

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 2. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ
ВИДОВОЙ АНАЛИЗ. ПЛОДОВИТОСТЬ, ЧИСЛЕННОСТЬ
И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ**

Выполнен сравнительный анализ индивидуальной абсолютной, видовой и общей плодовитости 31 вида камбалообразных рыб, обитающих в северной части Тихого океана, от побережья Северной Америки до Японского моря включительно. Сделана оценка степени их сходства по динамике плодовитости в связи с изменением размеров и возраста самок. Исследована возможность влияния абсолютной плодовитости на численность и распространение разных видов. Для индивидуальной абсолютной плодовитости данной группы рыб, обитающих в северной части Тихого океана, свойственна большая межвидовая изменчивость. Как правило, у видов с более крупными размерами созревающих особей наблюдается хорошо выраженная тенденция возрастания средней плодовитости. Влияние плодовитости на численность камбал в пределах северной части Тихого океана в целом невелико. Большой численности достигают камбалы со средней и высокой производительностью икры. Виды с низкой плодовитостью к многочисленным не относятся. Протяженность распространения камбал в северной части Тихого океана связана с максимальной абсолютной плодовитостью представителей разных видов и возрастом полного созревания самок. Замечено, что более широко распространены виды со средней продолжительностью ранней пелагической стадии.

Ключевые слова: камбалы, индивидуальная плодовитость, видовая плодовитость, общая плодовитость, плодовитость и численность, плодовитость и распространение камбал.

Diakov Yu.P. Fecundity of the Far-Eastern flatfishes Pleuronectiformes. 2. Comparative taxonomic analysis: fecundity, abundance and distribution of the species // *Izv. TINRO.* — 2017. — Vol. 188. — P. 89–114.

Comparative analysis is made for absolute, species-specific and total fecundity of 31 flatfish species in the North Pacific from North America to the Japan Sea. Normally the individuals of larger size have higher fecundity. Similarity between the species by fecundity dynamics in dependence on body length and age is evaluated. Significance of the absolute fecundity for abundance or distribution of the species is discussed. Generally, the species with medium or high fecundity are more abundant than those with low number of eggs. The widest distribution is intrinsic for flatfish species with medium length of the early pelagic stage of their life.

Key words: flatfish, individual fecundity, species-specific fecundity, total fecundity, stock abundance, species distribution.

* 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.

Введение

Отряд камбалообразных (Pleuronectiformes) в северной части Тихого океана отличается большим видовым разнообразием. В морях Дальнего Востока в общей сложности насчитывается более 70 его представителей. Специфика биологии и экологии каждого вида определяет особенности его воспроизводства, исходной составляющей которого является плодовитость. Среди камбал существуют виды, производящие очень большое, исчисляющееся миллионами, количество икринок, такие как звездчатая *Platichthys stellatus* и желтоперая *Limanda aspera* камбалы, белокорый палтус *Hippoglossus stenolepis*. В то же время у черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*, палтусовидных камбал рода *Hippoglossoides*, четырехбугорчатой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus*, темной камбалы *Pleuronectes obscurus* и ряда других видов индивидуальная абсолютная плодовитость, напротив, не превышает нескольких сотен тысяч икринок. В связи с тем что плодовитость является исходной величиной, определяющей численность поколений, можно предположить, что более плодовитые виды являются и более многочисленными. По отношению к камбалам в некоторых случаях такая закономерность действительно наблюдается. Это относится, например, к трем видам камбал, обитающим в водах Сахалина (Фадеев, 1957), и к четырем из пяти исследованных видов в водах у западной Камчатки (Тихонов, 1982). Кроме того, икра большинства камбал в северной части Тихого океана развивается в пелагиали. В толще воды живут их особи на самых ранних стадиях онтогенеза. Вследствие таких особенностей экологии вполне вероятно, что уровень плодовитости камбал может влиять и на масштаб их распространения посредством морских течений. В настоящей статье мы попытались оценить возможность реализации этих гипотез.

Материалы и методы

Материалом для исследований послужила информация, полученная из многочисленных отечественных и зарубежных публикаций, а также архивные неопубликованные данные Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО).

Информационная основа, на которой проводились исследования, включала в себя следующие литературные источники: Моисеев, 1953; Фадеев, 1954, 1957, 1963, 1965, 1970а, б, 1971, 1984, 1986, 1987; Перцева-Остроумова, 1961, 1962; Полутов и др., 1966, 1980; Тихонов, 1968, 1977, 1982 и его неопубл. данные; Bell and St-Pierre, 1970; Иванкова, 1973; Иванков, Иванкова, 1974; Новиков, 1974; Швецов, 1979; Дьяков, 1982, 2011 и его неопубл. данные; Иванкова и др., 1991; Полутов, 1991а, б; Minami and Tanaka, 1992; Линдберг, Федоров, 1993; Промысловые рыбы..., 1993*; Борец, 1997; Николенко, 1998; Fargo, Wilderbuer, 2000; Мухаметов, 2001; Черешнев и др., 2001; Nichol, Acuna, 2001; Ким, 2002; Новиков и др., 2002; Состояние биологических ресурсов..., 2003; Богданов и др., 2005; Балыкин, 2006; Смирнов и др., 2007; Beamish et al., 2008; Современное состояние экосистемы..., 2010; Юсупов, 2011; Дубинина, Золотов, 2013. Как можно видеть, использовалась информация, опубликованная в течение 61 года, за период с 1953 по 2013 г. Все доступные материалы из перечисленных источников обобщались и формировались в последующих таблицах.

Выполнен сравнительный межвидовой анализ плодовитости 31 вида камбалообразных рыб, обитающих в северной части Тихого океана, от побережья Северной Америки до Японского моря включительно. С этой целью обобщены данные о плодовитости каждого вида камбал. В результате были определены крайние границы ее внутривидовой изменчивости и рассчитаны средние величины для всего исследованного ареала, в том числе у самок разного возраста и с разной длиной тела. Последнее было использовано в расчете уравнений соответствующих зависимостей. Таким образом, для

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

межвидовых сравнений были отдельно взяты как эмпирические наблюдаемые данные о минимальной, максимальной и средней абсолютной плодовитости, так и теоретические, выражающие связь плодовитости с длиной тела особей и их возрастом. Вся указанная информация с помощью корреляционного, регрессионного и кластерного анализов послужила для оценки зависимости индивидуальной абсолютной плодовитости от возраста и длины тела самок, проведения межвидовых сравнений, а также исследования вероятной связи плодовитости с численностью и распространением видов. В последних случаях для анализа привлекались методы многомерной статистики (кросс-табуляция, построение 3D XYZ графиков) (Боровиков, 2003).

В качестве показателей численности взяты данные из монографии Н.С. Фадеева (1987) об уловах различных видов камбал (в штуках на траление) в разных районах и рассчитаны их средние величины для соответствующих ареалов. Критерием распространения видов послужила протяженность их ареалов. Ареалы камбал в северной части Тихого океана являются одномерными, т.е. вытянутыми относительно узкой полосой вдоль побережий Азии и Северной Америки в широтном направлении, с юга на север. В качестве количественного показателя использовано расстояние между северной и южной оконечностями ареала в градусах северной широты. В том случае, если вид обитает у берегов Азии и Америки, протяженность их местообитаний вдоль обоих побережий суммировалась.

Результаты и их обсуждение

Основой решения поставленных задач исследований послужили эмпирические, опубликованные в литературе сведения о диапазонах индивидуальной абсолютной плодовитости различных видов камбал (табл. 1), данные об изменчивости плодовитости рыб по мере увеличения длины тела и возраста самок (табл. 2, 3), а также рассчитанные на основе этих данных уравнения соответствующих связей (табл. 4, 5). Приведенные в таблицах величины относятся ко всему исследованному ареалу конкретного вида в целом.

Используя данные табл. 1 (взяты виды, для которых известны все три уровня абсолютной плодовитости: минимальный, средний и максимальный), построили диаграмму рассеяния в трехмерных координатах этих уровней (рис. 1). Результат исследования показывает, что один из видов (звездчатая камбала *P. stellatus*) при низком минимальном уровне плодовитости характеризуется самым высоким ее максимальным уровнем. Широта диапазона изменчивости плодовитости этой камбалы очень велика.

Трем другим видам (паралихту *Paralichthys olivaceus*, южной двухлинейной *Lepidopsetta mochigarei* и двухцветной камбалам *Kareius bicoloratus*) при наиболее высокой минимальной плодовитости свойственна низкая максимальная. У остальных камбал наблюдается с некоторыми отклонениями пропорциональная друг другу изменчивость наименьшей и наибольшей абсолютной плодовитости. Далее методом двукратного кластерного анализа оценили степень сходства между разными видами камбал по количеству производимой ими икры, используя эмпирические данные из табл. 1. Первичная дендрограмма сходства представлена на рис. 2. Сравнимые виды образовали два крупных кластера, подразделенные на несколько более мелких. Для более определенной и четкой дифференциации совокупности видов камбал по плодовитости рассчитали внутри всех мелких, далее не дробящихся кластеров ее средние значения по трем указанным в табл. 1 показателям и провели повторную кластеризацию образованных групп на основе этих средних. В результате выделены три группы видов, для которых свойственна высокая, низкая или средняя плодовитость.

В группу камбал с наиболее высокой плодовитостью, таким образом, вошли белокорый палтус *H. stenolepis*, желтоперая камбала *L. aspera*, азиатский стрелозубый палтус *Atheresthes evermanni*, желтополосая камбала *Pseudopleuronectes herzensteini*, камбала Джордана *Eopsetta jordani*, английская камбала *Parophrys vetula*, ложный палтус (паралихт) *P. olivaceus* и звездчатая камбала *P. stellatus*. Средний минимум абсолютной плодовитости этой группы составляет 158 тыс. икр. (абсолютный минимум — 32 тыс.),

Диапазон изменчивости индивидуальной абсолютной плодовитости
у дальневосточных камбал, тыс. икр.

Range of individual absolute fecundity for the Far-Eastern flatfish species, 10^3 eggs

Вид камбалы	Уровень плодовитости		
	Минимальный	Средний	Максимальный
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	60	1338	4000
<i>Reinhardtius hip. matsuurae</i>	15	69	262
<i>Atheresthes evermanni</i>	32	606	2224
<i>Atheresthes stomias</i>	103	211	1223
<i>Limanda aspera</i>	120	937	4840
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	30	149	521
<i>Limanda sakhalinensis</i>	41	322	972
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	162	346	925
<i>Myzopsetta proboscidea</i>	75	359	1512
<i>Limanda punctatissima</i>	160	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	1210
<i>Lepidopsetta mochigarei</i>	510	530	550
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	174	588	2656
<i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>	205	475	1817
<i>Pseudopleuronectes schrenki</i>	200	550	900
<i>Cleisthenes herzensteini</i>	164	623	1112
<i>Pleuronectes obscurus</i>	15	73	130
<i>Pleuronectes pinnifasciatus</i>	113	170	227
<i>Pleuronectes glacialis</i>	52	128	203
<i>Eopsetta jordani</i>	180	380	2640
<i>Parophrys vetula</i>	150	1100	2100
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	33	189	466
<i>Microstomus pacificus</i>	–	124	262
<i>Kareius bicoloratus</i>	400	450	500
<i>Paralichthys olivaceus</i>	450	1225	2000
<i>Tarphops oligolepis</i>	–	1	–
<i>Pseudorhombus pentoptalmus</i>	–	10	–

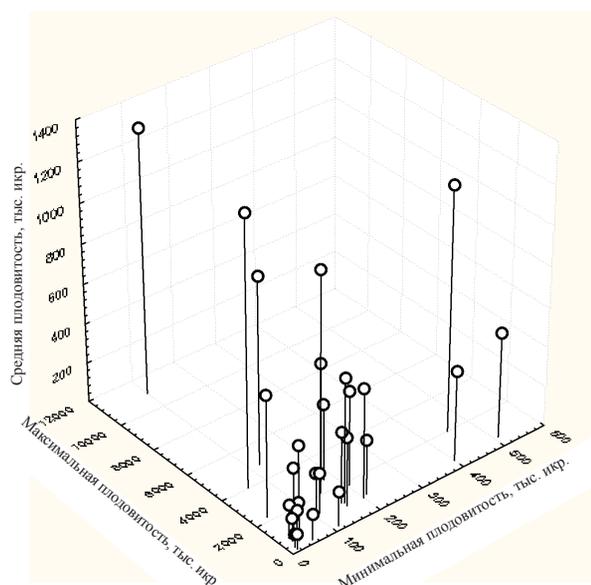


Рис. 1. Диаграмма рассеяния видов камбал в координатах трех показателей абсолютной плодовитости

Fig. 1. Scattering diagrams of 3 indices of absolute fecundity for certain flatfish species

Таблица 2

Средняя абсолютная плодовитость у самок с разной длиной тела, тыс. икр.

