

УДК 597.587.9–116(265.51+265.53)

Ю.П. Дьяков*

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

РАЗМЕРНО-ПОЛОВАЯ И ПОЛОВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ КАМБАЛ (PLEURONECTIDAE)

Обобщены литературные и архивные данные по соотношению полов и его размерно-возрастной изменчивости у 28 видов камбал сем. Pleuronectidae, обитающих в дальневосточных морях. Сделана оценка географической изменчивости размерно-половой и половозрастной структуры конкретных видов. Исследования половой структуры камбал дальневосточных морей подтвердили наличие у них второго типа размерно-половых соотношений. По мере роста и старения рыб доля самок в соответствующих размерно-возрастных группах возрастает, достигая у наиболее крупных и старых особей 100 %. Значительная часть широко распространенных видов камбал достигает наибольшей предельной длины и возраста в восточной части Охотского моря. К таким можно отнести желтоперую, четырехбугорчатую, сахалинскую, узкозубую палтусовидную, звездчатую и некоторые другие виды камбал. Напротив, наименьшая предельная длина и возраст наблюдается у некоторых перечисленных видов из северной и западной частей Охотского моря. Максимальная длина, при которой соотношение полов в популяции остается равным, чаще всего отмечается в западной части Берингова (у черного и американского стрелозубого палтуса, а также у северной двухлинейной камбалы) и в восточной части Охотского морей (у черного палтуса, узкозубой палтусовидной и звездчатой камбал). В других районах у перечисленных видов соответствующий показатель ниже. Если сравнить аналогичный показатель возраста камбал, то его максимальное значение зафиксировано у черного палтуса, желтоперой и северной двухлинейной камбал западной части Берингова моря, а также у желтоперой, четырехбугорчатой и звездчатой камбал восточной части Охотского моря. Полученные в результате исследования данные свидетельствуют о географической изменчивости и половом различии в степени смертности у ряда популяций дальневосточных камбал.

Ключевые слова: дальневосточные камбалы, соотношение полов, географическая изменчивость половой структуры, предельная длина, предельный возраст.

Diakov Yu.P. Size-sex and sex-age structure in populations of Far-Eastern flounders (Pleuronectidae) // *Izv. TINRO*. — 2014. — Vol. 177. — P. 77–113.

Cited and archive data on sex ratio and its changes with age are generalized for 28 species of flounders from the Far-Eastern Seas of Russia belonged to the family Pleuronectidae. Spatial and temporal variations of their size-sex and sex-age structure are considered by species. Among the flounders, the portion of females increases with age and reaches 100 % in the largest and eldest classes. Populations of the western Bering Sea (pacific black halibut, arrowtooth flounder, yellowfin sole, and northern rock sole) and the eastern Okhotsk Sea (pacific black halibut, yellowfin sole, flathead sole, alaska plaice, and starry flounder) are distinguished by

* 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.

the maximum length and age with the sex ratio 50% : 50%. Male and female mortality varies, as well, between the populations. For the common species, as yellowfin sole, alaska plaice, sakhalin sole, flathead sole, starry flounder, and some others, the maximal body length and age are observed in the eastern Okhotsk Sea, but the minimal limits of the size and age are observed in the northern and western parts of the Okhotsk Sea.

Key words: Far-Eastern flounders, sex ratio, sex structure, spatial variation, maximal body length, maximal age.

Введение

Соотношение полов относится к важнейшим элементам структуры популяции. У многих видов рыб это соотношение закономерно изменяется по мере роста и старения. Следовательно, причины, вызывающие те или иные изменения размерно-возрастного состава популяции, могут являться факторами, влияющими также на ее половую структуру. Неодинаковым соотношением полов может быть и в разных частях ареала вида (Никольский, 1974).

Для камбал (не только дальневосточных, но и обитающих в других районах) характерен второй тип размерно-половых соотношений по классификации Д.Ф. Замахаева (1959). В популяциях таких рыб среди мелких половозрелых особей преобладают самцы, а среди крупных — самки. По мнению Г.В. Никольского (1974), такая структура популяции обеспечивает более высокую популяционную плодовитость в связи с увеличением индивидуальной плодовитости по мере роста самок. Вместе с тем мелкие самцы могут обеспечивать повышенную численность популяции при одной и той же кормовой базе и сохранить ее воспроизводительную способность (Никольский, 1974).

Первые сведения о соотношении полов некоторых видов дальневосточных камбал появились в публикациях 1930-х гг. В них приводится размерный и возрастной состав самцов и самок в неполовозрелой и половозрелой частях популяции белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis* Schmidt, 1903 зал. Аляска (Thompson and Herrington, 1930), возрастной состав и средняя длина одновозрастных особей обоих полов в этом же районе (Thompson and Bell, 1934).

В 1937 г. Е.К. Суворов с соавторами (1937) опубликовали материалы по возрастному составу камбал западной Камчатки, где указана частота встречаемости самцов и самок желтоперой *Limanda aspera* Pallas [1814], хоботной *Myzopsetta proboscidea* Gilbert, 1896 и четырехбугорчатой *Pleuronectes quadrituberculatus* Pallas [1814] камбал в соответствующих интервалах длины тела.

В публикациях 1950-х гг. приводится информация о размерах самцов и самок желтоперой камбалы северной части Охотского моря (в районе г. Магадан) (Петрова-Тычкова, 1952), соотношению полов в зависимости от длины рыб различных видов камбал у западной Камчатки, зал. Петра Великого, Татарского пролива (Моисеев, 1953). П.А. Моисеев (1953) сравнивает темп роста самцов и самок различных видов дальневосточных камбал, практически во всех случаях одновозрастные самки оказываются крупнее самцов. Этот исследователь считает, что преобладание самок среди крупных рыб позволяет при массовом нересте меньшему числу самцов оплодотворить икру гораздо большего количества самок. Им установлено, что в целом соотношение полов у камбал близко 1 : 1, однако оно изменяется в период преднерестовой миграции. Первыми к местам нереста подходят преимущественно самцы, затем пришедшие с некоторым отставанием самки уравнивают соотношение полов. Предельные размеры самок, как правило, превышают аналогичные величины у самцов (Моисеев, 1953).

К числу публикаций, вышедших в этот период, следует отнести сообщение А.Д. Дружинина (1954) о соотношении полов и размерах самцов и самок белобрюхой камбалы *Lepidopsetta mochigarei* Snyder, 2011 зал. Анива (южный Сахалин), а также о длине и массе самцов, самок и неполовозрелых особей желтоперой камбалы этого же залива.

В 1960-е гг. появилось сообщение Н.П. Новикова (1962) о вероятности гиногенеза у американского стрелозубого палтуса *Atheresthes stomias* Jordan et Gilbert, 1880.

В это же время становятся известными некоторые детали размерно-половых соотношений северной палтусовидной *Hippoglossoides robustus* Gill et Townsend, 1897 и желтоперой камбалы из Чукотского моря (Pruter, Alverson, 1962).

Специальное исследование изменениям соотношения полов желтоперой камбалы в водах Сахалина (зал. Терпения и северная часть Татарского пролива) посвятил Н.С. Фадеев (1970а). Он же описал биологию, в том числе и размерно-половой состав желтоперой камбалы восточной части Берингова моря (Фадеев, 1970б).

Результаты изучения роста желтоперой камбалы в водах у западного побережья Камчатки опубликовал В.И. Тихонов (1970), а роста белокорого палтуса зал. Аляска и Берингова моря — Белл и Сент-Пьер (Bell and St Pierre, 1970).

Среди публикаций 1970-х гг., в которых приводятся сведения о соотношении полов камбал, следует назвать статью В.П. Шунтова (1971) о закономерностях распределения черного *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* Jordan et Snyder, 1901 и стрелозубых р. *Atheresthes* Jordan et Gilbert, 1880 палтусов в северной части Тихого океана, статью Н.С. Фадеева (1971) о камбалах северного Приморья, ежегодный отчет Международной палтусовой комиссии* о промысле, численности и половом составе белокорого палтуса зал. Аляска и восточной части Берингова моря, монографию Н.П. Новикова (1974) о промысловых рыбах материкового склона северной части Тихого океана, статью В.И. Полутова (1975) о темпе созревания и соотношении полов двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* Ogilby et Matarese, 2000 Кроноцкого залива, статью З.Г. Иванковой (1975) об изменениях структуры популяций камбал в зал. Петра Великого.

В.И. Тихонов (1981) исследовал динамику полового состава западнокамчатской популяции желтоперой камбалы.

Н.С. Фадеев (1984) дал краткую биологическую характеристику ряда видов рыб, имеющих промысловое значение. В числе прочих сведений, из книги можно получить информацию о соотношении полов и размерах рыб разного пола у некоторых камбал.

В других публикациях 1980-х гг. Н.С. Фадеев (1986, 1987) эмпирической формулой оценивает связь между предельными размерами самцов и самок камбал, а также приводит значения предельного возраста и естественной смертности рыб разного пола у отдельных видов камбал. Он обращает внимание на то, что замедление роста самцов, по сравнению с самками, начинается после достижения ими возраста и размеров полового созревания, а темп роста неполовозрелых рыб обоих полов практически не различается (Фадеев, 1987).

В 1970-х — начале 1980-х гг. мы исследовали воспроизводство тихоокеанского черного палтуса. В одной из публикаций, посвященной этому вопросу, приводятся данные по динамике соотношения полов этого вида в некоторых районах Берингова и Охотского морей (Дьяков, 1987).

Альтон с соавторами (Alton et al., 1988) показали различия в размерном и возрастном составе черного палтуса из восточной части Берингова моря.

В период 1990-х гг. появился ряд публикаций, из которых можно почерпнуть сведения о половом составе камбал и его изменчивости в разных районах дальневосточных морей. В той или иной степени такие сведения можно получить из материалов конференций и симпозиумов, а также статей, опубликованных в научных журналах и сборниках.

К таким публикациям можно отнести сообщения З.Г. Иванковой (1991) о состоянии запасов камбал в северо-западной части Японского моря, А.М. Токранова и С.В. Завариной (1991, 1992) о динамике размерно-возрастной структуры желтобрюхой камбалы на западнокамчатском шельфе.

Японские исследователи получили данные о влиянии температуры воды в критических фазах раннего онтогенеза у ложного палтуса *Paralichthis olivaceus* Temminck et Schlegel, 1846 на изменение пола рыб (Yamamoto, 1996, 1999; Kitano et al., 1999; Yamamoto and Kitano, 1999).

Из некоторых докладов Международного симпозиума по северотихоокеанским камбалам (Анкоридж, Аляска, 26–28 октября 1994 г.) можно получить информацию о

* Annual Report 1972. Seattle; Washington: International Pacific halibut commission, 1973. 36 p.

половой структуре и ее динамике у черного палтуса восточной части Берингова моря (Tanelli and Wilderbuer, 1995) и восточной части Охотского моря (Nikolenko, 1995).

В статье И.И. Давыдова и С.В. Куприянова (1998) приводятся сведения о размерном составе самцов и самок, а также о соотношении полов черного палтуса в том же районе.

Представление о размерно-возрастном составе рыб разного пола, а также о соотношении полов у белокорого и черного палтусов северо-западной части Берингова моря можно получить из публикаций С.А. Пальма с соавторами (Пальм и др., 1999; Чикилев, Пальм, 1999).

Значительные колебания соотношения полов четырехбугорчатой и двухлинейной камбал в зависимости от района северо-западной части Берингова моря показала Б.В. Харитонова (1999).

Е.Н. Кузнецова и А.М. Кунин (Kuznetsova and Kunin, 1999; Кузнецова, Кунин, 2002) охарактеризовали возраст и рост северной двухлинейной камбалы в тихоокеанских водах северных Курильских островов.

И.Н. Мухаметов с соавторами (Мухаметов и др., 2000; Мухаметов, 2001), А.М. Орлов и И.Н. Мухаметов (2001) исследовали размерный состав, биологию, в том числе изменчивость соотношения полов стрелозубых палтусов в водах северных Курильских островов и у юго-западной Камчатки, а В.Н. Долганов (2000) — американского стрелозубого палтуса в северо-западной части Берингова моря.

Зависимость изменчивости соотношения полов от размера рыб, некоторые данные о возрасте, темпе роста самцов и самок, а также о зависимости массы тела от длины звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* Pallas, 1788 у северо-восточного Сахалина приведены в публикациях Е.В. Пометеева (2001, 2002, 2004).

Ранее (Дьяков, 2002а) нами обобщены собранные в период с 1963 по 1998 г. материалы по распределению, биологии и динамике популяций 5 видов камбал западнокамчатского шельфа: желтоперой, четырехбугорчатой, сахалинской *Limanda sakhalinensis* Hubbs, 1915, хоботной и узкозубой палтусовидной *Hippoglossoides elassodon* Jordan et Gilbert, 1880. Была предпринята попытка формализовать половозрастные соотношения при помощи уравнений зависимости доли самок от возраста рыб. Обнаружено, что существенное влияние на формирование поколений потомства желтоперой, сахалинской и палтусовидной камбал оказывают факторы, связанные с численностью и возрастной структурой самок в родительском стаде. В другой нашей статье этого же года (Дьяков, 2002б), посвященной индивидуальной продукции западнокамчатских камбал, приводятся параметры уравнений роста Бергаланфи отдельно для самцов и самок пяти вышеперечисленных видов, а также для звездчатой и северной двухлинейной камбал.

Некоторые данные по биологии, в том числе и по соотношению полов японской камбалы Уссурийского залива (Приморье), приведены в публикации Л.Н. Ким (2002).

В статье А.М. Токранова и А.М. Орлова (2002) о распределении и биологии малоизученного вида — бородавчатой камбалы *Clidoderma asperrimum* Temminck et Schlegel, 1846 — можно почерпнуть сведения о соотношении полов, а также о размерах самцов и самок этого вида у северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки.

В.Н. Тупоногов (2003) приводит соотношение полов палтусов Охотского моря в 2000 г.

В 2007 г. вышла монография А.В. Датского и П.Ю. Андропова (2007), где содержится информация о размерно-возрастном составе и соотношении полов некоторых видов камбал этого района. Северная и узкозубая камбалы не разделяются по видам, а соотношение их полов приводится суммарно для двух видов. Авторы отмечают, что по данным последних лет самки у них численно преобладают над самцами в 2,5–4,0 раза. Такая же закономерность сохраняется и в прибрежных водах.

Размерно-возрастной состав самцов и самок, а также соотношение полов желтоперой камбалы юго-западной части Берингова моря характеризуются в статье А.О. Золотова (2008).

Ряд сведений о размерно-возрастном составе особей разного пола у камбал западной части Берингова моря содержится в работе «Современное состояние экосистемы западной части Берингова моря» (2010).

Таким образом, исследованиям половой структуры популяций дальневосточных камбал посвящено немало отечественной и зарубежной литературы. Соотношение полов у видов этой группы рыб очень лабильно и зависит от многих факторов, в том числе от размерно-возрастного состава популяций, географии распространения вида, глубины обитания, численности и изменений смертности у разных поколений в зависимости от сложившихся условий.

Задачей настоящей статьи является обобщение имеющихся в нашем распоряжении литературных и архивных данных по соотношению полов и его размерно-возрастной изменчивости, а также оценка географической изменчивости размерно-половой и половозрастной структуры конкретных видов камбал.

Материалы и методы

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

Из архивных материалов для изучения половозрастной структуры камбал выбраны только те, которые включали в себя непосредственное определение возраста рыб. В качестве регистрирующей структуры для определения возраста использовались чешуя или отоциты. Численность рыб в течение всего периода исследований оценивалась главным образом методом площадей путем траловой съемки.

Объем использованного материала показан в табл. 1. Следует уточнить, что приведены архивные данные, а также известные из публикаций объемы выборок рыб. В некоторых публикациях они, к сожалению, не показаны, поэтому фактическое число рыб, на основании которого выполнен дальнейший анализ, превышает приведенное в табл. 1.

Таблица 1

Объем материала, использованного для исследований

Table 1

Data description

Вид камбалы	Число рыб для измерений длины	Число рыб для определения возраста
Белокорый палтус	7872	—
Черный палтус	5978	6893
Узкозубая палтусовидная	6846	3334
Желтоперая	47952	20061
Северная двухлинейная	3434	3000
Хоботная	2155	1697
Четырехбугорчатая	10564	3513
Сахалинская	6899	2529
Звездчатая	4954	2126
Бородавчатая	213	213
Всего	96867	43366

Все имеющиеся в нашем распоряжении выборки объединялись по районам, после чего рассчитывалось соотношение полов в зависимости от длины тела или возраста камбалы конкретного вида в конкретных районах обитания.

Результаты и их обсуждение

Белокорый палтус *Hippoglossus stenolepis* Schmidt, 1903

Во второй половине 1920-х гг. длина как неполовозрелых, так и половозрелых самцов белокорого палтуса зал. Аляска, по данным американских исследователей, не превышала 130 см, в то время как аналогичная максимальная длина самок доходила до 185 см. Наиболее часто встречались самцы размерами 70–80 см и самки 100–110 см. В целом по заливу доля самцов в уловах палтуса была несколько выше доли самок (соответственно 57,8 и 42,2 %). Среди неполовозрелых рыб существенно преобладали самки (71,5 %), а среди половозрелых — самцы (60,6 %) (Thompson and Herrington,

1930). Самки этого вида росли значительно быстрее самцов (Thompson and Bell, 1934). Значительно большая средняя масса самок по сравнению с одновозрастными самцами в зал. Аляска отмечается и Заусвардом (Southward, 1968).

Белл и Сант-Пьер (Bell and St' Pierre, 1970) показали, что самки белокорого палтуса у тихоокеанского побережья северной Америки растут быстрее и живут дольше, чем самцы. Максимальный зафиксированный ими возраст самки составил 42 года, а самца — 27 лет.

В ежегодном отчете Международной палтусовой комиссии за 1972 г.* приводятся данные, из которых следует, что в 1960-х — начале 1970-х гг. соотношение полов белокорого палтуса сильно менялось в зависимости от района и орудия лова. Доля самцов составляла более 50 % ярусных уловов в водах Британской Колумбии, но менее 25 % в северной части зал. Аляска. В то же время в траловых уловах в прол. Геката доля самцов была около 70 %. Во всех указанных районах установлена четкая зависимость соотношения полов от размера рыб в уловах. Среди крупных рыб преобладали самки, а среди мелких — самцы.

По данным Н.П. Новикова (1974), самки палтуса из Берингова моря значительно крупнее самцов (средняя длина соответственно 76,3 и 64,1 см). В то же время приведенная им длина самцов и самок этого вида из зал. Аляска практически одинакова: 47,7 см у самцов и 47,2 см у самок. Представляется, что размеры белокорого палтуса зал. Аляска сильно занижены, по всей видимости, из-за большого количества молодежи в выборках. Самки данного вида растут быстрее самцов.

