость длина–плодовитость наиболее приближенно описывается степенной функцией. Уравнения имеют вид:

для камбалы восточной части Берингова моря

$$Y_i = 0,0013x_i^{3,1849},$$

для камбалы восточной части Охотского моря

$$Y_i = 0,000011x_i^{4,5360} \text{ (Тихонов, 1982),}$$

для камбалы всего ареала в целом

$$Y_i = 0,0007x_i^{3,3919},$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — длина тела самок по Смитту, см.

Таблица 7

Значения средней индивидуальной абсолютной плодовитости четырехбугорчатой камбалы у рыб разной длины (обобщенные данные: Фадеев, 1965, 1970а, б; Тихонов, 1982), тыс. икр.

Table 7

Mean absolute fecundity of alaska plaice individuals with different body length (generalized from: Фадеев, 1965, 1970а, б; Тихонов, 1982), 10^3 eggs

Район*	Средняя длина самок, см															Число рыб
	27	29	31	33	35	37	39	41	43	45	47	49	51	53	55	
ВЧБМ	56	50	75	80	107	139	145	168	222	247	279	301	334	452	437	47
ВЧОМ	—	47	64	85	111	143	181	227	282	347	423	511	—	—	—	16
Все районы	56	49	69	82	109	141	163	198	252	297	351	406	334	452	437	63

* Обозначения районов как в табл. 1.

Таким образом, можно заключить, что плодовитость одноразмерных рыб в большинстве случаев у охотоморской камбалы выше, чем у берингоморской, однако максимальная плодовитость зафиксирована у берингоморских рыб. У камбалы из Охотского и Японского морей этот показатель ниже.

Связь плодовитости с возрастом четырехбугорчатой камбалы восточной части Охотского моря с наибольшим приближением может быть выражена экспоненциальной функцией

$$Y_i = 16,664e^{0,2087x_i} \text{ (Дьяков, 2011),}$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — возраст самок, лет.

Сахалинская камбала *Limanda sakhalinensis*. Диаметр ооцитов сахалинской камбалы составляет 0,69–1,01 мм (Николотова, 1970). В публикации С.С. Григорьева (Grigorev, 1995) описаны планктонные икринки *Acanthopsetta nadeshnyi*, пойманные у восточной Камчатки. Однако, судя по району их поимки, где данный вид крайне редок (Шейко, Федоров, 2000), на самом деле они принадлежат сахалинской камбале. Диаметр этих икринок был равен 0,8–1,2 мм (в среднем 0,95 мм).

Икра развивается в пелагиали (Линдберг, Федоров, 1993).

Диапазон изменчивости индивидуальной абсолютной плодовитости известен только по данным В.И. Тихонова (1982) (у автора — камбала Надежного) и составляет для камбалы восточной части Охотского моря 41–972 тыс. икр. при средней величине 322 тыс. икр. В публикациях других исследователей (Линдберг, Федоров, 1993; Черешнев и др., 2001; Новиков и др., 2002) приводятся те же величины минимальной и максимальной плодовитости.

По уравнению зависимости индивидуальной абсолютной плодовитости от длины самок $P = 0,003063L^{3,5912}$ (Тихонов, 1982), где P — плодовитость, тыс. икр.; L — длина тела рыбы, см, рассчитали величину плодовитости у рыб разных размеров, начиная от их длины в начале созревания: 13 см — 31 тыс. икр.; 15 — 51; 17 — 80; 19 — 120; 21 — 172; 23 — 238; 25 — 321; 27 — 423; 29 — 547; 31 — 695; 33 — 870; 35 см — 1074 тыс. икр. (число рыб — 258).

Основываясь на неопубликованных данных В.И. Тихонова (3 года — 120 тыс. икр.; 4 — 115; 5 — 193; 6 — 261; 7 — 294; 8 — 423; 9 — 694; 10 — 482; 11 — 321; 12 — 618), рассчитали уравнение связи индивидуальной плодовитости сахалинской камбалы с возрастом самок.

Уравнение имеет вид:

$$Y_i = 27,019x_i^{1,2462} \text{ (Дьяков, 2011),}$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — возраст самок, лет.

Связь плодовитости сахалинской камбалы с массой тела самок имеет вид

$$P = 30 + 2,23W \text{ (Тихонов, 1982),}$$

где P — плодовитость, тыс. икр.; W — масса тела, г.

Относительная плодовитость этой камбалы в восточной части Охотского моря варьирует от 750 до 5750 икр./г массы тела, изменяясь в разные годы (Тихонов, 1982).

Колочая камбала *Acanthopsetta nadeshnyi*. Нерест колочей камбалы порционный, выметывается 2–4 порции. Икра развивается в пелагиали (Фадеев, 1984). Размеры икринок по данным разных авторов варьируют от 0,86 до 1,10 мм (Расс, 1959; Перцева-Остроумова, 1961).

Диапазон колебаний индивидуальной абсолютной плодовитости камбалы северо-западной части Японского моря находится в пределах 162–925 тыс. ооцитов, составляя в среднем 346 тыс. (Иванков, Иванкова, 1974). Н.С. Фадеев (1984), Г.У. Линдберг и В.В. Федоров (1993), И.А. Черешнев с соавторами (2001), Н.П. Новиков с соавторами (2002) приводят такие же значения для камбалы других районов. Используя уравнение зависимости индивидуальной абсолютной плодовитости от длины тела самок, построенное Н.С. Фадеевым (1987): $Y_i = 1 \cdot 10^{-7} x_i^{6,426}$ (Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — длина самок, см), — рассчитали значения плодовитости рыб разных размеров из западной части Охотского моря (табл. 8). В табл. 8 также показаны эмпирические значения для камбалы западной части Японского моря (Иванков, Иванкова, 1974).

Таблица 8

Значения средней индивидуальной абсолютной плодовитости колочей камбалы у рыб разной длины (обобщенные данные: Иванков, Иванкова, 1974; Фадеев, 1987), тыс. икр.

Table 8

Mean absolute fecundity of sealyeye plaice individuals with different body length (generalized from: Иванков, Иванкова, 1974; Фадеев, 1987), 10^3 eggs

Район	Средняя длина самок, см									Число рыб
	25	27	29	31	33	35	37	39	41	
Западная часть Охотского моря	96	158	250	383	573	836	1195	1676	2311	45
Западная часть Японского моря	–	–	170	237	266	580	750	850	–	22
Все районы	96	158	210	310	419	708	972	1263	2311	67

В.Н. Иванков и З.Г. Иванкова (1974) предлагают использовать для описания связи абсолютной плодовитости с длиной рыб логистическую функцию. Однако учитывая такой разброс данных, как у авторов, вряд ли оправдано применение сложных функций. Для описания данной теоретической зависимости мы использовали уравнения, имеющие вид:

для камбалы западной части Японского моря

$$Y_i = 3,2545x_i^2 - 146,26x_i + 1648,2,$$

для камбалы по исследованным районам в целом

$$Y_i = 0,8492e^{0,1904x_i},$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — длина самок, см.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что плодовитость колочей камбалы из Охотского моря значительно выше, чем япономорской.

Хоботная камбала *Muzopsetta proboscidea*. Диаметр ооцитов хоботной камбалы, по данным разных исследователей (Перцева-Остроумова, 1961; Николотова, 1970), изменяется в пределах 0,72–0,96 мм. Икра развивается в пелагиали, нерест порционный (Перцева-Остроумова, 1961; Nichol, Acuna, 2001).

Индивидуальная абсолютная плодовитость камбалы в восточной части Берингова моря составляет 75–841 тыс. икр., в среднем 272 тыс. Близкие значения (83–840 тыс. икр.) указаны для этого вида из западной части Берингова моря (Фадеев, 1970б; Современное состояние экосистемы..., 2010). Максимальная плодовитость хоботной

камбалы северной части Охотского моря равна 800 тыс. икр. (Черешнев и др., 2001), а в восточной части этого водоема она значительно выше, изменяясь от 126 до 1512 тыс. со средним значением 624 тыс. икр. (Тихонов, 1982). Обобщив все приведенные данные, можно установить пределы изменчивости индивидуальной абсолютной плодовитости хоботной камбалы в пределах ее ареала в диапазоне 75–1512 тыс. икр., со средним значением 359 тыс.

Значения плодовитости камбалы у самок разного размера показаны в табл. 9. Значения плодовитости у самок разного возраста (неопубл. данные В.И. Тихонова): 4 года — 200 тыс. икр.; 5 — 260; 6 — 400; 7 — 528; 8 — 648; 9 — 807; 10 — 522; 11 — 617; 12 — 712; 13 — 712; 14 лет — 710 тыс. икр.

Таблица 9

Значения средней индивидуальной абсолютной плодовитости хоботной камбалы у рыб разной длины (обобщенные данные: Фадеев, 1965, 1970б, 1987; Тихонов, 1982), тыс. икр.

Table 9

Mean absolute fecundity of longhead dab individuals with different body length (generalized from: Фадеев, 1965; 1970б, 1987; Тихонов, 1982), 10^3 eggs

Район	Средняя длина самок, см												Число рыб
	15	17	19	21	23	25	27	29	31	33	35	37	
Восточная часть Берингова моря	92	192	277	302	437	763	841	–	–	–	–	–	25
Восточная часть Охотского моря	–	–	–	–	221	285	362	451	555	673	807	958	407
Все районы	92	192	277	302	329	524	602	451	555	673	807	958	432

Расчитанные на основании значений из табл. 9 уравнения имеют вид:

для камбалы восточной части Берингова моря

$$Y_i = 0,0057x_i^{3,6206},$$

для камбалы восточной части Охотского моря

$$Y_i = 0,0137x_i^{3,0898} \text{ (Тихонов, 1982),}$$

для камбалы по исследованным районам в целом

$$Y_i = 0,4445x_i^2 + 11,049x_i - 128,74,$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — длина самок, см.

Приведенные данные позволяют сделать вывод, что плодовитость одноразмерных рыб, по крайней мере в области трансгрессии размеров, значительно выше у камбалы из Берингова моря, чем из Охотского.

Связь индивидуальной абсолютной плодовитости камбалы с возрастом самок может быть выражена уравнением

$$Y_i = -8,2751x_i^2 + 197,55x_i - 468,93,$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — возраст самок, лет.

В.И. Тихонов (1982) охарактеризовал зависимость плодовитости камбалы от ее массы уравнением: $P = -134 + 2,33W$, где P — плодовитость, тыс. икр.; W — масса тела, г.