Table 2

Mean absolute fecundity of females with different body length, 10³ eggs

Вид камбалы	Средняя длина тела самок, см																Число рыб		
	13	15	17	19	21	23	25	27	29	31	33	35	37	39	41	43		45	47
<i>L. aspera</i>	–	–	144	140	189	283	344	585	685	973	1149	1301	1548	2139	2609	2442	3094	3275	1242
<i>L. sakhalinensis</i>	31	51	80	120	172	238	321	423	547	695	870	1074	–	–	–	–	–	–	258
<i>A. nadeshnyi</i>	–	–	–	–	–	–	96	158	210	310	419	708	972	1263	2311	–	–	–	67
<i>M. proboscidea</i>	–	92	192	277	302	329	524	602	451	555	673	807	958	–	–	–	–	–	432
<i>L. punctatissima</i>	–	–	–	–	115	237	340	486	511	1186	1074	–	–	–	–	–	–	–	70
<i>H. elassodon</i>	–	–	–	–	–	52	36	47	88	88	108	129	151	181	212	263	310	–	333
<i>H. robustus</i>	–	–	–	–	–	64	–	70	–	–	77	–	115	–	–	154	–	–	45
<i>Ps. herzensteini</i>	–	–	–	–	–	142	257	372	426	539	720	993	1190	1563	–	2656	–	–	78
<i>Ps. yokohamae</i>	–	–	–	–	–	–	–	334	314	417	497	643	794	874	1063	1282	1532	1817	132
<i>C. herzensteini</i>	–	–	–	–	–	170	–	285	345	630	461	830	759	–	–	896	–	–	30
<i>P. vetula</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	150	–	500	850	–	1200	1600	1900	–	–	–
<i>G. stelleri</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	52	81	111	151	192	241	276	325	448	–	184
Вид камбалы	Средняя длина тела самок, см																		Число рыб
<i>P. quadrituberculatus</i>	23	25	27	29	31	33	35	37	39	41	43	45	47	49	51	53	55	57	–
<i>P. stellatus</i>	–	–	56	49	69	82	109	141	163	198	252	297	351	406	334	452	437	–	63
<i>L. polyxystra</i>	181	–	–	237	344	472	593	663	989	993	1368	1617	1890	2061	2572	2939	4077	4280	155
<i>E. jordani</i>	–	–	163	144	160	225	278	314	363	415	467	751	1043	1231	–	–	–	–	259
<i>M. pacificus</i>	–	–	–	–	–	–	–	165	215	277	352	442	550	679	830	1008	1214	1454	113
<i>M. pacificus</i>	–	–	–	–	–	9	12	15	19	23	28	35	42	50	59	69	81	95	24
Вид камбалы	Средняя длина тела самок, см																		Число рыб
<i>R. hip. matsuiirae</i>	32,5	37,5	42,5	47,5	52,5	57,5	62,5	67,5	72,5	77,5	82,5	87,5	92,5	97,5	102,5	–	–	–	–
<i>A. evermanni</i>	–	–	–	–	–	–	29	41	51	60	77	86	106	123	90	174	–	–	–
<i>A. stomias</i>	63	106	168	253	366	511	695	922	1200	1533	–	–	–	–	–	–	–	–	65

Таблица 3

Table 3

Средняя абсолютная плодовитость у самок разного возраста, тыс. икр.

Mean absolute fecundity of females with different age, 10³ eggs

Вид камбалы	Возраст самок, годы																Число рыб	
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		19
<i>R. hip. matsuurae</i>	—	—	25	37	49	53	48	57	70	75	97	66	62	—	—	—	—	160
<i>L. aspera</i>	147	148	170	256	350	522	733	954	1198	1558	1873	2608	—	—	—	—	—	287
<i>P. quadrituberculatus</i>	—	—	—	60	74	74	101	158	143	224	330	274	461	383	554	—	—	—
<i>L. sakhalinensis</i>	120	115	193	261	294	423	694	482	321	618	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. proboscidea</i>	—	200	260	400	528	648	807	522	617	712	712	710	—	—	—	—	—	—
<i>H. elassodon</i>	—	—	57	69	87	106	127	149	173	191	225	254	293	—	—	—	—	—
<i>P. stellatus</i>	—	—	—	595	769	913	1243	1430	1647	1897	1726	2697	2214	4077	—	4280	—	72
<i>L. polyxystra</i>	—	118	196	290	372	464	542	624	686	791	849	896	938	973	1001	1027	1049	1068
<i>P. vetula</i>	150	500	850	1200	1500	1700	1850	1950	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>G. stelleri</i>	—	224	253	279	302	322	340	355	369	381	392	—	—	—	—	—	—	75

а средний максимум — 3933 тыс. икр. (абсолютный максимум — 11000 икр.). Средний показатель в целом равен 938 тыс. икр.

К камбалам со средним уровнем плодовитости относятся хоботная камбала *M. proboscidea*, японская камбала *Ps. yokohamae*, американский стрелозубый палтус *A. stomias*, северная двухлинейная камбала *L. polyxystra*, длиннорылая камбала *L. punctatissima*, сахалинская камбала *L. sakhalinensis*, колючая камбала *A. nadeshnyi*, южная палтусовидная камбала *H. dubius*, камбала Шренка *Ps. schrenki* и остроголовая камбала *C. herzensteini*. Средний минимум абсолютной плодовитости этих камбал составляет 143 тыс. икр. (абсолютный минимум — 41 тыс.), а средний максимум — 1186 тыс. икр. (абсолютный максимум — 1817 тыс.). Средний показатель группы в целом равен 371 тыс. икр.

Наиболее низкая плодовитость свойственна следующим видам: черному палтусу *R. hippoglossoides matsuurae*, полосатой камбале *P. pinnifasciatus*, полярной камбале *P. glacialis*, темной камбале *P. obscurus*, четырехбугорчатой камбале *P. quadrituberculatus*, малороту Стеллера *G. stelleri*, северной палтусовидной камбале *H. robustus*, южной двухлинейной камбале *L. mochigarei*, двухцветной камбале *K. bicoloratus* и узкозубой палтусовидной камбале *H. elassodon*. Средний минимум плодовитости у них составляет 121 тыс. икр. (абсолютный минимум — 15 тыс.), средний максимум — 425 тыс. икр. (абсолютный максимум — 790 тыс.), а средний показатель у группы в целом равен 204 тыс. икр.

Используя данные из табл. 2, 3, рассчитали уравнения (табл. 4, 5) и затем оценили степень сходства камбал по зависимости средней абсолютной плодовитости от длины тела и возраста самок. В качестве индекса дивергенции для кластерного анализа (рис. 3, 4) взята сумма модулей разностей абсолютной плодовитости в идентичных размерных интервалах и возрасте:

$$I = \sum |x_i - x_j|,$$

где I — индекс дивергенции, тыс. икр.; x_i и x_j — средняя абсолютная плодовитость в идентичных размерных интервалах и возрасте двух сравниваемых видов, тыс. икр.

Из данных табл. 2, 3 видно, что виды камбал отличаются друг от друга не только

Таблица 4

Параметры уравнений зависимости средней абсолютной плодовитости (тыс. икр.)
от длины тела (см) самок камбал

Table 4

Parameters of the equations for the mean absolute fecundity (10^3 eggs) dependence
on the body length of females (cm)

Вид камбалы	Типы уравнений, параметры							Диапазон длины тела	
	$Y = ax^2 + bx + c$			$Y = ax^b$		$Y = ae^{bx}$			
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	min	max
<i>L. aspera</i>	3,1369	-90,112	710,95	-	-	-	-	16	48
<i>L. sakhalinensis</i>	-	-	-	0,0031	3,5912	-	-	12	36
<i>A. nadeshnyi</i>	-	-	-	-	-	0,8492	0,1904	24	42
<i>M. proboscidea</i>	0,4445	11,049	-128,74	-	-	-	-	14	38
<i>L. punctatissima</i>	-	-	-	0,00004	4,9399	-	-	20	34
<i>H. elassodon</i>	0,4886	-21,499	281,66	-	-	-	-	22	46
<i>H. robustus</i>	0,2487	-11,857	205,74	-	-	-	-	22	38
<i>Ps. herzensteini</i>	-	-	-	0,0002	4,363	-	-	22	44
<i>Ps. yokohamae</i>	3,1146	-156,66	2277,7	-	-	-	-	26	48
<i>C. herzensteini</i>	-	-	-	0,026	2,8406	-	-	22	44
<i>P. vetula</i>	2,7936	-77,083	39,063	-	-	-	-	28	44
<i>G. stelleri</i>	-	-	-	0,00001	4,6208	-	-	28	46
<i>P. quadrituberculatus</i>	-	-	-	0,0007	3,3919	-	-	26	56
<i>P. stellatus</i>	-	-	-	0,0002	4,1417	-	-	28	58
<i>L. polyxystra</i>	2,7159	-159,98	2485,6	-	-	-	-	22	50
<i>E. jordani</i>	-	-	-	0,000002	5,0339	-	-	36	58
<i>M. pacificus</i>	-	-	-	0,000003	4,271	-	-	32	58
<i>R. hip. matsuurae</i>	-	-	-	0,0005	2,6684	-	-	60	105
<i>A. evermanni</i>	0,3993	-9,0871	-283,41	-	-	-	-	50	80
<i>A. stomias</i>	-	-	-	0,0002	3,68	-	-	30	80

Таблица 5

Параметры уравнений зависимости средней абсолютной плодовитости (тыс. икр.)
от возраста (лет) самок камбал

Table 5

Parameters of the equations for the mean absolute fecundity (10^3 eggs) dependence
on the age of females (years)

Вид камбалы	Типы уравнений, параметры							Диапазон возраста	
	$Y = ax^2 + bx + c$			$Y = ax^b$		$Y = ae^{bx}$			
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	min	max
<i>R. hip. matsuurae</i>	-	-	-	7,4068	0,891	-	-	5	15
<i>L. aspera</i>	24,301	-206,71	587,92	-	-	-	-	3	14
<i>P. quadrituberculatus</i>	-	-	-	-	-	16,664	0,2087	6	17
<i>L. sakhalinensis</i>	-	-	-	27,019	1,2462	-	-	3	12
<i>M. proboscidea</i>	-8,2751	197,55	-468,93	-	-	-	-	4	14
<i>H. elassodon</i>	1,0536	2,1096	20,371	-	-	-	-	5	15
<i>P. stellatus</i>	-	-	-	25,194	1,7448	-	-	6	18
<i>L. polyxystra</i>	-2,9239	131,62	-389,46	-	-	-	-	4	20
<i>P. vetula</i>	-24,405	581,55	-1408,3	-	-	-	-	3	10
<i>G. stelleri</i>	-1,1528	37,951	91,94	-	-	-	-	4	13

величиной плодовитости, но также размерами и возрастом рыб, для которых она оценивалась. Вызвано это различиями в длине тела и возрастом, когда самки становятся половозрелыми, разной продолжительностью жизни и периода созревания. Вследствие перечисленных причин на степень сходства или дивергенции видов влияет не только различие в количестве производимой икры, но и такие особенности, как размеры созревающих рыб, их возраст и продолжительность созревания. Все эти факторы лежат в основе формирования кластеров и общей топографии дендрограмм.

