

УДК 597.556.35:591.134 (265.53–17)

DOI: 10.15853/2072-8212.2015.36.14-24

**РОСТ И ПРОДУКЦИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ КАМБАЛОВЫХ РЫБ (PLEURONECTIDAE) СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ****Р.Р. Юсупов, Ю.К. Семенов, Ю.А. Шилин**

*Вед. н. с., н. с., н. с., Магаданский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии  
685000 Магадан, Портовая, 36/10  
Тел., факс: (4132) 607-415, (4132) 607-419  
E-mail: magadanniro@magniro.ru, yusupov@magniro.ru*

**КАМБАЛОВЫЕ, РОСТ, БИОМАССА, ПРОДУКЦИЯ**

На основании материалов, собранных в 1977 и 2002–2014 гг., исследованы рост и формирование соматической продукции семи массовых видов камбаловых рыб, обитающих в северной части Охотского моря. Установлено, что в зависимости от темпов весового роста и скорости естественной убыли рыб с возрастом, между видами камбаловых наблюдаются достаточно существенные различия, выраженные в асимметрии параболических кривых динамики биомассы, характеризующих разную скорость ее нарастания и убыли. Наибольшая амплитуда таких изменений наблюдается у короткоциклового полярной камбалы, а самая низкая траектория нарастания биомассы и ее убыли отмечена у долгоживущего белокорого палтуса. В целом, у исследуемых видов рыб совокупную величину соматической продукции, произведенной всеми поколениями за год, примерно в равных долях составляет продукция особей, остающихся в системе и выбывших из нее вследствие естественной смертности, при небольшом превышении этого показателя у вторых. По величине Р/В-коэффициента камбалы северной части Охотского моря существенно уступают аналогичным видам западнокамчатского шельфа. Полученные данные позволяют полагать, что сравнительно низкая величина запасов камбал в северной части Охотского моря обусловлена не только неблагоприятными условиями их обитания в раннем онтогенезе и высокой смертностью ранней молодежи, но и более низкой скоростью формирования соматической продукции.

**GROWTH AND PRODUCTION OF COMMON SPECIES OF FLATFISHES (PLEURONECTIDAE) OF THE NORTHERN PART OF THE SEA OF OKHOTSK****R.R. Yusupov, Yu.K. Semenov, Yu.A. Shilin**

*Leading scientist, researcher, researcher, Magadan Research Institute of Fishery and Oceanography  
685000 Magadan, Portovaya, 36/10  
Tel., fax: (4132) 607-415, (4132) 607-419  
E-mail: magadanniro@magniro.ru, yusupov@magniro.ru*

**FLATFISH, GROWTH, BIOMASS, PRODUCTION**

On the basis of material collected in 1977 and 2002–2014 years studied the growth and formation of somatic production 7 flatfishes mass species, that live in the northern part of the Sea of Okhotsk. It was found that, depending on the rate of weight growth and the rate of natural decline with age fish, flatfish between species observed enough significant differences in the asymmetry of parabolic curves of biomass dynamics that characterize the different rate of increase of biomass and its loss. The largest amplitude of these changes are observed in the polar swing flounder, and the lowest trajectory of growth and biomass loss observed in long-lived halibut. In general, the studied species aggregate amount of somatic products produced by all generations per year, roughly equal proportions of individual's products remaining in the system and disposed of it due to natural mortality, with a slight excess of this value in the latter. The magnitude of the P/B ratio flounder northern Sea of Okhotsk significantly inferior to similar types of western Kamchatka shelf. The data obtained suggest that the relatively low value of stocks of northern flounders due not only to adverse conditions of their habitat in early ontogeny, and consequently high mortality of early juveniles, but also a lower rate of formation of somatic production in conditions of the northern part of the Sea of Okhotsk.

Согласно каталогу В.В. Федорова с соавторами (2003), в северной части Охотского моря (акватории моря к северу от 56° с. ш.) камбалообразные рыбы представлены 16 видами. Наиболее часто отмечаются в исследовательских и промысловых уловах 8 видов: желтоперая камбала *Limanda aspera* (Pallas [1814]); желтобрюхая (четырёхбугорчатая) камбала *Pleuronectes qadrituberculatus* Pallas [1814]; северная палтусовидная камбала *Hippoglos-*

*soides robustus* Gill at Townsend, 1897; хоботная камбала *Mizopsetta proboscidea* (Gilbert, 1896); звездчатая камбала *Platichthys stellatus* (Pallas, 1788); полярная камбала *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776); тихоокеанский черный палтус *Reinhardtius hippoglossoides matsuure* Jordan et Snyder, 1901; тихоокеанский белокорый палтус *Hippoglossus stenolepis* Schmidt, 1904. Ряд популяций видов североохотоморских камбаловых рыб достигают

высокой численности и в последнее десятилетие активно осваиваются промышленностью. Некоторые популяции камбал испытали воздействие или находятся под высокой промысловой нагрузкой.

В этой связи, наряду с изучением величины и состояния запасов, актуальными становятся исследования по изучению роста и продуктивности популяций, поскольку именно на популяционном уровне проявляется такая форма отчуждения произведенного подобного себе вещества, как элиминация особей (Методы..., 1968; Заика, 1983; Алимов, 1989). Такие исследования позволяют оценить продукционные возможности популяций. Изучению этого вопроса по камбалам дальневосточных морей посвящен ряд работ (Дулупова, Борец, 1985, 1990, 1994; Дулупова, 1987; Борец, 1997; Дьяков, 2002, 2011). В северной части Охотского моря, к которой В.В. Федоров с соавторами (2003) относит акваторию моря севернее  $56^\circ$  с. ш., аналогичные исследования до настоящего времени не проводились.

С учетом сказанного выше, цель настоящей работы заключалась в выявлении видовых особенностей роста, темпов убыли рыб разного возраста и динамики биомассы поколений, формирующих запас, а также совокупной соматической продукции семи массовых видов североохотоморских камбаловых рыб. Выбор нами соматической продукции, как основного параметра продуктивности популяции, обусловлен репрезентативностью данных о линейно-весовых параметрах роста тела рыб. Другие показатели продукционного процесса (генеративный рост, продукция экзувиев и др.) характеризуются значительной сезонной динамикой, что затрудняет точность определения этих величин и предопределяет необходимость при расчетах такого вида продукции вводить ряд допущений и экстраполяций.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований послужили сборы, проведенные авторами в 1977 и 2002–2013 гг. в прибрежной зоне, на шельфе и материковом склоне северной части Охотского моря. Полному биологическому анализу подвергнуто 14 710 экз. камбал и палтусов. Возраст определили у всех особей. У камбал и белокорого палтуса для определения возраста использовали отоциты, у черного палтуса — чешую, как наиболее надежную у этого вида регистрирующую возраст структуру.