Относительная плодовитость хоботной камбалы восточной части Охотского моря составляет 600–4200 икр./г массы тела (в среднем — 1870 икр.) и меняется в разные годы (Тихонов, 1982).

Длиннорылая камбала *Limanda punctatissimus*. Нерест этого вида порционный, икра выметывается в два приема и развивается в пелагиали (Фадеев, 1957; Линдберг, Федоров, 1993). Согласно опубликованным материалам размеры ооцитов колеблются в пределах 0,67–0,90 мм (Дехник, 1959; Расс, 1959). Н.С. Фадеев (1957) приводит меньшие размеры: 0,42–0,70 мм.

В северной части Охотского моря у редко встречающейся камбалы этого вида индивидуальная плодовитость изменяется от 160 до 1073 тыс. икр. (Черешнев и др., 2001). В северной части Японского моря плодовитость длиннорылой камбалы значительно выше: 364–1186 тыс. икр. (Перцева-Остроумова, 1961), а в западной части этого водоема — ниже: 160–559 тыс. икр. (в среднем 354 тыс.) (Моисеев, 1953; Иван-

ков, Иванкова, 1974; Фадеев, 1984; Линдберг, Федоров, 1993; Новиков и др., 2002). В целом по всем районам пределы изменчивости абсолютной плодовитости камбалы составляют 160–1186 тыс. икр. со средним значением 354 тыс.

Плодовитость камбалы разных размеров из Японского моря показана в табл. 10.

Таблица 10

Значения средней индивидуальной абсолютной плодовитости длиннорылой камбалы у рыб разной длины (обобщенные данные: Моисеев, 1953; Фадеев, 1957, 1987; Иванков, Иванкова, 1974), тыс. икр.

Table 10

Mean absolute fecundity of longsnout flounder individuals with different body length (generalized from: Моисеев, 1953; Фадеев, 1957, 1987; Иванков, Иванкова, 1974), 10^3 eggs

Район	Средняя длина самок, см							Число рыб
	21	23	25	27	29	31	33	
Северная часть Японского моря	115	310	430	566	604	1186	1074	48
Западная часть Японского моря	–	165	250	406	418	–	–	22
Все районы	115	237	340	486	511	1186	1074	70

Построенные по табличным данным уравнения имеют вид:

для камбалы северной части Японского моря

$$Y_i = 1 \cdot 10^{-4} x_i^{4,6893},$$

для камбалы западной части Японского моря

$$Y_i = -4,5521x_i^2 + 282,48x_i - 3935,1,$$

для камбалы Японского моря в целом

$$Y_i = 4 \cdot 10^{-5} x_i^{4,9399},$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — длина самок, см.

Таким образом, литературные данные свидетельствуют о более высокой плодовитости длиннорылой камбалы из северной части Японского моря. У камбалы, обитающей в западной части этого водоема, она значительно ниже.

Узкозубая палтусовидная камбала *Hippoglossoides elassodon*. Нерест этой камбалы относится к порционному типу, икра пелагическая. Сведения о размерах ооцитов в публикациях многих исследователей (Расс, Желтенкова, 1948; Полутов, Трипольская, 1954; Дехник, 1959; Мусиенко, 1963; Тихонов, 1982; и др.) крайне разноречивы. Так, Г.У. Линдберг и В.В. Федоров (1993) относят икру узкозубой палтусовидной камбалы к мелкой, размером 0,3–1,1 мм, а Л.Н. Мусиенко (1963) указывает диаметр ее ооцитов в Беринговом море 2,40–3,55 мм. Размеры икринок могут изменяться в зависимости от местонахождения (Перцева-Остроумова, 1961). Не исключено, что в некоторых случаях к икре узкозубой камбалы относят икру близких видов: *Hippoglossoides robustus* и *Hippoglossoides dubius*.

Индивидуальная абсолютная плодовитость узкозубой палтусовидной камбалы из восточной части Берингова моря изменяется в пределах 36–230 тыс. икр. (Фадеев, 1984, 1986). Такие же величины (40–230 тыс. икр.) указываются и для камбалы западной части этого водоема (Современное состояние экосистемы..., 2010). В тихоокеанских водах Камчатки плодовитость этого вида составляет 23–338 тыс. икр. со средним значением 128 тыс. (Полутов, 1991б). В.Д. Богданов с соавторами (2005) приводят другие значения для камбалы из прикамчатских вод — 40–560 тыс. икр. Диапазон изменчивости плодовитости у камбалы северной части Охотского моря составляет 36–100 тыс. икр. (Черешнев и др., 2001), а из восточной части водоема — 230–790 тыс. (Тихонов, 1982). Последние данные представляются нам завышенными, так как по неопубликованным материалам этого автора плодовитость узкозубой камбалы ниже. Да и В.И. Тихонов (1982) приводит среднюю плодовитость 202 тыс. икр.

Таким образом, в целом по ареалу плодовитость узкозубой палтусовидной камбалы изменяется в пределах 23–790 тыс. икр., составляя в среднем 165 тыс.

Значения индивидуальной абсолютной плодовитости камбалы в зависимости от длины самок приведены в табл. 11. Плодовитость рыб разного возраста имеет следующий вид (неопубл. данные В.И. Тихонова): 5 лет — 57 тыс. икр.; 6 — 69; 7 — 87; 8 — 106; 9 — 127; 10 — 149; 11 — 173; 12 — 191; 13 — 225; 14 — 254; 15 лет — 293 тыс. икр.

Таблица 11

Значения средней индивидуальной абсолютной плодовитости узкозубой палтусовидной камбалы у рыб разной длины (обобщенные данные: Фадеев, 1965, 1986; Тихонов, 1982; Полутов, 1991б), тыс. икр.

Table 11

Mean absolute fecundity of flathead sole individuals with different body length (generalized from: Фадеев, 1965, 1986; Тихонов, 1982; Полутов, 1991б), 10³ eggs

Район	Средняя длина самок, см												Число рыб
	23	25	27	29	31	33	35	37	39	41	43	45	
Восточная часть Берингова моря	52	—	—	—	53	72	90	108	143	174	—	—	72
Тихоокеанские воды Камчатки и северных Курильских островов	—	36	47	61	78	97	120	146	176	210	247	—	59
Восточная часть Охотского моря	—	—	—	116	134	155	176	200	225	251	280	310	202
Все районы	52	36	47	88	88	108	129	151	181	212	263	310	333

Уравнения зависимости индивидуальной плодовитости от размеров тела самок имеют вид:

для камбалы из восточной части Берингова моря

$$Y_i = 0,6366x_i^2 - 33,902x_i + 494,76,$$

для камбалы из тихоокеанских вод Камчатки и северных Курильских островов

$$Y_i = 0,0004x_i^{3,5621} \text{ (Полутов, 1991б),}$$

для камбалы из восточной части Охотского моря

$$Y_i = 0,0608x_i^{2,2425} \text{ (Тихонов, 1982),}$$

для камбалы по исследованным районам в целом

$$Y_i = 0,4886x_i^2 - 21,499x_i + 281,66,$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — длина самок, см.

Таким образом, наибольшей плодовитостью обладают самки палтусовидной камбалы из Охотского моря, а наименьшей — рыбы аналогичных размеров из Берингова моря.

Связь абсолютной плодовитости камбалы с возрастом рыб может быть описана уравнением

$$Y_i = 1,0536x_i^2 + 2,1096x_i + 20,371,$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — возраст самок, лет.

Изменение абсолютной плодовитости камбалы по мере увеличения массы тела может быть выражено зависимостью

$$Y_i = -277 + 1,07x_i \text{ (Тихонов, 1982) — для рыб из восточной части Охотского моря,}$$

$$Y_i = -20,3851 + 0,2648x_i \text{ (Полутов, 1991б) — для рыб из тихоокеанских вод Камчатки,}$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — масса тела, г.

Относительная плодовитость узкозубой камбалы в тихоокеанских водах Камчатки колеблется от 50 до 1137 икр./г массы тела при среднем значении 289 шт. икр. (Полутов, 1991б), а восточной части Охотского моря — от 100 до 1700 икр./г массы тела при среднем значении 440 шт. икр. (Тихонов, 1982).

В.И. Полутов (1991б) оценил величину относительной плодовитости этого вида у рыб разной длины (табл. 12).

Из представленных данных можно видеть некоторую общую тенденцию к снижению относительной плодовитости узкозубой палтусовидной камбалы по мере роста ее тела.

Таблица 12

Зависимость между относительной плодовитостью и длиной тела узкозубой палтусовидной камбалы (Полутов, 1991б)

Table 12

Relative fecundity dependence on body length for flathead sole (Полутов, 1991б)

Относительная плодовитость, икр./г массы тела	Длина тела, см					
	30–32	32–34	34–36	36–38	38–40	40–42
Средняя	489,2	264,2	291,6	301,1	324,8	272,3
Пределы колебаний	204–1137	50–564	148–531	170–484	204–583	227–324
Число рыб	4	12	20	13	4	6

Северная палтусовидная камбала *Hippoglossoides robustus*. Как и по отношению к узкозубой палтусовидной камбале, сведения о размерах икры этого вида у многих исследователей разноречивы. Н.С. Фадеев (1970б) считает, что северная палтусовидная камбала продуцирует мелкую икру диаметром 0,3–1,1 мм. Другие авторы публикаций приводят более крупные размеры ооцитов — от 2,04 до 3,17 мм (Дехник, 1959; Перцева-Остроумова, 1961; Мусиенко, 1970; Булатов, 1994; Grigorev, 1995; Grigorev, Fadeev, 1995).

Плодовитость северной камбалы близка к плодовитости узкозубой. В восточной части Берингова моря она изменяется от 35 до 210 тыс. икр. (средняя величина — 100 тыс.) (Фадеев, 1970б), в водах восточной Камчатки — от 23 до 338 тыс. икр. (средняя — 128 тыс.) (Балькин, 2006), а в западной части Охотского моря ее максимальная плодовитость составляет 600 тыс. икр.* По всей видимости, наиболее высокой плодовитостью обладает охотоморская камбала, а наименьшей — берингоморская. По ареалу в целом пределы изменчивости абсолютной плодовитости этого вида заключаются в диапазоне 23–600 тыс. икр. со средним значением 114 тыс.

Зависимость индивидуальной абсолютной плодовитости от длины тела камбалы, рассчитанная по данным Н.С. Фадеева (1970а, б): 22,5 см — 64 тыс. икр.; 27,5 — 70; 32,5 — 77; 37,5 — 115; 42,5 см — 154 тыс. икр. (число рыб — 45). Она может быть выражена уравнением

$$Y_i = 0,2487x_i^2 - 11,857x_i + 205,74,$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — длина самок, см.