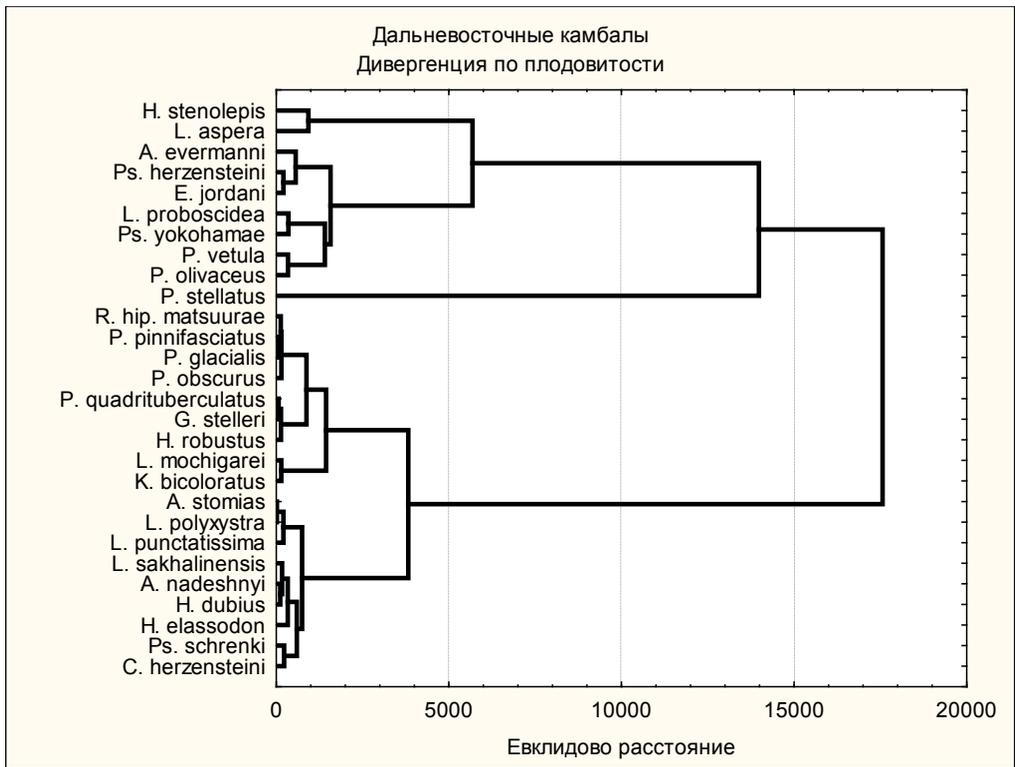


Рис. 2. Дендрограмма сходства видов камбал по величине абсолютной плодовитости
Fig. 2. Dendrogram of similarity between the flatfish species by the absolute fecundity

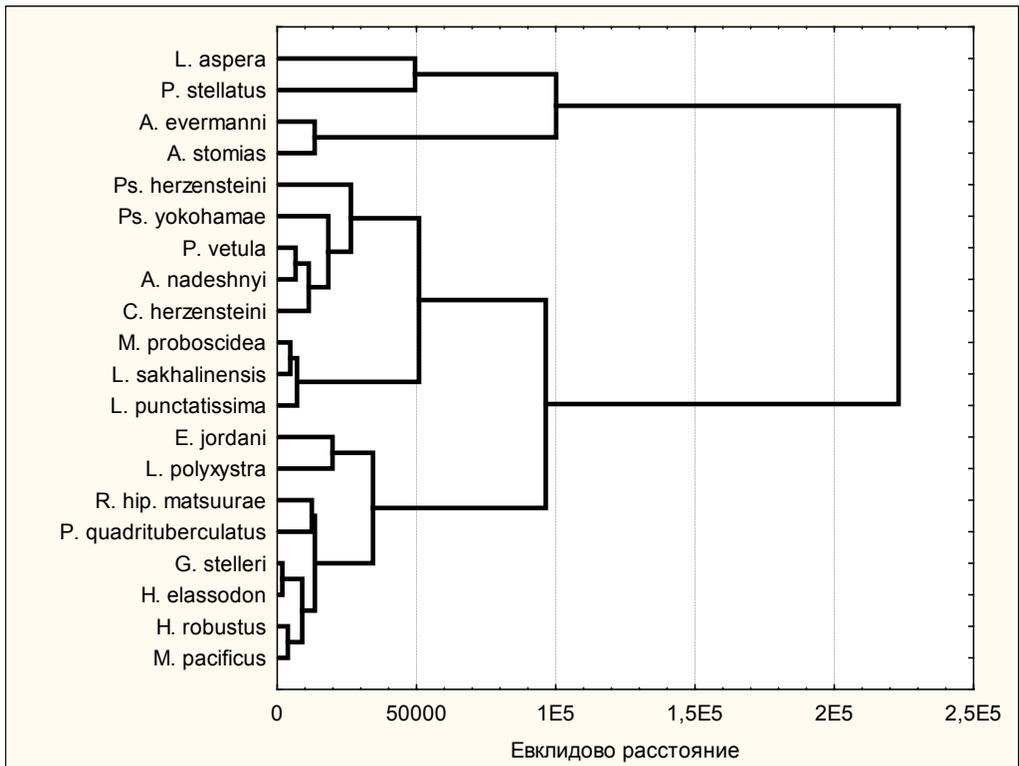


Рис. 3. Дендрограмма сходства видов камбал по зависимости средней абсолютной плодовитости от размеров тела самок

Fig. 3. Dendrogram of similarity between the flatfish species by the correlation between their mean absolute fecundity and body length of females

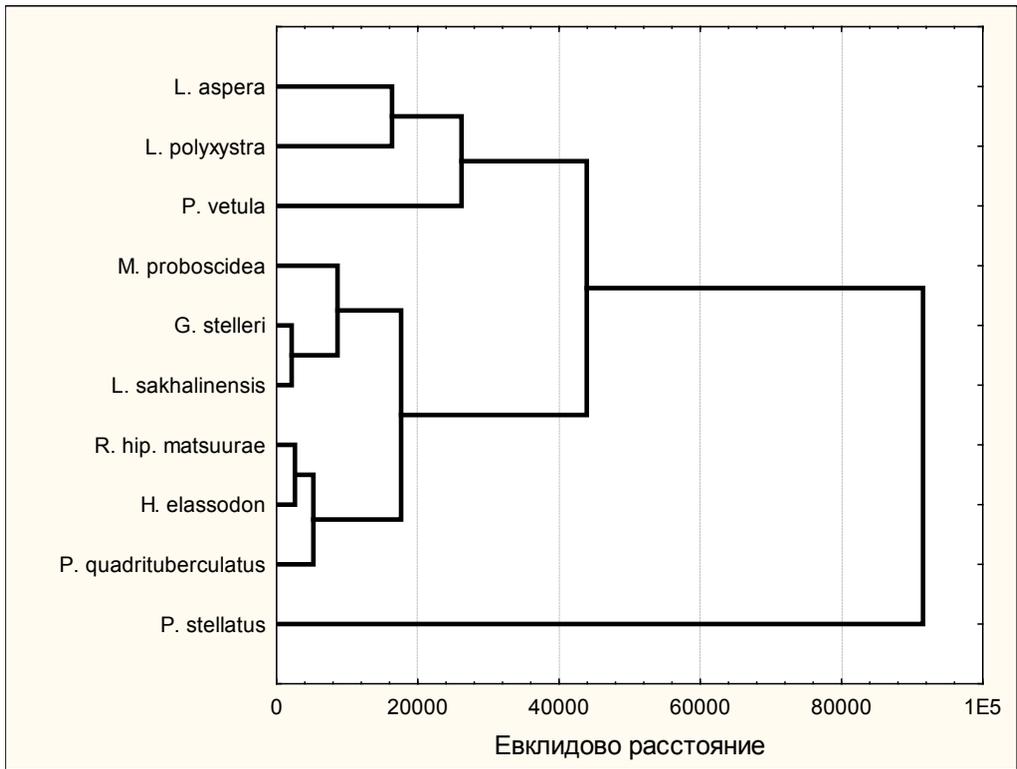


Рис. 4. Дендрограмма сходства видов камбал по зависимости средней абсолютной плодовитости от возраста самок

Fig. 4. Dendrogram of similarity between the flatfish species by the correlation between their mean absolute fecundity and age of females

Анализируя дендрограмму сходства камбал по зависимости плодовитости от длины тела самок (см. рис. 3), можно заключить, что двадцать представленных на ней видов образовали восемь кластеров, различных по своему иерархическому уровню. В кластерах, где число видов больше двух, рассчитали средний индекс дивергенции каждого вида с остальными внутри кластера. В качестве наиболее типичного представителя кластера выбрали вид с наименьшим средним индексом. Там, где кластер состоял из двух видов, отдавалось предпочтение наиболее информативно обеспеченному.

Используя уравнения из табл. 4, построили графики зависимости абсолютной плодовитости от длины тела самок указанных видов (рис. 5).

На основании полученного результата можно с определенным допущением классифицировать совокупность исследованных видов, подразделив их на три группы (в скобках указаны виды, входящие в одни и те же кластеры с видами, представленными на рис. 5):

1. Камбалы, созревающие при малых или средних размерах с высоким темпом нарастания плодовитости по мере увеличения длины тела самок: желтоперая (а также звездчатая), сахалинская (а также хоботная и длиннорылая), английская (а также колючая, остроголовая, японская и желтополосая).

2. Камбалы, созревающие при средних размерах, со средним темпом нарастания плодовитости по мере увеличения длины тела самок: северная двухлинейная (а также камбала Джордана).

3. Камбалы, созревающие при средних или крупных размерах, с низким темпом нарастания плодовитости по мере увеличения длины тела самок: узкозубая палтусовидная (а также малорот Стеллера), четырехбугорчатая (а также черный палтус), американский стрелозубый палтус (а также азиатский стрелозубый палтус), тихоокеанский малорот (а также северная палтусовидная камбала).

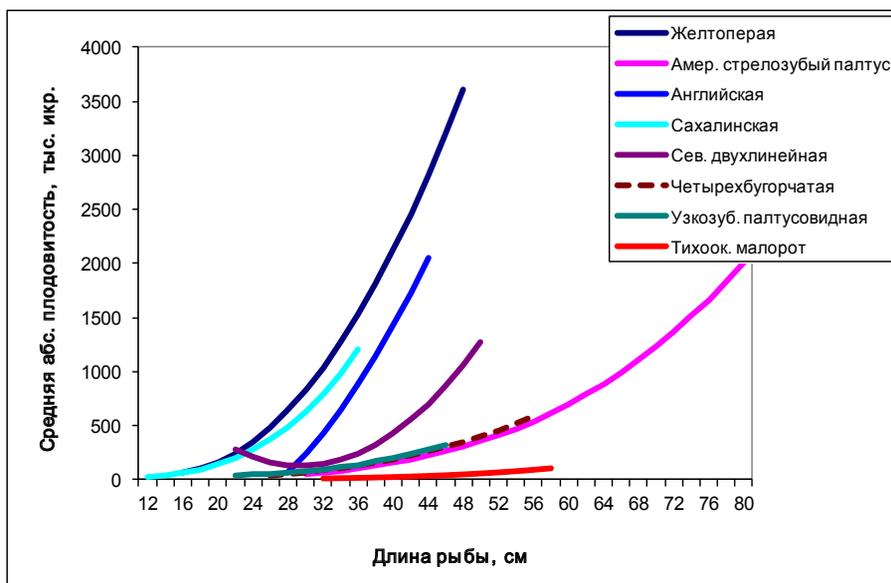


Рис. 5. Зависимость абсолютной плодовитости от длины тела самок у представителей различных по размерам половозрелости групп камбал

Fig. 5. The absolute fecundity dependence on the body length of females for the groups of flatfishes with different size of maturation

Касаясь связи величины абсолютной плодовитости с размерами тела самок, следует указать еще одну закономерность. Оценивая плодовитость у видов, различающихся по длине тела в начале созревания и при его завершении, установили довольно хорошо выраженную тенденцию возрастания средней плодовитости у видов с более крупными размерами созревающих особей (рис. 6).

