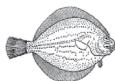


УДК 597.587.9-116(265.3)

DOI 10.15853/2072-8212.2016.43.5-23

## ПОПУЛЯЦИОННАЯ ПЛОДОВИТОСТЬ МАССОВЫХ ВИДОВ КАМБАЛ (PLEURONECTIDAE) ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

Ю.П. Дьяков



Гл. н. с., д-р биол. наук, Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии 683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18  
Тел.: (4152) 42-19-87. E-mail: Diakov.u.p@kamniro.ru

КАМБАЛЫ, ВОСТОЧНАЯ ЧАСТЬ ОХОТСКОГО МОРЯ, ПОПУЛЯЦИОННАЯ ПЛОДОВИТОСТЬ, ЧИСЛЕННОСТЬ ПОТОМСТВА

Дана характеристика величины и межгодовой изменчивости абсолютной и относительной популяционной плодовитости пяти массовых видов камбал, обитающих в восточной части Охотского моря. Сделана оценка влияния родительской популяционной плодовитости на формирование численности потомства у этих видов. Результаты исследований свидетельствуют, что степень такого влияния может зависеть от обособленности местообитания вида в период нереста, его численности и темпа воспроизводства.

## POPULATION FECUNDITY OF MASS SPECIES OF FLATFISHES (PLEURONECTIDAE) IN THE EASTERN PART OF THE SEA OF OKHOTSK

Yurii P. Diakov

Leading Scientist, Dr. of Science (Biology); Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography 683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya, 18  
Tel.: (4152) 42-19-87. E-mail: Diakov.u.p@kamniro.ru

FLOUNDERS, EASTERN PART OF THE SEA OF OKHOTSK, POPULATION FECUNDITY, GENERATION STOCK ABUNDANCE

The value and the year-to-year dynamics of the absolute and relative population fecundity of five mass species of Pleuronectidae is characterized for the eastern part of the Sea of Okhotsk. Estimation of the effects of parental fecundity onto the progeny stock abundance is made for these species. Results of the research indicate, that the effects depend on the level of habitat isolation during spawning, stock abundance and reproduction rate.

Популяционная плодовитость является исходной величиной, определяющей численность поколений. Различают два показателя популяционной плодовитости: абсолютную и относительную. Термин «абсолютная популяционная плодовитость» выражает общее число икринок, выметанных всеми самками популяции за нерестовый сезон. За относительную популяционную плодовитость обычно принимается ее средневзвешенная величина у самок данной возрастной структуры нерестового стада (Никольский, 1974).

Популяционная плодовитость формируется под влиянием таких факторов, как индивидуальная плодовитость, размерно-возрастная структура и численность половозрелых самок. Таким образом, она является своего рода интегральным показателем состояния популяции и может существенным образом изменяться в течение времени.

Сведений, касающихся непосредственных исследований популяционной плодовитости дальневосточных камбал, в литературе очень мало. По отношению к восточно-охотоморским камбалам

результаты ее оценки ранее опубликованы В.И. Тихоновым (1982) и нами (Дьяков, 1995; Дьяков, 2002). В этих публикациях приводятся величины и изменчивость популяционной плодовитости в отдельные периоды у основных промысловых видов камбал западно-камчатского шельфа.

Описание популяционной плодовитости и ее динамики у камбал восточной части Охотского моря не является единственной целью настоящей работы. Являясь исходным уровнем, с которого начинает формироваться численность генерации, плодовитость все же, по мнению некоторых исследователей (например, Т.Ф. Дементьевой, 1976), не относится к первостепенным факторам, определяющим урожайность потомства, а занимает подчиненное положение. К основным же причинам, влияющим на формирование численности поколений, указанный автор и ряд других исследователей относят условия среды.