Южная палтусовидная камбала *Hippoglossoides dubius*. Тип нереста этого вида порционный, икра выметывается в две порции (Линдберг, Федоров, 1993) и развивается в пелагиали (Новиков и др., 2002). Диаметр ооцитов изменяется в пределах 2,02–2,94 мм (Перцева-Остроумова, 1961; Minami and Tanaka, 1992; Линдберг, Федоров, 1993).

Сведения о плодовитости южной палтусовидной камбалы весьма скудны. В западной части Охотского моря максимальная плодовитость этого вида может достигать 1000 тыс. икр.*, а в западной части Японского моря, по обобщенным данным разных авторов, изменяется от 211 до 560 тыс. икр. при среднем значении 273 тыс. (Моисеев, 1953; Иванков, Иванкова, 1974; Фадеев, 1984; Новиков и др., 2002). В.Н. Иванков и З.Г. Иванкова (1974) приводят данные, согласно которым у рыб длиной 36–38 см из Уссурийского залива (западная часть Японского моря) абсолютная плодовитость составляла 312 тыс. икр., а у рыб длиной более 42 см она снижалась и была равна 308 тыс.

Таким образом, крайние значения изменчивости плодовитости южной палтусовидной камбалы соответствуют 211 и 1000 тыс. икр., а среднее значение — 273 тыс. Вероятно, максимальная плодовитость этого вида в западной части Охотского моря выше, чем в Японском море.

Звездчатая камбала *Platichthys stellatus*. Нерест звездчатой камбалы в водах Северной Америки единовременный, а в водах Азии порционный (Фадеев, 1954; Castillo, 1995). Икра выметывается в две порции и развивается в пелагиали (Фадеев, 1954; Линдберг, Федоров, 1993). Ооциты этого вида довольно мелкие, их размеры изменяются в зависимости от района обитания от 0,40 до 1,86 мм в диаметре (Фадеев, 1954, 1970б;

* Промысловые рыбы... (1993).

Николаев, 1959; Перцева-Остроумова, 1961; Мусиенко, 1963, 1970; Линдберг, Федоров, 1993; Булатов, 1994; Osse, Van den Boogaart, 1997; Григорьев, 2011; Юсупов, 2011).

Наиболее высокой плодовитостью обладает камбала из тихоокеанских вод Северной Америки, где она может продуцировать 913–11000 тыс. икр. (Nichol, Acuna, 2001). В восточной и западной частях Берингова моря индивидуальная абсолютная плодовитость звездчатой камбалы колеблется от 532 до 2490 тыс. икр. со средним значением 1541 тыс. (Фадеев, 1970б, 1984). В северной части Охотского моря плодовитость камбалы изменяется в пределах 393–4280 тыс. икр. при среднем значении 1405 тыс. (Юсупов, 2011), в его восточной части — в диапазоне 99–3671 тыс. со средним значением 1044 тыс. икр. (Тихонов, 1982), а в западной части этого водоема — от 401 до 2932 тыс. икр. (Фадеев, 1954). В западной части Японского моря максимальная абсолютная плодовитость этого вида составляет 2900 тыс. икр. (Новиков и др., 2002).

Изменчивость индивидуальной абсолютной плодовитости звездчатой камбалы в зависимости от длины самок отражена в табл. 13. Значения плодовитости рыб северной части Охотского моря у рыб разного возраста по Р.Р. Юсупову (2011) выглядят так: 6 лет — 595 тыс. икр.; 7 — 769; 8 — 913; 9 — 1243; 10 — 1430; 11 — 1647; 12 — 1897; 13 — 1726; 14 — 2697; 15 — 2214; 16 — 4077; 18 лет — 4280 тыс. икр. (число рыб — 72).

Зависимость абсолютной плодовитости от длины тела самок может быть описана следующими уравнениями:

для камбалы восточной части Берингова моря

$$Y_i = 33,25x_i^2 - 2682,6x_i + 55239,0,$$

для камбалы северной части Охотского моря

$$Y_i = 0,0016x_i^{3,673} \text{ (Юсупов, 2011),}$$

для камбалы восточной части Охотского моря

$$Y_i = 0,000018x_i^{4,7631} \text{ (Тихонов, 1982),}$$

для камбалы западной части Охотского моря

$$Y_i = 4,2291x_i^2 - 245,17x_i + 3909,4,$$

для камбалы Охотского моря в целом

$$Y_i = 0,0002x_i^{4,2177},$$

для камбалы северной части Японского моря

$$Y_i = 0,0047x_i^{3,316} \text{ (Фадеев, 1987),}$$

для камбалы по исследованным районам в целом

$$Y_i = 0,0002x_i^{4,1417},$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — длина самок, см.

Судя по данным разных исследователей (см. табл. 13), наиболее высокой плодовитостью, кроме рыб из тихоокеанских вод Северной Америки, обладает звездчатая камбала восточной части Берингова и северной части Охотского моря. Несколько ниже плодовитость самок этого вида из северной части Японского моря, а на последнем месте по данному показателю находятся рыбы из восточных и западных районов Охотского моря.

Изменение абсолютной плодовитости камбалы разного возраста описано уравнением

$$Y_i = 24,151x_i^{1,7475} \text{ (Юсупов, 2011),}$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — возраст самок, лет.

Для звездчатой камбалы некоторых районов Охотского моря выведены уравнения связи ее абсолютной плодовитости с массой тела самок. Эти уравнения имеют вид:

для камбалы северной части Охотского моря

$$Y_i = 1,761W_i - 343,12 \text{ (Юсупов, 2011),}$$

для камбалы восточной части Охотского моря

$$Y_i = 1,23W_i - 237,0 \text{ (Тихонов, 1982),}$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — полная масса тела, г.

Относительная плодовитость (шт. икр./г полной массы тела) этого вида в северной части Охотского моря колеблется от 626 до 2051 икр. (в среднем 1372 икр.) и возрастает по мере роста и увеличения возраста рыбы (Юсупов, 2011). В восточной части Охотского моря она ниже и изменяется в пределах 300–1800 икр./г массы тела, составляя в среднем 900 икр. (Тихонов, 1982).

Северная двухлинейная камбала *Lepidopsetta polyxistra*. В отличие от икры большинства других камбал, икра этого вида донная, нерест одновременный (Перцева-Остроумова, 1961; Фадеев, 1984). Диапазон размеров ооцитов изменяется от 0,3 до 1,1 мм (Фадеев, 1970б). Однако указанный минимальный диаметр представляется заниженным. Другие исследователи (Полутов, Трипольская, 1954; Перцева-Остроумова, 1961; Булатов, 1994) приводят колебания диаметра ооцитов камбалы в пределах от 0,65 до 1,0–1,10 мм.

В восточной части Берингова моря индивидуальная абсолютная плодовитость двухлинейной камбалы изменяется от 137 до 410 тыс. икр., составляя в среднем 99–243 тыс. (Фадеев, 1970б, 1984, 1986). Обобщив данные нескольких публикаций (Современное состояние экосистемы..., 2010; Дубинина, Золотов, 2013), можно установить границы изменчивости плодовитости камбалы западной части Берингова моря в пределах 110–916 тыс. икр., со средним значением 223 тыс. В тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов абсолютная плодовитость двухлинейной камбалы по обобщенным данным колеблется от 110 до 1210 тыс. икр. при среднем значении 261 тыс. (Состояние биологических ресурсов..., 2003; Богданов и др., 2005; Дубинина, Золотов, 2013). Камбала из восточной части Охотского моря продуцирует от 130 до 1150 тыс. икр., в среднем 281 тыс. (Швецов, 1979).

Таблица 13

Значения средней индивидуальной абсолютной плодовитости звездчатой камбалы у рыб разной длины (обобщенные данные: Фадеев, 1954, 1970а, б, 1987; Перцева-Остроумова, 1961; Тихонов, 1982; Юсупов, 2011), тыс. икр.

Table 13

Mean absolute fecundity of starry flounder individuals with different body length (generalized from: Фадеев, 1954, 1970а, б, 1987; Перцева-Остроумова, 1961; Тихонов, 1982; Юсупов, 2011), 10³ eggs

Район	Средняя длина самок, см														Число рыб	
	29	31	33	35	37	39	41	43	45	47	49	51	53	55		57
Восточная часть Берингова моря	–	–	–	–	–	1306	914	–	2084	2490	–	–	–	–	–	5
Северная часть Охотского моря	–	–	548	731	973	1226	1445	1665	1745	2020	2271	2697	–	4077	4280	72
Восточная часть Охотского моря	166	228	308	407	531	682	865	1086	1348	1658	2022	2447	2939	–	–	Нет данных
Западная часть Охотского моря	307	390	524	613	403	844	697	1496	1484	1635	–	–	–	–	–	48
Все Охотское море	237	309	460	584	636	917	1002	1415	1526	1771	2147	2572	2939	4077	4280	120
Северная часть Японского моря	–	414	509	619	744	886	1046	1225	1425	1646	1889	–	–	–	–	30
Все районы	237	344	472	593	663	989	993	1368	1617	1890	2061	2572	2939	4077	4280	155

И.А. Черешнев с соавторами (2001) указывают среднюю плодовитость двухлинейной камбалы Охотского моря, равную 100 тыс. икр.

Таким образом, общий диапазон колебаний индивидуальной абсолютной плодовитости рассматриваемого вида в перечисленных районах изменяется от 110 до 1210 тыс. икр., а ее средняя величина равна 200 тыс.

Плодовитость рыб с разной длиной тела и в разном возрасте показана в табл. 14, 15.

Судя по данным табл. 14, в большинстве случаев плодовитость камбалы из Охотского моря превышает плодовитость одноразмерных берингоморских рыб, в то время как ее средние величины в Беринговом море выше, чем в Охотском. Поэтому можно сделать вывод о том, что плодовитость этого вида на протяжении его ареала меняется незначительно. Однако Фарго и Вильдербуер (Fargo, Wilderbuer, 2000) установили резкое отличие плодовитости двухлинейной камбалы из тихоокеанских вод Северной Америки (прол. Гекаты, Британская Колумбия) от плодовитости этой же камбалы из Берингова моря (табл. 15). По нашему мнению, соглашаться с таким выводом преждевременно по следующим причинам. Авторы, не имея соответствующего материала из Берингова моря, экстраполировали данные Ф.Г. Швецова (1979), относящиеся к охотоморской камбале. Кроме того, не исключено, что речь идет о разных видах двухлинейной камбалы: *Lepidopsetta polyxystra* из Берингова (Охотского) моря и *Lepidopsetta bilineata* из вод Британской Колумбии.