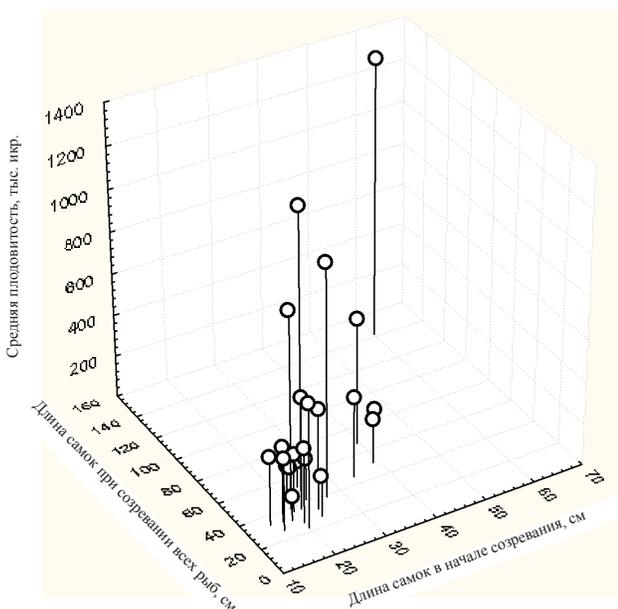


Рис. 6. Диаграмма рассеяния видов камбал в координатах длины тела при созревании и средней плодовитости

Fig. 6. Scattering diagram of the body length of maturation and mean fecundity for the flatfish species

Переходя к анализу темпоральной изменчивости плодовитости в связи с увеличением возраста самок камбал, следует отметить, что десять их видов, по которым имелась необходимая информация, образовали три группы (кластера) и сильно отличающуюся от остальных звездчатую камбалу (см. рис. 4). Эти группы образованы относительно близкими по уровню плодовитости и средним показателям возраста созревания камбалами (табл. 6). Данные по возрасту созревания взяты нами из много-

Таблица 6

Плодовитость и средний возраст созревания камбал в группах (кластерах) видов, близких по степени связи между этими показателями (на основе рис. 4)

Table 6

Fecundity and average age of maturation for the groups of flatfish species with similar correlation between the mean absolute fecundity and age of females (on the base of Fig. 4)

Вид	Плодо- витость	Средний возраст созревания, лет				Период созревания	
		Начало	Массовое	Полное	Характер	Диапазон, лет	Характер
1-й кластер							
<i>L. aspera</i>	Высокая	5,0	8,0	12,0	Средний	7,0	Средний
<i>L. polyxystra</i>	Средняя	5,0	7,0	13,5	Средний	8,0	Средний
<i>P. vetula</i>	Высокая	3,5	5,0	5,5	Ранний	2,0	Короткий
Среднее	–	4,5	6,7	10,3	–	5,7	–
2-й кластер							
<i>M. proboscidea</i>	Средняя	4,0	5,8	13,5	Ранний	9,5	Растянутый
<i>G. stelleri</i>	Низкая	5,5	7,0	9,0	Средний	3,5	Короткий
<i>L. sakhalinensis</i>	Средняя	3,0	5,5	12,0	Ранний	9,0	Растянутый
Среднее	–	4,2	6,1	11,5	–	7,3	–
3-й кластер							
<i>R. hip. matsuurae</i>	Низкая	7,0	7,5	15,0	Поздний	8,0	Средний
<i>H. elassodon</i>	Низкая	5,5	8,0	12,5	Средний	7,0	Средний
<i>P. quadrituberculatus</i>	Низкая	4,0	7,3	15,0	Поздний	9,0	Растянутый
Среднее	–	5,5	7,6	14,2	–	8,0	–
4-й кластер							
<i>P. stellatus</i>	Высокая	4,0	7,5	17,5	Поздний	13,5	Растянутый

численных литературных источников и архивных материалов, перечисленных в нашей публикации, и обобщены (Дьяков, 2015).

Виды первой группы: желтоперая, северная двухлинейная и английская камбалы — чаще характеризуются средним возрастом, средней и короткой продолжительностью периода созревания, высокой плодовитостью. Во вторую группу входят камбалы: хоботная, сахалинская и малорот Стеллера — с преимущественно ранним возрастом, растянутым или коротким периодом созревания, средней плодовитостью. К третьей группе относятся преимущественно поздно созревающие камбалы со средним или растянутым периодом созревания и низкой плодовитостью: узкозубая палтусовидная, четырехбугорчатая, а также черный палтус. Для резко отличающейся от остальных по совокупности сравниваемых показателей звездчатой камбалы свойственно позднее и растянутое созревание и высокая плодовитость.

Следует иметь в виду, что в данном случае сравнение идет по совокупности трех характеристик, отдельные из которых могут различаться у видов внутри групп. Общий характер связи плодовитости с возрастом у камбал, входящих в одну и ту же группу, также может быть разным (рис. 7), а наиболее специфичным ее показателем является величина абсолютной плодовитости.

Изображенные кривые, выражающие связь абсолютной плодовитости камбал с возрастом самок, показывают, что у желтоперой и четырехбугорчатой камбал она по мере увеличения возраста возрастает с ускорением. Для английской и хоботной камбал характерно замедление роста плодовитости с возрастом. У остальных видов: северной двухлинейной, сахалинской, узкозубой палтусовидной, звездчатой камбал, малорота Стеллера и черного палтуса — скорость увеличения плодовитости в течение исследованного периода жизни практически не меняется.

Кроме того, обнаружена некоторая тенденция к увеличению максимальной абсолютной плодовитости у части видов с растянутым периодом созревания по сравнению с камбалами, созревание которых происходит относительно быстро (рис. 8).

Исследуя дальневосточных камбал, целесообразно рассмотреть и такую их характеристику, как видовая плодовитость. Данная характеристика включает в себя учет

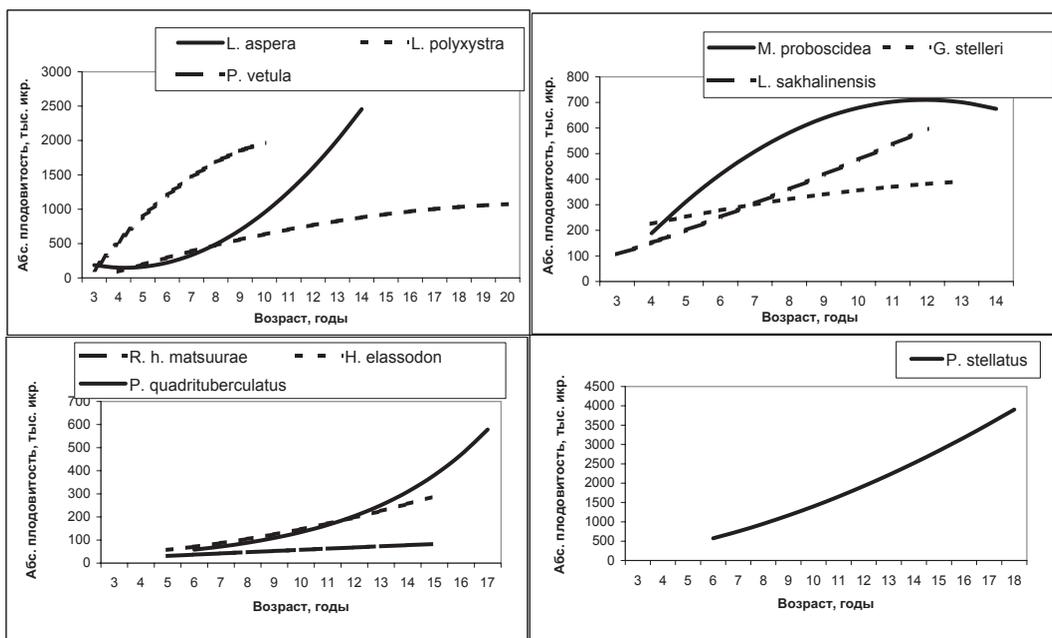


Рис. 7. Зависимость средней абсолютной плодовитости камбал от возраста самок
 Fig. 7. Mean absolute fecundity dependence on age of the females



Рис. 8. Величины максимальной плодовитости у камбал с разной продолжительностью периода созревания

Fig. 8. Maximum fecundity of flatfishes with different time of maturation

индивидуальной плодовитости, число икротетаний в течение жизни, т.е. начиная от возраста полового созревания, продолжительность половой активности и периодичность нереста. Видовая плодовитость не является показателем плодовитости, а отражает в той или иной степени темп воспроизводства популяции (Никольский, 1974). С.А. Северцев (цит. по: Никольский, 1974) на примере осетровых сделал вывод, что видовая плодовитость обратна индивидуальной, т.е. рыбы с меньшей индивидуальной плодовитостью обладают большей видовой.

Видовую плодовитость можно рассчитать по формуле, предложенной Б.Г. Иоганзенном, которая имеет вид (цит. по: Никольский, 1974): $\frac{pj}{rx}$, где r — индивидуальная плодовитость; p — период между двумя икротетаниями; x — число икротетаний в течение жизни; j — возраст наступления половой зрелости.

Камбалы относятся к рыбам с растянутым периодом созревания и значительной изменчивостью индивидуальной плодовитости по мере увеличения размеров и возрас-

та. По этой причине нами приняты следующие значения параметров расчета видовой плодовитости (табл. 7): r — средняя индивидуальная плодовитость рыбы конкретного вида, тыс. икр.; x — число икротетаний в течение жизни, соответствует разности между предельным возрастом особи данного вида и возрастом, предшествующим началу созревания; j — возраст массового созревания (достижения половозрелости у 50 % особей), лет; p — один год.

Таблица 7
Количественные показатели для расчета видовой плодовитости камбал

Table 7
Quantitative parameters for calculation of species-specific fecundity of flatfish species

Вид камбалы	Показатель					Видовая плодовитость
	r , тыс. икр.	Возраст начала созревания, лет	j , лет	Предельный возраст, лет	x	
<i>H. stenolepis</i>	1338	8	11,0	35	28	2,6
<i>R. hip. matsuurae</i>	69	7	7,5	24	18	2,6
<i>A. evermanni</i>	606	6	7,5	20	15	3,4
<i>A. stomias</i>	211	6	6,5	17	12	3,3
<i>L. aspera</i>	937	5	8,0	19	15	3,3
<i>P. quadrituberculatus</i>	149	4	7,3	29	26	3,1
<i>L. sakhalinensis</i>	322	3	5,5	18	16	4,7
<i>A. nadeshnyi</i>	346	4	4,0	17	14	8,3
<i>L. proboscidea</i>	359	4	5,8	20	17	4,5
<i>L. punctatissima</i>	354	4	4,0	14	11	7,9
<i>H. elassodon</i>	165	6	8,0	19	15	2,6
<i>H. robustus</i>	114	6	6,3	18	13	3,2
<i>H. dubius</i>	273	4	4,5	12	9	5,7
<i>P. stellatus</i>	1330	4	7,5	35	32	4,1
<i>L. polyxystra</i>	200	5	7,0	20	16	3,2
<i>Ps. herzensteini</i>	588	4	5,3	15	12	5,3
<i>Ps. yokohamae</i>	475	5	6,5	19	15	3,9
<i>C. herzensteini</i>	623	4	5,5	15	12	5,1
<i>E. jordani</i>	380	5	6,5	19	16	3,8
<i>P. vetula</i>	1100	4	5,5	17	15	5,8
<i>G. stelleri</i>	189	6	7,0	23	19	3,2
<i>M. pacificus</i>	124	7	5,8	20	14	3,6

Нужно отметить, что вышеупомянутый вывод С.А. Северцева на дальневосточных камбалах не подтверждается. Коэффициенты корреляций между видовой плодовитостью, с одной стороны, и средней или максимальной индивидуальной плодовитостью — с другой — низки и статистически недостоверны, а с минимальной индивидуальной плодовитостью корреляция даже положительна и составляет 0,614. Вместе с тем довольно высоки, превышая 99 %-ный уровень значимости, отрицательные корреляции видовой плодовитости с возрастом созревания камбал. Так, с возрастом начала, массового и полного созревания они равны соответственно 0,626, 0,807 и 0,629. Таким образом, снижение темпа воспроизводства популяций у поздно созревающих видов находит свое подтверждение.