В этой связи интересно и целесообразно рассмотреть, насколько велика роль популяционной плодовитости в формировании численности по-

томства у основных промысловых видов камбал, обитающих в наиболее продуктивном по отношению к ним районе — восточной части Охотского моря. Полученные результаты послужат существенным вкладом в разработку методов прогнозирования, а также в стратегию управления их запасами.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Прямая оценка абсолютной популяционной плодовитости чрезвычайно трудоемка. Метод прямого учета требует выполнения регулярных ихтиопланктонных съемок, полностью охватывающих как районы обитания популяций, так и периоды нереста, которые у исследуемых восточно-океанских камбал, в общей сложности, продолжаются с февраля по сентябрь (Дьяков, 2011). По этой причине единственно возможным методом оценки данного показателя для камбал является его расчет на основе зависимости индивидуальной плодовитости от размеров или возраста половозрелых самок и абсолютной их численности.

Численность камбал в водах восточной части Охотского моря оценивали методом прямого учета посредством ежегодных траловых съемок на шельфе Западной Камчатки в период с 1963 по 2015 гг. Соотношение полов, доля половозрелых самок и индивидуальная абсолютная плодовитость в зависимости от длины тела и возраста установлены ранее (Тихонов, 1968, 1977, 1982; Дьяков, 2002, 2014а, б, 2015). Эти зависимости хорошо выражены, довольно жестко детерминированы, что позволило смоделировать соответствующие связи и использовать полученные модели в расчете популяционной плодовитости. Таким образом, абсолютная популяционная плодовитость, по некоторым составляющим, является расчетной. Величину относительной популяционной плодовитости рассчитали как средневзвешенную плодовитость одной самки при конкретной возрастной структуре половозрелых самок в популяции в соответствующем году.

В качестве объекта исследований взяты пять наиболее многочисленных в данном районе видов камбал: желтоперая (*Limanda aspera*), четырехбугорчатая (*Pleuronectes quadrituberculatus*), сахалинская (*Limanda sakhalinensis*), хоботная (*Myzopsetta proboscidea*) и узкозубая палтусовидная (*Hippoglossoides elassodon*).

Для решения поставленных задач последовательно использовали статистические методы: корреляционный, регрессионный и дисперсионный анализы.

Корреляционный анализ выполнили с целью сравнить величину связи различных показателей состояния родительской части популяции, в том числе и популяционной плодовитости, с численностью произведенного потомства. Таким методом предварительно оценивали роль популяционной плодовитости в динамике популяций камбал. Численность поколений в потомстве в разном возрасте определили методом прямого учета посредством ежегодных траловых съемок. Следует иметь в виду, что таким способом численность младших возрастных групп учитывается не полностью, вследствие особенностей их распределения и селективности орудия лова. Поэтому численность поколений в возрасте до 6–7 лет (в зависимости от вида камбалы) следует считать относительной, которую приняли за индекс численности. Для выполненного нами исследования многолетней динамики популяций это существенной роли не играет.

Ниже приведен список переменных, использованных для корреляционного анализа динамики популяций камбал (буквы в буквенно-цифровых обозначениях показывают, что переменная относится к популяциям: ж — желтоперой, ч — четырехбугорчатой, с — сахалинской, х — хоботной, п — палтусовидной камбал). В перечень переменных входят следующие показатели состояния популяций:

- 1) 1ж, 1ч, 1с, 1х, 1п — учетная при съемках численность, млн рыб;
- 2) 2ж, 2ч, 2с, 2х, 2п — учетная при съемках биомасса, тыс. т;
- 3) 3ж, 3ч, 3с, 3х, 3п — суммарное число половозрелых особей, млн рыб;
- 4) 4ж, 4ч, 4с, 4х, 4п — число половозрелых самок, млн рыб;
- 5) 5ж, 5ч, 5с, 5х, 5п — абсолютная популяционная плодовитость, трлн ( $10^{12}$ ) икринок;
- 6) 6ж, 6ч, 6с, 6х, 6п — относительная популяционная плодовитость, тыс. икринок;
- 7) 7ж, 7ч, 7с, 7х, 7п — абсолютная численность нерестового пополнения родительского стада, млн рыб;
- 8) 8ж, 8ч, 8с, 8х, 8п — доля нерестового пополнения в родительском стаде, %;

9) 9ж, 9ч, 9с, 9х, 9п — абсолютная численность достигших половой зрелости рыб в поколении потомства, млн;

10) 10ж, 10ч, 10с, 10х, 10п — относительная к исходной популяционной плодовитости численность (выживаемость) достигших половой зрелости рыб в поколении потомства ( $10^{-5}$ );