Зависимость индивидуальной абсолютной плодовитости северной двухлинейной камбалы, обитающей в разных районах, от длины тела самок, основываясь на данных табл. 14, можно описать следующими уравнениями:

для камбалы восточной части Берингова моря

$$Y_i = 0,9622x_i^2 - 51,04x_i + 838,41,$$

для камбалы западной части Берингова моря

$$Y_i = 10,004x_i^2 - 753,01x_i + 14482,0,$$

для камбалы Берингова моря в целом

$$Y_i = 2,2874x_i^2 - 131,58x_i + 2034,0,$$

для камбалы тихоокеанских вод Камчатки

$$Y_i = 6,3249e^{0,104x_i},$$

для камбалы восточной части Охотского моря

$$Y_i = 7,5649e^{0,1017x_i},$$

для камбалы по исследованным районам в целом

$$Y_i = 2,7159x_i^2 - 159,98x_i + 2485,6,$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — длина самок, см.

Связь плодовитости с возрастом рыб из тихоокеанских вод Северной Америки по данным табл. 15 можно выразить как

$$Y_i = -5,0143x_i^2 + 202,97x_i - 547,63,$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — возраст самок, лет.

Рассчитанное А.Ю. Дубининой и А.О. Золотовым (2013) уравнение зависимости абсолютной плодовитости от длины камбалы тихоокеанских вод Камчатки имеет вид

$$F = 2,12 \cdot 10^{-5} \cdot L^{4,537} (R^2 = 0,75),$$

где F — индивидуальная плодовитость, тыс. икр.; L — длина рыб АС, см.

Судя по коэффициенту детерминации (R^2), предлагаемое нами выше уравнение, соответствующий коэффициент которого равен 0,92, с большей степенью приближения описывает данные этих исследователей.

А.Ю. Дубинина и А.О. Золотов (2013) рассчитали также соотношения плодовитости двухлинейной камбалы с массой тела без внутренностей, которые для рыб тихоокеанского шельфа Камчатки и западной части Берингова моря имеют вид соответственно:

$$F = 0,73 \cdot W - 74,226,$$

$$F = 0,66 \cdot W - 70,01,$$

где F — индивидуальная плодовитость, тыс. икр.; W — масса тела без внутренностей, г.

Таблица 14

Значения средней индивидуальной абсолютной плодовитости северной двухлинейной камбалы у рыб разной длины (обобщенные данные: Фадеев, 1965, 1970а, б, 1986; Дубинина, Золотов, 2013), тыс. икр.

Table 14

Mean absolute fecundity of northern rock sole individuals with different body length (generalized from: Фадеев, 1965, 1970а, б, 1986; Дубинина, Золотов, 2013), 10³ eggs

Район	Средняя длина самок, см																Число рыб
	23	25	27	29	31	33	35	37	39	41	43	45	47	49			
Восточная часть Берингова моря	181	–	163	150	179	196	234	283	307	382	404	–	–	–	35		
Западная часть Берингова моря	–	–	–	–	–	–	351	342	377	440	484	916	–	–	12		
Все Берингово море	181	–	163	150	179	196	293	312	342	411	444	916	–	–	47		
Тихоокеанские воды Камчатки и северных Курильских островов	–	–	–	139	150	219	248	301	356	381	397	663	1210	–	72		
Восточная часть Охотского моря	–	–	–	–	151	261	279	331	413	456	582	673	876	1231	140		
Все районы	181	–	163	144	160	225	278	314	363	415	467	751	1043	1231	259		

Таблица 15

Значения средней индивидуальной абсолютной плодовитости северной двухлинейной камбалы у рыб разного возраста (Fargo, Wilderbuer, 2000), тыс. икр.

Table 15

Mean absolute fecundity of northern rock sole individuals with different age (Fargo, Wilderbuer, 2000), 10³ eggs

Район	Возраст, годы																Число рыб
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
Тихоокеанские воды Северной Америки	206	333	474	612	751	873	991	1086	1177	1254	1314	1366	1408	1441	1474	1496	1519
Восточная часть Берингова моря	29	58	106	131	177	210	257	285	404	444	478	509	537	561	580	601	616
Все районы	118	196	290	372	464	542	624	686	791	849	896	938	973	1001	1027	1049	1068

Относительная плодовитость северной двухлинейной камбалы западной части Берингова моря и тихоокеанского шельфа Камчатки составляет 500–600 ооцитов на 1 г массы тела и, постепенно замедляясь, увеличивается по мере увеличения массы тела (Дубинина, Золотов, 2013).

Южная двухлинейная камбала *Lepidopsetta mochigarei*. Мелкая развивающаяся икра этого вида прилипает к субстрату (донная). Диаметр ооцитов составляет 0,440–0,655 мм, в среднем 0,571 мм (Линдберг, Федоров, 1993). Т.А. Перцева-Остроумова (1961) приводит более крупные размеры: 0,87–0,96 мм.

О плодовитости южной двухлинейной камбалы практически ничего неизвестно. По данным Окада (цит. по: Перцева-Остроумова, 1961) в водах Японии она колеблется от 510 до 550 тыс. икр.

Желтополосая камбала *Pseudopleuronectes herzensteini*. Нерест желтополосой камбалы порционный, икра развивается в пелагиали. Диаметр ооцитов у этого вида изменяется по разным данным от 0,72 до 1,04 мм (Мищенко, 1938; Фадеев, 1957; Перцева-Остроумова, 1961; Линдберг, Федоров, 1993; Новиков и др., 2002).

Величина индивидуальной абсолютной плодовитости желтополосой камбалы северной части Японского моря колеблется от 321 до 2656 тыс. икр. (Перцева-Остроумова, 1961). Суммируя данные разных исследователей, можно заключить, что в западной части Японского моря она ниже и изменяется от 174 до 1862 тыс. икр., а в среднем равна 588 тыс. (Моисеев, 1953; Иванков, Иванкова, 1974; Фадеев, 1984; Новиков и др., 2002).

Таким образом, размах колебаний плодовитости камбал в целом по Японскому морю составляет 174–2656 тыс. икр. при среднем значении 588 тыс.

Изменение плодовитости камбалы по мере увеличения длины тела самок показано в табл. 16.

Таблица 16

Значения средней индивидуальной абсолютной плодовитости желтополосой камбалы у рыб разной длины (обобщенные данные: Моисеев, 1953; Фадеев, 1957, 1987; Иванков, Иванкова, 1974), тыс. икр.

Table 16

Mean absolute fecundity of brown sole individuals with different body length (generalized from: Моисеев, 1953; Фадеев, 1957, 1987; Иванков, Иванкова, 1974), 10³ eggs

Район	Средняя длина самок, см											Число рыб
	23	25	27	29	31	33	35	37	39	41	43	
Северная часть Японского моря	142	187	339	389	540	689	1234	1521	2074	–	2656	52
Западная часть Японского моря	–	326	405	462	538	751	752	858	1051	–	–	26
Все районы	142	257	372	426	539	720	993	1190	1563	–	2656	78

Зависимость между индивидуальной плодовитостью желтополосой камбалы и длиной тела самок можно на основе данных из табл. 16 выразить уравнениями, имеющими вид:

для камбалы северной части Японского моря

$$Y_i = 2,4 \cdot 10^{-5} x_i^{4,9515},$$

для камбалы западной части Японского моря

$$Y_i = 0,0793 x_i^{2,5849},$$

для камбалы по исследованным районам в целом

$$Y_i = 0,0002 x_i^{4,363},$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — длина самок, см.

Японская камбала *Pseudopleuronectes yokohamae*. Икра японской камбалы является донной, а нерест единовременным (Перцева-Остроумова, 1961; Новиков и др., 2002). По обобщенным данными разных исследователей (Перцева-Остроумова, 1961; Osse, Van den Boogaart, 1997), размеры икринок колеблются от 0,67 до 1,0 мм и могут изменяться в зависимости от района обитания вида.

Индивидуальная абсолютная плодовитость японской камбалы в северной части Японского моря, судя по расчетам, выполненным по уравнению из монографии Н.С. Фадеева (1987), а также по размерам созревающих самок, указанных там же, может изменяться от 273 до 1817 тыс. икр. В западной части этого водоема плодовитость камбалы варьирует в пределах 206–1817 тыс. икр. при среднем значении 475 тыс. (Моисеев, 1953; Иванков, Иванкова, 1974; Ким, 2002; Новиков и др., 2002). Таким образом, в Японском море плодовитость японской камбалы изменяется от 206 до 1817 тыс. икр., составляя в среднем 475 тыс.

В табл. 17 показана плодовитость рыб разных размеров из двух районов этого водоема.

Таблица 17

Значения средней индивидуальной абсолютной плодовитости японской камбалы у рыб разной длины (обобщенные данные: Моисеев, 1953; Иванков, Иванкова, 1974; Фадеев, 1987), тыс. икр.

Table 17

Mean absolute fecundity of Japanese flounder individuals with different body length (generalized from: Моисеев, 1953; Иванков, Иванкова, 1974; Фадеев, 1987), 10^3 eggs

Район	Средняя длина самок, см											Число рыб
	27	29	31	33	35	37	39	41	43	45	47	
Северная часть Японского моря	–	273	355	453	571	710	874	1063	1282	1532	1817	88
Западная часть Японского моря	334	355	480	541	715	878	–	–	–	–	–	44
Все районы	334	314	417	497	643	794	874	1063	1282	1532	1817	132

Н.С. Фадеев (1987) выражает зависимость плодовитости от длины тела самок камбалы северной части Японского моря степенной функцией, а В.Н. Иванков и З.Г. Иванкова (1974) для рыб из западной части этого водоема — уравнением асимптотической кривой $Y = A(1 - e^{-kx})$, где Y — плодовитость, тыс. икр.; x — длина тела, см; A — максимальное значение плодовитости.

В связи с тем что в последнем случае мы объединили материалы нескольких исследователей (Моисеев, 1953; Иванков, Иванкова, 1974; Фадеев, 1987), предлагаем для аппроксимации данной связи другой тип уравнения.

Уравнения связи плодовитости японской камбалы с длиной тела самок имеют вид: для камбалы северной части Японского моря

$$Y_i = 0,0005x_i^{3,925} \text{ (Фадеев, 1987),}$$

для камбалы западной части Японского моря

$$Y_i = 4,0432x_i^2 - 203,63x_i + 2879,3,$$

для камбалы по Японскому морю в целом

$$Y_i = 3,1146x_i^2 - 156,66x_i + 2277,7,$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — длина тела самок, см.