К числу задач наших исследований относится оценка возможного влияния плодовитости на численность камбал. Как уже упоминалось выше, в отдельных частных случаях о таком влиянии говорится в некоторых публикациях. Мы, в свою очередь, попытались проверить: есть ли связь плодовитости камбал с их численностью в масштабах северной части Тихого океана?

За соответствующий индекс численности разных видов из монографии Н.С. Фадеева (1987) взяты величины уловов камбал на траление в пределах исследованных частей их ареалов в северной части Тихого океана и рассчитаны средние значения уловов (табл. 8).

Таблица 8

Средний вылов на траление камбал в северной части Тихого океана
(рассчитан по данным Н.С. Фадеева, 1987), шт./трал.

Table 8

Average CPUE of flatfish in the North Pacific, ind./trawl (on the data from Фадеев, 1987)

Вид камбалы	Средний улов	Вид камбалы	Средний улов
<i>R. hip. matsuurae</i>	14	<i>G. zachirus</i>	63
<i>A. evermanni</i>	25	<i>M. pacificus</i>	77
<i>A. stomias</i>	43	<i>L. aspera</i>	241
<i>H. stenolepis</i>	3	<i>L. punctatissima</i>	11
<i>H. robustus</i>	36	<i>M. proboscidea</i>	23
<i>H. dubius</i>	9	<i>L. mochigarei</i>	12
<i>H. elassodon</i>	34	<i>L. polyxystra</i>	181
<i>A. nadeshnyi</i>	20	<i>P. vetula</i>	18
<i>C. herzensteini</i>	14	<i>Ps. herzensteini</i>	54
<i>E. jordani</i>	5	<i>Ps. yokohamae</i>	9
<i>C. asperrimum</i>	12	<i>P. quadrituberculatus</i>	18
<i>G. stelleri</i>	12		

Корреляционный анализ не показал наличия значимой связи между тремя характеристиками плодовитости (минимальной, средней и максимальной) и указанными индексами численности. Все рассчитанные коэффициенты корреляций между переменными низки и статистически недостоверны. В связи с этим попытались оценить возможную связь численности камбал с величиной общей плодовитости, под которой подразумевается число выметанных самкой икринок в течение ее жизни (Ройс, 1975). За общую плодовитость приняли число выметанных самкой икринок от возраста массового созревания до среднего возраста элиминации. Величины общей плодовитости и индексы численности видов, по которым в нашем распоряжении имелись данные, как по зависимости средней плодовитости от возраста, так и по средним уловам на траление, приведены в табл. 9.

Таблица 9

Общая плодовитость (тыс. икр.) и индекс численности (шт./трал.)
некоторых видов дальневосточных камбал

Table 9

Total fecundity (10^3 eggs) and CPUE (ind./trawl) for certain flatfish species

Вид камбалы	Общая плодовитость	Индекс численности	Вид камбалы	Общая плодовитость	Индекс численности
<i>R. hip. matsuurae</i>	743	14	<i>L. polyxystra</i>	6166	181
<i>H. elassodon</i>	2600	34	<i>M. proboscidea</i>	6402	23
<i>G. stelleri</i>	3260	12	<i>L. aspera</i>	12748	241
<i>P. quadrituberculatus</i>	5436	18	<i>P. stellatus</i>	44908	–
<i>L. sakhalinensis</i>	2946	–			

Коэффициент корреляции между переменными достаточно высок (0,808) и превышает 95 %-ный уровень значимости. В совокупности рассматриваемых видов прослеживается связь их численности с общей плодовитостью (рис. 9).

Таким образом, имеющиеся в нашем распоряжении данные по ограниченному числу видов свидетельствуют о наличии некоторой положительной связи численности с общим числом икринок, производимых самками в период от возраста массового созревания до среднего возраста элиминации. Однако ограниченность материала требует подтверждения данного вывода с привлечением более обширной информации.

Для того чтобы в максимальной степени использовать материал, которым мы располагаем, наряду с описанным выше количественным анализом выполнили анализ категорий, применив процесс кросс-табуляции (Боровиков, 2003). С этой целью разбили совокупность видов, для которых удалось рассчитать индекс численности (средний улов на траление), на три категории: многочисленные, среднечисленные и малочис-

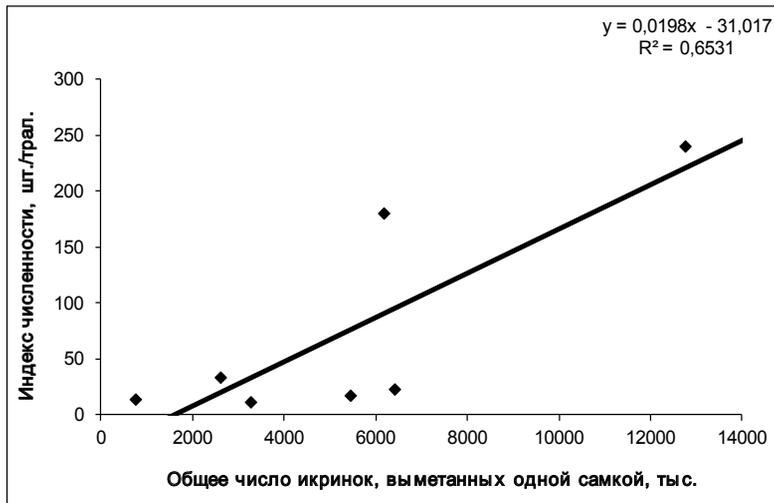


Рис. 9. Значения индекса численности и общей плодовитости у некоторых дальневосточных камбал (пояснения в тексте)

Fig. 9. Indices of abundance and total fecundity for certain flatfish species (explanations in the text)

ленные виды. Для объективного отнесения видов к указанным категориям выполнили двукратный кластерный анализ, аналогичный описанному выше, для дифференциации видов по величине плодовитости.

Первичная дендрограмма сходства камбал по уровню (индексам) численности показана на рис. 10.

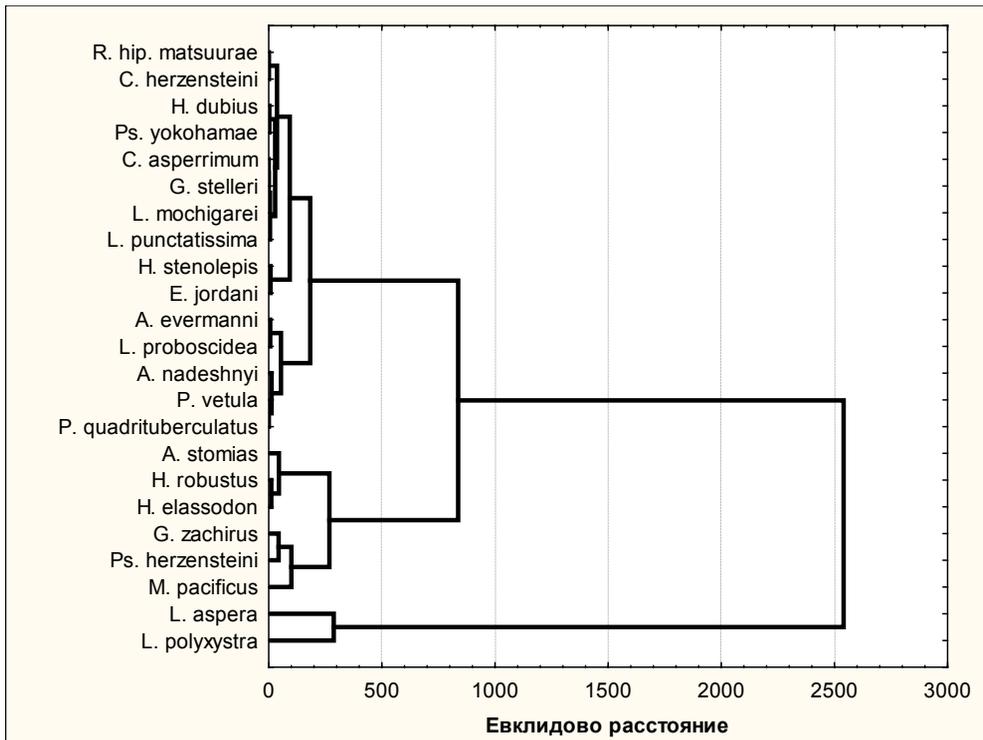


Рис. 10. Сходство камбал по индексам численности

Fig. 10. Similarity of flatfish species by the index of abundance

Проведя повторную кластеризацию образованных на дендрограмме групп на основе средних для групп индексов численности, выделили три перечисленных ниже категории видов камбал.

1. Многочисленные виды: *L. aspera*, *L. polyxystra* и добавленная к ним *L. sakhalinensis*, образующая высокие концентрации в восточной части Охотского моря и некоторых других районах. Плодовитость первого вида отнесена (см. выше) к категории «высокая», а двух других — «средняя». Средние уловы на траление у этих видов по ареалу колеблются от 181 до 241 шт.

2. Среднечисленные виды (в скобках указана категория плодовитости): *A. stomias* («средняя»), *H. robustus* («низкая»), *H. elassodon* («низкая»), *Glyptocephalus zachirus* (плодовитость не установлена), *Ps. herzensteini* («высокая»), *M. pacificus* (категория не установлена, по всей видимости — «низкая»), *A. evermanni* («высокая»), *M. proboscidea* («средняя»), *A. nadeshnyi* («средняя»), *P. vetula* («высокая»), *P. quadrituberculatus* («низкая»). К данной категории дополнительно отнесены также предположительно имеющие среднюю численность *P. stellatus* («высокая»), *P. glacialis* («низкая») и *P. obscurus* («низкая»). Средние по ареалу уловы на траление этих камбал составляют 18–77 шт.

3. Малочисленные виды: *R. hip. matsuurae* («низкая»), *C. herzensteini* («средняя»), *H. dubius* («средняя»), *Ps. yokohamae* («средняя»), *Clidoderma asperrimum* (плодовитость не установлена), *G. stelleri* («низкая»), *L. mochigarei* («низкая»), *L. punctatissima* («средняя»), *H. stenolepis* («высокая»), *E. jordani* («высокая»). Сюда дополнительно отнесены также предположительно малочисленные *P. olivaceus* («высокая»), *P. pinnifasciatus* («низкая»), *K. bicoloratus* («низкая») и *Ps. schrenki* («средняя»). Сведений об уловах на усилии, дополнительно внесенных в последнюю категорию видов, найти не удалось, однако в литературе они обычно упоминаются как малочисленные. При траловом промысле средние уловы перечисленных видов изменяются от 3 до 14 шт.

Результаты кросс-табуляции плодовитости и численности отражены на категоризованных (номинальных) гистограммах (рис. 11).