Линейный рост рыб исследовали с помощью уравнения Бергаланфи  $L_t = L_\infty - (L_\infty - L_0)e^{-k(t-t_0)}$  (Мина, Клевезаль, 1976). Определение параметров уравнения проводили по методу Уолфорда (Алимов, 1989). При расчете роста за  $L_0$  при  $t_0 = 0$  приняты размеры предличинки камбаловых рыб в момент вылупления. Размеры предличинки полярной, звездчатой и желтоперой камбал установлены в ходе собственных наблюдений (Юсупов, 2010, 2011, 2013). Аналогичные данные по желтобрюхой, хоботной и палтусовидной камбалам, белокорому и черному палтусам взяты из литературы (Перцева-Остроумова, 1961; Николотова, 1970).

Коэффициенты естественной смертности рыб дифференцированно по возрастным группам рассчитывали методом Л.А. Зыкова (1986) по формуле  $\varphi = at^k(t^k - T^k) + 1$ . В связи с тем, что у большинства видов дальневосточных камбал наблюдается существенная разница в продолжительности жизни и темпах роста самцов и самок, расчеты коэффициентов смертности выполнены отдельно по каждому полу. Динамику убыли поколений оценивали от условно принятой для всех исследуемых видов «стартовой» численности 1 млн экз.

Расчет годовой соматической продукции поколения проведен методом Бойсена-Иенсена (Методы..., 1968; Заика, 1983; Алимов, 1989) по формуле  $P_s = \Delta B + B_e$ , где  $\Delta B = B_2 - B_1$  представляет сумму индивидуального прироста биомассы всех особей поколения за год. Биомассу рыб, элиминированных в течение года  $B_e$  (продукцию потребления), определяли по уменьшению их численности от естественной смертности за год. При этом принимали (Алимов, 1989), что уменьшение численности в годовом интервале линейно, и что средняя масса элиминированных особей равна средней массе особей в возрастной группе за этот же период. Основываясь на этом положении, за соматическую продукцию всей популяции принимали совокупный прирост массы тела рыб всех поколений за год. Удельную продукцию ( $P/B$  коэффициент) каждого поколения определяли из соотношения годовой соматической продукции рыб в возрастной группе к их общей биомассе. Соответственно, популяционную (видовую) удельную продукцию определяли как отношение совокупной продукции всех поколений к их общей биомассе.

Для визуализации полученных данных методом многомерного анализа использовали кластер-



На основе многолетних данных по средним размерам в возрастных группах самцов и самок камбаловых рыб исследуемого района, нами с помощью уравнения Берталанфи были рассчитаны показатели их линейного роста. Параметры уравнений представлены в табл. 3, 4.

Расчеты подтвердили наблюдаемые данные, что по этому признаку у всех камбаловых, в той или иной степени, имеет место половой диморфизм, проявляющийся в более быстром росте самок. У долгоживущих белокорого и черного палтусов, а также у палтусовидной камбалы со средней продолжительностью жизни, эти различия проявляются слабее, чем у других видов. Напротив, наиболее ярко и в более раннем возрасте различия по линейному росту рыб разного пола выражены у мелких видов, таких как полярная и хоботная камбалы.

В отношении звездчатой и желтобрюхой камбал расчетные данные показали, что линейный рост самцов этих видов во всех наблюдаемых возрастных группах отличается слабо. У самок в первые годы жизни процесс линейного роста также характеризуется сходством. Однако с 9–10-годовалого возраста рост звездчатой камбалы постепенно замедляется, и в предельно наблюдаемом возрасте 23+ лет разница по длине достигает 4,6 см.

Как и у западнокамчатских камбал (Дьяков, 2011), самцы североохотоморских камбаловых рыб быстрее, чем самки, достигают своих предельных размеров. Об этом свидетельствует большее значение логарифма тангенса угла наклона линии Уолфорда.

Попарно групповой сравнительный анализ исследуемых видов камбал и палтусов показал, что по темпу и динамике линейного роста самцы и самки всех исследуемых видов камбаловых достаточно четко группируются в три кластера (рис. 1, табл. 5, 6). По аналогии с предложенными Н.И. Науменко (2001) для тихоокеанских сельдей и Ю.П. Дьяковым (2011) для западнокамчатских камбал градациями по темпу роста, выявленные группы североохотоморских камбаловых рыб можно охарактеризовать как: 1) виды, отличающиеся быстрым ростом; 2) растущие средними темпами; 3) медленно растущие.

Наиболее дистанцированную группу от других видов камбаловых составляют белокорый и черный палтусы. Оба вида характеризуются са-

мыми высокими темпами линейного роста, намного превосходящими аналогичные показатели других камбаловых.

Хорошо обособленный кластер образуют также желтобрюхая и звездчатая камбалы, растущие средними темпами. Оба вида по динамике линейного роста занимают промежуточное положение между палтусами и другими видами камбал. Тем не менее на дендрограмме сходства хорошо видно, что желтобрюхая и звездчатая камбалы связаны с другими видами камбал более тесно, чем с палтусами.

Таблица 3. Параметры уравнения Берталанфи линейного роста самцов камбаловых рыб

Показатель	ЖПК	ЖБК	СПК	ЗВК	ПК	ХК	БП	ЧП
-k	0,1577	0,1842	0,1385	0,2312	0,1742	0,1457	0,0648	0,1422
$L_0$ , см	0,0274	0,058	0,040	0,0258	0,059	0,030	0,085	0,160
$L_\infty$ , см	43,0	44,0	38,0	40,5	27,0	32,5	165,0	94,0
$L_{max}$ , см	40,0	43,3	33,5	43,0	22,8	28,2	120,0	83,5

Таблица 4. Параметры уравнения Берталанфи линейного роста самок камбаловых рыб

Показатель	ЖПК	ЖБК	СПК	ЗВК	ПК	ХК	БП	ЧП
-k	0,1127	0,0905	0,1074	0,1080	0,1715	0,1521	0,0391	0,1216
$L_0$ , см	0,0274	0,058	0,040	0,0258	0,059	0,030	0,085	0,160
$L_\infty$ , см	51,0	69,7	45,0	61,5	33,4	36,0	257,0	107,0
$L_{max}$ , см	47,5	62,5	39,0	58,5	30,3	36,7	160,5	102,0