Плодовитость камбалы из западной части Японского моря выше, чем у рыб тех же размеров из северной части водоема (табл. 17).

Камбала Шренка *Pseudopleuronectes schrenki*. Как и у японской камбалы, икра у этого вида донная. Диаметр икринок равен 0,65–0,75 мм (Линдберг, Федоров, 1993). Минами (Minami, 1999) приводит более крупные размеры ооцитов — 0,81 мм.

О плодовитости этого вида практически ничего неизвестно. Индивидуальная абсолютная плодовитость камбалы Шренка в южной части Охотского и в западной части Японского морей изменяется от 200 до 900 тыс. икр. (Линдберг, Федоров, 1993; Новиков и др., 2002).

Остроголовая камбала *Cleisthenes herzensteini*. Нерест этого вида камбалы порционный, выметывается 3–7 порций, икра пелагическая (Линдберг, Федоров, 1993; Новиков и др., 2002).

Диаметр ооцитов колеблется в пределах 0,84–1,16 мм (Дехник, 1959; Линдберг, Федоров, 1993). Данные из публикаций других исследователей (Моисеев, 1953; Расс, 1959; Перцева-Остроумова, 1961) укладываются в эти границы.

В.Н. Иванков и З.Г. Иванкова (1974) указывают диапазон изменчивости индивидуальной абсолютной плодовитости остроголовой камбалы от 164 до 1112 тыс. икр., со средним значением 545 тыс. В публикациях других авторов такой диапазон у камбалы западной части Японского моря более узкий и составляет 289–942 тыс. икр. при среднем значении 545–700 тыс. икр. (Моисеев, 1953; Линдберг, Федоров, 1993; Новиков и др., 2002). Принимая крайние границы плодовитости, можно заключить, что плодовитость остроголовой камбалы изменяется от 164 до 1112 тыс. икр., а в среднем равна 623 тыс.

Объединив данные П.А. Моисеева (1953) и В.Н. Иванкова, З.Г. Иванковой (1974), можно рассмотреть зависимость плодовитости камбалы от длины тела самок: 23 см — 170 тыс. икр.; 27 — 285; 29 — 345; 31 — 630; 33 — 461; 35 — 830; 37 — 759; 43 см — 896 тыс. икр. (число рыб — 30).

На основании индивидуальной изменчивости значений плодовитости В.Н. Иванков и З.Г. Иванкова (1974) предлагают выравнивать их логистической функцией. Однако средние ее величины, рассчитанные на основе обобщенных данных, вполне удовлетворительно могут быть выражены степенной зависимостью, имеющей вид:

$$Y_i = 0,026x_i^{2,8406},$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — длина тела самок, см.

Темная камбала *Pleuronectes obscurus*. Темная камбала относится к видам с единовременным нерестом, откладывающим донную икру. Размеры ооцитов по разным данным изменяются от 0,69 до 0,94 мм (Перцева-Остроумова, 1961; Фадеев, 1984; Линдберг, Федоров, 1993; Черешнев и др., 2001; Новиков и др., 2002).

Плодовитость темной камбалы довольно низка. У камбалы западной части Японского моря с длиной тела 21,5–27,0 см она изменяется в границах 15–130 тыс. икр. (Перцева-Остроумова, 1961). Те же самые величины указывают И.А. Черешнев с соавторами (2001) по отношению к темной камбале северной части Охотского моря. Более подробные данные отсутствуют.

Полосатая камбала *Pleuronectes pinnifasciatus*. Полосатая камбала нерестится единовременно, выметывая икру, развивающуюся в пелагиали. Размеры ооцитов средние, диаметр 1,43–1,61 см (Перцева-Остроумова, 1961; Линдберг, Федоров, 1993).

Сведений о плодовитости этой камбалы найти практически не удалось. Известно, что в западной части Японского моря у самок длиной 22,0 и 28,0 см она равна 113 и 227 тыс. икр. (Перцева-Остроумова, 1961).

Полярная камбала *Pleuronectes glacialis*. Икра полярной камбалы развивается в толще воды. Размеры ооцитов в восточной части Берингова моря колеблются от 1,2 до 1,7 мм (Булатов, 1994), а в северной части Охотского моря — от 1,48 до 1,70 мм (Юсупов, 2010).

Плодовитость камбалы в северной части Тихого океана неизвестна. В Баренцевом море диапазон ее изменчивости находится в пределах 52–203 тыс. икр. (Перцева-Остроумова, 1961).

Камбала Джордана *Eopsetta jordani*. Нерест камбалы Джордана единовременный (Castillo, 1995). Сведений о размерах ооцитов этой камбалы, к сожалению, в литературе найти не удалось.

Плодовитость этого вида в водах Британской Колумбии находится в пределах 180–2640 тыс. икр. при средней величине 682 тыс., а у Калифорнии она гораздо ниже, составляя в среднем 77 тыс. икр. (Фадеев, 1984, 1986).

Н.С. Фадеев (1986, 1987) рассчитал уравнения зависимости абсолютной плодовитости этого вида от длины самок. Уравнения имеют вид:

для камбалы Британской Колумбии

$$АП = 0,003L^{5,085},$$

для камбалы из вод Калифорнии

$$АП = 0,002L^{4,703},$$

где $АП$ — абсолютная плодовитость, шт. икр.; L — длина рыбы, см.

На основании этих уравнений мы оценили изменение плодовитости камбалы Джордана в зависимости от длины тела самок в целом для тихоокеанских вод Северной Америки: 37 см — 165 тыс. икр.; 39 — 215; 41 — 277; 43 — 352; 45 — 442; 47 — 550; 49 — 679; 51 — 830; 53 — 1008; 55 — 1214; 57 см — 1454 тыс. икр. (число рыб — 113).

Эти данные можно выразить уравнением

$$Y_i = 2 \cdot 10^{-6} x_i^{5,0339}.$$

Английская камбала *Parophrys vetula*. Английская камбала выметывает одну порцию икры с диаметром икринок 0,80–1,05 мм (Булатов, 1994; Castillo, 1995).

Плодовитость камбалы у тихоокеанских берегов Северной Америки (Британская Колумбия, Калифорния) изменяется в пределах 150–2100 тыс. икр., со средней величиной 1100 тыс. икр. (Фадеев, 1984). Изменчивость абсолютной плодовитости этого вида по мере увеличения длины тела выглядят так: 29 см — 150 тыс. икр.; 33 — 500; 35 — 850; 39 — 1200; 41 — 1600; 43 см — 1900 тыс. икр., а от возраста самок: 3 года — 150 тыс. икр.; 4 — 500; 5 — 850; 6 — 1200; 7 — 1500; 8 — 1700; 9 — 1850; 10 лет — 1950 тыс. икр. (Моисеев, 1953).

Показанные зависимости могут быть удовлетворительно описаны уравнениями, имеющими вид:

для зависимости абсолютной плодовитости от длины тела

$$Y_i = 2,7936x_i^2 - 77,083x_i + 39,063,$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — длина тела самок, см;

для зависимости абсолютной плодовитости от возраста

$$Y_i = -24,405x_i^2 + 581,55x_i - 1408,3,$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — возраст самок, лет.

Малорот Стеллера *Glyptocephalus stelleri*. Нерест малорота Стеллера является порционным, выметывается 3–5 порций икры, развивающейся в пелагиали. Диаметр ооцитов колеблется по разным данным и в разных районах от 1,2 до 1,8 мм (Моисеев, 1953; Полутов, Трипольская, 1954; Дехник, 1959; Расс, 1959; Перцева-Остроумова, 1961; Мусиенко, 1963; Линдберг, Федоров, 1993; Булатов, 1994; Черешнев и др., 2001).

Сведения о плодовитости малорота Стеллера у разных авторов неодинаковы, но по отношению к рыбам, обитающим в Охотском море и в западной части Японского моря, укладываются в границы 33–466 тыс. икр., составляя в среднем 189 тыс. (Моисеев, 1953; Иванкова, 1973; Иванков, Иванкова, 1974; Фадеев, 1984; Иванкова и др., 1991; Линдберг, Федоров, 1993; Черешнев и др., 2001; Новиков и др., 2002).

В публикациях В.Н. Иванкова, З.Г. Иванковой (1974) и Н.С. Фадеева (1987) приводятся уравнения зависимости абсолютной плодовитости от длины тела самок этого вида из западной части Японского моря и юго-западной части Охотского моря, а в публикации З.Г. Иванковой (1973) — уравнения зависимости плодовитости от длины тела, массы и возраста рыб. Обобщив эмпирические и расчетные по уравнениям данные этих исследователей, мы рассчитали величины плодовитости малорота Стеллера у рыб с разной длиной тела (табл. 18) и в разном возрасте (Иванкова, 1973): 4 года — 224 тыс. икр.; 5 — 253; 6 — 279; 7 — 302; 8 — 322; 9 — 340; 10 — 355; 11 — 369; 12 — 381; 13 лет — 392 тыс. икр. (число рыб — 75).

Таблица 18

Значения средней индивидуальной абсолютной плодовитости малорота Стеллера у рыб разной длины (обобщенные данные: Иванков, Иванкова, 1974; Фадеев, 1987), тыс. икр.

Table 18

Mean absolute fecundity of korean flounder individuals with different body length (generalized from: Иванков, Иванкова, 1974; Фадеев, 1987), 10^3 eggs

Район	Средняя длина самок, см									Число рыб
	29	31	33	35	37	39	41	43	45	
Юго-западная часть Охотского моря	58	80	109	146	191	247	–	–	–	24
Западная часть Японского моря	46	81	113	156	192	234	276	325	448	160
Все районы	52	81	111	151	192	241	276	325	448	184

Уравнения связи плодовитости малорота Стеллера с длиной тела имеют вид: для камбалы юго-западной части Охотского моря

$$Y_i = 4 \cdot 10^{-6} x_i^{4,897} \text{ (Фадеев, 1987),}$$

для камбалы западной части Японского моря

$$Y_i = 0,8294x_i^2 - 38,514x_i + 475,24,$$

для камбалы по исследованным районам в целом

$$Y_i = 1 \cdot 10^{-5} x_i^{4,6208},$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — длина тела самок, см.

Для описания связи плодовитости с возрастом рыбы З.Г. Иванкова предлагает использовать асимптотическую кривую вида

$$Y = 470 - 409 \cdot 10^{-0,0552x} \text{ (Иванкова, 1973),}$$

где Y — абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x — возраст, лет.