Соотношение полов в нерестовом стаде в целом близко 1 : 1, зимой, в период нереста, доля самцов увеличивается (Новиков, 1974).

Исследования распределения и биологии белокорого палтуса, выполненные во второй половине 1990-х гг. показали, что в северо-западной части Берингова моря самцы в целом в 4,4–7,6 раза уступали самкам по численности. Однако это соотношение существенно изменялось в зависимости от размеров рыб. Рыбы длиной более 115 см были представлены практически только самками, но в размерной группе 40–80 см доля самцов была в полтора раза больше. Средний возраст самцов был равен 9,1, а самок — 10,5 года. Половой состав палтуса существенно менялся с глубиной, по мере увеличения доли крупноразмерных рыб (Чикилев, Пальм, 1999; Датский, Андронов, 2007). Самки во всех возрастных группах были крупнее самцов (Датский, Андронов, 2007).

У белокорого палтуса из тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-востока Камчатки в период 1990-х гг. соотношение полов было примерно равным (Орлов, 2000), а с охотоморской стороны этих островов число самок в полтора раза превышало число самцов (Тупоногов, 2003).

Преобладание самок у белокорого палтуса отмечается и в других приазиатских районах Тихого океана. Так, в результате исследований 2-й охотоморской экспедиции в 2001 г. (координатор В.П. Шунтов)** установлено, что соотношение полов этого вида в водах северных Курильских островов составляло 3 : 2 в пользу самок, а у южных Курильских островов доля самок была равна 58,8 % (Тупоногов, 2003). В соответствии с данными неопубликованных отчетов НИС «Профессор Кизеветтер» за 2010 г. (начальник экспедиции А.Б. Савин)*** и НИС «ТИНРО» за 2011 г. (руководитель И.В. Мельников)****, в восточной части Охотского моря число самок этого палтуса в 1,56 раза превышало число самцов, а в 2011 г. в этом же районе доля самок составляла 68,3 %.

* Annual Report ..., 1973.

** Результаты исследований Второй Охотоморской бассейновой экспедиции — 2000 г.: отчет об экспедиционных исследованиях / НТО ТИНРО. Инв. № 6606. Владивосток, 2001. 778 с.

*** Рейсовый отчет о результатах донных траловых съемок шельфа и склона восточной части Охотского моря в исключительной экономической зоне и территориальных водах Камчатско-Курильской, Западно-Камчатской и Северо-Охотоморской подзон с 27 июня по 5 сентября 2010 г. на НИС «Профессор Кизеветтер» / ТИНРО-центр. Инв. № 8220. Владивосток, 2010а. 250 с.

**** Отчет о научно-исследовательской работе по договору № 46-11: «Изучение распределения донных ракообразных, других беспозвоночных и рыб на шельфе и материковом склоне в Западно-Камчатской и Камчатско-Курильской подзонах Охотского моря в летний период 2011 г.» / Тема 01.23. ТИНРО-центр. Инв. № 8393. Владивосток, 2011а. 41 с.

Географические различия в размерно-половом составе этого вида хорошо выражены. Так, практически во всех размерных классах палтуса из западной части Берингова моря доля самок значительно выше, чем аналогичный показатель у палтуса северо-восточной части Тихого океана (рис. 1).

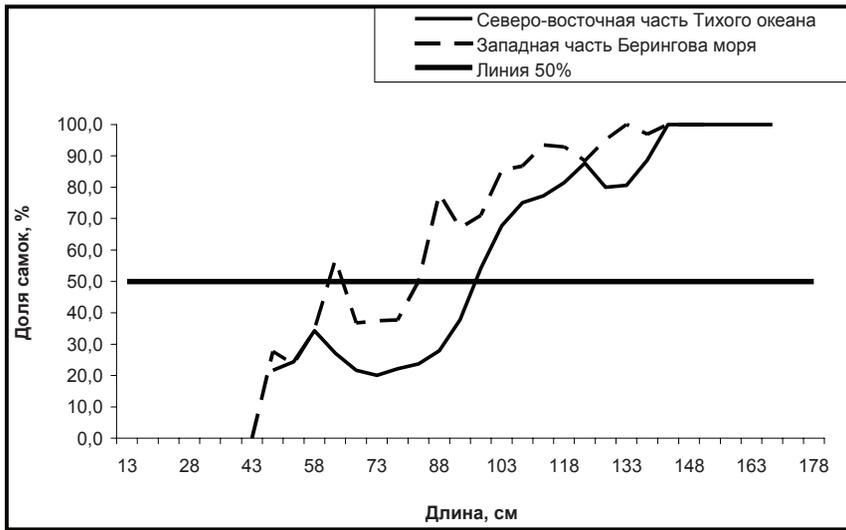


Рис. 1. Зависимость доли самок от длины тела рыб у белокорого палтуса из разных географических районов, обобщенные данные (Thompson and Herrington, 1930; Annual Report ..., 1973*; Чикилев, Пальм, 1999)

Fig. 1. Dependence of females percentage on body length for pacific halibut from different areas (generalized data from Thompson and Herrington, 1930; Annual Report ..., 1973*; Чикилев, Пальм, 1999)

Доля самок начинает устойчиво превышать долю самцов при длине тела 80–85 см у западноберингоморского палтуса и 95–100 см у палтуса из северо-восточной части Тихого океана. В целом по популяциям соотношение полов в первом районе составляет 36 : 64 % в пользу самок, а во втором — 58 : 42 % в пользу самцов.

Черный палтус *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* Jordan et Snyder, 1901

Исследуя сезонное распределение черного палтуса в Беринговом море, В.П. Шунтов (1971) обнаружил повышение доли самцов на глубинах нерестовых концентраций. Основной нерест этого вида происходит здесь зимой, и доля самцов в скоплениях палтуса на глубинах 500–800 м в это время увеличивалась до 66 % по сравнению с 58 % в летний период (Шунтов, 1971).

Средние размеры самок черного палтуса в уловах выше, чем самцов. Приведенная Н.П. Новиковым (1974) средняя длина самок этого вида у тихоокеанского побережья Камчатки и северных Курильских островов практически равна средней длине самцов (соответственно 53,0 см и 52,9 см), однако в Беринговом море самки значительно крупнее (67,9 см против 58,0 см у самцов). Самцы черного палтуса растут медленнее самок.

Максимальный возраст самцов черного палтуса в западной части Берингова моря в начале 1960-х гг. составлял 15, а самок — 20 лет (Alton et al., 1988).

Соотношение полов в нерестовом стаде в целом близко 1 : 1, зимой, в период нереста, доля самцов увеличивается (Новиков, 1974).

В результате исследований размерного состава и уловов на усилии черного палтуса Альтон с соавторами (Alton et al., 1988) пришли к выводу, что различия между рыбами разного пола по размерному составу в восточной части Берингова моря увеличиваются по мере продвижения с севера на юг. Если в северных участках материкового склона размеры самцов и самок почти не отличались друг от друга, кривые размерного состава были одномодальными, а наиболее часто встречались рыбы обоего пола длиной

* См. сноску на стр. 79.

от 40 до 70 см, то в более южных районах размерные кривые в отдельные годы приобретают полимодальный характер, размеры самок значительно увеличиваются, их наибольшая доля имеет длину 80–90 см, в то время как размеры самцов изменяются в гораздо меньшей степени.

Янелли и Вильдербуер (Janelli and Wilderbuer, 1995), исследовавшие состояние запасов черного палтуса восточной части Берингова моря, показали, что размерный состав его самцов и самок в уловах изменяется в зависимости от таких факторов, как орудия лова (трал или ярус), характер лова (промысел или научно-исследовательская съемка), а также глубина лова. Тем не менее, анализируя их данные, можно заключить, что при всех условиях размеры самцов палтуса не превышали 75–80 см, в то время как самки достигали длины 90 см.

Результаты наших исследований показали, что после начала промысла палтуса в северо-западной части Берингова моря в нерестовой части популяции значительно увеличилась доля самок. В другой популяции этого вида из этого же водоема, не подверженной промысловой эксплуатации, существенной изменчивости соотношения полов не обнаружено. В допромысловый период и в условиях отсутствия промысла у черного палтуса западной части Берингова моря доля самцов превышала долю самок. В восточной части Охотского моря, где добыча палтуса велась в течение периода наших исследований, соотношение полов менялось в ту и другую сторону, однако в среднем доля самок была выше доли самцов (Дьяков, 1987).

В северо-западной части Берингова моря в середине 1990-х гг. на глубинах 200–630 м самки черного палтуса были значительно крупнее самцов, соответственно 70,60 и 59,63 см. Соотношение полов было 1,75 : 1,0 в пользу самок (Селютин, Кочкин, 1996).

Л.С. Кодолов и С.П. Матвейчук (Kodolov, Matveychuk, 1995) не наблюдали в этом районе самцов старше 11 лет, хотя в младших возрастных группах они доминировали. К аналогичным выводам, основанным на материалах конца 1990-х гг., пришел и П.А. Балыкин (2006).

В 1997 г. в северо-западной части Берингова моря средняя длина самцов этого вида изменялась от 69,68 до 71,67 см, а самок — от 77,63 до 83,78 см, причем более крупные рыбы обитали на меньших глубинах по сравнению с рыбами меньших размеров, а размеры самок всегда были больше, чем у одновозрастных самцов. Соотношение полов также менялось от 1,0 : 4,0 на глубинах менее 400 м до 1,0 : 1,3 на глубинах, превышающих 400 м. Это соотношение всегда было в пользу самок (Пальм и др., 1999).

В центральной части Охотского моря отмечалось значительное сокращение размерного состава и снижение доли крупноразмерного черного палтуса в период с 1986 по 1993 г. (Nikolenko, 1995). В первую очередь это коснулось самок, что, по всей вероятности могло привести к изменению соотношения полов. Л.П. Николенко (Nikolenko, 1995) объясняет это интенсивным траловым и сетным промыслом палтуса в нейтральной (центральной) и восточной частях Охотского моря.

Дальнейшие исследования В.Н. Тупоногова (2003) подтвердили выводы Л.П. Николенко. По его данным, в конце 1990-х гг. соотношение полов черного палтуса у западной Камчатки изменялось от 1,0 : 2,5 до 1,0 : 8,8 в пользу самцов. Автор объясняет эту тенденцию селективным воздействием донных сетей на промысле. Средняя длина самок в это время составляла 63,8 см, а самцов — 55,0 см.

По данным И.И. Давыдова и С.В. Куприянова (1998), в водах западной Камчатки в середине 1990-х гг. средняя длина самцов этого вида составляла 66,4 см, а самок — 75,0 см. Указанные значения менялись в зависимости от сезона и района исследований. Таким же образом изменялось и соотношение полов. На севере района в разное время наблюдалось преобладание численности рыб разного пола, а на юге доля самок была всегда выше, но уменьшалась от сентября к ноябрю.

В начале 2000-х гг. в этом же районе отмечалось существенное преобладание самцов, которое в 2,5–5,7 раза, в зависимости от района, сезона и орудия лова, превышало долю самок (Результаты исследований ..., 2001*; Тупоногов, 2003).

* См. сноску на стр. 82.

В 2010 г. преимущество в численности самцов в северной и восточной частях Охотского моря сохранилось, хотя было менее выражено. Соотношение полов у черного палтуса составляло 1,9 : 1,0 в пользу самцов*.

В то же время значительно раньше полученные нами результаты оценки соотношения полов этого вида в западной части Охотского моря (воды восточного Сахалина) показали равные доли самцов и самок в уловах.**

Таким образом, какой-либо определенной географической закономерности в соотношении полов черного палтуса не наблюдается. Оно может существенно меняться в зависимости от района, сезона, глубины и орудия лова и зависит, по всей видимости, как от особенностей распределения и миграций рыб разного размера и возраста, так и от селективности орудий лова. Обобщенные данные отечественных и зарубежных исследователей, включая архивные данные КамчатНИРО и ТИНРО-центра, показали следующее.

В восточной части Берингова моря среди наиболее мелких рыб наблюдается заметное преимущество доли самцов в уловах (рис. 2). По мере увеличения размеров доля самок быстро повышается, достигая у 55–60-сантиметровых рыб 66 %, затем снова начинает уменьшаться. У особей более 70 см длины доля самок устойчиво растет до максимальных значений.

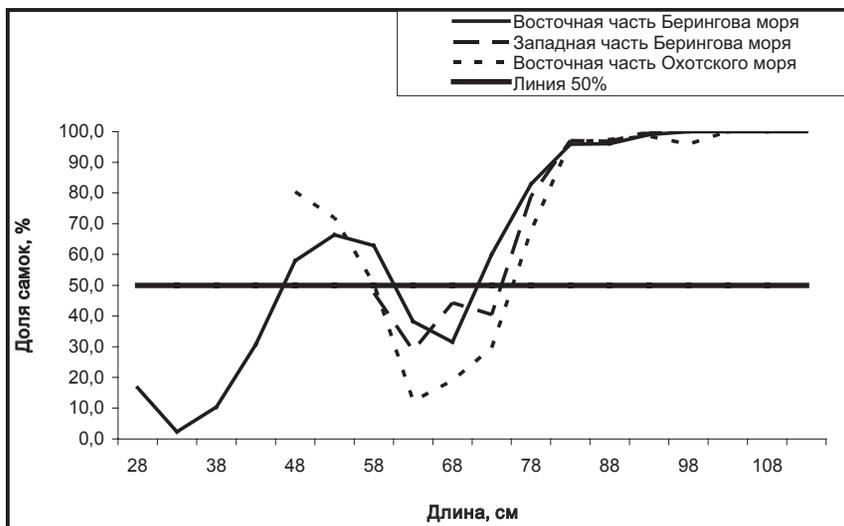


Рис. 2. Зависимость доли самок от длины тела рыб у черного палтуса из разных географических районов, обобщенные данные (Alton et al., 1988; Давыдов, Куприянов, 1998; Пальм и др., 1999)

Fig. 2. Dependence of females percentage on body length for Pacific black halibut from different areas (generalized data from Alton et al., 1988; Давыдов, Куприянов, 1998; Пальм и др., 1999)

В имеющихся у нас материалах по палтусу западной части Берингова и восточной части Охотского моря, к сожалению, отсутствуют рыбы длиной менее 47 см, поэтому невозможно проследить изменение долей того или иного пола у наиболее мелких рыб. Однако сравнение их одноразмерных категорий показало значительное сходство в динамике соотношения полов у палтуса всех трех районов. Как в западной части Берингова, так и на востоке Охотского моря заметно снижается относительное число самок у рыб длиной до 65 см, позднее их доля постоянно возрастает. Равное соотношение полов у палтуса восточной части Берингова моря наблюдается в размерном классе 70–75 см, а в западной части этого же водоема и в восточной части Охотского моря — 75 см.

Рассчитанное по этим данным соотношение полов черного палтуса в восточной части Берингова и восточной части Охотского моря оказалось примерно равным (со-

* Рейсовый отчет ..., 2010а.

** Рейсовый отчет о работе НПС «Артык» в районах Юго-Восточной и Западной Камчатки, Северных Курил и Восточного Сахалина в период с 17 мая по 23 июня 1978 г. / КамчатНИРО. Инв. № 3797. Петропавловск-Камчатский, 1978. 44 с.

ответственно 56,0 и 50,6 %), а в западной части Берингова моря заметно преобладание числа самок — 71,7 %.

Имеющиеся у нас материалы по изменению соотношения полов в зависимости от возраста рыб у палтуса из западной части Берингова и восточной части Охотского моря (рис. 3) показали снижение доли самок по мере роста в младших возрастных группах и последующее увеличение их относительной численности. Такое возрастание у берингоморского палтуса наблюдается начиная с возраста 7 лет, а у охотоморского — с 5 лет. Равное соотношение полов у берингоморского палтуса наблюдается в возрасте от 8 до 9 лет, а у охотоморского — в 6–7 лет.

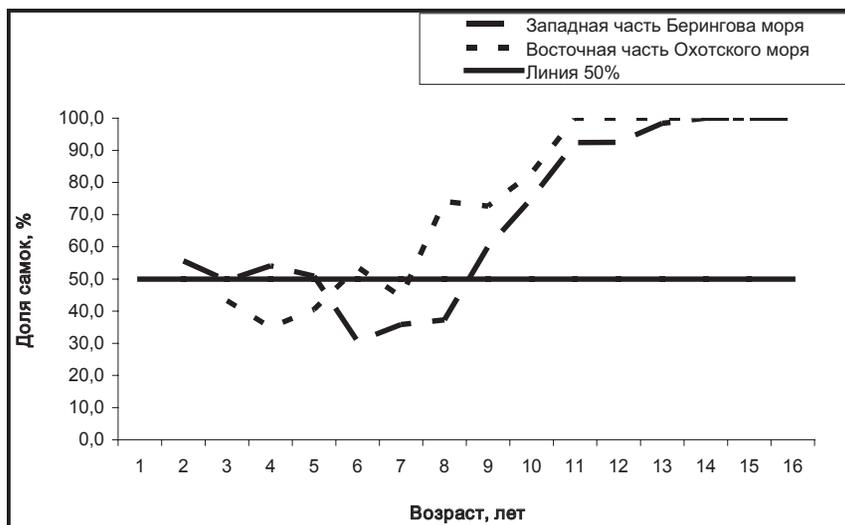


Рис. 3. Зависимость доли самок от возраста рыб у черного палтуса из разных географических районов, обобщенные данные (Пальм и др., 1999; собственные материалы)

Fig. 3. Dependence of females percentage on age for pacific black halibut from different areas (generalized data from Пальм и др., 1999 and author's archive)

В качестве гипотезы, объясняющей такую динамику, можно предположить, что более быстрое созревание самцов вызывает повышенную интенсивность их подхода в зону облова, что и обеспечивает преобладание рыб данного пола в младших возрастных группах. Затем повышенная смертность самцов вызывает устойчивое снижение их доли у рыб по мере старения.

Азиатский стрелозубый палтус *Atheresthes evermanni* Jordan et Starks, 1904

Так же как и у черного палтуса, доля самцов азиатского стрелозубого палтуса Берингова моря увеличивается в зимний нерестовый период на глубинах нерестовых концентраций. По наблюдениям 1959–1963 гг., она возросла с 38 % летом до 42 % зимой (Шунтов, 1971).

Самки этого вида крупнее самцов. В конце 1950-х — 1960-е гг. у тихоокеанского побережья Камчатки и северных Курильских островов облавливались самки средней длиной 54,9 см и самцы — 52,0 см. В Беринговом море рыбы были мельче: 52,3 см составляла средняя длина самок и 45,7 см — самцов. Самцы и самки в первые годы жизни растут почти с одинаковой скоростью, затем с пятилетнего возраста скорость роста самок становится выше (Новиков, 1974).