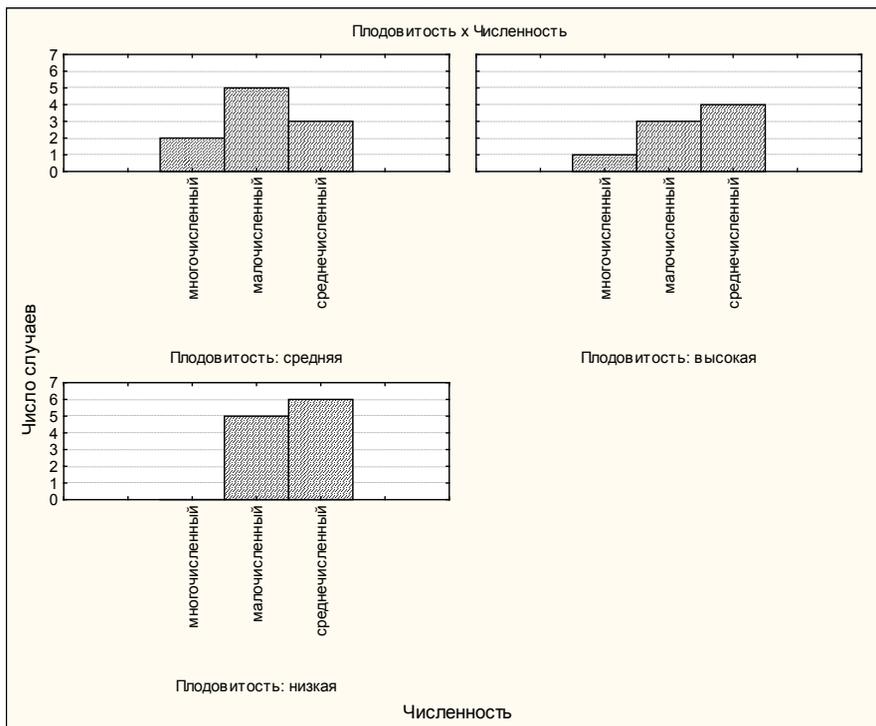


Рис. 11. Категоризованные гистограммы связи численности с величиной индивидуальной абсолютной плодовитости дальневосточных камбал

Fig. 11. Categorized histograms of correlation between the abundance and absolute individual fecundity for the Far-Eastern flatfishes

Интерпретировать полученный результат можно следующим образом.

1. Многочисленные виды обладают средней (чаще) или высокой плодовитостью (реже). У видов с низкой плодовитостью высокой численности не наблюдается.

2. Виды со средней численностью встречаются среди камбал со всеми категориями плодовитости, но чаще у низкоплодовитых видов.

3. Последнее утверждение можно частично отнести и к малочисленным камбалам, которые чаще встречаются у средне- и низкоплодовитых видов и реже — у видов с высокой плодовитостью.

Таким образом, судя по полученным результатам, влияние плодовитости на численность камбал в пределах северной части Тихого океана в целом очень невелико. С большей или меньшей определенностью можно сделать лишь следующие заключения.

1. Существует требующая проверки некоторая положительная связь численности вида с общим количеством икры, отложенной самками в течение жизни.

2. Большой численности достигают камбалы со средней и высокой плодовитостью. Виды с низкой плодовитостью к многочисленным не относятся.

Более определенные результаты удалось получить, исследуя связь плодовитости с распространением камбал.

Ареалы дальневосточных камбал очень сильно различаются по своей протяженности. Расстояния между их северными и южными границами для разных видов указаны в табл. 10. Метод оценки таких расстояний изложен выше.

Таблица 10
Протяженность ареалов дальневосточных камбал в широтном направлении, ° с.ш.

Table 10

Latitudinal ranges of the Far-Eastern flatfishes distribution, degrees N

Вид камбалы	Протяженность ареала	Вид камбалы	Протяженность ареала
<i>H. stenolepis</i>	62	<i>Ps. yokohamae</i>	15
<i>R. hip. matsuurae</i>	43	<i>Ps. schrenki</i>	15
<i>A. evermanni</i>	51	<i>C. herzensteini</i>	21
<i>A. stomias</i>	59	<i>P. obscurus</i>	18
<i>L. aspera</i>	68	<i>P. pinnifasciatus</i>	15
<i>P. quadrituberculatus</i>	38	<i>P. glacialis</i>	21
<i>L. sakhalinensis</i>	24	<i>E. jordani</i>	31
<i>A. nadeshnyi</i>	28	<i>P. vetula</i>	28
<i>L. proboscidea</i>	39	<i>G. stelleri</i>	41
<i>L. punctatissima</i>	20	<i>M. pacificus</i>	25
<i>H. elassodon</i>	56	<i>K. bicoloratus</i>	14
<i>H. robustus</i>	42	<i>P. olivaceus</i>	25
<i>H. dubius</i>	15	<i>T. oligolepis</i>	20
<i>P. stellatus</i>	69	<i>P. pentopthalmus</i>	20
<i>L. polyxystra</i>	55	<i>G. zachirus</i>	46
<i>L. mochigarei</i>	29	<i>C. asperrium</i>	62
<i>Ps. herzensteini</i>	18		

В первую очередь рассмотрели связь показателей абсолютной плодовитости (см. табл. 1) с протяженностью ареалов соответствующих видов. Эта связь наиболее хорошо выражена с максимальной абсолютной плодовитостью (рис. 12).

Кроме того, протяженность ареалов еще в большей степени связана с общей и видовой плодовитостью (рис. 13). С первым показателем просматривается тенденция к расширению ареала вида по мере увеличения общей плодовитости его особей, а со вторым — к сужению границ распространения. Как отмечено выше, общая плодовитость соответствует суммарному количеству икры, произведенному самкой в течение жизни, а видовая, являясь безразмерным показателем, характеризует темп воспроизводства вида и обратно пропорциональна возрасту созревания его особей. В связи с этим целесообразно сравнить широту распространения видов с последней характеристикой.

Можно увидеть положительную тенденцию между указанными переменными (рис. 14), корреляция между которыми составляет 0,628 и превышает 99 %-ный уровень значимости.

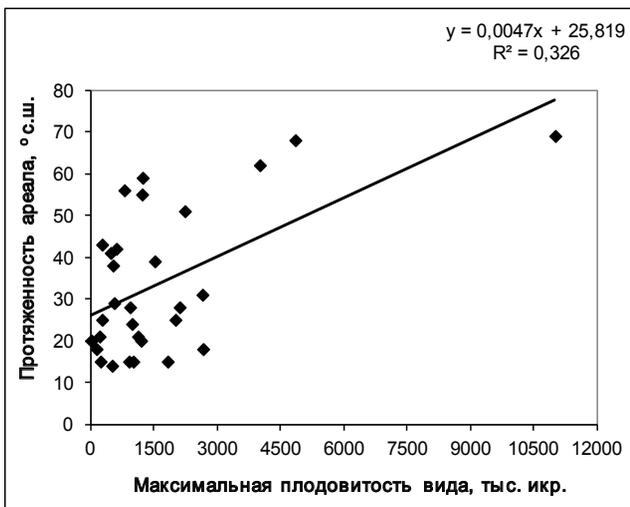


Рис. 12. Распространение видов камбал с разной максимальной абсолютной плодовитостью

Fig. 12. Distribution of flatfish species with different maximal absolute fecundity

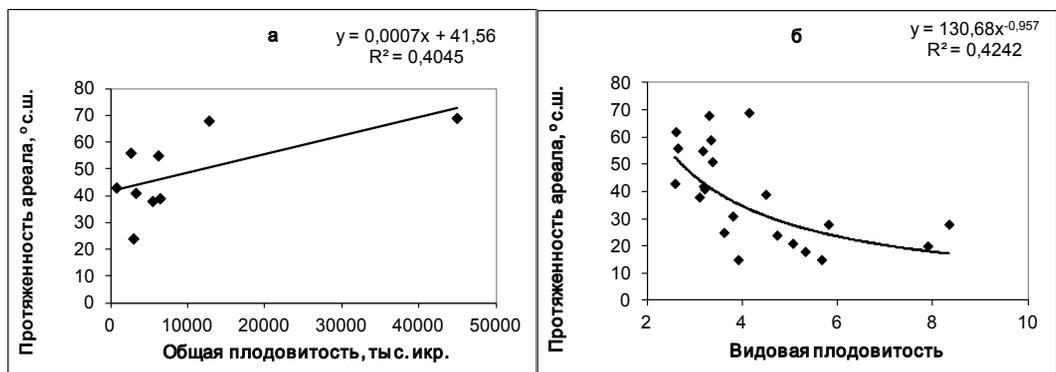


Рис. 13. Распространение камбал с разной общей (а) и видовой (б) плодовитостью

Fig. 13. Distribution of flatfish species with different total (a) and species-specific (б) fecundity

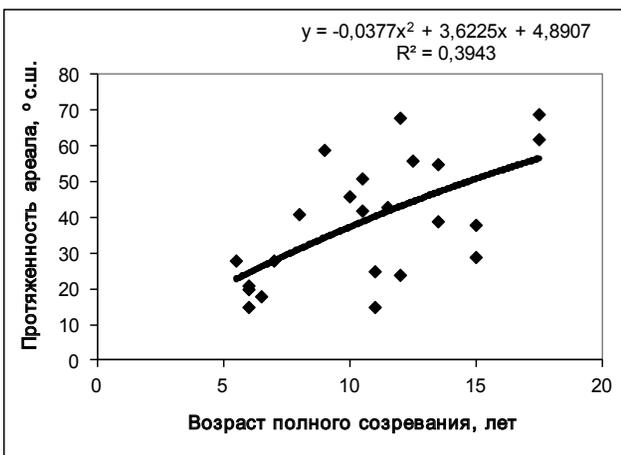


Рис. 14. Связь протяженности ареала вида с возрастом полного созревания самок

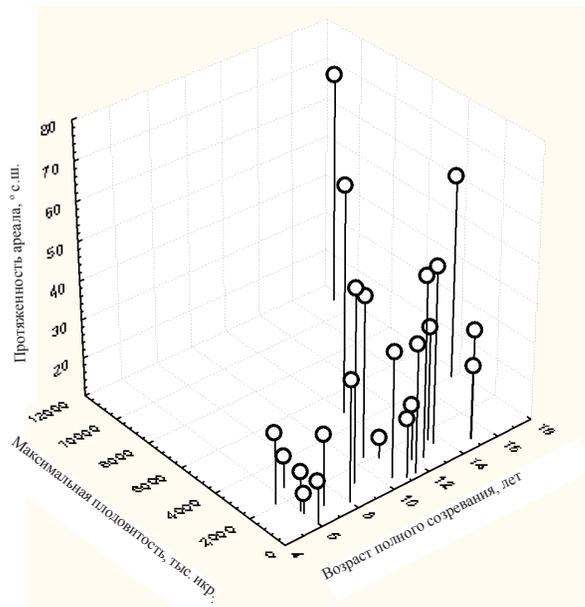
Fig. 14. Correlation between the extension of habitat area and age of complete maturity for the Far-Eastern flatfishes

Таким образом, можно сделать вывод, что широта распространения камбал в северной части Тихого океана связана в определенной степени с максимальной абсолютной плодовитостью представителей разных видов, а также с возрастом созревания всех их самок. В связи с этим попытались построить модель зависимости распространения камбал от двух указанных факторов.

Диаграмма рассеяния эмпирических данных (рис. 15) подтверждает сделанный нами вывод относительно связей протяженности ареала с максимальной плодовитостью и возрастом полного созревания рыб. На основе этих данных построили двухфакторную квадратическую модель, имеющую вид:

Рис. 15. Диаграмма рассеяния видов камбал в зависимости от максимальной абсолютной плодовитости, возраста полного созревания самок и протяженности ареалов

Fig. 15. Scattering diagram for the maximal absolute fecundity, age of complete maturation and extension of habitat area for the Far-Eastern flatfishes



$$\text{Протяженность ареала, } ^\circ \text{с.ш.} = -28,92 + 10,9966x - 0,0025y - 0,4838x^2 + 0,001xy - 9,26096 \cdot 10^{-7}y^2,$$

где x — возраст полного созревания самок, лет; y — максимальная абсолютная плодовитость, тыс. икр.