Мы, в свою очередь, по значениям З.Г. Иванковой (1973) рассчитали уравнение, которое также может быть использовано для оценки плодовитости по возрасту у рыб не старше 13 лет:

$$Y_i = -1,1528x_i^2 + 37,951x_i + 91,94,$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — возраст самок, лет.

Судя по данным табл. 18, средняя абсолютная плодовитость одноразмерных рыб из юго-западной части Охотского моря и западной части Японского моря практически одинакова.

Тихоокеанский малорот *Microstomus pacificus*. Перест тихоокеанского малорота — единовременный (Castillo, 1995), диаметр икринок изменяется от 2,05 до 2,68 мм (Булатов, 1994).

Максимальная абсолютная плодовитость этой камбалы равна 262 тыс. икр., а средняя — 230 тыс. (Новиков, 1974). Н.С. Фадеев (1986) приводит значительно меньшую величину средней плодовитости малорота из вод Британской Колумбии, равную 17 тыс. икр. По его уравнению мы рассчитали индивидуальную абсолютную плодовитость самок разных размеров: 33 см — 9 тыс. икр.; 35 — 12; 37 — 15; 39 — 19; 41 — 23; 43 — 28; 45 — 35; 47 — 42; 49 — 50; 51 — 59; 53 — 69; 55 — 81; 57 см — 95 тыс. икр. (число рыб — 24).

Связь между переменными из этих расчетов можно выразить уравнением

$$Y_i = 3 \cdot 10^{-6} x_i^{4,271} \text{ (Фадеев, 1986),}$$

где Y_i — индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.; x_i — длина тела самок, см.

Двухцветная камбала *Kareius bicoloratus*. Двухцветная камбала выметывает мелкую, диаметром 1,00–1,15 мм, икру, развивающуюся в пелагиали (Моисеев, 1953; Перцева-Остроумова, 1961; Линдберг, Федоров, 1993; Новиков и др., 2002).

Абсолютная плодовитость этого вида в водах Японии меняется от 400 до 500 тыс. икр. (Моисеев, 1953). К сожалению других сведений, касающихся плодовитости двухцветной камбалы, найти не удалось.

Ложный палтус, паралихт *Paralichthys olivaceus* сем. Paralichthyidae. Разные исследователи приводят существенно различающиеся данные о размерах ооцитов паралихта. Диаметр икринок этого вида колеблется в крайних границах 0,85–3,80 мм. Икра развивается в толще воды (Моисеев, 1953; Перцева-Остроумова, 1961; Линдберг, Федоров, 1993; Minami and Tanaka, 1992).

Т.А. Перцева-Остроумова (1961), а также Г.У. Линдберг и В.В. Федоров (1993) указывают пределы диапазона изменчивости абсолютной плодовитости этого вида в водах Японии, равные 450–460 тыс. икр. Минами и Танака (Minami and Tanaka, 1992) приводят величину порядка 1 млн икр., а П.А. Моисеев (1953) — 2 млн. Возможно, различия связаны с районами обитания камбалы. В таком случае плодовитость паралихта из западной части Японского моря гораздо ниже, чем из восточной.

Следует упомянуть еще о двух представителях сем. Paralichthyidae из восточной части Японского моря: пятиглазчатом ложноромбе *Pseudorhombus pentopthalmus* и мелкочешуйном тарфопсе *Tarphops oligolepis*.

Мелкая икра этих камбал развивается в пелагиали, диаметр ооцитов ложноромба составляет 0,80 мм, а тарфопса — 0,65 мм (Minami and Tanaka, 1992).

Плодовитость первого из них на два порядка ниже, чем у паралихта и находится в пределах 10 тыс. ооцитов, а второго — еще на порядок ниже и колеблется около 1 тыс. икр. (Minami and Tanaka, 1992).

Заключение

В настоящей статье дана наиболее общая характеристика плодовитости дальневосточных камбал. Все изложенные выше литературные и первичные архивные материалы сформированы в сводную таблицу (табл. 19). В этой таблице обобщены как эмпирические данные, полученные прямым подсчетом ооцитов, так и теоретические, рассчитанные по уравнениям для самок, размеры и возраст которых укладываются в соответствующие границы для зрелых рыб и характеризуют потенциальную плодовитость. Такая форма обобщения материалов позволяет, по нашему мнению, получить наиболее исчерпывающее представление о величине диапазона плодовитости у конкретных видов.

Таблица 19
Границы диапазона изменчивости абсолютной плодовитости дальневосточных камбал, тыс. икр.
Table 19

Range of absolute fecundity for the Far-Eastern flatfishes, 10³ eggs

Вид камбал	Уровень плодовитости		
	Минимальный	Средний	Максимальный
Тихоокеанские воды Северной Америки			
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	–	–	3000
<i>Atheresthes stomias</i>	63	123	1533
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	30	–	320
<i>Eopsetta jordani</i>	165	380	1454
<i>Parophrys vetula</i>	150	1100	2100
<i>Microstomus pacificus</i>	9	17	95
Восточная часть Берингова моря			
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	200	–	4000
<i>Reinhardtius hip. matsuurae</i>	41	80	129
<i>Atheresthes evermanni</i>	246	–	2224
<i>Limanda aspera</i>	296	1394	3635
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	41	197	521
<i>Myzopsetta proboscidea</i>	75	272	841
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	36	–	230
<i>Hippoglossoides robustus</i>	35	100	210
<i>Platichthys stellatus</i>	532	1541	11000
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	137	171	410
<i>Eopsetta jordani</i>	180	–	2640
<i>Parophrys vetula</i>	150	1100	2100
Центральная часть Берингова моря			
<i>Reinhardtius hip. matsuurae</i>	24	54	136
Западная часть Берингова моря			
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	61	–	2800
<i>Reinhardtius hip. matsuurae</i>	29	61	149
<i>Atheresthes evermanni</i>	220	–	1385
<i>Atheresthes stomias</i>	103	–	1223
<i>Limanda aspera</i>	300	–	2290
<i>Myzopsetta proboscidea</i>	83	–	840
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	40	–	230
<i>Platichthys stellatus</i>	532	–	2490
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	110	275	916

Продолжение табл. 19
Table 19 continued

Вид камбал	Уровень плодовитости		
	Минимальный	Средний	Максимальный
Берингово море в целом			
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	61	–	4000
<i>Reinhardtius hip. matsuurae</i>	24	65	149
<i>Atheresthes evermanni</i>	220	–	2224
<i>Atheresthes stomias</i>	103	–	1223
<i>Limanda aspera</i>	296	1394	3635
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	41	197	521
<i>Myzopsetta proboscidea</i>	75	272	841
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	36	–	230
<i>Hippoglossoides robustus</i>	35	100	210
<i>Platichthys stellatus</i>	532	1541	11000
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	110	223	916
<i>Eopsetta jordani</i>	180	–	2640
<i>Parophrys vetula</i>	150	1100	2100
Тихоокеанские воды Камчатки и северных Курильских островов			
<i>Atheresthes evermanni</i>	32	500	1125
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	23	128	338
<i>Hippoglossoides robustus</i>	23	128	338
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	110	261	1210
Воды Камчатки			
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	500	–	2500
<i>Atheresthes evermanni</i>	–	500	–
<i>Limanda aspera</i>	500	–	1700
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	30	100	350
<i>Myzopsetta proboscidea</i>	83	270	840
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	40	–	560
<i>Platichthys stellatus</i>	500	–	2500
Восточная часть Охотского моря			
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	60	–	2800
<i>Reinhardtius hip. matsuurae</i>	26	75	157
<i>Atheresthes evermanni</i>	200	–	1400
<i>Limanda aspera</i>	144	991	4840
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	47	–	554
<i>Limanda sakhalinensis</i>	31	322	1074
<i>Myzopsetta proboscidea</i>	126	624	1512
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	116	202	790
<i>Platichthys stellatus</i>	99	1044	3671
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	130	195	1231
Северная часть Охотского моря			
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	500	1338	4000
<i>Reinhardtius hip. matsuurae</i>	28	75	262
<i>Atheresthes evermanni</i>	220	712	–
<i>Limanda aspera</i>	172	–	4830
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	80	–	250
<i>Limanda sakhalinensis</i>	41	–	972
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	162	–	925
<i>Myzopsetta proboscidea</i>	–	–	800
<i>Limanda punctatissima</i>	160	–	1073
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	36	–	100
<i>Platichthys stellatus</i>	393	1405	4280
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	–	100	–
<i>Pleuronectes obscurus</i>	15	–	130
<i>Pleuronectes glacialis</i>	52	–	203
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	33	–	466

Продолжение табл. 19
Table 19 continued

Вид камбал	Уровень плодовитости		
	Минимальный	Средний	Максимальный
Западная часть Охотского моря			
<i>Limanda aspera</i>	175	806	4705
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	96	–	2311
<i>Hippoglossoides robustus</i>	–	–	600
<i>Hippoglossoides dubius</i>	–	–	1000
<i>Platichthys stellatus</i>	307	–	2932
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	58	–	247
Южная часть Охотского моря			
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	162	–	925
<i>Pseudopleuronectes schrenki</i>	200	–	900
Охотское море в целом			
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	60	1338	4000
<i>Reinhardtius hip. matsuurae</i>	26	75	262
<i>Atheresthes evermanni</i>	200	712	1400
<i>Limanda aspera</i>	144	899	4840
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	47	–	554
<i>Limanda sakhalinensis</i>	31	322	1074
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	96	–	2311
<i>Myzopsetta proboscidea</i>	126	624	1512
<i>Limanda punctatissima</i>	160	–	1073
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	36	202	790
<i>Hippoglossoides robustus</i>	–	–	600
<i>Hippoglossoides dubius</i>	–	–	1000
<i>Platichthys stellatus</i>	99	1225	4280
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	130	148	1231
<i>Pseudopleuronectes schrenki</i>	200	–	900
<i>Pleuronectes obscurus</i>	15	–	130
<i>Pleuronectes glacialis</i>	52	–	203
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	33	–	466
Северная часть Японского моря			
<i>Limanda aspera</i>	770	–	1468
<i>Limanda punctatissima</i>	115	–	1186
<i>Platichthys stellatus</i>	414	–	1889
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	142	–	2656
<i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>	273	–	1817
Западная часть Японского моря			
<i>Atheresthes evermanni</i>			1385
<i>Limanda aspera</i>	120	558	1701
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	80	–	250
<i>Limanda sakhalinensis</i>	–	–	972
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	96	346	2311
<i>Limanda punctatissima</i>	160	354	559
<i>Hippoglossoides dubius</i>	211	273	560
<i>Platichthys stellatus</i>	–	–	2900
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	174	588	1862
<i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>	206	475	1089
<i>Pseudopleuronectes schrenki</i>	–	–	900
<i>Cleisthenes herzensteini</i>	164	623	1112
<i>Pleuronectes obscurus</i>	15	–	130
<i>Pleuronectes pinnifasciatus</i>	113	–	227
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	33	189	466
<i>Paralichthys olivaceus</i>	–	–	460
Южная часть Японского моря			
<i>Paralichthys olivaceus</i>	–	–	1000
<i>Tarphops oligolepis</i>	–	1	–
<i>Pseudorhombus pentoptalmus</i>	–	10	–