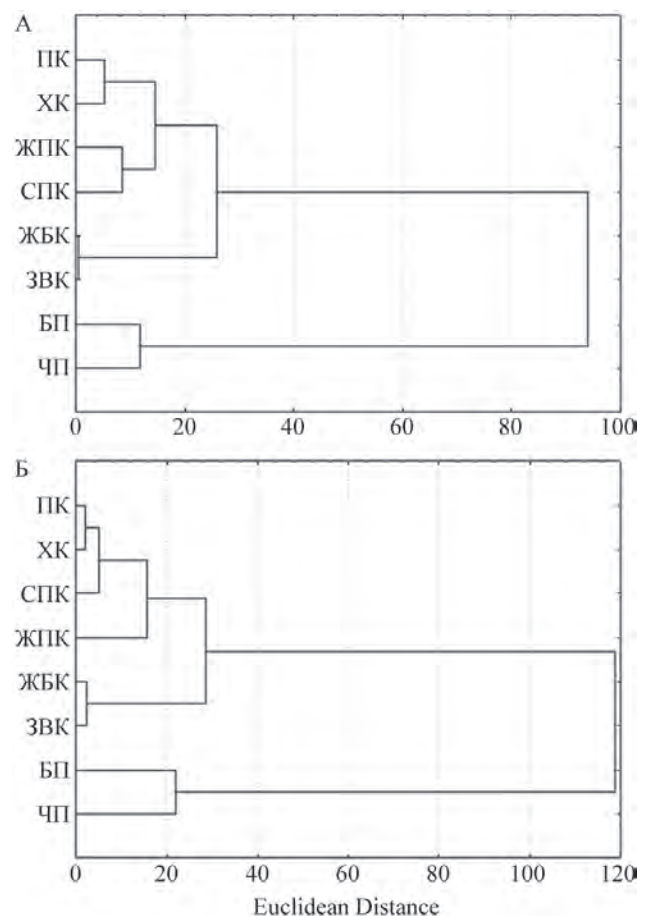


Рис. 1. Дендрограмма сходства камбаловых по линейному росту: А — самцы; Б — самки

Данные по весовому росту исследуемых видов камбаловых были получены по известной, общей для рыб, зависимости массы тела от длины  $W = aL^b$  (Мина, Клевезаль, 1972, 1976; Фадеев, 1987; Алимов, 1989). Из представленных в таблице 7 значений констант уравнения видно, что у всех самцов, за исключением желтобрюхой и звездчатой камбал, упитанность тела с увеличением длины возрастает ( $b > 3$ ). Среди самок аналогичная динамика упитанности характерна лишь для палтусов, хоботной и палтусовидной камбал.

На основе рассчитанных по уравнению роста Берталанфи средних показателей длины тела особей в возрастных группах и параметров уравнения зависимости массы тела от длины, находили массу особей соответствующего возраста.

Исследованиями установлено, что в весовом росте самцов и самок камбаловых, как и в линейном, имеет место половой диморфизм, проявляющийся в более быстром, чем у самцов, нарастании массы тела самок с возрастом.

Графическое отражение результатов анализа межвидового сходства в динамике весового роста показало картину, сходную с той, что проявилась в видовых особенностях линейного роста (рис. 2, табл. 8, 9). По комплексу параметров массы тела в наблюдаемых возрастных группах все исследуемые виды также группируются в три кластера. Первый, наиболее дистанцированный от других кластер, объединяет популяции видов, характеризующиеся быстрым нарастанием массы тела с возрастом. К ним можно отнести белокорого и черного палтусов. Вторую группу формируют звездчатая и четырехбугорчатая камбалы, характеризующиеся средним темпом весового роста. Третью — медленно растущие желтоперая, палтусовидная, хоботная и полярная камбалы.

**Динамика биомассы и продукция.** На основе рассчитанных коэффициентов естественной смертности и средней массы тела камбал в возрастных группах рассчитали долю биомассы отдельных поколений в общей ихтиомассе популяции. Известно, что нарастание биомассы популяции лишь в определенных пределах ускоряется параллельно с индивидуальным весовым ростом

Таблица 5. Матрица Евклидовых дистанций по линейному росту самцов камбаловых рыб

	ПК	ХК	ЖПК	СПК	ЖБК	ЗВК	БП	ЧП
ПК	0,000	5,127	21,130	12,802	35,110	35,555	111,093	113,252
ХК	5,128	0,000	16,125	7,714	30,171	30,615	106,000	108,244
ЖПК	21,130	16,125	0,000	8,475	14,079	14,520	90,055	92,129
СПК	12,802	7,714	8,475	0,000	22,552	22,993	98,294	100,546
ЖБК	35,110	30,171	14,079	22,552	0,000	0,458	76,510	78,187
ЗВК	35,555	30,615	14,520	22,993	0,458	0,000	76,069	77,741
БП	111,093	106,000	90,055	98,294	76,510	76,069	0,000	11,647
ЧП	113,252	108,244	92,129	100,546	78,187	77,741	11,647	0,000

Таблица 6. Матрица Евклидовых дистанций по линейному росту самок камбаловых рыб

	ПК	ХК	ЖПК	СПК	ЖБК	ЗВК	БП	ЧП
ПК	0,000	1,871	17,348	5,888	35,149	33,376	140,879	126,984
ХК	1,871	0,000	15,758	4,073	33,594	31,871	139,352	125,603
ЖПК	17,348	15,758	0,000	13,346	17,845	16,194	123,608	110,089
СПК	5,888	4,073	13,346	0,000	31,055	29,511	136,745	123,426
ЖБК	35,149	33,594	17,845	31,055	0,000	2,390	105,764	92,482
ЗВК	33,376	31,871	16,194	29,511	2,390	0,000	107,508	93,918
БП	140,879	139,352	123,608	136,745	105,764	107,508	0,000	21,898
ЧП	126,984	125,603	110,089	123,426	92,482	93,918	21,898	0,000

Таблица 7. Параметры уравнения зависимости массы тела от длины у камбаловых рыб

Вид	Самцы		Самки	
	a	b	a	b
ЖПК	0,0085	3,0348	0,0113	2,9451
ЖБК	0,0144	2,9198	0,0187	2,8696
СПК	0,0035	3,2691	0,0067	3,0559
ЗВК	0,0353	2,6523	0,0293	2,7259
ПК	0,0082	3,0326	0,0149	2,7808
ХК	0,0049	3,1804	0,0074	3,0668
БП	0,0033	3,2829	0,0078	3,0624
ЧП	0,0024	3,3021	0,0027	3,2846