Графическая интерпретация модели приведена на рис. 16.

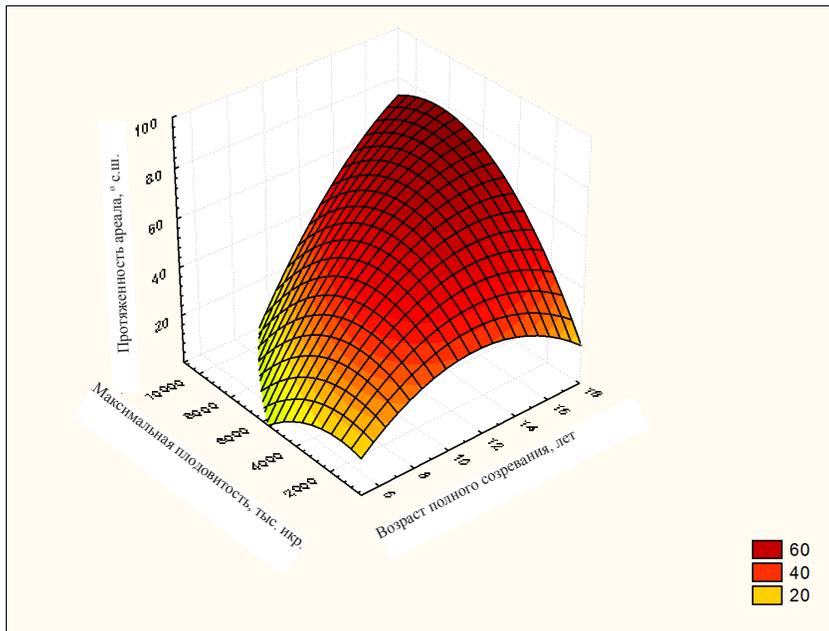


Рис. 16. Модель зависимости распространения видов камбал от максимальной абсолютной плодовитости и возраста полного созревания самок

Fig. 16. Model for dependence of the flatfish species distribution on their maximal absolute fecundity and age of complete maturation

Перегиб поверхности модели вдоль диагонали от минимальных значений к максимальным по двум горизонтальным осям x и y показывает, что на протяженность ареала влияют главным образом не отдельно рассматриваемые факторы, а их сочетание. Об этом же говорит и экстремально высокое значение функции при максимальных величинах аргументов. Такая конфигурация поверхности вполне согласуется с

особенностями биологии и экологии камбал, а также условиями среды их обитания. Возраст полного созревания тем больше, чем больше период созревания, следствием чего является увеличение числа нерестов у самок тех видов, половая зрелость всех особей у которых наступает позже.

В сочетании с высокой плодовитостью, пелагической стадией в раннем онтогенезе и внешними условиями (разнос икры и личинок течениями на большие расстояния) это создает хорошие возможности для распространения высокоплодовитых и поздно созревающих рыб с многократным нерестом по обширной акватории.

Сравнение фактической протяженности ареалов с модельными значениями (рис. 17) показало, несмотря на определенные отклонения, в целом верную интерпретацию наблюдаемой закономерности.

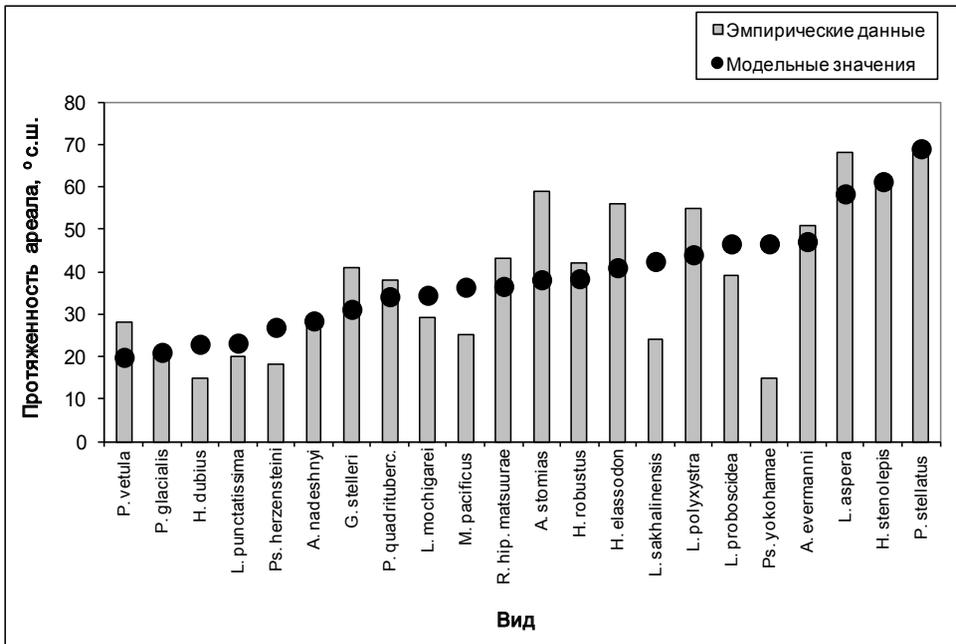


Рис. 17. Фактическая протяженность ареалов дальневосточных камбал и ее модельные величины

Fig. 17. Factual and modeled extension of the habitat area for the Far-Eastern flatfishes

Помимо количества производимой икры и числа нерестов в течение жизни на распространение видов камбал должна влиять и продолжительность пелагической стадии развития в раннем онтогенезе, когда икра и личинки могут быть далеко унесены от мест нереста течениями. В настоящей работе попытались оценить возможность такого влияния.

В качестве показателя продолжительности пелагической стадии онтогенеза камбал принят возраст метаморфоза, сведения о котором удалось почерпнуть из публикаций Т.А. Перцевой-Остроумовой (1961), Г.У Линдберга и В.В. Федорова (1993), Кастильо (Castillo, 1995), П.А. Балькина с соавторами (2002), нашей публикации (Дьяков, 2006). К сожалению, объем таких сведений очень ограничен, и к нашим исследованиям смогли привлечь соответствующие данные не более чем по 13 видам (табл. 11).

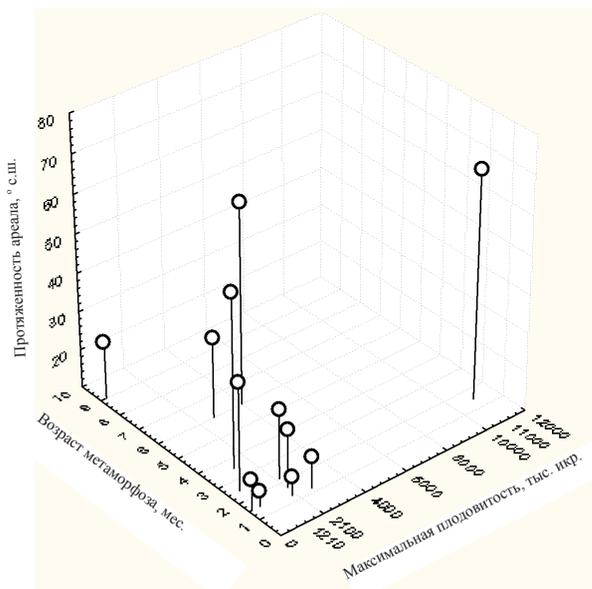
Определенной связи широты распространения видов с возрастом метаморфоза их особей выявить не удалось, корреляция между этими переменными низка и статистически недостоверна. Однако оценка комплексного влияния двух факторов — продолжительности пелагической стадии и максимальной плодовитости — на распространение камбал привела к другим результатам.

На диаграмме рассеяния (рис. 18) можно видеть тенденцию возрастания протяженности ареалов видов по мере роста плодовитости их особей и увеличения до определенных пределов возраста их метаморфоза.

Вид камбалы	Возраст метаморфоза	Вид камбалы	Возраст метаморфоза
<i>H. stenolepis</i>	6,0	<i>M. pacificus</i>	9,0
<i>P. quadrituberculatus</i>	2,5	<i>G. zachirus</i>	12,0
<i>P. stellatus</i>	1,5	<i>P. vetula</i>	2,2
<i>L. polyxystra</i>	3,5	<i>E. jordani</i>	6,0
<i>Ps. herzensteini</i>	1,2	<i>K. bicoloratus</i>	1,5
<i>P. obscurus</i>	1,5	<i>P. olivaceus</i>	1,7
<i>Ps. yokohamae</i>	1,3		

Рис. 18. Диаграмма рассеяния видов камбал в зависимости от максимальной абсолютной плодовитости, возраста метаморфоза и протяженности ареалов

Fig. 18. Scattering diagram of the maximum absolute fecundity, age of metamorphosis and extension of habitat area for flatfish species



Построенная на основе этих данных двухфакторная модель имеет вид:

$$\text{Протяженность ареала, } ^\circ \text{ с.ш.} = -14,7919 + 0,0005x + 26,0285y + 4,4671 \cdot 10^{-7}x^2 - 0,0006xy - 2,413y^2,$$

где x — максимальная плодовитость, тыс. икр.; y — возраст метаморфоза, мес.

В графическом виде модель представлена на рис. 19.

Рассматривая результаты выполненного моделирования, можно сделать следующие заключения:

1. Протяженность ареала положительно связана с максимальной плодовитостью вида.

2. Более широко распространены виды со средней продолжительностью ранней пелагической стадии (средним возрастом метаморфоза), а менее — виды с большой и малой продолжительностью этого периода.

3. На протяженность расселения гипотетически возможно действие двух составляющих:

— положительной, которая зависит от продолжительности разноса икры и личинок поверхностными течениями;

— отрицательной, зависящей от продолжительности воздействия хищников на ранних стадиях онтогенеза.

Эти обстоятельства предположительно могут определять особенности механизма расселения двух крайних по характеристикам размножения видов камбал: звездчатой, с очень высокой плодовитостью и малым возрастом метаморфоза, и черного палтуса, с низкой плодовитостью и, вероятно, с большой продолжительностью пелагической

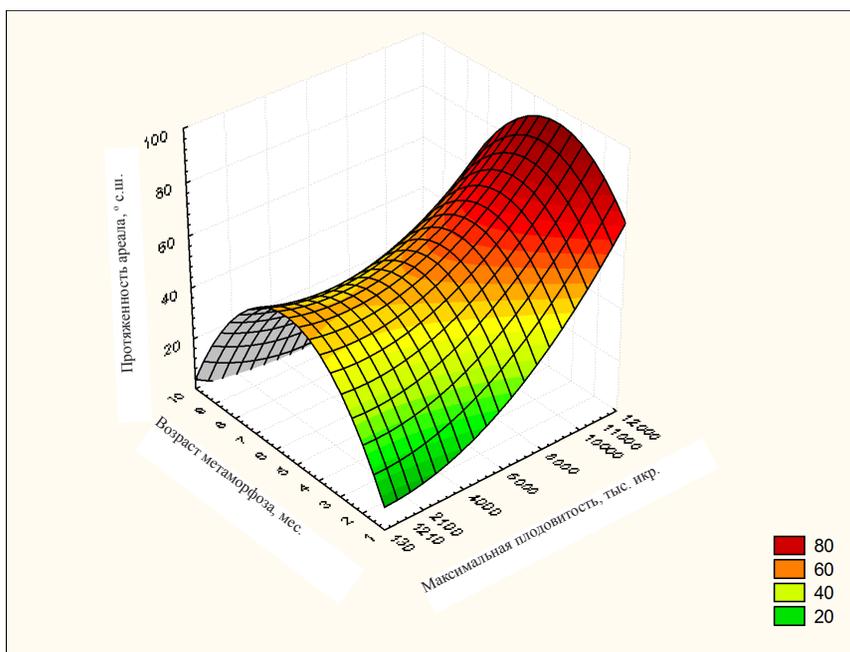


Рис. 19. Модель зависимости распространения видов камбал от максимальной абсолютной плодовитости и возраста метаморфоза

Fig. 19. Model for dependence of the flatfish species distribution on their maximum absolute fecundity and age of metamorphosis

стадии до метаморфоза, но батипелагической икрой. Такая икра, по всей вероятности, должна в меньшей степени подвергаться воздействию хищников, чем икра и личинки в поверхностных слоях моря.