Окончание табл. 19
Table 19 finished

Вид камбал	Уровень плодовитости		
	Минимальный	Средний	Максимальный
Японское море в целом			
<i>Atheresthes evermanni</i>	–	–	1385
<i>Limanda aspera</i>	120	558	1701
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	80	–	250
<i>Limanda sakhalinensis</i>	–	–	972
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	96	346	2311
<i>Limanda punctatissima</i>	115	354	1186
<i>Hippoglossoides dubius</i>	211	273	560
<i>Platichthys stellatus</i>	414	–	2900
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	142	588	2656
<i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>	206	475	1817
<i>Pseudopleuronectes schrenki</i>	–	–	900
<i>Cleisthenes herzensteini</i>	164	623	1112
<i>Pleuronectes obscurus</i>	15	–	130
<i>Pleuronectes pinnifasciatus</i>	113	–	227
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	33	189	466
<i>Paralichthys olivaceus</i>	450	–	2000
<i>Tarphops oligolepis</i>	–	1	–
<i>Pseudorhombus pentophtalmus</i>	–	10	–
Воды Японии			
<i>Lepidopsetta mochigarei</i>	510	–	550
<i>Pleuronectes obscurus</i>	74	–	130
<i>Kareius bicoloratus</i>	400	–	500
<i>Paralichthys olivaceus</i>	–	–	2000
Все районы в целом			
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	60	1338	4000
<i>Reinhardtius hip. maisuurae</i>	24	69	262
<i>Atheresthes evermanni</i>	32	606	2224
<i>Atheresthes stomias</i>	63	211	1223
<i>Limanda aspera</i>	120	937	4840
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	30	149	521
<i>Limanda sakhalinensis</i>	31	322	1074
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	96	346	2311
<i>Myzopsetta proboscidea</i>	75	359	1512
<i>Limanda punctatissima</i>	115	354	1186
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	23	165	790
<i>Hippoglossoides robustus</i>	23	114	600
<i>Hippoglossoides dubius</i>	211	273	1000
<i>Platichthys stellatus</i>	99	1330	11000
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	110	200	1231
<i>Lepidopsetta mochigarei</i>	510	–	550
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	142	588	2656
<i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>	206	475	1817
<i>Pseudopleuronectes schrenki</i>	200	–	900
<i>Cleisthenes herzensteini</i>	164	623	1112
<i>Pleuronectes obscurus</i>	15	–	130
<i>Pleuronectes pinnifasciatus</i>	113	–	227
<i>Pleuronectes glacialis</i>	52	–	203
<i>Eopsetta jordani</i>	165	380	2640
<i>Parophrys vetula</i>	150	1100	2100
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	33	189	466
<i>Microstomus pacificus</i>	9	124	262
<i>Kareius bicoloratus</i>	400	–	500
<i>Paralichthys olivaceus</i>	450	–	2000
<i>Tarphops oligolepis</i>	–	1	–
<i>Pseudorhombus pentophtalmus</i>	–	10	–

Касаясь трех характерных показателей плодовитости, следует сделать одну оговорку. Если величины минимальной и максимальной индивидуальной абсолютной плодовитости являются определенными и устойчивыми ее характеристиками, свойственными конкретному виду, то средняя плодовитость — показатель очень нестабильный, зависящий в первую очередь от размерно-возрастного состава нерестовой части популяции, а также пищевой обеспеченности рыб и некоторых других условий. Кроме того, во многих публикациях нередко показаны одинаковые величины плодовитости одних и тех же видов из разных районов. Вполне возможно, что в этих случаях мы имеем дело с экстраполяцией данных из одних местообитаний в другие, поэтому они должны уточняться в процессе дальнейших исследований.

Сравнивая индивидуальную абсолютную плодовитость разных анализируемых в статье видов камбалообразных рыб, можно видеть, что наименьшее количество ооцитов производят мелкочешуйный тарпопс и пятиглазчатый ложноромб сем. *Paralichthyidae*. Среди камбал сем. *Pleuronectidae* наименьшая нижняя граница плодовитости обнаруживается у тихоокеанского малорота и малорота Стеллера, темной камбалы, палтусовидных камбал, четырехбугорчатой и сахалинской камбал, черного и стрелозубых палтусов.

Самая высокая абсолютная плодовитость — 11 млн икр. — обнаружена у звездчатой камбалы. К видам, максимальное количество производимой икры у которых превышает 2 млн, относятся также белокорый и азиатский стрелозубый палтусы, желтоперая, желтополосая, колючая и английская камбалы, камбала Джордана.

Среди широко распространенных видов у белокорого палтуса и звездчатой камбалы наиболее высокий уровень максимальной плодовитости наблюдается в восточной части Берингова и в Охотском море, у черного палтуса — в Охотском море, у азиатского стрелозубого палтуса — в Беринговом море, а у американского стрелозубого — в тихоокеанских водах Северной Америки. В Охотском море достигают своих наивысших уровней абсолютной плодовитости желтоперая, четырехбугорчатая, сахалинская, хоботная и палтусовидные камбалы. Северная двухлинейная камбала производит самое большое количество икры в водах восточной Камчатки и в восточной части Охотского моря. Максимальная плодовитость длиннорылой камбалы из Японского моря выше, чем из Охотского. Таким образом, Охотское море является местообитанием, где абсолютная плодовитость большинства видов камбал, имеющих обширный ареал, достигает наивысшего уровня.

Завершая описание плодовитости дальневосточных камбал, автор выражает надежду, что оно послужит дальнейшему развитию исследований в данном направлении.

Список литературы

- Балькин П.А.** Состояние и ресурсы рыболовства в западной части Берингова моря : моногр. — М. : ВНИРО, 2006. — 143 с.
- Богданов В.Д., Карпенко В.И., Норинев Е.Г.** Водные биологические ресурсы Камчатки. Биология, способы добычи, переработка : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Новая книга, 2005. — 264 с.
- Борец Л.А.** Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1997. — 217 с.
- Булатов О.А.** Особенности размножения рыб и распределение ихтиопланктона восточной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 1994. — Т. 115. — С. 17–56.
- Григорьев С.С.** Распределение икринок и личинок камбал (*PISCES: PLEURONECTIDAE*) на шельфе западной Камчатки в летний период // Исслед. вод. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2011. — Вып. 20. — С. 12–22.
- Дехник Т.В.** Материалы по размножению и развитию некоторых видов дальневосточных камбал // Исслед. Дальневост. морей СССР. — 1959. — Вып.6. — С. 109–131.
- Дубинина А.Ю., Золотов А.О.** Плодовитость и созревание северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxystra* Olg et Matarese (2000) тихоокеанского шельфа Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 119–132.

- Дьяков Ю.П.** Камбалообразные дальневосточных морей России : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2011. — 428 с.
- Дьяков Ю.П.** Некоторые особенности воспроизводства тихоокеанского черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* // Вопр. ихтиол. — 1987. — Т. 27, вып. 5. — С. 823–830.
- Дьяков Ю.П.** Плодовитость черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) (Pleuronectidae) Берингова моря // Вопр. ихтиол. — 1982. — Т. 22, вып. 5. — С. 789–794.
- Иванков В.Н., Иванкова З.Г.** Плодовитость камбал северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиол. — 1974. — Т. 14, вып. 6. — С. 1004–1013.
- Иванкова З.Г.** Плодовитость и характер икротетания малоротой камбалы *Glyptocephalus stelleri* (Schmidt) залива Петра Великого // Исслед. по биол. рыб и промысл. океанографии. — Владивосток : ТИНРО, 1973. — Вып. 4. — С. 118–121.
- Иванкова З.Г., Иванков В.Н., Платошина Л.К.** Структура популяций и размножение желтоперой и малоротой камбал залива Петра Великого // Рациональное использование биоресурсов Тихого океана : тез. докл. Всесоюз. конф. — Владивосток, 1991. — С. 101–102.
- Кашкина А.А.** Зимний ихтиопланктон района Командорских островов // Тр. ВНИРО. Т. 58: Изв. ТИНРО. Т. 53. — 1965. — С. 179–189.
- Ким Л.Н.** Некоторые данные по биологии японской камбалы Уссурийского залива // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 1038–1054.
- Линдберг Г.У., Федоров В.В.** Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 6 : моногр. — СПб. : Наука, 1993. — 272 с.
- Мищенко А.И.** Некоторые наблюдения над развитием икры и личинок камбал // Изв. ТИНРО. — 1938. — Т. 14. — С. 169–173.
- Монсеев П.А.** Треска и камбалы дальневосточных морей : Изв. ТИНРО. — 1953. — Т. 40. — 288 с.
- Мусиенко Л.Н.** Ихтиопланктон Берингова моря (по материалам берингоморской экспедиции ТИНРО и ВНИРО 1958–1959 гг.) // Тр. ВНИРО. Т. 48 : Изв. ТИНРО. Т. 50. — 1963. — С. 239–269.
- Мусиенко Л.Н.** Размножение и развитие рыб Берингова моря // Тр. ВНИРО. Т. 70 : Изв. ТИНРО. Т. 72. — 1970. — С. 166–224.
- Мухаметов И.Н.** К изучению воспроизводства азиатского стрелозубого палтуса *Atheresthes evermanni* в тихоокеанских водах Северных Курильских островов // Вопр. ихтиол. — 2001. — Т. 41, вып. 3. — С. 353–357.
- Николаев А.П.** Наблюдения над развитием икры и личинок звездчатой камбалы *Pleuronectes stellatus* Pallas // Изв. ТИНРО. — 1959. — Т. 47. — С. 190–192.
- Николенко Л.П.** Биология и промысел черного палтуса Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1998. — 23 с.
- Николотова Л.А.** Материалы по эмбриональному развитию некоторых видов камбал // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 74. — С. 22–41.
- Никольский Г.В.** Теория динамики стада рыб : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 448 с.
- Новиков Н.П.** Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 308 с.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М.** Рыбы Приморья : моногр. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2002. — 552 с.
- Перцева-Остроумова Т.А.** Особенности размножения и развития камбал, имеющих донные и пелагические икринки // Вопр. ихтиол. — 1962. — Вып. 5. — С. 161–163.
- Перцева-Остроумова Т.А.** Размножение и развитие дальневосточных камбал : моногр. — М. : АН СССР, 1961. — 484 с.
- Перцева-Остроумова Т.А.** Размножение и развитие стрелозубых палтусов рода *Atheresthes* Jordan et Gilbert (Pleuronectidae, Pisces) // Зоол. журн. — 1960. — Т. 39, вып. 11. — С. 1659–1669.
- Полутов В.И.** О размножении желтоперой лиманды у северо-восточного побережья Камчатки // Исслед. биол. и динамики числ. промысл. рыб камчатского шельфа. — 1991а. — Вып. 1, ч. 2. — С. 9–15.
- Полутов В.И.** Темп полового созревания и плодовитость палтусовидной камбалы у восточного побережья Камчатки // Исслед. биол. и динамики числ. промысл. рыб камчатского шельфа. — 1991б. — Вып. 1, ч. 2. — С. 16–22.
- Полутов И.А., Лагунов И.И., Куренков И.И.** Промысловые рыбы и беспозвоночные Тихого океана : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Дальневост. кн. изд-во, 1980. — 96 с.
- Полутов И.А., Лагунов И.И., Никулин П.Г. и др.** Промысловые рыбы Камчатки : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Дальневост. кн. изд-во, 1966. — 125 с.