Соотношение полов в нерестовом стаде в целом близко 1 : 1, зимой, в период нереста, доля самцов увеличивается (Новиков, 1974). В различных районах Берингова моря этот показатель у азиатского стрелозубого палтуса может изменяться. Так, в восточной части водоема доля самок составляла 56 %, в западной части зимой — 52–72, а летом — 51–68 и у западных Алеутских островов — 47 % (Орлов, Мухаметов, 2001).

И.Н. Мухаметов с соавторами (2000), изучавшие распределение стрелозубого палтуса в тихоокеанских водах северных Курильских островов и у юго-восточной

Камчатки в 1990-е гг., не обнаружили закономерных изменений соотношения полов на разных глубинах. Доля самок этого вида изменялась от 25 до 65 %, а самцов — от 35 до 75 %. И.Н. Мухаметов (2001) объясняет снижение доли самок в размерной группе рыб от 40,1 до 50,0 см и ее возрастание среди более крупных особей (рис. 4) в первом районе раздельным обитанием разнополовых палтусов, что обусловлено различием в темпе полового созревания. Основываясь на этих данных, можно полагать, что устойчивое превышение доли самок над долей самцов начинается у рыб длиной более 55 см.

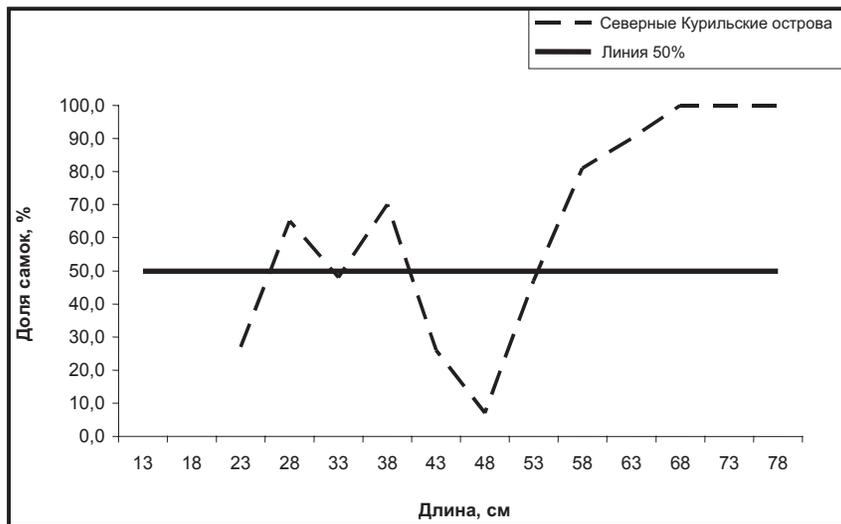


Рис. 4. Доля самок в разных размерных группах азиатского стрелозубого палтуса в тихоокеанских водах северных Курильских островов (Мухаметов, 2001)

Fig. 4. Percent of females in certain size groups of kamchatka flounder from the Pacific waters around northern Kuril Islands (from: Мухаметов, 2001)

В целом соотношение полов азиатского стрелозубого палтуса в этом районе было сильно сминуто в сторону самок (их доля составляла 69,31 %). Самки были крупнее самцов. А.М. Орлов и И.Н. Мухаметов (2001) отмечают, что их средняя длина составляла 49,79 см, самцов — 40,84 см. Они считают, что численное преобладание самок может быть специфической особенностью данного вида.

Результаты наблюдений В.Н. Тупоногова (2003) несколько отличаются от приведенных значений. По его данным, в 2000 г. соотношение полов стрелозубого палтуса с тихоокеанской стороны северных Курильских островов было близко 1 : 1. Средняя длина рыб была меньше, 43,9 см у самок и 36,0 см у самцов. В то же время у западной Камчатки самки преобладали, составляя 63 % улова этого вида.

Судя по данным, полученным в 2011 г. во время рейса НИС «ТИНРО», доля самок у азиатского стрелозубого палтуса в водах западной Камчатки составляла 69 %.

Американский стрелозубый палтус *Atheresthes stomias* Jordan et Gilbert, 1880

В результате своих наблюдений Н.П. Новиков (1962, 1974) обнаружил большой дефицит самцов у американского стрелозубого палтуса Берингова моря. Если в Ванкуверо-Орегонском районе средняя доля самок в 1960-е гг. была равна 47,8 %, а в зал. Аляска она в разные годы изменялась с 60,3 до 74,0 %, то в юго-восточной части Берингова моря эта доля составляла 82,2–88,5 %, а в его центральных и северо-западных районах 97,7–100,0 %. Воспроизводство палтуса в Беринговом море исследователь объясняет вероятностью гиногенеза с участием самцов азиатского стрелозубого палтуса.

В.Н. Долганов (2000) высказывает альтернативную точку зрения. По его мнению, оплодотворение икры этого вида происходит обычным способом, так как соотношение полов у рыб, готовящихся к нересту, в западной части Берингова моря близко 1 : 1, а дефицит самцов, которые созревают раньше самок, отмечается у крупных рыб (рис. 5) вследствие более ранней миграции самцов в восточном направлении.

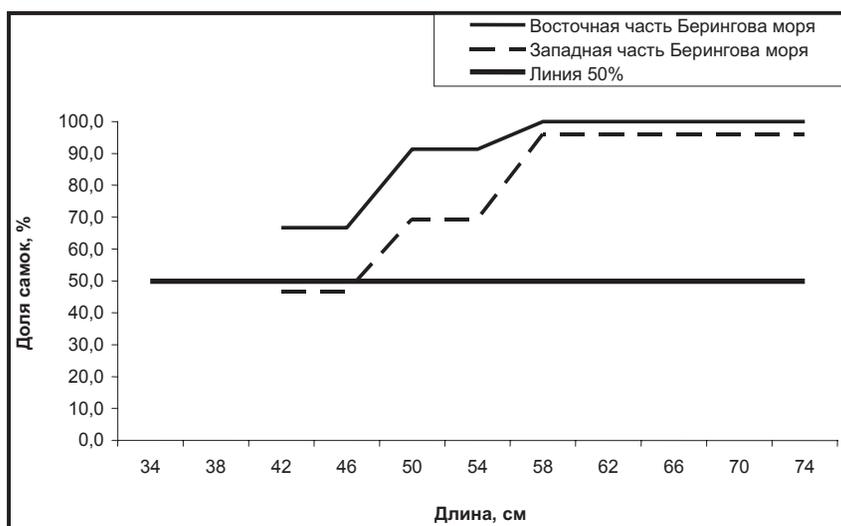


Рис. 5. Зависимость доли самок от длины тела рыб у американского стрелозубого палтуса из разных географических районов (Долганов, 2000)

Fig. 5. Dependence of females percentage on body length for arrowtooth flounder from different areas (from: Долганов, 2000)

А.М. Орлов и И.Н. Мухаметов (2001) приводят следующие значения доли самок у американского стрелозубого палтуса Берингова моря: в восточной части водоема и у западных Алеутских островов — 59,6 %, а в западной части моря — 95,2–97,1 %.

По данным Н.П. Новикова (1974), самки американского стрелозубого палтуса крупнее самцов. Так, у тихоокеанского побережья Камчатки и северных Курильских островов их средняя длина составляет 40,3 см против 37,0 см у самцов. В Беринговом море эти величины равны соответственно 50,0 и 40,0 см, а в зал. Аляска — 41,5 и 35,3 см.

В отличие от Берингова моря, у северных Курильских островов и у юго-восточной Камчатки соотношение полов палтуса оказалось практически равным (Орлов, 2000). Доля самок палтуса в этом районе составила 49,3 %. Средние размеры рыб обоего пола были близки: 40,60 см у самок и 37,94 см у самцов (Орлов, Мухаметов, 2001).

Желтоперая камбала *Limanda aspera* Pallas [1814]

На самом севере ареала желтоперой камбалы — в Чукотском море — отмечено преобладание в исследовательских уловах доли самок (Pruter, Alverson, 1962).

В восточной части Берингова моря в конце 1950 — начале 1960-х гг. самцы желтоперой камбалы, как и в других районах, были значительно меньше самок. Максимальная наблюдаемая их длина не превышала 42 см, а аналогичная длина у самок — 49 см. Половозрелые самцы были представлены в основном рыбами от 13 до 28 см, а самки — от 18 до 38 см, и весь указанный период в уловах летом преобладали самки, число которых в 1,1–2,8 раза превышало число самцов (Фадеев, 1970б). Однако соотношение полов зависело от районов, сезонов и пространственного распределения рыб разных размеров. Зимой, например, соотношение полов этого вида было ближе к равному, численность самок относительно численности самцов колебалась в пределах 0,82–1,48 (Фадеев, 1970б).

В западной части этого водоема самцы желтоперой камбалы также мельче самок. По данным А.О. Золотова (2008), длина самцов здесь не превышает 38 см, а возраст — 15 лет. Наиболее часто встречаются самцы размерами 26–28 см и возрастом 7–8 лет. Самки достигают размеров 44 см и возраста 17 лет. В уловах преобладают 6–8-летние самки длиной 26–30 см. Этот же исследователь отмечает, что самцов у желтоперой камбалы здесь рождается больше, чем самок, однако к 7–8 годам соотношение полов выравнивается, а в последующих возрастных группах преобладают самки.

Из сообщения М.А. Петровой-Тычковой (1952) известно, что длина желтоперой камбалы возрастом 4–12 лет в бухте Нагаево (район Охотского моря у г. Магадан) изменялась от 14 до 36 см у самцов и от 13 до 40 см у самок.

В зал. Анива (южный Сахалин) в начале 1950-х гг. длина самцов желтоперой камбалы изменялась от 17,1 до 37,0 см при средней величине 27,2 см, а самок — от 17,1 до 42,2 см при средней величине 30,7 см (Дружинин, 1954).

В начале 1930-х гг. в уловах желтоперой камбалы у западной Камчатки численно преобладали самцы (64,3 %), в то время как самки были более крупными, чем самцы (средняя длина равна соответственно 35,93 и 33,0 см) (Суворов и др., 1937).

П.А. Моисеев (1953) свидетельствует о противоположном соотношении полов у этой камбалы у северо-западной (доля самок — 76 %) и юго-западной Камчатки (доля самцов — 77 %).

Следует отметить, что значительные различия в соотношении полов желтоперой камбалы наблюдаются и в других географически близких районах. Н.С. Фадеев (1970а) получил данные, из которых следует, что в зал. Терпения (о. Сахалин) доля самцов этого вида в 1950–1960-х гг. была выше, чем у камбалы других районов юго-восточного Сахалина (соответственно в разные годы — 42,4–60,2 % и 35,0–42,2 %). Примерно в этот же период по оценке этого автора доля самцов желтоперой камбалы на севере Татарского пролива превышала соответствующий показатель у камбалы юго-западного Сахалина (соответственно 37,2–61,2 % и 32,6–49,6 %).

Исследуя соотношение полов у этого вида из юго-восточных и северо-западных вод, омывающих о. Сахалин, Н.С. Фадеев (1970а) установил, что наибольшая длина и возраст самцов меньше, чем самок. По его данным, в необлавливаемых стадах желтоперой камбалы по численности преобладают самцы, а при уменьшении общей численности камбалы соотношение полов изменяется в пользу самок. Н.С. Фадеев считает, что при сложившейся величине смертности рыб разных полов снижение численности популяции вызывает повышенную рождаемость самок.

К другим результатам пришел В.И. Тихонов (1981), изучавший динамику полового состава желтоперой камбалы в водах западной Камчатки. Его исследования не показали увеличения относительного числа самок по мере снижения численности популяций. Вместе с тем он обнаружил статистически достоверную связь между долей самок в определенной возрастной группе и поверхностной температурой воды в период эмбрионального развития в год рождения данного поколения. На этом основании В.И. Тихонов (1981) пришел к выводу, что повышение температуры воды во время развития выметанной камбалой икры приводит к повышенной рождаемости самок, а ее снижение — к росту доли родившихся самцов. В связи с этим следует отметить, что японские исследователи Ямамото и Китано (Yamamoto, 1996, 1999; Yamamoto and Kitano, 1999) пришли к противоположным выводам относительно влияния температуры на половую дифференциацию в раннем онтогенезе у ложного палтуса *Paralichthis olivaceus* (Temminck et Schlegel, 1846). Они считают, что высокая температура воды может приводить к реверсии генетических самок в физиологических самцов.

Более высокой скоростью роста по сравнению с самцами, а следовательно, более крупными размерами у одновозрастных особей характеризуются самки желтоперой камбалы, обитающей у западной Камчатки (Тихонов, 1970). Результаты исследований В.И. Тихонова (1970) показали также, что одноразмерные самки тяжелее самцов. Наши исследования впоследствии подтвердили эти выводы. Предельный возраст самок, по нашим наблюдениям, составил у камбалы длиной 47 см 18 лет, а самцов, при длине 35 см — 16 лет (Дьяков, 2002б).

Анализируя архивные материалы КамчатНИРО за период с 1963 по 1989 г., в том числе и собранные собственноручно, мы обнаружили значительные колебания соотношения полов желтоперой камбалы восточной части Охотского моря во времени. Доля самок в половозрелой части популяции этого вида изменялась от 9,2 до 53,0 %, составляя в среднем за указанный промежуток времени 34,3 %.

Такие же результаты показали и последующие наблюдения. В первой половине 2000-х гг. в промысловых уловах значительно преобладали самцы, их численность двукратно превышала численность самок (Полынцев, Золотов, 2004). В то же время результаты последних экспедиций свидетельствуют о противоположной тенденции динамик соотношения полов желтоперой камбалы у западной Камчатки. Так, в отчетах НИС «Профессор Кизеветтер» и «ТИНРО» (начальники экспедиций А.Б. Савин и

В.В. Липинский)* указывается, что в 2010 г. численность самок в 1,22 раза превышала численность самцов, а в 2011 г. доля самок составляла 62 %.

По нашим данным (Дьяков, 2011), изменение доли самок желтоперой камбалы, обитающей у западной Камчатки, может быть описано уравнением:

$$y = 0,0033x^3 + 0,1382x^2 - 0,6322x + 49,732 \text{ (пределы возраста 2–17 лет),}$$

где y — относительная численность самок, %; x — возраст, лет.

В Японском море соотношение полов у желтоперой камбалы зал. Петра Великого изменяется от 77,3 % самцов у особей длиной 20–22 см до 100 % самок у рыб длиной 38–40 см. Наиболее близкие доли самцов и самок (соответственно 44 и 56 %) отмечаются при их длине 30–32 см (Моисеев, 1953).

З.Г. Иванкова (1975, 2000) в своих исследованиях желтоперой камбалы этого же залива не обнаружила постоянного превышения размеров одновозрастных рыб какого-либо пола над другим до 5-летнего возраста, а начиная с 5 лет самки устойчиво растут быстрее самцов. Соотношение полов этой камбалы значительно меняется с возрастом. В младших возрастных группах до 6-летнего возраста на долю самок приходится до 40 %, затем она постепенно возрастает до 100 % после 11 лет (Иванкова, 2000).

В Татарском проливе у этой камбалы до размера 33 см значительно преобладали самцы, затем у более крупных рыб по относительной численности доминируют самки (Моисеев, 1953).

В западной части Берингова моря наблюдается повышенная доля самок у рыб крупнее 28 см и дальнейший ее рост с увеличением размеров рыб (рис. 6). То же самое можно сказать и в отношении желтоперой камбалы Охотского моря. Однако у камбалы последнего водоема, для которой имеется информация о соотношении полов у наиболее мелких рыб, отмечается выраженное снижение доли самок в размерных классах от 10 до 20 см, после чего она начинает возрастать. В одноразмерных группах рыб длиной более 30 см доля самок у берингоморской камбалы выше, чем у охотоморской. То же самое можно отнести и к соотношению полов в популяциях в целом. У желтоперой камбалы первого района доля самок в исследованной части популяции составляет 71 %, а второго района — 52 %, т.е. соотношение самцов и самок близко к равному. Вполне вероятно, это связано не только с более высокой долей самок у одноразмерных рыб у камбалы Берингова моря по сравнению с охотоморской, но и с тем, что материалы по берингоморской камбале представлены преимущественно крупными рыбами.

Половозрастная динамика соотношения полов у камбалы западной части Берингова и восточной части Охотского морей носит сходный характер с размерно-половой. Для охотоморской камбалы свойственно снижение доли самок в возрастных группах 0–2 года, затем в обеих популяциях соотношение полов выравнивается, а начиная с 9-летнего возраста происходит устойчивый рост относительного числа самок (рис. 7).

Однако характер этой динамики резко отличается у камбалы Японского моря. У рыб в возрасте 3–4 года доля самок в уловах значительно понижена, затем начинается ее стремительный рост, равное соотношение полов достигается в возрасте 5–6 лет, а особи в возрасте 10 лет и более представлены исключительно самками. Для камбалы Берингова моря такой возраст составляет 16, Охотского — 18 лет.

Северная палтусовидная камбала *Hippoglossoides robustus* Gill et Townsend, 1897

У камбалы, обитающей в Чукотском море, наблюдается значительное доминирование численности самок (Pruter, Alverson, 1962). Исследователи, получившие эти данные, полагают, что такое преобладание самок является приспособительным механизмом к суровым условиям водоема. Темп роста самок этого вида в Чукотском море также выше, чем самцов.

* Рейсовый отчет ..., 2010а; Отчет о результатах донной траловой съемки на Западной Камчатке и научно-исследовательских работ в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и в южной части Охотского моря в июле-августе 2011 г. на НИС «ТИНРО» в рамках разделов 2.1.2.4, 2.1.2.6, 4.1.2.1 и 5.1.2.1 темплана НИР НТО ТИНРО / ТИНРО-центр. Владивосток, 2011б. 330 с.

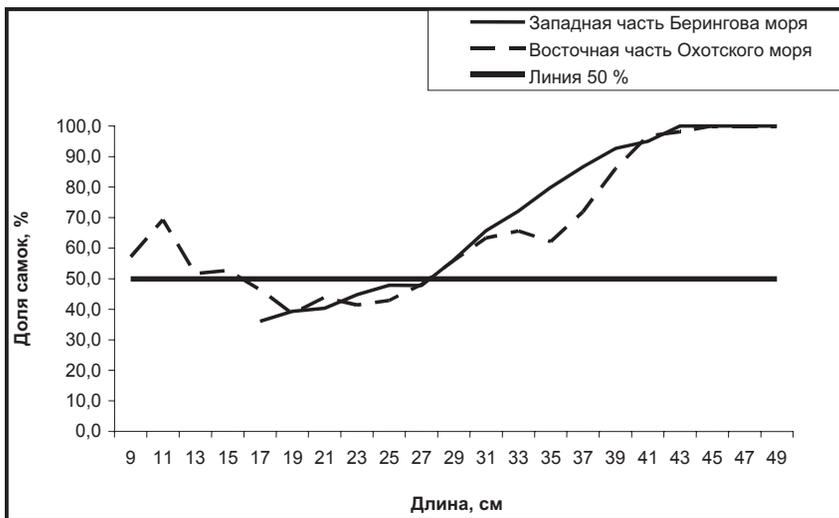


Рис. 6. Зависимость доли самок от длины тела рыб у желтоперой камбалы из разных географических районов, обобщенные данные (Тихонов, 1977, 1981; Золотов, 2008; Отчет ..., 2002*; архив КамчатНИРО, 1948–2011 гг.)