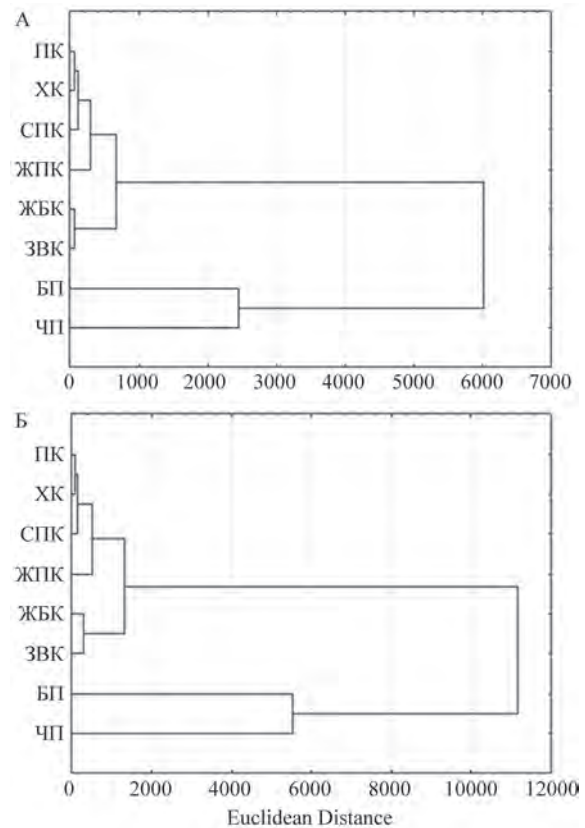


Рис. 2. Дендрограмма сходства камбаловых рыб по весовому росту: А — самцы; Б — самки

рыб (Никольский, 1965). Очень скоро происходит перегиб кривой нарастания биомассы популяции в сторону ее непрерывного снижения (Тюрин, 1972; Никольский, 1974). В целом, динамика нарастания и убыли биомассы популяции описывается одновершинной куполообразной кривой. У популяций рыб с разной длительностью жизненного цикла кульминационные значения биомассы наступают в разном возрасте.

В популяциях североохотоморских камбаловых рыб также проявляется общий характер распределения биомассы по возрастным группам (рис. 3). В зависимости от темпов весового роста и скорости естественной убыли рыб с возрастом, между видами камбаловых наблюдаются достаточно существенные различия в асимметрии параболических кривых динамики биомассы, характеризующих разную скорость нарастания и убыли биомассы.

Наибольшая амплитуда таких изменений наблюдается у полярной камбалы. Несмотря на постоянное снижение численности рыб с возрастом,

в первые годы жизни высокие приросты массы тела особей обеспечивают быстрое нарастание биомассы до максимальных значений. У самцов кульминация биомассы и ее равновесное состояние (когда прирост биомассы равен ее убыли) происходит в четырехгодовалом возрасте, когда при относительной численности 14,3% их совокупная биомасса составляет не менее 21,5% общей биомассы популяции. У самок вида это происходит на год позже, при относительной численности и биомассе поколения 6,5% и 17,1% соответственно.

Напротив, самая низкая траектория нарастания биомассы и ее убыли наблюдается у белокопалтуса. У самцов этого вида кульминационные значения биомассы формирует поколение 10-годовалых рыб. При относительно низкой численности, 1,5% от общего количества особей этого пола, ихтиомасса рыб данного поколения достигает 8,2% от общего запаса. У самок кульминация биомассы наблюдается тремя годами позднее — в возрасте 13-ти полных лет. В этом возрасте относительная численность особей пола со-

Таблица 8. Матрица Евклидовых дистанций по весовому росту самцов камбаловых рыб

	ПК	ХК	ЖПК	СПК	ЖБК	ЗВК	БП	ЧП
ПК	0,000	58,972	360,617	147,994	792,928	836,100	7533,929	5213,405
ХК	58,972	0,000	302,944	90,055	736,750	779,194	7475,058	5155,205
ЖПК	360,617	302,944	0,000	212,912	435,971	476,766	7177,840	4852,996
СПК	147,994	90,055	212,912	0,000	647,031	689,214	7386,806	5065,435
ЖБК	792,928	736,750	435,971	647,031	0,000	55,519	6769,990	4429,247
ЗВК	836,100	779,194	476,766	689,214	55,519	0,000	6719,768	4381,844
БП	7533,929	7475,058	7177,840	7386,806	6769,990	6719,768	0,000	2443,811
ЧП	5213,405	5155,205	4852,996	5065,435	4429,247	4381,844	2443,811	0,000

Таблица 9. Матрица Евклидовых дистанций по весовому росту самок камбаловых рыб

	ПК	ХК	ЖПК	СПК	ЖБК	ЗВК	БП	ЧП
ПК	0,000	66,506	528,637	138,216	1325,432	1602,125	14 393,996	9081,913
ХК	66,506	0,000	567,240	164,568	1366,342	1639,905	14 425,784	9120,897
ЖПК	528,637	567,240	0,000	403,188	799,230	1073,658	13 867,150	8554,112
СПК	138,216	164,568	403,188	0,000	1202,380	1475,384	14 262,161	8956,405
ЖБК	1325,432	1366,342	799,230	1202,380	0,000	288,433	13 084,777	7756,847
ЗВК	1602,125	1639,905	1073,658	1475,384	288,433	0,000	12 799,932	7481,179
БП	14 393,996	14 425,784	13 867,150	14 262,161	13 084,777	12 799,932	0,000	5522,814
ЧП	9081,913	9120,897	8554,112	8956,405	7756,847	7481,179	5522,814	0,000

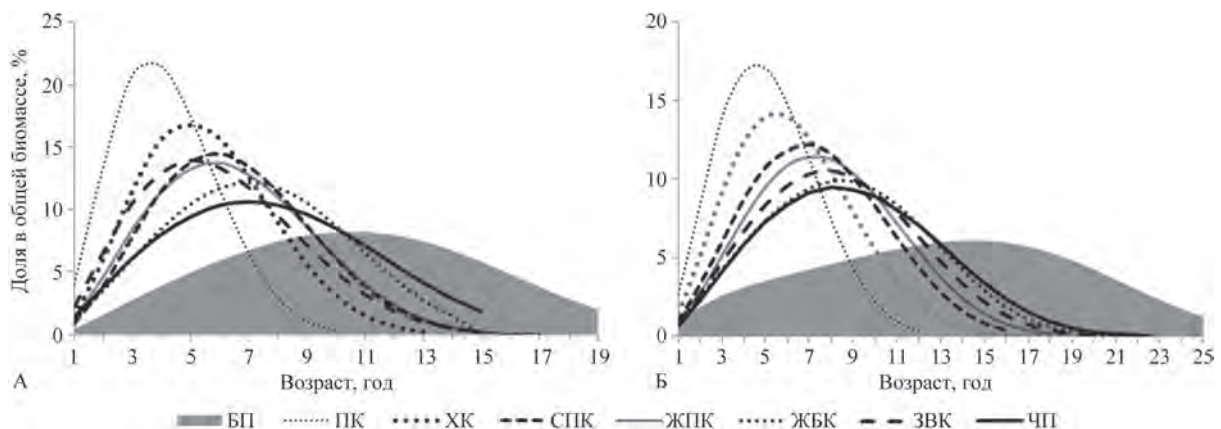


Рис. 3. Динамика биомассы поколений самцов (А) и самок (Б) камбаловых рыб

ставляет лишь 0,7%, в то время как их биомасса на порядок выше и достигает 6,0%.