Построенная нами модель вполне удовлетворительно описывает связь протяженности распространения камбал с плодовитостью рыб и продолжительностью их пелагической стадии в раннем онтогенезе (рис. 20).

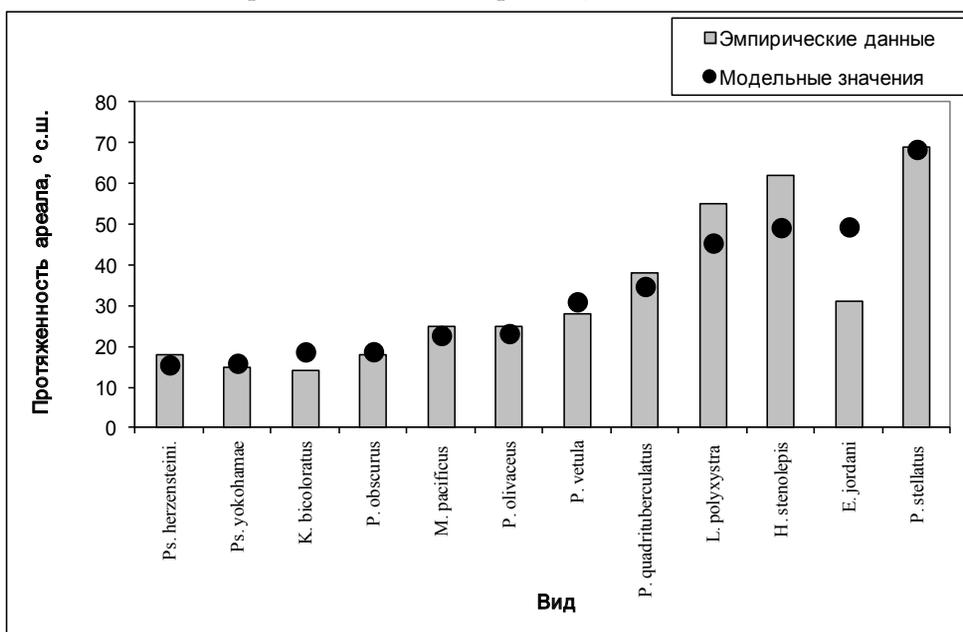


Рис. 20. Фактическая и теоретическая протяженность распространения некоторых видов дальневосточных камбал

Fig. 20. Factual and modeled extension of the habitat area for the Far-Eastern flatfishes

Завершая рассмотрение особенностей численности и распространения камбал в зависимости от их плодовитости и некоторых показателей созревания, сформулировали общую версию вероятных причинно-следственных связей между ними. С этой целью построили, используя метод последовательных корреляционных путей (Канеп, 1968), корреляционную схему связей (рис. 21), предварительно рассчитав коэффициенты парных корреляций между всеми рассматриваемыми переменными.

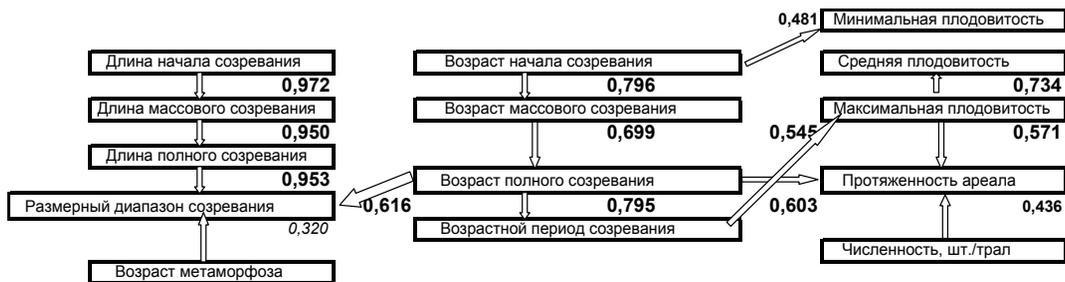


Рис. 21. Общая корреляционная схема связей между показателями плодовитости, полового созревания, численности и распространения дальневосточных камбал (уровни статистической значимости корреляций: крупные цифры — более 99 %, мелкие — более 95 %, курсив — менее 95 %)

Fig. 21. General scheme of relationship between fecundity, maturation, abundance and distribution for the Far-Eastern flatfish species (levels of statistical significance: big numbers — > 99 %, small numbers — > 95 %, italic numbers — < 95 %)

На основе массива рассчитанных корреляций и построенной схемы можно прийти к следующим выводам относительно предполагаемых причинно-следственных связей.

Минимальная плодовитость камбал зависит от возраста начала созревания (коэффициент парной корреляции $r = 0,481$).

Максимальная плодовитость в наибольшей степени определяется продолжительностью периода созревания — от его начала до полного созревания всех самок данного возраста ($r = 0,545$).

Средняя плодовитость зависит главным образом от максимальной плодовитости ($r = 0,734$).

Протяженность распространения вида обусловлена возрастом полного созревания ($r = 0,603$), максимальной плодовитостью ($r = 0,571$) и в некоторой степени численностью ($r = 0,436$).

Относительно невысокие, хотя и статистически достоверные коэффициенты корреляций, очевидно, свидетельствуют о том, что перечисленные факторы не являются единственными причинами тех или иных изменений плодовитости или распространения, а действуют в комплексе с другими. Судя по всему, это утверждение справедливо, например, по отношению к продолжительности ранней пелагической стадии. Сама по себе она не проявляет определенного влияния на широту распространения, а действует в сочетании с уровнем плодовитости.

Заключение

Исследование плодовитости дальневосточных камбал, выполненное в рамках поставленных задач, привело к результатам, которые можно обобщить следующим образом.

Для индивидуальной абсолютной плодовитости данной группы рыб, обитающих в северной части Тихого океана, свойственна большая межвидовая изменчивость. Плодовитость таких видов, как белокорый палтус, желтоперая камбала, азиатский стрелозубый палтус, желтополосая камбала, камбала Джордана, английская камбала, ложный палтус (паралихт), звездчатая камбала, достигает чрезвычайно больших величин, составляя у некоторых из них несколько миллионов икринок. К камбалам со средним уровнем плодовитости, максимальная величина которой не превышает полутора — двух миллионов ооцитов, а чаще ниже миллиона, можно отнести хоботную и японскую камбал, американского стрелозубого палтуса, северную двухлинейную,

длиннорылую, сахалинскую, колючую, южную палтусовидную, остроголовую камбал, камбалу Шренка. Наиболее низкая плодовитость свойственна черному палтусу, полосатой, полярной, темной, четырехбугорчатой камбалам, малороту Стеллера, северной палтусовидной камбале, южной двухлинейной, двухцветной и узкозубой палтусовидной камбалам. Плодовитость перечисленных видов колеблется от нескольких десятков тысяч до нескольких сотен тысяч икринок.

Комплекс видов дальневосточных камбал можно классифицировать по размерам созревания рыб и плодовитости следующим образом.

При малых или средних размерах с высоким темпом нарастания плодовитости по мере увеличения длины тела самок созревают желтоперая, звездчатая, сахалинская, хоботная, длиннорылая, английская, колючая, остроголовая, японская и желтополосая камбалы. Для северной двухлинейной камбалы и камбалы Джордана, созревающих при средних размерах, характерен средний темп нарастания плодовитости по мере роста тела. К видам, созревающим при средних или крупных размерах, с низким темпом нарастания плодовитости можно отнести узкозубую палтусовидную, четырехбугорчатую камбал, малорота Стеллера, черного палтуса, американского и азиатского стрелозубых палтусов, тихоокеанского малорота, северную палтусовидную камбалу.

Как правило, у видов с более крупными размерами созревающих особей наблюдается хорошо выраженная тенденция возрастания средней плодовитости.

У желтоперой и четырехбугорчатой камбал плодовитость ускоренно возрастает с возрастом, в то время как для английской и хоботной камбал характерно замедление роста плодовитости. Скорость увеличения плодовитости в течение исследованного периода жизни северной двухлинейной, сахалинской, узкозубой палтусовидной, звездчатой камбал, малорота Стеллера и черного палтуса практически не меняется.

Видовая плодовитость существенно уменьшается у поздно созревающих камбал, что связано со снижением темпа их воспроизводства.

Судя по полученным результатам, влияние плодовитости на численность камбал в пределах северной части Тихого океана в целом невелико. Большой численности достигают камбалы со средней и высокой плодовитостью. Виды с низкой плодовитостью к многочисленным не относятся. Существует слабая, требующая своего подтверждения, связь численности камбал с общим количеством икры, производимой самкой в течение жизни. Статистически достоверной зависимости численности видов с показателями индивидуальной абсолютной плодовитости (минимальной, средней и максимальной) не обнаружено.

Протяженность распространения камбал в северной части Тихого океана связана с максимальной абсолютной плодовитостью представителей разных видов и возрастом полного созревания самок. Кроме того, замечено, что более широко распространены виды со средней продолжительностью ранней пелагической стадии. Моделирование распространения камбал в зависимости от этих факторов свидетельствует о комплексном их влиянии, что вполне согласуется с особенностями их экологии. С некоторыми допущениями можно заключить, что сочетание высокой плодовитости с многократным нерестом и средней продолжительностью пелагической стадии в раннем онтогенезе создает хорошие возможности для распространения высокоплодовитых и поздно созревающих рыб по обширной акватории.

Список литературы

- Балыкин П.А.** Состояние и ресурсы рыболовства в западной части Берингова моря : моногр. — М. : ВНИРО, 2006. — 143 с.
- Балыкин П.А., Сергеева Н.П., Балыкина Н.В.** Зимне-весенний ихтиопланктон восточной части Охотского моря // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2002. — Вып. 6. — С. 27–32.
- 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.

Боровиков В. STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере. Для профессионалов. 2-е изд. : моногр. — СПб. : Питер, 2003. — 688 с.

Дубинина А.Ю., Золотов А.О. Плодовитость и созревание северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* Ogi et Matarese (2000) тихоокеанского шельфа Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 119–132.

Дьяков Ю.П. Географическая изменчивость сезонно-нерестовой структуры фауны камбалообразных рыб (Pleuronectiformes) в морях северной части Тихого океана // Исслед. вод. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2006. — Вып. 8. — С. 85–97.

Дьяков Ю.П. Камбалообразные дальневосточных морей России : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2011. — 428 с.

Дьяков Ю.П. Плодовитость черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) (Pleuronectidae) Берингова моря // Вопр. ихтиол. — 1982. — Т. 22, вып. 5. — С. 789–794.

Дьяков Ю.П. Половое созревание дальневосточных камбалообразных рыб (PLEURONECTIFORMES) // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2015. — Вып. 39. — С. 5–69.

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.

Канеп С.В. Метод последовательных корреляционных путей // Зоол. журн. — 1968. — Т. 47, вып. 12. — С. 1851–1856.

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. — СПб. : Наука, 1993. — 272 с.

Моисеев П.А. Треска и камбалы дальневосточных морей : Изв. ТИНРО. — 1953. — Т. 40. — 288 с.

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.

Николенко Л.П. Биология и промысел черного палтуса Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1998. — 23 с.

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.

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.

Ройс В.Ф. Введение в рыбохозяйственную науку : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1975. — 272 с. (Пер. с англ.)

Смирнов А.А., Семенов Ю.К., Злунищина 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.

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. Синяков. — 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.

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.

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.

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., Wilderbuer T.K. Population dynamics of rock sole (*Lepidopsetta bilineata*) in the north Pacific // J. Sea Res. — 2000. — Vol. 44. — P. 123–144.

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.

Поступила в редакцию 12.12.16 г.

Принята в печать 27.01.17 г.