Fig. 6. Dependence of females percentage on body length for yellowfin sole from different areas (generalized data from Тихонов, 1977, 1981; Золотов, 2008; and unpublished report of G.V. Avdeev about RV Professor Kaganovsky cruise in 2002*)

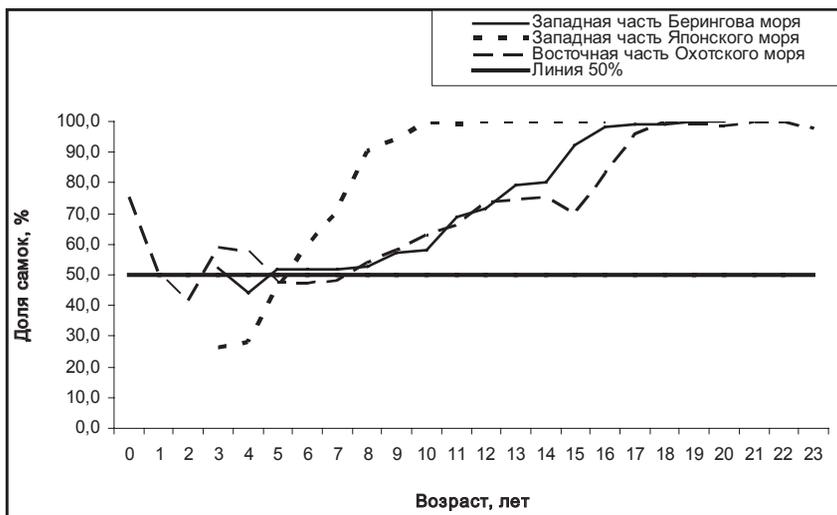


Рис. 7. Зависимость доли самок от возраста рыб у желтоперой камбалы из разных географических районов, обобщенные данные (Иванкова, 2000; Четвергов, 2001; Золотов, 2008; собственные данные; архив КамчатНИРО, 1948–2011 гг.)

Fig. 7. Dependence of females percentage on body length for yellowfin sole from different areas (generalized data from Иванкова, 2000; Четвергов, 2001; Золотов, 2008; and author's archive)

Аналогичное преобладание числа самок северной палтусовидной камбалы зафиксировано во время работ НИС «ТИНРО» в июне-ноябре 2010 г. в северо-западной части Берингова моря**. Соотношение полов у выловленной здесь камбалы было 1,0 : 2,4 в пользу самок.

* Отчет о рейсе НИС «Профессор Кагановский» в Охотском море по оценке биологических ресурсов в марте-июне 2002 г. Ч. 1–2 / ТИНРО-центр. Инв. № 6822. Владивосток, 2002. 825 с.

** Рейсовый отчет о результатах экспедиции НИС «ТИНРО» в Берингово и Чукотское моря 25 июня — 13 ноября 2010 г. / ТИНРО-центр. Инв. № 8368. Владивосток, 2010б. 478 с.

Узкозубая палтусовидная камбала *Hippoglossoides elassodon* Jordan et Gilbert, 1880

Для этого вида, как и для северной палтусовидной камбалы, характерно превышение числа самок над числом самцов в северо-западной части Берингова моря. А.В. Датский и П.Ю. Андронов (2007) показали, что по району в целом самки численно преобладают над самцами в 2,5–4,0 раза. В прибрежье ими отмечено соотношение полов у этой камбалы 3,6 : 1,0 в пользу самок.

В то же время наши оценки соотношения ее полов в более южных районах (воды восточной и западной Камчатки, восточного Сахалина) показали, что в конце 1970-х гг. оно было примерно равным. Однако у западной Камчатки, района, по которому имеется наибольший ряд наблюдений, отмечаются существенные колебания этого показателя в межгодовом аспекте. Судя по архивным материалам КамчатНИРО, доля самок в уловах научно-исследовательских судов в период с 1963 по 1989 г. изменялась у этой камбалы от 27,4 до 60,9 %.

Сравнительный анализ имеющихся в нашем распоряжении материалов по узкозубой палтусовидной камбале северной части Охотского моря и восточной части этого водоема показал, что изменение соотношения ее полов по мере роста рыб сходно для обоих районов. В целом это снижение доли самок у мелких рыб до определенного уровня, затем, по мере увеличения их размеров, стабилизация на уровне менее 50 % и дальнейший устойчивый рост у крупных особей (рис. 8).

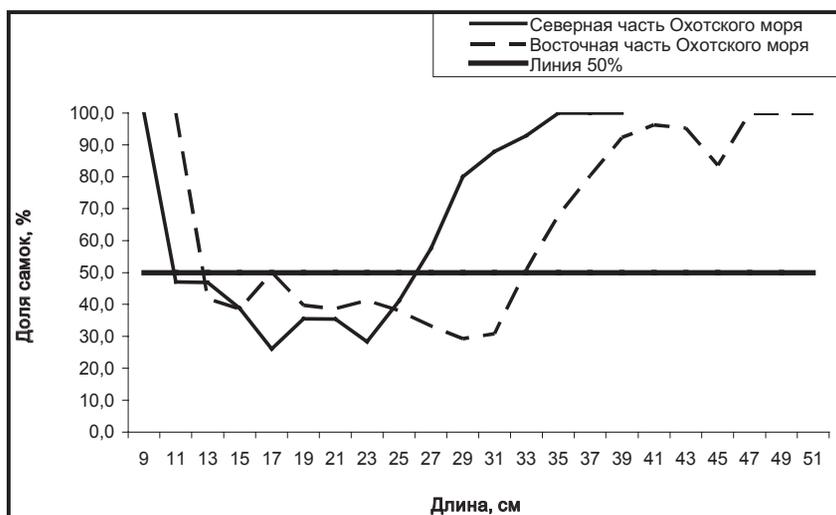


Рис. 8. Зависимость доли самок от длины тела рыб у узкозубой палтусовидной камбалы из разных географических районов, обобщенные данные (Четвергов, 2001; рейсовые отчеты*; архив КамчатНИРО, 1960–1998 гг.)

Fig. 8. Dependence of females percentage on body length for flathead sole from different areas (generalized data from Четвергов, 2001; and unpublished reports of surveys in 1960–1998 archived in Kamchatka Res. Inst. Fisheries and Oceanography*)

Однако у камбалы северной части Охотского моря эти процессы сдвинуты в сторону более мелкоразмерных рыб по сравнению с этим видом у западной Камчатки. Так, примерно равное соотношение полов, после которого наблюдается дальнейший устойчивый рост доли самок, в северной части водоема приходится на рыб размерами 25–27 см, а в восточной части — 33 см. В первом районе полностью представлены

* Отчет ..., 2002; Отчет по результатам экспедиции НИС «Профессор Кагановский» в Охотском море в июле–ноябре 2004 г. / ТИПРО-центр. Инв. № 7175. Владивосток, 2004. 668 с.; Отчет о рейсе НИС «Профессор Кагановский» в Охотском море по оценке биологических ресурсов в июне–августе 2005 г. / ТИПРО-центр. Инв. № 7475. Владивосток, 2005. 284 с.; Отчет о рейсе НИС «Профессор Кагановский» в Охотском море по оценке биологических ресурсов в марте–июне 2006 г. Ч. 1–2 / ТИПРО-центр. Инв. № 7529. Владивосток, 2006. 705 с.; Отчет о рейсе НИС «Профессор Кагановский» в Охотском море по оценке биологических ресурсов в июле–августе 2007 г. / ТИПРО-центр. Инв. № 7816. Владивосток, 2007. 169 с.

самками рыбы начиная с 35 см и выше, а во втором — только с 47 см. Соотношение полов в северной популяции в целом сдвинуто в сторону самцов (1,4 : 1,0), а в восточной — практически равно (1,1 : 1,0 в пользу самцов).

Что касается изменения соотношения полов у палтусовидной камбалы с возрастом, то в восточной части Охотского моря у рыб в возрасте до 9 лет численно преобладают самцы, в 9 лет доли обоих полов равны, а затем прослеживается хорошо выраженная тенденция к росту доли самок (рис. 9).

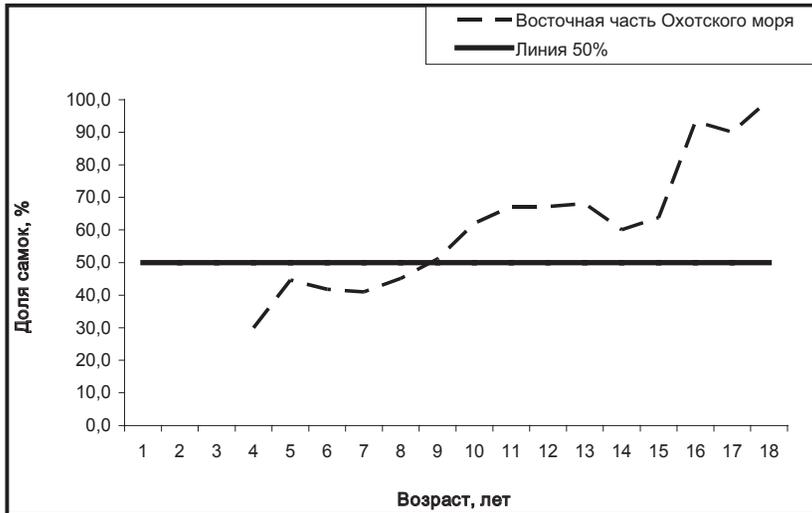


Рис. 9. Зависимость доли самок от возраста рыб у узкозубой палтусовидной камбалы восточной части Охотского моря, обобщенные данные (Четвергов, 2001; Дьяков, 2002а; архив КамчатНИРО, 1960–1998 гг.)

Fig. 9. Dependence of females percentage on age for flathead sole from the eastern Okhotsk Sea (generalized data from Четвергов, 2001; Дьяков, 2002а; and unpublished reports of surveys in 1960–1998 archived in Kamchatka Res. Inst. Fisheries and Oceanography)

Изменение доли самок в годовых классах по мере увеличения возраста узкозубой палтусовидной камбалы у западной Камчатки, по нашему мнению, можно, с определенной точностью, описать следующим уравнением (Дьяков, 2011):

$$y = 0,0467x^3 - 1,3114x^2 + 15,62x - 14,692 \text{ (пределы возраста 3–17 лет),}$$

где y — относительная численность самок, %; x — возраст, лет.

Самцы палтусовидной камбалы до 5 лет немного крупнее самок, после чего самки значительно обгоняют их в росте. Максимальный отмеченный нами возраст самок этого вида составил 18 лет (при средней длине 42 см), а самцов — 15 лет (при средней длине 34 см) (Дьяков, 2002б).

Южная палтусовидная камбала *Hippoglossoides dubius* Schmidt, 1904

В Татарском проливе у южной палтусовидной камбалы по численности самцы преобладают у рыб до 32 см, после чего быстрыми темпами идет нарастание доли самок (Моисеев, 1953).

В то же время, по данным Н.С. Фадеева (1971), во второй половине 1960-х гг. здесь наблюдалось почти двукратное превышение доли самок над долей самцов.

Длиннорылая камбала *Limanda punctatissima* (Steindachner, 1880)

У длиннорылой камбалы, облавливающейся в Татарском проливе во второй половине 1960-х гг., наблюдалось значительное, практически двукратное, превышение доли самок над долей самцов (Фадеев, 1971).

По данным П.А. Моисеева (1953), соотношение полов у этого вида из зал. Петра Великого изменяется от 76,7 % самцов у особей длиной 14–16 см до 100 % самок у рыб длиной 32–34 см. Наиболее близкие доли самцов и самок (соответственно 51,1 и 48,9 %) отмечаются при их длине 16–18 см.

Хоботная камбала *Myxopsetta proboscidea* Gilbert, 1896

По данным Е.К. Суворова с соавторами (1937), в научно-исследовательских уловах этого вида у западной Камчатки в начале 1930-х гг. соотношение полов было несколько смещено в сторону самок (55,3 %). Самки были также крупнее и старше самцов. У самок доминировали размерная группа 31–33 см и возраст 7 лет, в то время как самцы были преимущественно длиной 27–29 см в возрасте 6 лет.

Однако анализ архивных материалов КамчатНИРО за период с 1963 по 1989 г. привел к другим результатам. Доля самок в этот промежуток времени изменялась от 29,4 до 62,9 % и была в среднем ниже относительного числа самцов — 38,6 %. В 2011 г. доля самок в уловах НИС «ТИПРО»* была также низка и составляла 31,5 %.

Среди рыб длиной менее 30 см и возрастом менее 7 лет в уловах преобладают самцы. После указанных значений у хоботной камбалы восточной части Охотского моря возрастает доля самок, составляя среди рыб более 40 см 100 %. Следует отметить, что даже в самых старших возрастных группах, до 20 лет включительно, присутствует определенная доля самцов (рис. 10, 11).

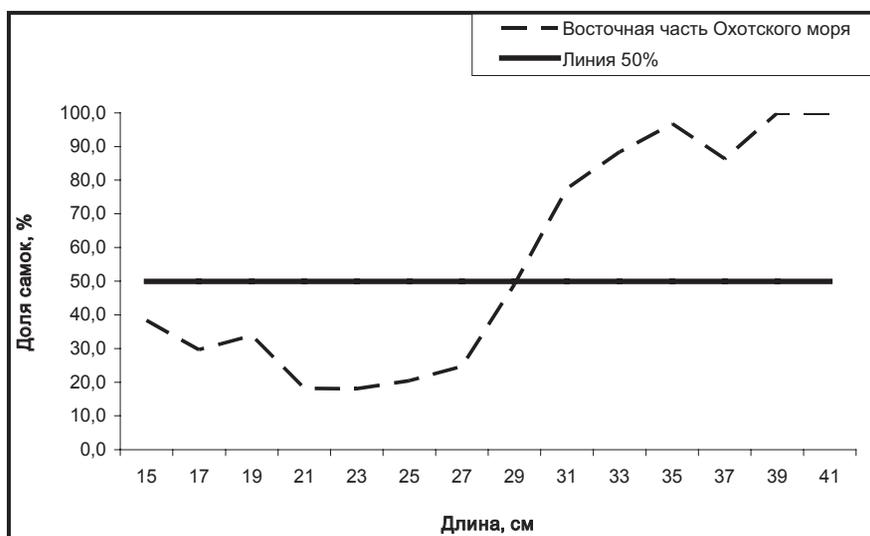


Рис. 10. Зависимость доли самок от длины тела рыб у хоботной камбалы восточной части Охотского моря, обобщенные данные (Четвергов, 2001; неопубликованные данные рейса НИС «Пограничник Кирдишев» (2006), начальник экспедиции Д.А Терентьев; архив КамчатНИРО, 1960–1999 гг.)

Fig. 10. Dependence of females percentage on body length for longhead dab from the eastern Okhotsk Sea (generalized data from Четвергов, 2001; and unpublished report of D.A. Terentyev about RV Pogranichnik Kirdistchev cruise in 2006)

Соотношение полов в популяции в целом за весь период исследований было близко равному, доля самок составляла 55 %.

Обобщив данные по структуре популяции камбалы этого района, мы предложили формализовать изменчивость соотношения ее полов от возраста следующим уравнением (Дьяков, 2011):

$$y = -0,1349x^3 + 3,6765x^2 - 21,847x + 61,99 \text{ (пределы возраста 3–12 лет),}$$

где y — относительная численность самок, %; x — возраст, лет.

До пятилетнего возраста размеры самцов несколько превышают размеры самок, однако затем скорость роста самок становится значительно более высокой, чем самцов. Наблюдаемый нами максимальный возраст хоботной камбалы равен 14 годам у рыб обоих полов. Средние размеры самок и самцов в данном возрасте были равны соответственно 34 и 31 см.

* Отчет ..., 2011б.

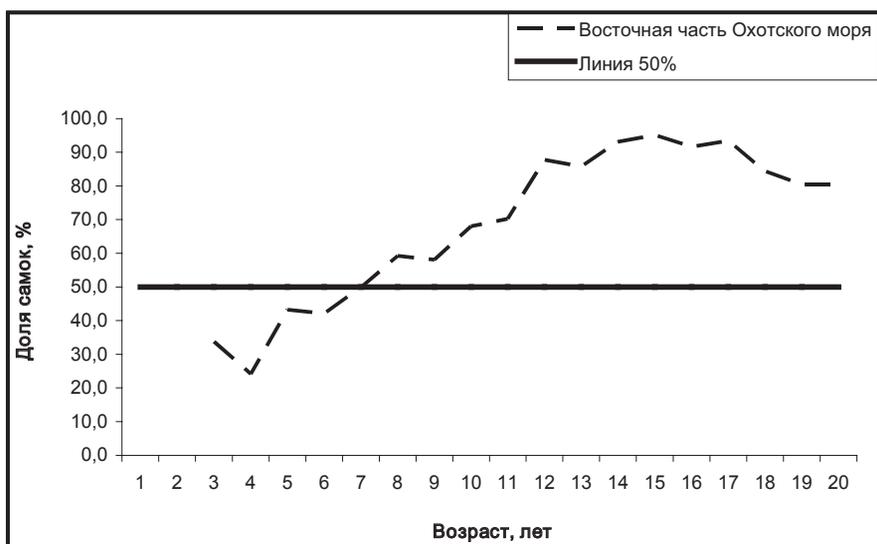


Рис. 11. Зависимость доли самок от возраста рыб у хоботной камбалы восточной части Охотского моря, обобщенные данные (Суворов и др., 1937; Четвергов, 2001; Дьяков, 2002а; неопубликованные данные рейса НИС «Пограничник Кирдищев» (2006), начальник экспедиции Д.А. Терентьев; архив КамчатНИРО, 1960–1999 гг.)

Fig. 11. Dependence of females percentage on age for longhead dab from the eastern Okhotsk Sea (generalized data from Суворов и др., 1937; Четвергов, 2001; Дьяков, 2002а; and unpublished report of D.A. Terentyev about RV Pogranichnik Kirdistchev cruise in 2006)

Четырехбугорчатая камбала *Pleuronectes quadrituberculatus* Pallas [1814]

В Беринговом море встречаются экземпляры четырехбугорчатой камбалы длиной до 62 см (очевидно, самки), а предельные размеры самцов на 10–14 см меньше (Фадеев, 1984).

В северо-западной части Берингова моря у этой камбалы наблюдалось значительное изменение соотношения полов в направлении с севера на юг. Если в Анадырском заливе отмечалось почти двукратное преобладание самок, то южнее мыса Наварин — более чем двукратное преобладание самцов (Харитоновна, 1999).