Тренды динамики биомассы остальных видов камбаловых рыб, в разной степени дистанцируясь друг от друга (в зависимости от видовых особенностей индивидуального весового роста и темпов естественной убыли рыб), занимают промежуточное положение между короткоцикловой полярной камбалой и долгоживущим белокорым палтусом.

Общеизвестно, что продуктивность системы — это ее способность производить подобное себе вещество (Заика, 1983), а продукция есть все произведенное данной биосистемой за рассматриваемое время вещество с вычетом затрат на обмен, независимо от того, находится ли оно в конце исследуемого периода в системе или элиминировано.

На основании полученных значений весового роста и темпов естественной убыли рыб с возрастом, была рассчитана годовая соматическая продукция отдельных поколений самцов и самок изучаемых видов камбал. Динамика продуцирования биомассы поколениями рыб представлена на рис. 4.

Расчеты показали, что самцы и самки всех исследуемых видов рыб (как короткоциклового, так и долгоживущих) характеризуются общим типом динамики продуцирования биомассы с возрастом. Большинство исследуемых видов (шесть из восьми) наиболее интенсивно производят соматическую продукцию на втором–третьем году жизни. В этом возрасте наибольшей продуктивностью характеризуются самцы и самки черного палтуса, а самые низкие значения этого показателя имеют ровесники полярной камбалы. У всех видов камбаловых величина производимой поколениями соматической продукции после быстрого достижения максимума монотонно снижается. В старших возрастах наблюдается тенденция к стабили-

зации продуцирования соматической биомассы на минимальном уровне.

Следует отметить, что в поколениях рыб разного возраста соотношение продукции, произведенной особями, остающимися в системе (ΔВ), и биомассой рыб, выбывших из нее вследствие естественной смертности (В<sub>с</sub>), не остается постоянным (табл. 10, 11).

В младших возрастных группах основную долю в общей годовой продукции занимает биомасса, произведенная рыбами, остающимися в системе. У самцов и самок разных видов, переживших первый год жизни, она составляет 64,9–77,5 и 62,2–75,2% соответственно.

С возрастом все большее значение в общей годовой продукции начинает занимать продукция элиминированных рыб. Составляя у разных видов в первый год жизни 22,5–35,1% у самцов и 24,8–37,8% у самок, она к концу жизненного цикла возрастает: у первых до 89,7–99,3%, у вторых — до 92,3–99,9%.

В целом, у всех исследуемых видов североокеанских камбаловых рыб совокупную величину соматической продукции, произведенную всеми поколениями за год, примерно в равных долях, составляет продукция особей, остающихся в системе, и биомасса особей, выбывших из нее вследствие естественной смертности, при небольшом превышении этой величины у вторых.

Считаем важным также отметить следующее. Графическое представление данных таблиц 10 и 11 показало, что, независимо от длительности жизненного цикла и видовых особенностей продуцирования соматической биомассы рыбами разного возраста и пола, кривые изменения продукции особей, остающихся в системе и выбывших из нее, пересекаются в равном соотношении. Вертикаль, проведенная из точки пересечения кривых на ось

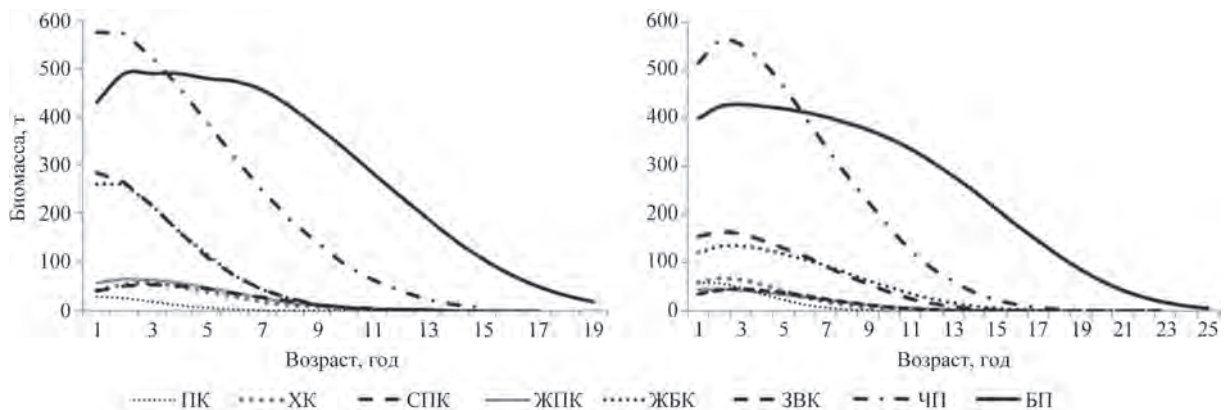


Рис. 4. Динамика абсолютных значений продукции поколений самцов (слева) и самок (справа) камбаловых рыб

абсцисс возрастных классов, ожидаемо приходится на возраст полового созревания рыб (рис. 5).

Наиболее ярко видовые особенности в динамике соотношения разных показателей общей соматической продукции проявляются при сопоставлении короткоциклового полярной камбалы и долгоживущего белокорого палтуса. У самок первого вида относительная величина продукции, производимой особями, остающимися в системе, имеет однонаправленный характер монотонного снижения. Напротив, у самок белокорого палтуса,

благодаря более низким, чем у полярной камбалы, темпам смертности и, напротив, высокому темпу весового роста, этот показатель долгое время остается стабильным и начинает снижаться лишь незадолго до наступления половой зрелости особей пола.