- Полутов И.А., Трипольская В.Н.** Пелагическая икра и личинки морских рыб у берегов Камчатки // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 41. — С. 295–308.
- Расс Т.С.** Исследования ихтиопланктона, произведенные Курило-Сахалинской экспедицией // Исслед. дальневост. морей СССР. — 1959. — Вып. 6. — С. 78–96.
- Расс Т.С., Желтенкова М.В.** Некоторые данные об ихтиопланктоне западной Камчатки // Изв. ТИНРО. — 1948. — Т. 28. — С. 139–150.
- Смирнов А.А., Семенов Ю.К., Злуницына Л.А.** Плодовитость и размеры ооцитов черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*) северо-восточной части Охотского моря // Мат-лы 8-й междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». — Петропавловск-Камчатский, 2007. — С. 386–389.
- Смирнов О.В.** Биология, промысел и динамика запасов черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) норвежско-баренцевоморской популяции : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 2002. — 24 с.
- Современное состояние экосистемы западной части Берингова моря** : моногр. / отв. ред. П.Р. Макаревич. — Ростов н/Д : Изд-во ЮНЦ РАН, 2010. — 388 с.
- Состояние биологических ресурсов северо-западной Пацифики** : моногр. / отв. ред С.А. Сняжков. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2003. — 124 с.
- Тихонов В.И.** Изменение плодовитости и скорости созревания желтоперой камбалы // Биол. моря. — 1977. — № 3. — С. 64–69.
- Тихонов В.И.** Плодовитость желтоперой камбалы западного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 64. — С. 339–346.
- Тихонов В.И.** Плодовитость камбал западнокамчатского шельфа // Биол. моря. — 1982. — № 3. — С. 21–25.
- Токранов А.М.** О «бесчешуйном звере» и других обитателях камчатских вод : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2004. — 152 с.
- Фадеев Н.С.** Берингово море // Биологические ресурсы Тихого океана. — М. : Наука, 1986. — С. 389–405.
- Фадеев Н.С.** Биология и промысел тихоокеанских камбал : моногр. — Владивосток : Дальиздат, 1971. — 98 с.
- Фадеев Н.С.** О типе икротетания и плодовитости некоторых промысловых камбал Сахалина // Зоол. журн. — 1957. — Т. 36, вып. 12. — С. 1841–1847.
- Фадеев Н.С.** Порционное икротетание звездчатой камбалы в зал. Терпения // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 42. — С. 284–285.
- Фадеев Н.С.** Промысел и биологическая характеристика желтоперой камбалы восточной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 1970а. — Т. 72. — С. 327–390.
- Фадеев Н.С.** Данные о плодовитости некоторых донных и придонных рыб юго-восточной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 1970б. — Т. 74. — С. 47–53.
- Фадеев Н.С.** Промыслово-биологическая характеристика желтоперой камбалы южного Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1963. — Т. 49. — С. 3–64.
- Фадеев Н.С.** Промысловые рыбы северной части Тихого океана : моногр. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1984. — 269 с.
- Фадеев Н.С.** Северотихоокеанские камбалы: распространение и биология : моногр. — М. : Агропромиздат, 1987. — 175 с.
- Фадеев Н.С.** Сравнительный очерк биологии камбал юго-восточной части Берингова моря и состояние их запасов // Тр. ВНИРО. Т. 58; Изв. ТИНРО. Т. 53. — 1965. — С. 121–138.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В.** Прибрежные рыбы северной части Охотского моря : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2001. — 197 с.
- Швецов Ф.Г.** Размножение двухлинейной камбалы *Lepidopsetta bilineata bilineata* (Ayres) у охотоморского побережья островов Парамушир и Шумшу // Вопр. ихтиол. — 1979. — Т. 19, вып. 5. — С. 840–846.
- Шейко Б.А., Федоров В.В.** Рыбообразные и рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. — Петропавловск-Камчатский : Камчатский печатный двор, 2000. — С. 7–69.
- Юсупов Р.Р.** Размножение и развитие звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae) Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 38–53.
- Юсупов Р.Р.** Эмбрионально-личиночное развитие полярной камбалы *Liopsetta glacialis* (Pleuronectidae) Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 179–193.
- Beamish R.J., King J.R. and McFarlane G.A.** Canada // Impacts of Climate and Climate Change on the Key Species in the Fisheries in the North Pacific : PICES Sci. Rep. — 2008. — № 35. — P. 15–56.

- Bell F.H. and St-Pierre G.S.** The Pacific halibut : Intern. Pacif. Halibut Comission: Techn. Rep. — 1970. — № 6. — 24 p.
- Castillo G.C.** Latitudinal patterns in reproductive life history traits of Northeast Pacific flatfish // Proc. Intern. Symp. on North Pacific Flatfish. — Anchorage, Alaska, 1995. — P. 51–72.
- Fargo J., Wilderbuier T.K.** Population dynamics of rock sole (*Lepidopsetta bilineata*) in the north Pacific // J. Sea Res. — 2000. — Vol. 44. — P. 123–144.
- Forrester C.R. and Alderdice D.F.** Laboratory Observations on Early Development of the Pacific Halibut : Intern. Pacif. Halibut Comission: Techn. Rep. — 1973. — № 9. — 13 p.
- Grigorev S.S.** Characteristics of flatfish eggs and larvae samples near Eastern Kamchatka and in the Western Bering Sea during June-July 1991 // Proc. Intern. Symp. on North Pacific Flatfish. — Anchorage, Alaska, 1995. — P. 101–116.
- Grigorev S.S., Fadeev N.S.** Distribution of Alaska plaice, flathead sole, and Bering flounder eggs in the Eastern Bering Sea during April-July 1988, 1990, 1991 // Proc. Intern. Symp. on North Pacific Flatfish. — Anchorage, Alaska, 1995. — P. 89–100.
- Gundersen A.C., Nedreaas K.H., Kjesbu O.S., Albert O.T.** Fecundity and recruitment variability of Northeast Arctic Greenland halibut during 1980–1998, with emphasis on 1996–1998 // J. Sea Res. — 2000. — Vol. 44. — P. 45–54.
- Johnson L.L., Landahl J.T.** Assessing the effects of antropogenic stressors on Puget Sound flatfish populations // Third Intern. Symp. on Flatfish Ecology : abstracts. — Texel, Netherlands : Netherlands Institute for Sea Research, 1996. — P. 58.
- Jung S.** Generalized size-dependent formulation for natural mortality of fish based on their fecundity // North Pacific Marine Science Organization. PICES : program and abstracts. — Jeju, Republic of Korea, 2009. — P. 163.
- Kodolov L.S., Matveychuk S.P.** Stock Condition of Greenland Turbot (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* Jordan et Snyder) in the Northwestern Bering Sea // Proc. Intern. Symp. on North Pacific Flatfish. — Anchorage, Alaska, 1995. — P. 451–465.
- Lear W.H.** Fecundity of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Newfoundland-Labrador Area // J. Fish. Res. Board Canada. — 1970. — Vol. 27, № 10. — P. 1880–1882.
- Minami T.** Systematic differences and ecological significance of egg size in pleuronectid flatfishes (Pleuronectinae) around Japan // Fourth Intern. Symp. on Flatfish Ecology : book of abstracts. — Atlantic Beach, USA, 1999. — P. 44.
- Minami T. and Tanaka M.** Life history cycles in Flatfish from the Northwestern Pacific, with particular reference to their early life histories // J. Sea Res. — 1992. — Vol. 29(1–3). — P. 35–48.
- Nichol D.G., Acuna E.G.** Annual and batch fecundities of yellowfin sole *Limanda aspera* in the eastern Bering Sea // Fish. Bull. — 2001. — Vol. 99, № 1. — P. 108–122.
- Osse J.W.M., Van den Boogaart J.G.M.** Size of flatfish larvae at transformation, functional demands and historical constraints // J. Sea Res. — 1997. — Vol. 37(3). — P. 229–239.
- Solemdal P.** Maternal effects — a link between the past and the future // Third Intern. Symp. on Flatfish Ecology : abstracts. — Texel, Netherlands : Netherlands Institute for Sea Research, 1996. — P. 85.
- Van der Veer H.V., Kooijman S.A.L.M., Van der Meer J.** Body size scaling relationships in flatfish as predicted by Dynamic Energy Budgets (DEB theory): implications for recruitment // J. Sea Res. — 2003. — Vol. 50, Iss. 2–3. — P. 255–270.
- Witthames P.R., Ramsay K., Rijnsdorp A.D., Vingerhoed B.** Geographic variation in ovarian development in relation to body condition and length age of mature female sole (*Solea solea* (L.)) // Third Intern. Symp. on Flatfish Ecology : abstracts. — Texel, Netherlands : Netherlands Institute for Sea Research, 1996. — P. 100.

Поступила в редакцию 12.12.16 г.

Принята в печать 27.01.17 г.