А.В. Датский и П.Ю. Андронов (2007) не обнаружили превышения доли самцов над самками в северо-западной части Берингова моря. По их данным, здесь в 1,5–2,0 раза численно доминируют самки. Средние размеры самцов изменялись от 33,3 до 39,7 см, а самок — от 43,4 до 46,0 см.

В западной части Берингова моря размеры основной доли самок колебались в пределах 36–44 см, а самцов — 30–40 см. Длина самцов достигала 50, а самок — 62 см. Темп роста самцов ниже, чем самок (Современное состояние ..., 2010). Рассчитанный по приведенным там же материалам средний возраст самцов камбалы в уловах был несколько ниже, чем самок (соответственно 10,3 и 11,1 года). Самцы встречались среди рыб до 19-летнего возраста. Отмеченный предельный возраст самок составил 20 лет.

В начале 1930-х гг. в водах западной Камчатки самки четырехбугорчатой камбалы были значительно крупнее самцов. Средняя длина первых составляла 43,85 см, а вторых — 37,77 см. Доля самцов насчитывала 64,66 %, самок — 35,44 % (Суворов и др., 1937).

В восточной части Охотского моря было установлено изменение соотношения полов у этой камбалы в зависимости от района, сезона и глубины обитания. Например, в водах северо-западной Камчатки доля самцов в июне составляла 21,5 %, а в августе — 43,4 % (Моисеев, 1953). В Татарском проливе четырехбугорчатая камбала мельче 43 см представлена в большей степени самцами, а у более крупных рыб преобладали самки. Предельная длина самцов была равна 51 см, а самок — 60 см (Моисеев, 1953).

А.М. Токранов и С.В. Заварина (1991) показали, что в начале рассматриваемого ими периода (1961–1988 гг.) на западнокамчатском шельфе обитали преимущественно

крупные особи четырехбугорчатой камбалы. Среди самцов преобладали особи длиной 24–42 см в возрасте 6–15 лет, а среди самок — 26–48 см в возрасте 7–16 лет. В 1970-е гг. произошло снижение доли крупных рыб как у самцов, так и у самок. Самцы были представлены в основном рыбами длиной 20–36 см и возрастом 5–12 лет, а самки — 20–40 см и также возрастом 5–12 лет. В конце периода исследований средние размеры и средний возраст рыб обоего пола вновь возросли. Исследователи связывают такую динамику с изменениями промыслового воздействия.

Л.А. Борец (1997) приводит значения предельной длины и возраста у четырехбугорчатой камбалы вод западной Камчатки. По его данным, в 1980-е гг. предельная длина самцов в уловах не превышала 46 см, а возраст — 12 лет. Максимальная длина самок в этот же период составляла 48 см в возрасте 16 лет.

В нерестовой части популяции этой камбалы доля самцов была в два раза выше доли самок, а в популяции в целом соотношение полов было примерно равным. Среди мелкогабаритных рыб младших возрастных групп, менее 36 см, возрастом до 14 лет, численно преобладали самцы, а после достижения этих размеров и возраста доля самок неуклонно возрастала. Вместе с тем в течение указанного периода времени соотношение полов заметно менялось. В 1961–1976 гг. доля самок в уловах четырехбугорчатой камбалы чаще была выше доли самцов, а в 1977–1988 гг. это соотношение сменилось на противоположное (Токранов, Заварина, 1992).

Однако по имеющимся в нашем распоряжении архивным материалам доля самок среди половозрелых рыб была выше на протяжении периода наблюдений с 1963 по 1989 г. Она изменялась от 47,7 до 75,1 %, составляя в среднем 64,4 %.

Соотношение полов этого вида в промысловых уловах 2004 г. было приблизительно равно, с небольшим преимуществом самцов (Полынцев, Золотов, 2004).

Данный показатель может существенно изменяться даже в смежные годы. Так, в научно-исследовательских уловах у западной Камчатки в 2010 г. соотношение полов у четырехбугорчатой камбалы было 2,28 : 1,0 в пользу самок*, а в 2011 г. в этом же районе доля ее самцов в уловах составляла 59,5 %**.

Рассматривая географические особенности размерно-полового и половозрастного состава четырехбугорчатой камбалы, можно видеть, что в западной части Берингова моря среди одноразмерных и одновозрастных рыб доля самок выше, чем у камбалы восточной части Охотского моря (рис. 12, 13).

Примерно равное соотношение полов, после которого идет постоянный рост доли самок, у берингоморской четырехбугорчатой камбалы наблюдается для рыб длиной 29–37 см, в возрасте 8–10 лет. Для охотоморской камбалы соответствующие величины равны 38–40 см и 12–13 лет. В том и другом районе особи размером более 49 см представлены исключительно самками. В Беринговом море самцы встречаются в возрастных группах до 19 лет включительно, а в Охотском — даже до 22 лет.

В суммарном улове из берингоморской популяции четырехбугорчатой камбалы за весь период исследований (1951–2011 гг.) преобладала доля самок (66,7 %), а в суммарном улове из охотоморской — соотношение полов было практически равным.

Мы попытались описать зависимость доли самок от возраста у восточноохотоморской камбалы при помощи уравнения (Дьяков, 2011). Оно имеет вид:

$$y = -0,0282x^3 + 1,3694x^2 - 15,729x + 90,952 \text{ (пределы возраста 3–21 год),}$$

где y — относительная численность самок, %; x — возраст, лет.

Одновозрастные самки четырехбугорчатой камбалы этого района крупнее самцов во всех возрастных классах. Предельный возраст самок этого вида, по нашим наблюдениям, составил 25 лет (при длине 54 см), а самцов — 20 лет (при длине 46 см) (Дьяков, 2002б).

Сахалинская камбала *Limanda sakhalinensis* Hubbs, 1915

Наибольший наблюдаемый возраст этой камбалы в западной части Берингова моря был равен 16 годам (Золотов, 2007). Темп роста самок здесь, как и в Охотском море,

* Рейсовый отчет ..., 2010а.

** Отчет ..., 2011б.

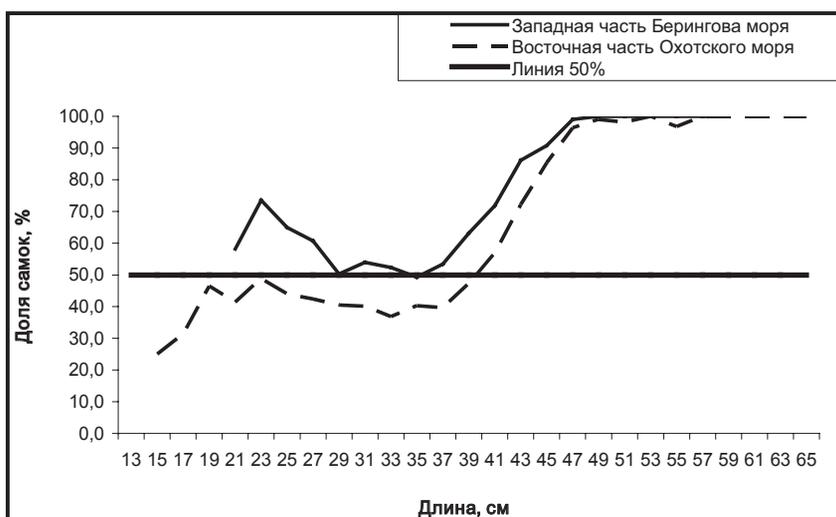


Рис. 12. Зависимость доли самок от длины тела рыб у четырехбугорчатой камбалы из разных географических районов, обобщенные данные (Токранов, Заварина, 1992; Четвергов, 2001; неопубликованные данные рейса НИС «Пограничник Кирдищев» (2006), начальник экспедиции Д.А. Терентьев; архив КамчатНИРО, 1951–2011 гг.)

Fig. 12. Dependence of females percentage on body length for alaska plaice from different areas (generalized data from Токранов, Заварина, 1992; Четвергов, 2001; and unpublished report of D.A. Terentyev about RV Pogranichnik Kirdistchev cruise in 2006)

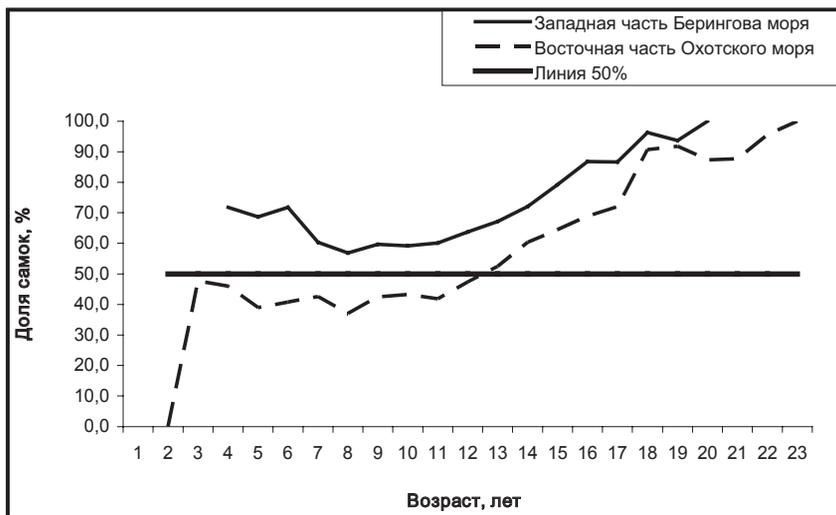


Рис. 13. Зависимость доли самок от возраста рыб у четырехбугорчатой камбалы из разных географических районов, обобщенные данные (Токранов, Заварина, 1992; Четвергов, 2001; Дьяков, 2002а; неопубликованные данные рейса НИС «Пограничник Кирдищев» (2006), начальник экспедиции Д.А. Терентьев; архив КамчатНИРО, 1969–2011 гг.)

Fig. 13. Dependence of females percentage on age for alaska plaice from different areas (generalized data from Токранов, Заварина, 1992; Четвергов, 2001; Дьяков, 2002а; and unpublished report of D.A. Terentyev about RV Pogranichnik Kirdistchev cruise in 2006)

выше, чем самцов. Средняя длина самок к 10 годам равна 23,0 см, а самцов — 21,3 см (Современное состояние ..., 2010). Данных по соотношению полов сахалинской камбалы из этого района обнаружить не удалось.

В восточной части Охотского моря, судя по многолетним архивным материалам КамчатНИРО, относительное число самцов и самок было близко равному, с некоторым преимуществом последних. В период с 1969 по 1989 г. доля самок в уловах НИС изменялась от 53,5 до 63,5 % при среднем значении 56,8 %. Материалы, собранные

во время траловой съемки НИС «ТИНРО» в 2011 г.*, показали более выраженное преимущество численности самок. Их доля составила 79,5 %.

Географические различия в размерно-половом составе сахалинской камбалы Охотского моря выразились в том, что в его северной части доля самок у мелких рыб ниже, а начиная с особей длиной более 21 см выше, чем у камбалы из восточной части водоема (рис. 14). У камбалы размером около 21 см и в этих районах соотношение полов равно. В первом районе размерная группа рыб 28–30 см полностью представлена самками, а во втором отсутствие самцов отмечается у особей длиной 34–36 см в возрасте 14 лет (рис. 14, 15).

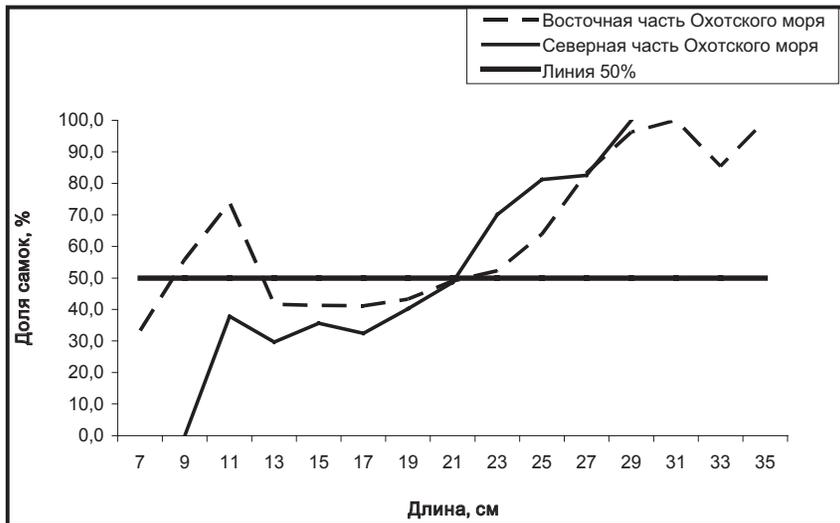


Рис. 14. Зависимость доли самок от длины тела рыб у сахалинской камбалы из разных географических районов, обобщенные данные (Четвергов, 2001; рейсовые отчеты**; неопубликованные данные рейса «Пограничник Кирдищев» (2006), начальник экспедиции Д.А. Терентьев; архив КамчатНИРО, 1961–2011 гг.)

Fig. 14. Dependence of females percentage on body length for sakhalin sole from different areas (generalized data from Четвергов, 2001; unpublished reports**, and unpublished report of D.A. Terentyev about RV Pogranichnik Kirdistchev cruise in 2006)

В целом для восточноохотоморской популяции сахалинской камбалы характерно превышение числа самок над числом самцов (рис. 15). Доля самок, в соответствии с использованными данными, составила 56,5 %. Равные доли обоих полов наблюдаются у рыб в возрасте 5–7 лет, после чего начинается довольно устойчивый рост относительного числа самок.

Исследуя зависимость соотношения полов от возраста рыб у сахалинской камбалы западнокамчатского шельфа, мы предложили для описания такой зависимости использовать следующее уравнение (Дьяков, 2011):

$$y = 0,0238x^3 - 0,0717x^2 + 0,5608x + 51,379 \text{ (пределы возраста 1–13 лет),}$$

где y — относительная численность самок, %; x — возраст, лет.

По нашим данным, самки в одних и тех же возрастных группах у этой камбалы крупнее самцов. Средняя длина самок в возрасте 11 лет была 31 см, а самцов — 28 см (Дьяков, 2002б). Зафиксированный максимальный возраст самцов сахалинской камбалы был равен 18 лет, а самок — 22 года (архив КамчатНИРО).

Остроголовая камбала *Cleistenes herzensteini* Schmidt, 1904

По данным П.А. Моисеева (1953), соотношение полов у этого вида из зал. Петра Великого изменяется от 96,7 % самцов у особей длиной 20–22 см до 100 % самок у

* Отчет ..., 2011б.

** Отчет ..., 2002, 2004, 2005, 2006, 2007

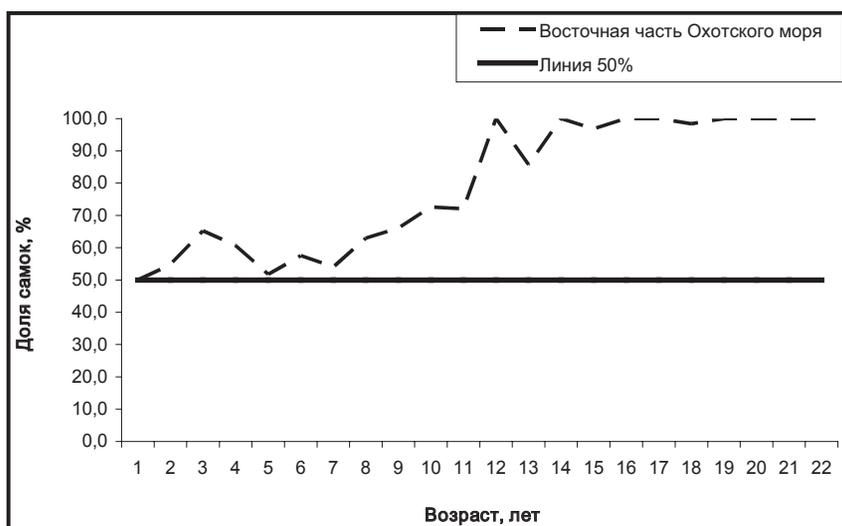


Рис. 15. Зависимость доли самок от возраста рыб у сахалинской камбалы восточной части Охотского моря, обобщенные данные (Четвергов, 2001; Дьяков, 2002а; архив КамчатНИРО, 1961–2011 гг.)

Fig. 15. Dependence of females percentage on age for sakhalin sole from the eastern Okhotsk Sea (generalized data from Четвергов, 2001; Дьяков, 2002а; and archive of Kamchatka Res. Inst. Fisheries and Oceanography)

рыб длиной 40–42 см. Наиболее близкие доли самцов и самок (соответственно 42,6 и 57,4 %) отмечаются при их длине 30–34 см.

В зал. Петра Великого самки крупнее самцов почти во всех возрастных группах (Иванкова, 1975).

Полярная камбала *Pleuronectes glacialis* Pallas, 1776

В начале 2000-х гг. в западной части Берингова моря отмечалось соотношение полов данного вида, как 58,9 % к 41,1 % в пользу самцов. Размеры самцов изменялись от 12,5 до 22,0 см, а возраст — от 3 до 6 лет. Длина самок в возрасте 3–5 лет колебалась в пределах 6–18 см. Темп роста самок этого вида выше, чем самцов (Современное состояние ..., 2010).

Желтополосая камбала *Pseudopleuronectes herzensteini* (Jordan et Snyder, 1901)

М.Т. Демидова (1939) обнаружила, что темп роста самок желтополосой камбалы в зал. Петра Великого (западная часть Японского моря) превышает аналогичный показатель самцов. Судя по ее материалам, соотношение полов может несколько изменяться во времени и в различных участках лова. Обобщив данные этого исследователя, можно видеть, что в целом по исследуемому району длина желтополосой камбалы, при которой доли самок и самцов равны, соответствует 31 см, а возраст — 6,5 года (рис. 16, 17). После достижения таких размеров и возраста относительное число самок возрастает, все в большей степени превышая число самцов. Общее соотношение полов камбалы смещено в сторону самцов — 1,3 : 1,0.

П.А. Моисеев (1953) показал, что соотношение полов у этого вида из зал. Петра Великого изменяется от 100 % самцов у особей длиной 20–22 см до 100 % самок у рыб длиной 40–42 см. Наиболее близкие доли самцов и самок (соответственно 48,1 и 51,9 %) отмечаются при их длине 30–32 см.