Как известно (Методы ..., 1968; Заика, 1983; Алимов, 1989; Дьяков, 2011), одним из наиболее универсальных показателей сравнительной продуктивности видов является величина удельной продукции (Р/В-коэффициент). Этот показатель

Таблица 10. Соотношение годовой продукции рыб, остающихся в системе ( $\Delta B$ ), и продукции потребления ( $B_e$ ) в поколениях самцов североохотоморских камбаловых рыб, %

t, год	ЖПК		ЖБК		СПК		ЗВК		ПК		ХК		БП		ЧП	
	$\Delta B$	$B_e$	$\Delta B$	$B_e$	$\Delta B$	$B_e$	$\Delta B$	$B_e$	$\Delta B$	$B_e$	$\Delta B$	$B_e$	$\Delta B$	$B_e$	$\Delta B$	$B_e$
1	72,8	27,2	64,9	35,1	74,2	25,8	73,2	26,8	72,3	27,7	77,5	22,5	66,2	33,8	63,2	36,8
2	68,6	31,4	62,6	37,4	69,2	30,8	67,3	32,7	59,2	40,8	70,3	29,7	65,3	34,7	61,9	38,1
3	63,1	36,9	58,7	41,3	62,3	37,7	60,2	39,8	45,2	54,8	60,4	39,6	63,9	36,1	59,6	40,4
4	56,7	43,3	53,7	46,3	54,6	45,4	51,3	48,7	33,1	66,9	50,6	49,4	63,1	36,9	57,2	42,8
5	48,5	51,5	48,2	51,8	46,0	54,0	41,2	58,8	23,8	76,2	40,3	59,7	63,8	36,2	53,8	46,2
6	40,3	59,7	40,9	59,1	37,6	62,4	31,4	68,6	15,6	84,4	30,8	69,2	60,4	39,6	49,3	50,7
7	31,9	68,1	32,9	67,1	29,8	70,2	22,8	77,2	10,0	90,0	22,7	77,3	57,5	42,5	44,1	55,9
8	24,0	76,0	25,5	74,5	22,6	77,4	16,7	83,3	6,5	93,5	16,6	83,4	56,4	43,6	38,2	61,8
9	18,0	82,0	18,9	81,1	17,0	83,0	11,5	88,5	4,0	96,0	12,5	87,5	52,9	47,1	32,2	67,8
10	13,5	86,5	13,7	86,3	12,7	87,3	7,7	92,3	2,2	97,8	8,4	91,6	48,8	51,2	25,8	74,2
11	9,7	90,3	9,3	90,7	9,3	90,7	5,2	94,8	—	—	5,7	94,3	43,9	56,1	20,4	79,6
12	6,3	93,7	6,3	93,7	6,5	93,5	3,3	96,7	—	—	4,2	95,8	38,8	61,2	15,7	84,3
13	4,1	95,9	4,0	96,0	4,7	95,3	2,1	97,9	—	—	2,5	97,5	33,7	66,3	11,6	88,4
14	3,0	97,0	2,6	97,4	3,5	96,5	1,5	98,5	—	—	—	—	28,5	71,5	8,5	91,5
15	2,1	97,9	—	—	2,4	97,6	1,0	99,0	—	—	—	—	23,8	76,2	6,1	93,9
16	1,3	98,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19,6	80,4	—	—
17	0,7	99,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16,0	84,0	—	—
18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12,9	87,1	—	—
19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10,3	89,7	—	—
В целом	46,8	53,2	45,1	54,9	48,0	52,0	45,9	54,1	44,2	55,8	47,0	53,0	49,2	50,8	47,2	52,8

Таблица 11. Соотношение годовой продукции рыб, остающихся в системе ( $\Delta B$ ), и продукции потребления ( $B_e$ ) в поколениях самок североохотоморских камбаловых рыб, %

t, год	ЖПК		ЖБК		СПК		ЗВК		ПК		ХК		БП		ЧП	
	$\Delta B$	$B_e$	$\Delta B$	$B_e$	$\Delta B$	$B_e$	$\Delta B$	$B_e$	$\Delta B$	$B_e$	$\Delta B$	$B_e$	$\Delta B$	$B_e$	$\Delta B$	$B_e$
1	72,8	27,2	65,8	34,2	71,9	28,1	70,4	29,6	73,6	26,4	75,2	24,8	62,2	37,8	66,5	33,5
2	70,8	29,2	65,1	34,9	70,0	30,0	69,1	30,9	65,8	34,2	69,7	30,3	61,8	38,2	64,5	35,5
3	67,7	32,3	63,9	36,1	66,3	33,7	67,1	32,9	56,3	43,7	62,6	37,4	61,1	38,9	62,2	37,8
4	63,6	36,4	62,1	37,9	60,7	39,3	63,9	36,1	45,5	54,5	54,5	45,5	60,9	39,1	60,1	39,9
5	58,1	41,9	59,9	40,1	55,3	44,7	60,1	39,9	34,8	65,2	45,5	54,5	61,0	39,0	57,7	42,3
6	52,1	47,9	56,8	43,2	48,7	51,3	55,5	44,5	25,2	74,8	36,6	63,4	61,0	39,0	54,5	45,5
7	45,5	54,5	52,8	47,2	40,2	59,8	49,0	51,0	18,0	82,0	29,1	70,9	60,8	39,2	50,6	49,4
8	38,3	61,7	46,9	53,1	32,9	67,1	42,0	58,0	12,6	87,4	22,8	77,2	60,1	39,9	46,1	53,9
9	30,9	69,1	40,8	59,2	26,3	73,7	35,6	64,4	8,0	92,0	17,2	82,8	59,1	40,9	41,1	58,9
10	24,6	75,4	34,6	65,4	20,4	79,6	28,7	71,3	5,3	94,7	12,4	87,6	57,3	42,7	35,4	64,6
11	19,5	80,5	27,9	72,1	15,3	84,7	22,4	77,6	3,5	96,5	9,1	90,9	54,9	45,1	29,2	70,8
12	15,1	84,9	22,7	77,3	10,7	89,3	17,3	82,7	2,2	97,8	6,8	93,2	51,6	48,4	23,8	76,2
13	11,3	88,7	17,9	82,1	7,9	92,1	13,4	86,6	—	—	4,9	95,1	47,8	52,2	19,4	80,6
14	8,3	91,7	13,5	86,5	5,9	94,1	10,5	89,5	—	—	3,4	96,6	43,7	56,3	15,0	85,0
15	6,2	93,8	10,2	89,8	3,8	96,2	7,8	92,2	—	—	2,3	97,7	39,1	60,9	11,5	88,5
16	4,6	95,4	7,8	92,2	2,5	97,5	5,6	94,4	—	—	1,7	98,3	34,7	65,3	8,8	91,2
17	3,2	96,8	5,9	94,1	—	—	4,2	95,8	—	—	1,2	98,8	30,5	69,5	6,6	93,4
18	2,2	97,8	4,3	95,7	—	—	3,0	97,0	—	—	0,6	99,4	26,3	73,7	5,0	95,0
19	—	—	3,1	96,9	—	—	2,1	97,9	—	—	0,5	99,5	22,5	77,5	3,7	96,3
20	—	—	2,1	97,9	—	—	1,5	98,5	—	—	0,3	99,7	19,0	81,0	2,6	97,4
21	—	—	1,4	98,6	—	—	1,1	98,9	—	—	0,1	99,9	16,1	83,9	1,9	98,1
22	—	—	0,9	99,1	—	—	0,4	99,6	—	—	—	—	13,5	86,5	1,3	98,7
23	—	—	0,5	99,5	—	—	0,4	99,6	—	—	—	—	11,1	88,9	—	—
24	—	—	0,2	99,8	—	—	—	—	—	—	—	—	9,2	90,8	—	—
25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,7	92,3	—	—
В целом	47,8	52,2	47,4	52,6	47,7	52,3	47,5	52,5	45,4	54,6	46,8	53,2	47,6	52,4	47,3	52,7



характеризует скорость продуцирования вещества биосистемой, удачно охарактеризованный Ю.П. Дьяковым (2011) как «коэффициент полезного действия системы». Ранее В.Е. Заика (1983) указывал, что связь удельной продукции с возрастом выражена обратной зависимостью, которую можно смоделировать гиперболической функцией.

Проведенные Ю.П. Дьяковым (2002) исследования индивидуальной продукции семи видов западнокамчатских камбал показали, что у большинства из исследованных видов эта связь также может быть описана гиперболической функцией, и подтвердили общий характер установленной В.Е. Заикой (1983) закономерности.

Наши расчеты Р/В-коэффициента восьми видов североохотоморских камбаловых рыб позволили установить, что аналогичный характер динамики удельной продукции с возрастом проявляется у камбаловых рыб и на популяционном (системном) уровне (рис. 6). При общем направлении динамики

снижения удельной продукции у самцов и самок, скорость продуцирования вещества у них отличается. У самцов, имеющих меньшую продолжительность жизни, чем самки, этот процесс происходит динамичнее.

В межвидовом аспекте наибольшей скоростью продуцирования обладает короткоцикловая полярная камбала, у которой общий (с учетом продукции потребления) Р/В-коэффициент у самцов составляет 0,87, у самок — 0,75. Напротив, самые низкие показатели имеет долгоживущий белокорый палтус. У самцов и самок этого вида удельная скорость продуцирования соматической биомассы не превышает 0,48 и 0,44 соответственно (табл. 12).

Таблица 12. Значения удельной продукции (Р/В) североохотоморских камбаловых рыб

Пол	ПК	ХК	СПК	ЖПК	ЖБК	ЗВК	ЧП	БП
Самцы	0,8720	0,7518	0,6538	0,6225	0,6115	0,5522	0,5634	0,4858
	0,3855	0,3534	0,3061	0,2913	0,2895	0,2544	0,2657	0,2411
Самки	0,7121	0,6303	0,6346	0,5507	0,5217	0,4999	0,4977	0,4423
	0,3235	0,2937	0,3027	0,2632	0,2475	0,2373	0,2354	0,2158
Оба пола	0,7516	0,6657	0,6443	0,5793	0,5460	0,5235	0,5245	0,4621
	0,3389	0,3119	0,3046	0,2744	0,2546	0,2446	0,2477	0,2271

Примечание. Над чертой — общая удельная продукция; под чертой — удельная продукция рыб, находящихся в системе

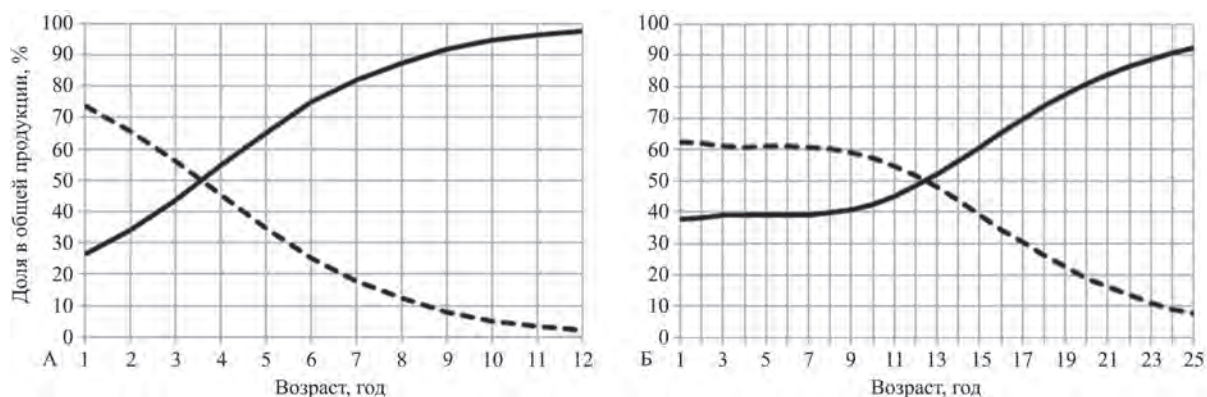


Рис. 5. Динамика соотношения продукции в поколениях самок полярной камбалы (А) и белокорого палтуса (Б). Сплошная линия —  $V_c$ , пунктирная —  $\Delta B$

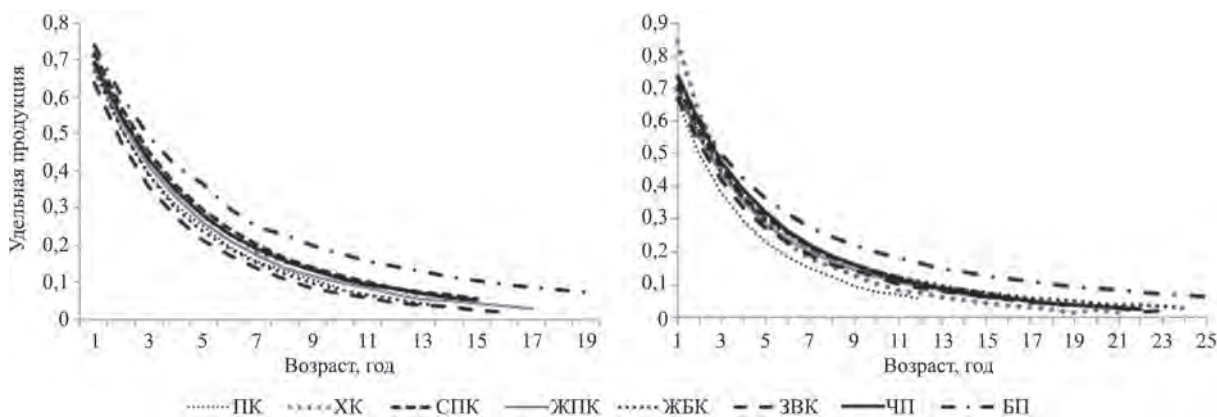


Рис. 6. Изменение годовой удельной продукции с возрастом в поколениях самцов (слева) и самок (справа) камбаловых рыб