В отличие от данных М.Т. Демидовой (1939), по результатам исследований некоторых других авторов можно сделать вывод, что темп роста рыб разного пола различается незначительно. Так, анализируя данные З.Г. Иванковой (1975), нельзя прийти к однозначному заключению о преимуществе в размерах рыб какого-либо пола в одном и том же возрасте. З.Г. Иванкова и Л.Н. Ким (2004) установили, что возраст, при котором соотношение полов желтополосой камбалы зал. Петра Великого (западная часть

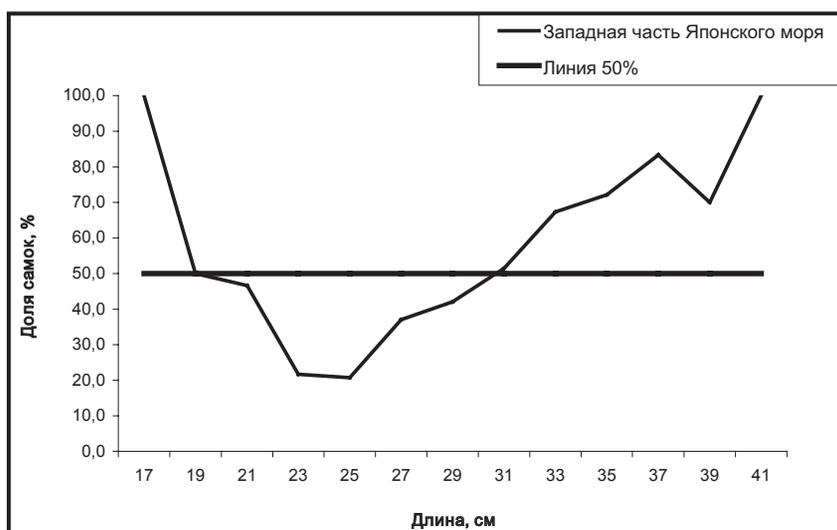


Рис. 16. Зависимость доли самок от длины тела рыб у желтополосой камбалы западной части Японского моря (Демидова, 1939)

Fig. 16. Dependence of females percentage on body length for japanese dab from the western Japan Sea (from: Демидова, 1939)

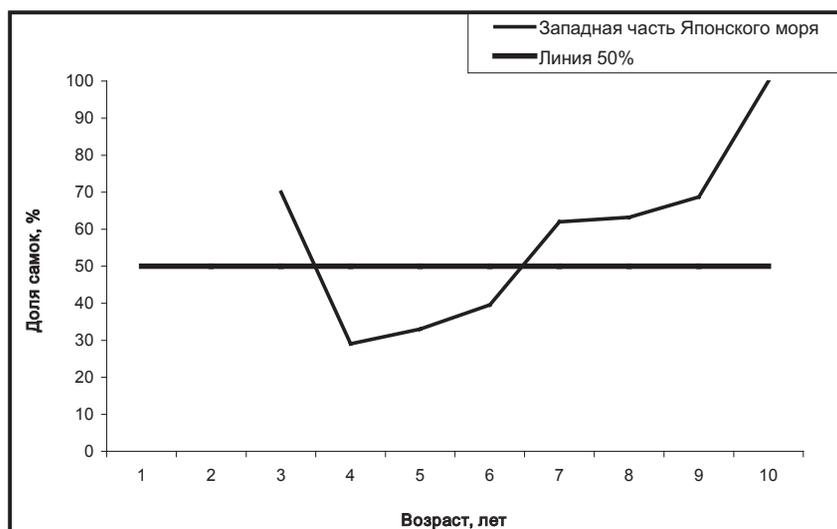


Рис. 17. Зависимость доли самок от возраста рыб у желтополосой камбалы западной части Японского моря (Демидова, 1939)

Fig. 17. Dependence of females percentage on age for japanese dab from the western Japan Sea (from: Демидова, 1939)

Японского моря) становится равным, изменился от 6+ в начале 1970-х до 5+ в конце 1990-х гг. Предельный возраст самок этого вида изменялся соответственно от 14 до 10–12 лет, а самцов — от 9 до 6 лет.

Н.С. Фадеев (1984) приводит значение максимальной длины камбалы (по всей видимости, самок), равное 43 см в возрасте 14–15 лет. Самцы достигают длины на 8–9 см меньше, чем самки.

Полосатая камбала *Pleuronectes pinnifasciatus* Kner, 1870

По данным П.А. Моисеева (1953), соотношение полов у этого вида из зал. Петра Великого изменяется от 76,7 % самцов у особей длиной 20–22 см до 100,0 % самок у рыб длиной 34–36 см. Наиболее близкие доли самцов и самок (соответственно 47,8–52,2 и 52,2–47,8 %) отмечаются при их длине 24–28 см.

Северная двухлинейная камбала *Lepidopsetta polyxistra* Orr et Matarese, 2000

Предельный возраст и естественная смертность рыб разного пола у этого вида существенно различаются. Так, у самцов двухлинейной камбалы прол. Геката (тихоокеанская сторона Северной Америки) предельный возраст составляет 12 лет, а коэффициент естественной смертности — 0,54, в то время как у самок — 15 лет и 0,26 (Фадеев, 1987).

Уолтерс и Вильдербуер (Walters, Wilderbuer, 2000) обнаружили, что средняя длина 3-годовалых рыб каждого пола у двухлинейной камбалы восточной части Берингова моря изменяется в зависимости от биомассы популяции. По их данным, в годы высокой биомассы средняя длина рыб обоих полов практически одинакова. При снижении биомассы популяции длина трехлетних самцов и самок возрастает, причем у вторых быстрее, чем у первых, а при последующем увеличении биомассы длина рыб того и другого пола снижается. Авторы также показали, что при значительном увеличении биомассы нерестующих самок относительная численность потомства резко снижается.

Соотношение полов этой камбалы в северо-западной части Берингова моря сильно изменяется в зависимости от района. По данным Е.В. Харитоновой (1999), на севере, в Анадырском заливе, наблюдалось небольшое преимущество самцов (в 1,3 раза больше числа самок), а южнее мыса Наварин доля самок в 10,7 раза превышала долю рыб противоположного пола.

А.В. Датский и П.Ю. Андронов (2007) пришли к заключению, что в северо-западной части Берингова моря самки двухлинейной камбалы численно преобладают над самцами.

Преобладание численности самок в 2,2 раза над численностью самцов подтвердили архивные материалы КамчатНИРО, собранные в 2010 г. в Анадырско-Наваринском районе.

В западной части Берингова моря основную массу самцов в уловах представляют рыбы длиной 34–38 см в возрасте 7–10 лет, а самок — особи размерами 34–46 см возрастом 7–12 лет (Современное состояние ..., 2010).

Хорошо выражена изменчивость соотношения полов этого вида у тихоокеанского побережья Камчатки (Кроноцкий залив) с увеличением возраста. Если среди половозрелых рыб в возрасте 5–7 лет доля самцов составляет около 90 %, то по мере старения и созревания относительное количество самок в соответствующих возрастных группах увеличивается, достигая в 12-летнем возрасте 92 %. Равное соотношение полов наблюдается на 9-м году жизни, т.е. в возрасте их полного созревания (Полутов, 1975). Однако в этой популяции двухлинейной камбалы отмечалось резкое снижение доли самок в начале 1970-х гг. по сравнению с концом 1960-х. В.И. Полутов (1975) объясняет это явление чрезмерным прессом промысла.

У восточной Камчатки самки растут быстрее самцов. А.О. Золотов и А.Ю. Дубинина (2012) отмечают достоверные различия в длине рыб разного пола уже на втором-третьем году жизни. К 15-летнему возрасту такие различия достигают 6–7 см.

В тихоокеанских водах северных Курильских островов в середине 1990-х гг. по численности доминировали самки. Их доля составляла 63–77 % (Бирюков, 1995).

Самцы и самки двухлинейной камбалы в этом районе до 6-летнего возраста растут практически с одинаковой скоростью, затем темп роста самцов снижается, и они в возрасте старше 8 лет исчезают из запаса. У самок рост продолжает оставаться довольно интенсивным вплоть до окончания жизненного цикла в возрасте 17 лет (Kuznetsova and Kunin, 1999).

Самки двухлинейной камбалы у юго-западной Камчатки крупнее самцов во всех возрастных группах рыб. Предельный наблюдаемый нами возраст самки этого вида длиной 52 см составил 18 лет, а самца длиной 37 см — 11 лет (Дьяков, 2002б).

Обобщив все имеющиеся в нашем распоряжении данные по размерно-половому и половозрастному составу северной двухлинейной камбалы из разных географических районов, получили следующие результаты.

Доля самок у одномерных рыб из восточной части Охотского моря значительно выше, чем у западноберингоморской камбалы (рис. 18).

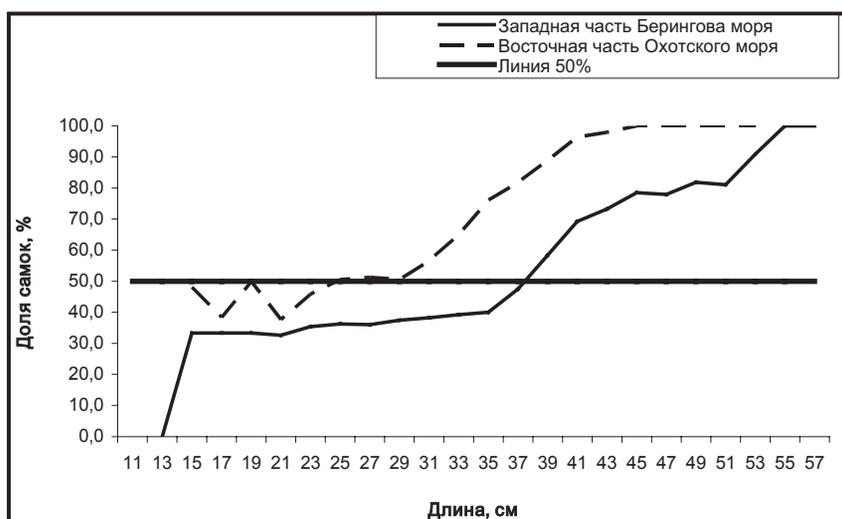


Рис. 18. Зависимость доли самок от длины тела рыб у северной двухлинейной камбалы из разных географических районов, обобщенные данные (Четвергов, 2001; неопубликованные данные рейса НИС «Пограничник Кирдищев» (2006), начальник экспедиции Д.А. Терентьев; архив КамчатНИРО, 1953–2011 гг.)

Fig. 18. Dependence of females percentage on body length for northern rock sole from different areas (generalized data from Четвергов, 2001; and unpublished report of D.A. Terentyev about RV Pogranichnik Kirdistchev cruise in 2006)

Равное число самцов и самок, после чего начинается рост доли последних, приходится на размеры рыб 24–30 см у охотоморской камбалы и на 36–40 см у беринговоморской. Полное отсутствие самцов у рыб из Охотского моря также наблюдается при гораздо меньшей длине тела по сравнению с беринговоморскими (соответственно 44 и 54 см).

У одновозрастных рыб в младших возрастных группах доля самок камбалы из Берингова моря несколько выше, чем у охотоморской и восточнокамчатской (рис. 19).

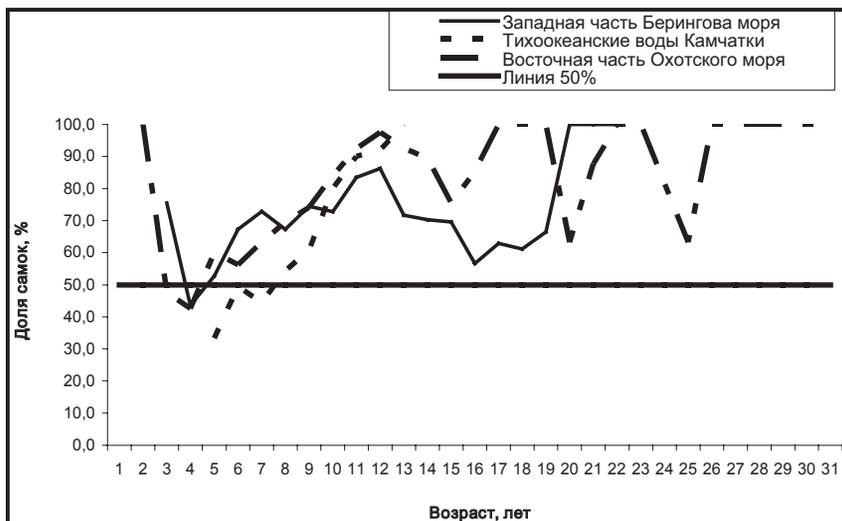


Рис. 19. Зависимость доли самок от возраста рыб у северной двухлинейной камбалы из разных географических районов, обобщенные данные (Полутов, 1975; Четвергов, 2001; неопубликованные данные рейса НИС «Пограничник Кирдищев» (2006), начальник экспедиции Д.А. Терентьев; архив КамчатНИРО, 1971–2011 гг.)

Fig. 19. Dependence of females percentage on age for northern rock sole from different areas (generalized data from Полутов, 1975; Четвергов, 2001; and unpublished report of D.A. Terentyev about RV Pogranichnik Kirdistchev cruise in 2006)

В западной части Берингова моря устойчивый рост доли самок начинается с возраста 17 лет, в то время как в других районах — с 7–8 лет. Возможно, это компенсирует более низкую долю самцов в популяции Берингова моря. По обобщенным данным средняя за период наблюдений доля самок камбалы западной части Берингова моря по популяции в целом составляет от 56 до 71 %, в восточной части Охотского — от 59 до 67 %, а в тихоокеанских водах Камчатки соотношение полов близко к равному.

Белобрюхая камбала *Lepidopsetta mochigarei* Snyder, 1911

Соотношение полов у этого вида из зал. Анива в начале 1950-х гг. было смещено в сторону самок, их доля изменялась от 74,2–75,3 % в августе-сентябре до 63,4 % в октябре 1951 г. Длина самок белобрюхой камбалы колебалась в пределах 27,5–48,5 см, а самцов — 27,0–40,0 см (Дружинин, 1954).

Похожее соотношение полов у белобрюхой камбалы наблюдалось во второй половине 1960-х гг. у берегов северного Приморья в Татарском проливе. Доля самок там была почти в два раза выше доли самцов (Фадеев, 1971).

Японская камбала *Pseudopleuronectes yokohamae*, Günther, 1877

У японской камбалы Татарского пролива во второй половине 1960-х гг. отмечалось значительное преобладание самок (65,5 %). Среди зрелых особей доля самцов повышалась до 51,1 % (Фадеев, 1971).

Для самок японской камбалы из Усурийского залива (Приморье), как и для большинства других камбал, характерны более крупные размеры по сравнению с самцами. Так, в отдельные годы в этом районе встречаются самки длиной до 43 см и выше в возрасте до 11 лет включительно, в то время как соответствующие показатели у самцов не превышают 35 см и 8–9 лет (Ким, 2002).

Малорот Стеллера *Glyptocephalus stelleri* Schmidt, 1904

В уловах этой камбалы в Татарском проливе во второй половине 1960-х гг. наблюдалось двукратное превышение доли самок над долей самцов (66,3 %). Среди зрелой части популяции относительная численность самок также была выше — 67,9 % (Фадеев, 1971).

Размеры самок и самцов этой камбалы в зал. Петра Великого в первые годы жизни близки, а начиная с 6–7 летнего возраста скорость роста самок незначительно превышает данный показатель у самцов. В возрасте 3 года длина рыб обоего пола укладывается в размерный интервал 22–24 см, а в возрастной группе 12 лет самки могут достигать длины более 41 см, а самцы — около 40 см (Иванкова, 1975). Соотношение полов малорота Стеллера, как и у других камбал, меняется с возрастом. У рыб моложе 8–9 лет в этом районе наблюдается преобладание самцов (рис. 20). Затем их доля снижается, и в возрастных группах 14 лет и более камбала представлена только самками. Вместе с тем в модальных возрастных группах (6–8 лет) численность самцов постоянно выше, чем самок (Иванкова, 2000).

Н.С. Фадеев (1984) приводит наибольший размер самок — 52 см, а самцов — на 10–12 см меньше.

Длинноперый малорот *Glyptocephalus zachirus* Lockington, 1879

Самки этой камбалы ненамного крупнее самцов. Н.П. Новиков (1974) приводит их среднюю длину из Берингова моря, равную 49,0 см против 48,7 см у самцов. В зал. Аляска аналогичные величины составляют 33,9 и 32,4 см. По данным этого же автора, соотношение полов у малоротых камбал характеризуется постоянным доминированием доли самцов, которых в 2–3 раза больше самок.

Тихоокеанский малорот *Microstomus pacificus* Lockington, 1879

В зал. Аляска самки этой камбалы несколько крупнее самцов. Средние размеры того и другого пола равны соответственно 35,3 и 33,0 см (Новиков, 1974).

Колючая камбала *Acanthopsetta nadeshnyi* Schmidt, 1904

Н.С. Фадеев (1971) приводит сведения о значительном доминировании доли самок у колючей камбалы Татарского пролива во второй половине 1960-х гг. (66,2 %). Однако среди зрелой части популяции, по данным этого автора, их значительно меньше — 45,4 %.

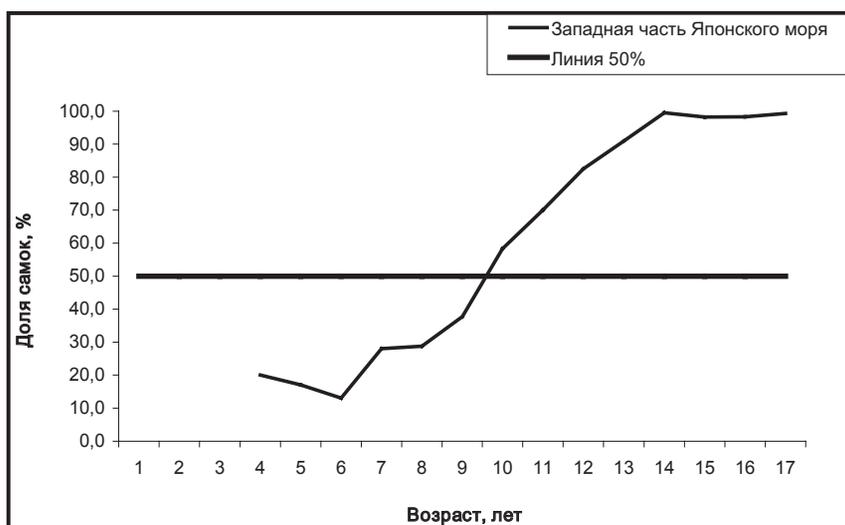


Рис. 20. Зависимость доли самок от возраста рыб у малоротца Стеллера зал. Петра Великого, обобщенные данные (Иванкова, 2000)

Fig. 20. Dependence of females percentage on age for korean flounder from Peter the Great Bay (from: Иванкова, 2000)

По данным З.Г. Иванковой (1991) основу уловов этой камбалы в северо-западной части Японского моря составляют 2–3 возрастные группы, где среди младших рыб преобладают самцы, затем, ко времени полового созревания, соотношение полов выравнивается, а у старших рыб, как правило, преобладают самки.

А.Н. Вдовин с соавторами (2001) показали, что у колючей камбалы этого же района среди рыб крупнее 31 см длиной 90 % составляют самки.