В 90-х годах прошлого века Е.П. Дулеповой и Л.А. Борцом (1994) при оценке величины биомассы донных рыб западнокамчатского шельфа были установлены показатели их продуктивности. Имеющиеся в статье данные по биомассе запасов и соматической продукции массовых видов донных рыб позволили нам рассчитать  $P/V$ -коэффициенты четырех массовых видов камбал. Наиболее высокой скоростью продуцирования характеризуется желтоперая камбала, имеющая  $P/V$ -коэффициент 0,42. Аналогичные показатели у желтобрюхой, палтусовидной и хоботной камбал составляют соответственно 0,28, 0,35 и 0,38. Поскольку оценка биомассы западнокамчатских камбал выполнена авторами по уловам рыб в прижизненном состоянии, то можно полагать, что рассчитанные нами по данным о биомассе запасов камбал и их продукции значения  $P/V$ -коэффициента представляют собой показатель скорости продуцирования рыб, находящихся на момент проведения донной съемки в системе. Сопоставление этих данных с нашими данными показало, что скорость формирования продукции у североохотоморских камбал существенно ниже, чем западнокамчатских. По всей видимости, сравнительно низкая величина запасов североохотоморских камбал обусловлена не только неблагоприятными условиями обитания в раннем онтогенезе и, как следствие, высокой смертностью ранней молоди (Фадеев, 1987), но и более низкой скоростью формирования соматической продукции в условиях северной части Охотского моря.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Особенности линейно-весагого роста массовых видов камбаловых рыб северной части Охотского моря предопределяют значительную видовую изменчивость этого процесса и позволяют дифференцировать исследуемые виды на группы. Наиболее дистанцированную группу от других видов камбаловых составляют белокорый и черный палтусы. Оба вида характеризуются самыми высокими темпами роста, намного превосходящими аналогичные показатели других видов камбаловых. Хорошо обособленный кластер образуют также желтобрюхая и звездчатая камбалы, растущие средними темпами. Оба вида по динамике линейного роста занимают промежуточное положение между палтусами и другими видами камбал.

В зависимости от темпов весового роста и скорости естественной убыли рыб с возрастом, между видами камбаловых наблюдаются достаточно существенные различия в асимметрии параболических кривых динамики биомассы, характеризующих разную скорость нарастания биомассы и ее убыли. Наибольшая амплитуда таких изменений наблюдается у короткоциклового полярной камбалы. Напротив, самая низкая траектория нарастания биомассы и ее убыли наблюдается у долгоживущего белокорого палтуса. У самцов этого вида кульминационные значения биомассы достигаются поколением десятигодовалых рыб, у самок — в возрасте 13 полных лет.

В целом, у всех исследуемых видов североохотоморских камбаловых рыб совокупную величину соматической продукции, произведенной всеми поколениями за год, примерно в равных долях составляет продукция особей, остающихся в системе и выбывших из нее вследствие естественной смертности, при небольшом превышении этой величины у вторых.

Сопоставление полученных данных с литературными сведениями показало, что по удельной продукции североохотоморские камбалы существенно уступают таковым западнокамчатского шельфа. По всей видимости, сравнительно низкая величина запасов североохотоморских камбал обусловлена не только неблагоприятными условиями обитания в раннем онтогенезе и, как следствие, высокой смертностью ранней молоди (Фадеев, 1987), но и более низкой скоростью формирования соматической продукции в условиях северной части Охотского моря.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф.* 1989. Введение в продукционную биологию: монография. Л.: Гидрометеоиздат. 152 с.
- Борец Л.А.* 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение: монография. Владивосток: ТИНРО-Центр. 217 с.
- Дулепова Е.П.* 1987. Продукция массовых видов донных рыб Берингова и Охотского морей // В кн. Математическое моделирование популяционных экологических процессов. Владивосток: ИАПУ ДВНЦ АН СССР. С. 34–40.
- Дулепова Е.П., Борец Л.А.* 1985. Трофические связи и продукция бентофагов на западнокамчатском

шельфе // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 110. С. 13–19.

Дулепова Е.П., Борец Л.А. 1990. Состав, трофическая структура и продуктивность донных сообществ на шельфе Охотского моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 111. С. 30–48.

Дулепова Е.П., Борец Л.А. 1994. Продуктивность и трофические связи донных сообществ западнокамчатского шельфа // Биол. моря. Т. 20. № 45. С. 359–364.

Дьяков Ю.П. 2002. Индивидуальная продукция массовых видов западнокамчатских камбал сем. Pleuronectidae // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев-зап части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 6. С. 100–115.

Дьяков Ю.П. 2011. Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России (пространственная организация фауны, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций): монография. Петропавловск-Камчатский. 426 с.

Заика В.Е. 1983. Сравнительная продуктивность гидробионтов: монография. Киев: Наукова Думка. 208 с.

Зыков Л.А. 1986. Метод оценки коэффициентов естественной смертности дифференцированных по возрасту рыб // Сб. науч. тр. ГОСНИОРХ. Вып. 243. С. 14–21.

Методы определения продукции водных животных. 1968 / Под ред. Г.Г. Винберга. Минск: Высшая школа. 239 с.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. Анализ на уровне организма. М.: Наука. 291 с.

Науменко Н.И. 2001. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока: монография. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. 334 с.

Николотова Л.А. 1970. Материалы по эмбриональному развитию некоторых видов камбал // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 74. С. 22–41.

Никольский Г.В. 1965. Теория динамики стада рыб. М.: Наука, 382 с.

Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб: монография. М.: Пищ. пром-сть. 448 с.

Перцева-Остроумова Т.А. 1961. Размножение и развитие дальневосточных камбал: монография. М.: АН СССР. 486 с.

Тюрин П.В. 1972. «Нормальные» кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как основа регулирования рыболовства // Изв. ГОСНИОРХ. Т. 71. С. 71–127.

Фадеев Н.С. 1987. Северотихоокеанские камбалы: монография. М.: Агропромиздат. 175 с.

Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В., Шестаков А.В., Волобуев В.В. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря: монография. Владивосток: Дальнаука. 204 с.

Юсупов Р.Р. 2010. Эмбрионально-личиночное развитие полярной камбалы *Liopsetta glacialis* (Pleuronectidae) Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 162. С. 179–193.

Юсупов Р.Р. 2011. Размножение и развитие звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae) Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 166. С. 38–58.

Юсупов Р.Р. 2013. Эмбрионально-личиночное развитие желтоперой камбалы *Limanda aspera* (Pleuronectidae) северной части Охотского моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 175. С. 1–14.

Orcutt H.G. 1950. The life history of the Starry flounder *Platichthys stellatus*: Dep.Nat.Res.Dev.Fish and Game Bur.of mar.fish // Fish.Bull. № 58. 68 p.