Камбала Джордана *Eopsetta jordani* Lockington, 1880

В книге Н.С. Фадеева (1984) приводятся данные о предельной длине и предельном возрасте особей этого вида у тихоокеанских берегов Северной Америки. Для самок эти величины составляют 70 см и 19 лет, а для самцов — 53 см и 17 лет. По его данным (Фадеев, 1986, 1987), самцы этого вида в первые 4 года вырастают на 8,0–8,5 см, а самки до 6 лет — на 6,0–7,0 см. После этого скорость роста самцов замедляется до 1,0–1,5 см в год, а самок — до 4,0–4,5 см. Самцы этого вида в 4 года достигают длины 32 см, а самки в 5 лет — 35 см.

Предельный возраст самцов камбалы Джордана у побережья Британской Колумбии равен 17 годам при естественной смертности (мгновенный коэффициент) рыб 0,25, а самок — 19 годам при естественной смертности рыб 0,20 (Фадеев, 1987).

Английская камбала *Parophrys vetulus* Girard, 1856

В прол. Геката самцы английской камбалы достигают предельного возраста 15, а самки — 17 лет. Мгновенный коэффициент естественной смертности самцов составляет 0,38, а самок — 0,30 (Фадеев, 1987).

Звездчатая камбала *Platichthys stellatus* Pallas, 1788

В западной части Берингова моря самки звездчатой камбалы растут заметно быстрее самцов (Современное состояние ..., 2010). Максимальный наблюдаемый возраст звездчатой камбалы в данном районе — 38 лет (Золотов, 2007).

В северной части Охотского моря самцы численно доминируют среди 4–6-летних рыб, составляя 81,1–100 %, а у рыб старше 14 лет они не отмечены. В целом наблюдается незначительное преобладание самок (Юсупов, 2011).

У западной Камчатки в уловах траловой съемки НИС «ТИНРО» в 2011 г. численно значительно преобладали самки этого вида. Их доля была равна 75,2 %*. По нашим

* Отчет ..., 2011б.

данным, у звездчатой камбалы, обитающей в водах западной Камчатки, самцы в среднем крупнее до 8-летнего возраста, а затем самки обгоняют их в росте. Максимальные размеры и возраст этого вида составили соответственно 57 см и 26 лет у самок, и 42 см и 15 лет у самцов (Дьяков, 2002б). Близкие значения для камбалы эстуария р. Большой (западная Камчатка) указывает А.М. Токранов (1996): 57 см и 20 лет для самок, 42 см и 13 лет для самцов. Этот же автор отмечает сезонные изменения соотношения полов у звездчатой камбалы данного района. В мае-июне в уловах доминируют самки, а в конце августа — сентябре преобладают самцы.

Самки звездчатой камбалы в водах северо-восточного Сахалина крупнее и массивнее самцов. Средняя их длина в конце 1990-х гг. составляла 35,2 см, а предельная — 61,0 см. Соответствующие показатели у самцов — 30,8 и 43,0 см. Среди рыб длиной менее 34 см преобладали самцы, а крупные особи в большей степени были представлены самками. Максимальный возраст самок составил 17 лет, в то время как самцов — 11 лет (Пометеев, 2001, 2002, 2004). До 4–5 лет средняя длина самцов несколько больше, чем самок, но в дальнейшем самки растут быстрее. Выявлена высокая корреляционная связь (коэффициент корреляции 0,96) между длиной тела рыб и долей самок в уловах. Доля самок в скоплениях звездчатой камбалы у северо-восточного Сахалина значительно превышает долю самцов и колеблется в пределах от 49 до 86 %, составляя в среднем 59–74 % (Пометеев, 2004).

Рассматривая географические особенности размерно-полового и половозрастного состава популяций звездчатой камбалы, следует отметить, что у одноразмерных рыб в диапазоне 30–40 см доля самок в западной части Охотского моря (воды восточного Сахалина) в среднем значительно превышает их долю у камбалы из восточной части водоема (рис. 21). То же самое можно отметить, сравнивая соотношение полов в зависимости от возраста у камбалы из северных и восточных районов Охотского моря (рис. 22). В данном случае у североохотоморской камбалы среди рыб в возрасте 6 лет и старше доля самок существенно выше, чем у восточноохотоморской. У звездчатой камбалы последнего района особи крупнее 52 см и старше 26 лет представлены исключительно самками. У камбалы из северной части Охотского моря отсутствие самцов начинается гораздо раньше, с возраста 15 лет. Примерно равное соотношение полов, после которого начинается устойчивый рост доли самок, наблюдается при длине рыб 32 см у восточного Сахалина, 38–40 см и 12–13 лет — у западной Камчатки и 9 лет — в северной части Охотского моря.

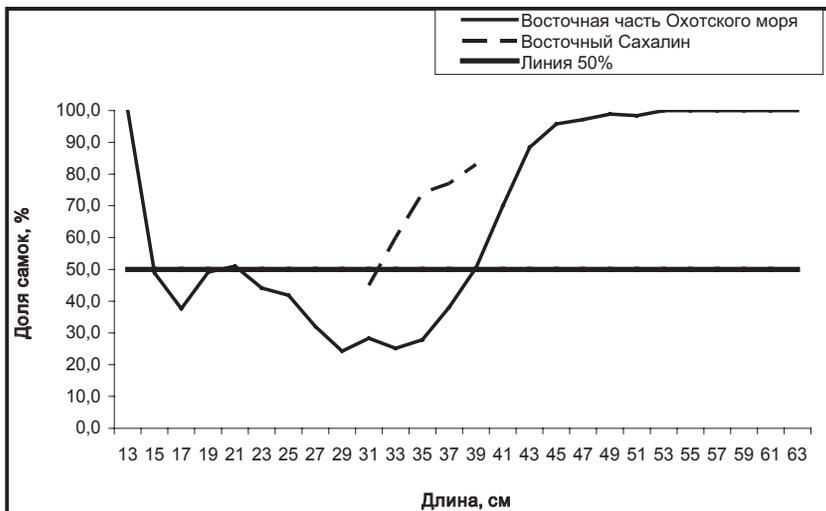


Рис. 21. Зависимость доли самок от длины тела рыб звездчатой камбалы из разных географических районов, обобщенные данные (Четвергов, 2001; Пометеев, 2004; архив КамчатНИРО, 1951–2000 гг.)

Fig. 21. Dependence of females percentage on body length for starry flounder from different areas (generalized data from Четвергов, 2001; Пометеев, 2004; and archive of Kamchatka Res. Inst. of Fisheries and Oceanography)

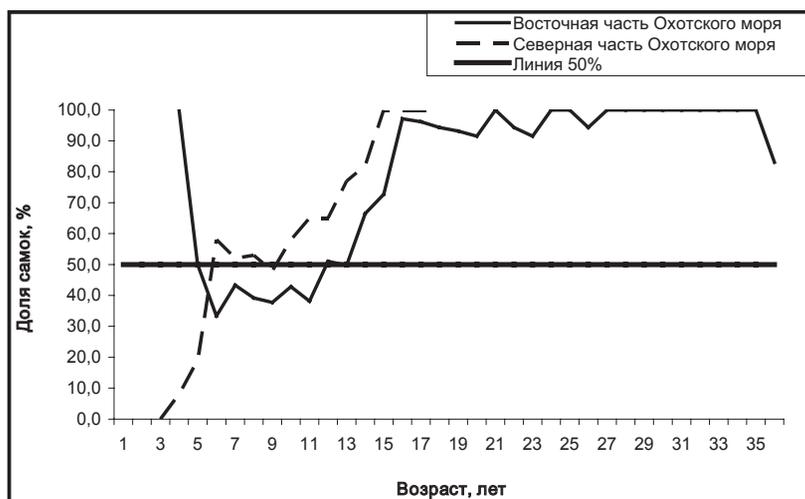


Рис. 22. Зависимость доли самок от возраста рыб у звездчатой камбалы из разных географических районов, обобщенные данные (Четвергов, 2001; Юсупов, 2011; архив КамчатНИРО, 1968–1999 гг.)

Fig. 22. Dependence of females percentage on age for starry flounder from different areas (generalized data from Четвергов, 2001; Юсупов, 2011; and archive of Kamchatka Res. Inst. of Fisheries and Oceanography)

Среднее за период наблюдений соотношение полов у восточноохотоморской камбалы показало некоторое преобладание самцов, доля самок составила 43,2 %.

Бородавчатая камбала *Clidoderma asperrimum* Temminck et Schlegel, 1846

По сведениям А.М. Токранова и А.М. Орлова (2002), у бородавчатой камбалы, выловленной с тихоокеанской стороны северных Курильских островов и у юго-восточной Камчатки, хорошо выражен половой диморфизм. Самцы у этой камбалы значительно мельче самок. В 1990-е гг. максимальные размеры самцов не превышали 50 см, а у самок они достигали 62 см. Наиболее часто встречались самцы длиной 34–42 см в возрасте 8–9 лет, и самки длиной 40–50 см в возрасте 10–11 лет. По оценке авторов, продолжительность жизни самцов составляет 13–15, а самок — 18–20 лет. Среди мелких особей (мельче 40 см) по численности доминируют самцы, а начиная с длины 40–42 см и выше в возрасте с 10 лет доля самок растет, достигая среди рыб крупнее 50 см и старше 13 лет 100 % (рис. 23, 24) (Токранов, Орлов, 2002; Tokranov and Orlov, 2002).

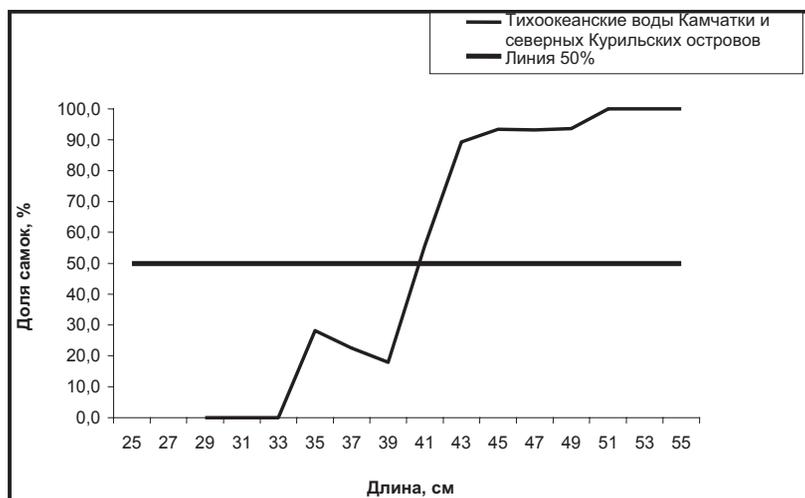


Рис. 23. Зависимость доли самок от длины тела у бородавчатой камбалы тихоокеанских вод Камчатки и северных Курильских островов (по данным А.М. Токранова и А.М. Орлова (2002))

Fig. 23. Dependence of females percentage on body length for roughskin sole from the Pacific waters at Kamchatka and northern Kuril Islands (from: Токранов и Орлов, 2002)

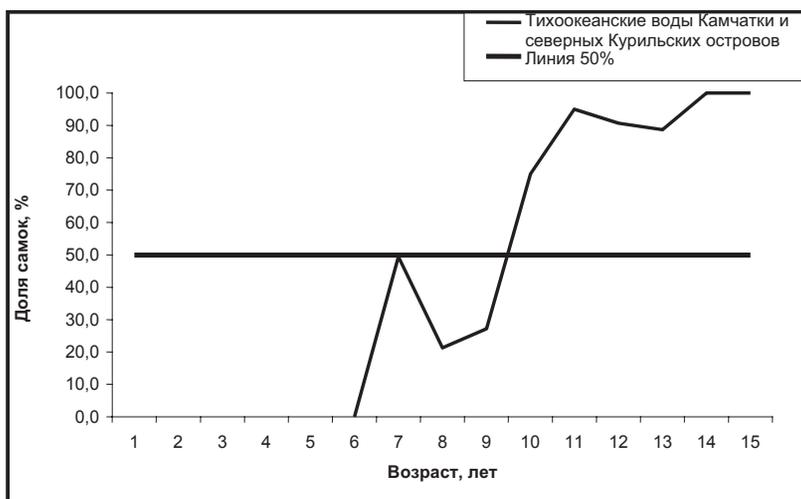


Рис. 24. Зависимость доли самок от возраста у бородавчатой камбалы тихоокеанских вод Камчатки и северных Курильских островов (по данным А.М. Токранова и А.М. Орлова (2002))

Fig. 24. Dependence of females percentage on age for roughskin sole from the Pacific waters at Kamchatka and northern Kuril Islands (from: Токранов и Орлов, 2002)

Судя по данным этих авторов, у бородавчатой камбалы рассматриваемого района по численности преобладают самки. Их доля в суммарном ее улове в два раза превышала долю самцов и составляла 66,2 %.

Двухцветная камбала *Kareius bicoloratus* Basilewsky, 1855

Сведений о соотношении полов данного вида нам, к сожалению, найти не удалось. Известно, что в зал. Петра Великого в середине прошлого века длина самцов в уловах двухцветной камбалы изменялась от 29 до 37 см, а самок — от 31 до 53 см (Петрова-Тычкова, 1954).

В заключение мы попытались свести литературные и архивные данные в таблицы (табл. 2–5). В них указаны наибольшие зафиксированные значения предельной длины и возраста самцов и самок различных видов камбал, а также максимальные величины этих показателей при равном соотношении полов, после чего начинается устойчивое повышение доли самок в популяции вплоть до полной элиминации самцов.

Заключение

У подавляющего числа видов камбал во всех исследованных районах самки достигают значительно большей предельной длины и возраста, чем самцы. В ряде случаев наблюдается преобладание численности самцов у малоразмерных рыб младших возрастных групп, после чего соотношение полов выравнивается, а затем происходит устойчивый рост доли самок, вплоть до 100 % в старших возрастных группах. В качестве гипотезы, объясняющей повышенную долю самцов в уловах у молодых особей, можно предположить, что более раннее созревание самцов вызывает их ранний, по сравнению с самками, подход в зону облова. В старших возрастных классах по мере созревания и подхода самок соотношение полов выравнивается. Дальнейшее повышение относительной численности самок у более крупных и старших рыб объясняется повышенной по сравнению с самками смертностью самцов.

У многих видов камбал наблюдается географическая изменчивость предельных значений длины и возраста рыб, а также максимальной длины и возраста особей, при которых доли обоих полов в популяции равны, после чего начинается устойчивое повышение относительной численности самок у более крупных и старших рыб. Так, значительная часть широко распространенных видов камбал достигает наибольшей предельной длины и возраста в восточной части Охотского моря. К таким видам можно отнести желтоперую, четырехбугорчатую, сахалинскую, узкозубую палтусовидную,

Таблица 2

Предельная длина дальневосточных камбал из разных географических районов, см

Table 2

Maximal body length for Far-Eastern flounders in different areas (1 — males, 2 — females), cm

Вид камбалы	Районы																		
	ЗАБК		ВЧМ		ЗЧМ		ТВСК		СЧМ		ВЧМ		ЗЧМ		СЧМ		ЗЧМ		
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	
Белокорый палтус	140	185	-	-	140	180	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Черный палтус	-	-	95	115	90	105	-	-	-	-	100	105	-	-	-	-	-	-	-
Азиатский стрелозубый палтус	-	-	-	-	-	-	65	80	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Американский стрелозубый палтус	-	-	56	76	76	76	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Желтоперая	-	-	42	49	42	50	-	-	36	40	44	50	37	42	-	-	-	-	38
Узкозубая палтусовидная	-	-	-	-	-	-	-	-	34	40	46	52	-	-	-	-	-	-	-
Хоботная	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	38	42	-	-	-	-	-	-	-
Четырехборговая	-	-	54	62	50	62	-	-	-	-	56	66	-	-	-	51	60	-	-
Сахалинская	-	-	-	-	-	-	-	-	28	30	34	36	-	-	-	-	-	-	-
Полярная	-	-	-	-	22	18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Северная двухлинейная	-	-	-	-	54	58	-	-	-	-	44	54	-	-	-	-	-	-	-
Белобрюхая	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	40	48	-	-	-	-	-
Звездчатая	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	52	64	43	61	-	-	-	-	-
Камбала Джордана	53	70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Бородавчатая	-	-	-	-	-	-	50	62	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Длиннорылая	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	32
Остроголовая	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	40
Желтополосая	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	40
Полосатая	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	34
Японская	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	35	43	-	-
Малорот Стеллера	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	42
Двухцветная	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	52
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37

Примечание. Здесь и далее ЗАБК — зал. Аляска и Британская Колумбия, ВЧМ — восточная часть Берингова моря, ЗЧМ — западная часть Берингова моря, ТВСК — тихоокеанские воды Камчатки и северных Курильских островов, СЧМ — северная часть Охотского моря, ВЧМ — восточная часть Охотского моря, ЗЧМ — западная часть Охотского моря, СЧМ — северная часть Японского моря, ЗЧМ — западная часть Японского моря. Прочерк означает отсутствие в нашем распоряжении необходимой информации либо отсутствие вида в данном районе; 1 — самцы, 2 — самки.

Таблица 3

Пределный возраст дальневосточных камбал из разных географических районов, годы

Table 3

Maximal age (years) for Far-Eastern flounders in different areas (1 — males, 2 — females)

Вид камбалы	Районы													
	ЗАБК		ЗЧБМ		ТВКСК		СЧОМ		ВЧОМ		ЗЧОМ		ЗЧЯМ	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Белокорый палтус	27	42	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Черный палтус	–	–	15	20	–	–	–	–	10	15	–	–	–	–
Желтоперая	–	–	18	20	–	–	–	12	20	23	–	–	11	16
Узкозубая палтусовидная	–	–	–	–	–	–	–	–	17	18	–	–	–	–
Хоботная	–	–	–	–	–	–	–	–	20	20	–	–	–	–
Четырехбугорчатая	–	–	19	20	–	–	–	–	27	29	–	–	–	–
Сахалинская	–	–	–	16	–	–	–	–	18	22	–	–	–	–
Полярная	–	–	6	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Северная двухлинейная	12	15	19	22	12	17	–	–	25	31	–	–	–	–
Звездчатая	–	–	–	38	–	–	15	18	26	36	11	17	–	–
Камбала Джордана	17	19	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Английская	15	17	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Бородавчатая	–	–	–	–	15	20	–	–	–	–	–	–	–	–
Желтополосая	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	9	15
Японская	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	9	11
Малорот Стеллера	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	17	17

Таблица 4

Наибольшая длина рыб при равном соотношении полов у дальневосточных камбал, см

Table 4

Maximal body length of equal sex ratio for Far Eastern flounders, cm

Вид камбалы	Районы									
	ЗАБК	ВЧБМ	ЗЧБМ	ТВКСК	СЧОМ	ВЧОМ	ЗЧОМ	СЧЯМ	ЗЧЯМ	
Белокорый палтус	97,5	–	82,5	–	–	–	–	–	–	
Черный палтус	–	72,5	75,0	–	–	75,0	–	–	–	
Азиатский стрелозубый палтус	–	–	–	55,0	–	–	–	–	–	
Американский стрелозубый палтус	–	< 40,0	46,0	–	–	–	–	–	–	
Желтоперая	–	–	28,0	–	–	28,0	–	33,5	31,0	
Узкозубая палтусовидная	–	–	–	–	26,0	33,0	–	–	–	
Южная палтусовидная	–	–	–	–	–	–	–	32,0	–	
Длиннорылая	–	–	–	–	–	–	–	–	17,0	
Хоботная	–	–	–	–	–	30,0	–	–	–	
Четырехбугорчатая	–	–	36,0	–	–	40,0	–	43,0	–	
Сахалинская	–	–	–	–	21,0	21,0	–	–	–	
Остроголовая	–	–	–	–	–	–	–	–	32,0	
Желтополосая	–	–	–	–	–	–	–	–	31,0	
Полосатая	–	–	–	–	–	–	–	–	26,0	
Северная двухлинейная	–	–	38,0	–	–	29,0	–	–	–	
Звездчатая	–	–	–	–	–	39,0	32,0	–	–	
Бородавчатая	–	–	–	41,0	–	–	–	–	–	

звездчатую и некоторые другие виды камбал (табл. 2–3). Напротив, наименьшая предельная длина и возраст наблюдаются у некоторых перечисленных видов из северной и западной частей Охотского моря.

Максимальная длина, при которой соотношение полов в популяции остается равным, чаще всего отмечается в западной части Берингова (у черного и американского стрелозубого палтусов, а также у северной двухлинейной камбалы) и в восточной части Охотского моря (у черного палтуса, узкозубой палтусовидной и звездчатой камбал) (см. табл. 4). В других районах у перечисленных видов соответствующий показатель

Таблица 5

Наибольший возраст рыб при равном соотношении полов у дальневосточных камбал, годы

Table 5

Maximal age (years) of equal sex ratio for Far-Eastern flounders

Вид камбалы	Районы				
	ЗЧБМ	ТВКСК	СЧОМ	ВЧОМ	ЗЧЯМ
Черный палтус	9	–	–	7	–
Желтоперая	7	–	–	7	5
Узкозубая палтусовидная	–	–	–	9	–
Хоботная	–	–	–	7	–
Четырехбугорчатая	8	–	–	13	–
Сахалинская	–	–	–	5	–
Желтополосая	–	–	–	–	6
Северная двухлинейная	16	8	–	6	–
Звездчатая	–	–	9	13	–
Малорот Стеллера	–	–	–	–	10
Бородавчатая	–	9	–	–	–

ниже. Если сравнить аналогичный показатель возраста камбал, то максимальное его значение зафиксировано у черного палтуса, желтоперой и северной двухлинейной камбал западной части Берингова моря, а также у желтоперой, четырехбугорчатой и звездчатой камбал восточной части Охотского моря (см. табл. 5).

Таким образом, исследуемые значения предельной длины и возраста камбал, как и аналогичные наибольшие показатели при равном соотношении полов, довольно убедительно свидетельствуют о географической изменчивости и половом различии в степени смертности у ряда популяций дальневосточных камбал.

Список литературы

- Балыкин П.А.** Состояние и ресурсы рыболовства в западной части Берингова моря : монография. — М. : ВНИРО, 2006. — 142 с.
- Бирюков И.А.** Сезонное распределение двухлинейной камбалы тихоокеанского побережья северных Курильских островов // Биоресурсы морских и пресноводных экосистем : тез. докл. конф. мол. ученых. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1995. — С. 12–13.
- Борец Л.А.** Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1997. — 217 с.
- Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В., Калчугин П.В.** Сезонное распределение колочей камбалы *Acanthopsetta nadeshnyi* в северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиол. — 2001. — Т. 41, № 1. — С. 36–41.
- Давыдов И.И., Куприянов С.В.** Особенности пространственно-батиметрического распределения и размерно-половой структуры черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsurae* Jordan et Snyder (Pleuronectidae) у западного побережья Камчатки // Тр. КамчатНИРО. — 1998. — Вып. 4. — С. 46–51.
- Датский А.В., Андронов П.Ю.** Ихтиоцен верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря : монография. — Магадан : Чукот. фил. ТИНРО-центра, 2007. — 261 с.
- Демидова М.Т.** Материалы по биологии желтополосой камбалы // Вестн. ДВФАН СССР. — 1939. — Т. 33(1). — С. 173–190.
- Долганов В.Н.** О нересте американского стрелозубого палтуса *Atheresthes stomias* в северо-западной части Берингова моря // Вопр. ихтиол. — 2000. — Т. 40, № 3. — С. 411–412.
- Дружинин А.Д.** Материалы о камбалах залива Анива // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 41. — С. 343–347.
- Дьяков Ю.П.** Западнокамчатские камбалы (распределение, биология и динамика популяций) // Изв. ТИНРО. — 2002а. — Т. 130. — С. 954–1000.
- Дьяков Ю.П.** Индивидуальная продукция массовых видов западнокамчатских камбал сем. *Pleuronectidae* // Тр. КамчатНИРО. — 2002б. — Вып. 6. — С. 100–115.
- Дьяков Ю.П.** Камбалообразные (*Pleuronectiformes*) дальневосточных морей России (пространственная организация фауны, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций) : монография. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2011. — 427 с.

- Дьяков Ю.П.** Некоторые особенности воспроизводства тихоокеанского черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* // Вопр. ихтиол. — 1987. — Т. 27, вып. 5. — С. 823–830.
- Замахаев Д.Ф.** О типах размерно-половых соотношений у рыб // Тр. Моск. ин-та рыб. пром. и хоз-ва (Мосрыбвтуз). — 1959. — Вып. 10. — С. 183–209.
- Золотов А.О.** О предельном возрасте камбал (Pleuronectidae) Охотского и Берингова морей и тихоокеанского побережья Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 8-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2007. — С. 251–253.
- Золотов А.О.** Особенности размерно-возрастной структуры, линейного роста и полового созревания желтоперой камбалы *Limanda aspera* юго-западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 152. — С. 99–113.
- Золотов А.О., Дубинина А.Ю.** Линейный рост северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* Orr et Matarese (2000) в прикамчатских водах // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 171. — С. 97–120.
- Иванкова З.Г.** Биология и состояние запасов камбал залива Петра Великого. 1. Желтоперая и малоротая камбалы // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 188–202.
- Иванкова З.Г.** Изменение структуры популяций камбал в заливе Петра Великого в условиях регулирования их промысла // Изв. ТИНРО. — 1975. — Т. 96. — С. 149–160.
- Иванкова З.Г.** Состояние запасов камбал в северо-западной части Японского моря // Рациональное использование биоресурсов Тихого океана : тез. докл. Всесоюз. конф. — Владивосток, 1991. — С. 100–101.
- Иванкова З.Г., Ким Л.Н.** Биология и состояние запасов камбал зал. Петра Великого. 2. Желтополосая камбала *Pleuronectes herzensteini* Jordan et Snyder // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 138. — С. 191–204.
- Ким Л.Н.** Некоторые данные по биологии японской камбалы Уссурийского залива // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 1038–1054.
- Кузнецова Е.Н., Кунин А.М.** Новые данные о биологии северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Вопр. ихтиол. — 2002. — Т. 42, № 3. — С. 336–340.
- Моисеев П.А.** Треска и камбалы дальневосточных морей : Изв. ТИНРО. — 1953. — Т. 40. — 287 с.
- Мухаметов И.Н.** К изучению воспроизводства азиатского стрелозубого палтуса *Atheresthes evermanni* в тихоокеанских водах Северных Курильских островов // Вопр. ихтиол. — 2001. — Т. 41, № 3. — С. 353–357.
- Мухаметов И.Н., Бирюков И.А., Тарасюк С.Н., Полтев Ю.Н.** Сезонное распределение черного *Reinhardtius hippoglossoides matsuiurae* и азиатского стрелозубого *Atheresthes evermanni* палтусов в районе тихоокеанской стороны северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. — М. : ВНИРО, 2000. — С. 96–104.
- Никольский Г.В.** Теория динамики стада рыб : монография. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 448 с.
- Новиков Н.П.** О вероятности гиногенеза у американского стрелозубого палтуса (*Atheresthes stomias* Jord. et Gilb.) в Беринговом море // ДАН СССР. — 1962. — Т. 147, № 1. — С. 215–216.
- Новиков Н.П.** Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана : монография. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 308 с.
- Орлов А.М.** Представители оregonской фауны у азиатских берегов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. — М. : ВНИРО, 2000. — С. 187–214.
- Орлов А.М., Мухаметов И.Н.** Стрелозубые палтусы *Atheresthes* spp. (Pleuronectidae, Pleuronectiformes) из вод северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки. Сообщение 2. Размерный состав, биология и вероятные миграции // Вопр. рыб-ва. — 2001. — Т. 2, № 3(7). — С. 448–464.
- Пальм С.А., Чикилев В.Г., Датский А.В.** Биология, промысел и распределение черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в анадырско-наваринском районе Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 252–261.
- Петрова-Тычкова М.А.** К биологии двухцветной камбалы // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 42. — С. 285–286.
- Петрова-Тычкова М.А.** Некоторые данные по биологии желтоперой камбалы из бух. Нагаево // Изв. ТИНРО. — 1952. — Т. 37. — С. 254.

Полутов В.И. О темпе созревания и соотношении полов двухлинейной камбалы Кроноцкого залива // Исслед. по биол. рыб и промысл. океанографии. — Владивосток : ТИНРО, 1975. — Вып. 6. — С. 76–81.

Полынец Я.В., Золотов А.О. Распределение и видовой состав камбал в шнуреводных уловах на шельфе западной Камчатки в мае — сентябре 2004 г. // Экономические, социальные, правовые и экологические проблемы Охотского моря и пути их решения : мат-лы регион. науч.-практ. конф. — Петропавловск-Камчатский, 2004. — С. 83–88.

Пометеев Е.В. Некоторые особенности биологии звездчатой камбалы северо-восточного побережья Сахалина // Прибрежное рыболовство — XXI век : тез. докл. междунар. науч.-практ. конф. — Южно-Сахалинск, 2001. — С. 96–97.

Пометеев Е.В. О возрасте и росте звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae, Pleuronectiformes) северо-восточного Сахалина // Тр. СахНИРО. — 2002. — Т. 4. — С. 163–172.

Пометеев Е.В. Распределение звездчатой камбалы (*Platichthys stellatus*) на шельфе северо-восточного побережья о. Сахалин // Тр. СахНИРО. — 2004. — Т. 6. — С. 76–86.

Селютин А.П., Кочкин П.Н. Размерно-половой состав и распределение рыб из экологического окружения командорского кальмара // Промысловые аспекты биологии командорского кальмара и рыб склоновых сообществ в западной части Берингова моря. — М. : ВНИРО, 1996. — С. 124–139.

Современное состояние экосистемы западной части Берингова моря / под ред. П.Р. Макаревича (отв. редактор), П.А. Балыкина, В.В. Денисова и др. — Ростов н/Д : Российская академия наук; Министерство сельского хозяйства РФ; Федеральное агентство по рыболовству РФ, 2010. — 385 с.

Суворов Е.К., Киселева Е., Клярская В. и Мороз Н. Материалы по возрастному составу камбал Охотского моря // Учен. зап. ЛГУ. — 1937. — Т. 3, № 15. — С. 241–250.

Тихонов В.И. Динамика полового состава западнокамчатской популяции желтоперой камбалы // Изв. ТИНРО. — 1981. — Т. 105. — С. 85–91.

Тихонов В.И. Изменение плодовитости и скорости созревания желтоперой камбалы // Биол. моря. — 1977. — № 3. — С. 64–69.

Тихонов В.И. Рост желтоперой камбалы западного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 73. — С. 127–140.

Токранов А.М. Размерно-половая структура звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в эстуарии р. Большая (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 1996. — Т. 36, № 2. — С. 282–284.

Токранов А.М., Заварина С.В. Динамика размерно-возрастной структуры желтобрюхой морской камбалы *Pleuronectes quadrituberculata* Pallas на западнокамчатском шельфе // Рациональное использование биоресурсов Тихого океана : тез. докл. Всесоюз. конф. — Владивосток : ТИНРО, 1991. — С. 142–144.

Токранов А.М., Заварина С.В. Размерно-возрастная структура и соотношение полов желтобрюхой морской камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* на западнокамчатском шельфе // Вопр. ихтиол. — 1992. — Т. 32, вып. 3. — С. 27–35.

Токранов А.М., Орлов А.М. Распределение и некоторые черты биологии бородавчатой камбалы *Clidoderma asperrimum* (Temminck et Schlegel) в тихоокеанских водах юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов // Тр. КамчатНИРО. — 2002. — Вып. 6. — С. 92–99.

Тупоногов В.Н. Особенности летне-осеннего распределения и состояние ресурсов палтусов в Охотском море и у Курильских островов в 2000 г. // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 133. — С. 145–160.

Фадеев Н.С. Изменение соотношения полов желтоперой камбалы в зависимости от численности // Зоол. журн. — 1970а. — Т. 43, вып. 1. — С. 106–109.

Фадеев Н.С. Промысел и биологическая характеристика желтоперой камбалы в восточной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 1970б. — Т. 72. — С. 327–390.

Фадеев Н.С. Некоторые данные о камбалах, обитающих в Татарском проливе у побережья Северного Приморья // Изв. ТИНРО. — 1971. — Т. 76. — С. 45–61.

Фадеев Н.С. Палтусы и камбалы // Биологические ресурсы Тихого океана. — М. : Наука, 1986. — С. 341–364.

Фадеев Н.С. Промысловые рыбы северной части Тихого океана : монография. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1984. — 269 с.

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

Харитонова Е.В. Камбалы прибрежной зоны анадырско-наваринского района // Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов : тез. докл. конф. мол. ученых. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1999. — С. 104–106.

Четвергов А.В. Половая структура западнокамчатских камбал // Комплексные исследования ресурсов Тихого океана в целях определения величины их возможного изъятия и разработки рекомендаций по рациональному регулированию промысла : отчет о НИР / КамчатНИРО. № ГР 01980008756; Инв. № 6743. — Петропавловск-Камчатский, 2001.

Чикилев В.Г., Пальм С.А. Распределение и биологическая характеристика белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis* на шельфе северо-западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 262–270.

Шунтов В.П. Некоторые закономерности распределения черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1971. — Т. 75. — С. 3–36.

Юсупов Р.Р. Размножение и развитие звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae) Тайской губы (северная часть Охотского моря) // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 38–53.

Alton M.S., Bakkala R.G., Walters G.E., Munro P.T. Greenland Turbot *Reinhardtius hippoglossoides* of the Eastern Bering Sea and Aleutian Islands Region : Nation. Ocean. and Atmospher. Admin. : Techn. Rep. Nation. Mar. Fish. Serv. — 1988. — № 71. — 31 p.

Bell F.H. and St Pierre G.S. The Pacific halibut : Intern. Pacif. Halibut Comiss. : Techn. Rep. — 1970. — № 6. — 24 p.

Ianelli J.N. and Wilderbuer T.K. Greenland Turbot (*Reinhardtius hippoglossoides*) Stock Assessment and Management in the Eastern Bering Sea // Proceedings of the Intern. Sympos. on North Pacific Flatfish. — Anchorage, Alaska, 1995. — P. 407–441.

Kitano T., Yamamoto E., Tanaka M. and Takamune K. Detection of cytochrome P450 aromatase mRNA by RT-PCR is an excellent method for sex distinction of early juveniles in Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) // Fourth Intern. Sympos. on Flatfish Ecology : book of Abstracts. — Atlantic Beach, North Carolina, USA, 1999. — P. 36.

Kodolov L.S., Matveychuk S.P. Stock Condition of Greenland Turbot (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* Jordan et Snyder) in the Northwestern Bering Sea // Proceedings of the Intern. Sympos. on North Pacific Flatfish. — Anchorage, Alaska, 1995. — P. 451–465.

Kuznetsova E.N. and Kunin A.M. Biological characteristics of rock sole, *Lepidopsetta bilineata*, in Pacific waters off the North Kurils // Fourth Intern. Sympos. on Flatfish Ecology : book of Abstracts. — Atlantic Beach, North Carolina, USA, 1999. — P. 38.

Nikolenko L.P. Dynamics of abundance and biomass of Greenland turbot (*Reinhardtius hippoglossoides*) in Western Kamchatka in 1976–1993 // Proceedings of the Intern. Sympos. on North Pacific Flatfish. — Anchorage, Alaska, 1995. — P. 468–480.

Pruter A.T., Alverson D.L. Abundance, distribution, and growth of flounders in the south-eastern Chukchi Sea // J. Cons. Intern. Explor. Mer. — 1962. — Vol. 27, № 1. — P. 81–99.

Southward G.M. A simulation of management strategies in the Pacific halibut fishery : Rep. of the Intern. Pacific halibut commission. — Seattle ; Washington, 1968. — № 47. — 70 p.

Thompson W.F. and Bell F.H. Biological statistics of the Pacific halibut fishery : Rep. of the Intern. Fish. Commission. — 1934. — № 8. — 49 p.

Thompson W.F. and Herrington W.C. Life history of the Pacific halibut (1): Marking experiments : Intern. Fish. Comm. Rep. — 1930. — № 2. — 137 p.

Tokranov A.M. and Orlov A.M. New data on distribution and biology of roughscale sole *Clidoderma asperrimum* (Temminck et Schlegel, 1846) in the Pacific waters off the Northern Kuril Islands and Southeastern Kamchatka // Fifth Intern. Sympos. on Flatfish Ecology : book of Abstracts. — Isle of Man, UK, 2002. — P. 48.

Walters G.E., Wilderbuer T.K. Decreasing length at age in a rapidly expanding population of northern rock sole in the eastern Bering Sea and its effect on management advice // J. Sea Res. — 2000. — Vol. 44, № 1–2. — P. 17–26.

Yamamoto E. Production of cloned populations and sex-determining mechanism in Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus* (Temminck et Schlegel) // Third Intern. Sympos. on Flatfish Ecology : abstracts. — Texel, Netherlands : Netherlands Institute for Sea Research (NIOZ), 1996. — P. 102.

Yamamoto E. Studies on sex-manipulation and production of cloned populations in hirame, *Paralichthys olivaceus* (Temminck et Schlegel) // Aquaculture. — 1999. — Vol. 173. — P. 235–246.

Yamamoto E. and Kitano T. Importance of the sex determining characteristics in flatfish study // Fourth Intern. Sympos. on Flatfish Ecology : book of Abstracts. — Atlantic Beach, North Carolina, USA, 1999. — P. 83.

Поступила в редакцию 31.01.14 г.