11) 11ж, 11ч, 11с, 11х, 11п — средний возраст рыб в половозрелой части популяции, лет;

12) 12ж, 12ч, 12с, 12х, 12п — средний возраст самок в половозрелой части популяции, лет;

13) суммарная учтенная биомасса камбал;

14) 13ж–29ж, 13ч–34ч, 13с–25с, 13х–26х, 13п–29п — учтенная во время траловых съемок численность поколения в потомстве: в возрасте от 1 года до 17 лет — у желтоперой, до 22 лет — у четырехбугорчатой, до 13 лет — у сахалинской, до 14 лет — у хоботной, до 17 лет — у палтусовидной камбал, млн рыб.

Объем материала, использованного для настоящих исследований, показан в табл. 1.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Повышение среднесноголетнего уровня численности большинства исследуемых восточно-охотоморских камбал хорошо прослеживается на фоне ее циклических колебаний с первой половины 1990-х годов (рис. 1). У желтоперой камбалы такой подъем начался раньше: с конца 1970-х и начала 1980-х годов. Вызвано это, по всей видимости, введением экономических зон и прекращением неконтролируемого промысла камбал иностранными рыбаками. Желтоперая камбала, как ведущий вид в группе восточно-охотоморских камбал, несущий основную промысловую нагрузку, отреагировала на снижение пресса эксплуатации раньше других видов.

Возрастание численности камбал привело к увеличению нерестовой части популяций и, соот-

ветственно, к повышению популяционной плодовитости (табл. 2).

Как можно видеть, наиболее высокая абсолютная популяционная плодовитость свойственна двум многочисленным видам камбал — желтоперой и сахалинской.

Максимум абсолютной популяционной плодовитости желтоперой камбалы приходится на середину 1990-х годов, когда ее численность в течение нескольких лет была самой высокой за период наблюдений. Затем она начинает снижаться и в последующий период 2000-х – 2010-х годов стабилизируется, незначительно колеблясь на уровне около 100 трлн икринок.

Другая динамика характерна для сахалинской камбалы. При наличии циклических колебаний численности популяции наблюдается относительно постоянный тренд. Наибольшей численности популяция этого вида достигла в 2014 г. Поэтому его абсолютная популяционная плодовитость, которая до начала 2000-х годов была ниже, чем у желтоперой камбалы, в последующий период превышает аналогичный показатель последнего вида.

Относительная популяционная плодовитость желтоперой камбалы всегда выше, чем сахалинской, вследствие большего количества икры, продуцируемой самками. Максимальных значений этот показатель у обоих видов достиг в 1990-е годы и вызван наличием большой доли в популяциях рыб старшего возраста.

Абсолютная популяционная плодовитость трех других видов камбал намного ниже. Вызвано это как более низкой индивидуальной плодовитостью, особенно у четырехбугорчатой и палтусовидной, так и меньшей численностью нерестовой части популяций, в первую очередь у хоботной и четырехбугорчатой камбал. Наибольшее количество икры, по нашим расчетам,

Таблица 1. Объем фактического материала (число рыб), использованного для исследований популяционной плодовитости восточно-охотоморских камбал  
Table 1. The sample size (number of fish) used in the analysis of the population fecundity of flatfishes in the eastern part of the Sea of Okhotsk

Виды камбал Flatfish species	Измерение длины рыб Individual body length measured	Определение плодовитости (Тихонов, 1982) Individual fecundity estimated (Tikhonov, 1982)
Желтоперая / Yellowfin sole	33 115	459
Четырехбугорчатая / Alaska plaice	10 676	16
Сахалинская / Sakhalin flounder	9680	258
Хоботная / Longhead dab	8924	407
Палтусовидная / Flat-headed flounder	13 976	202

у четырехбугорчатой и хоботной камбал выметано в 1990-е годы, а у палтусовидной — в начале 2000-х.

Относительная популяционная плодовитость четырехбугорчатой камбалы, в связи с межгодовой изменчивостью многовозрастной структуры нерестовой части ее популяции, испытывает более выраженные колебания, чем у других видов.

С целью предварительной оценки степени влияния на динамику популяций внутривидовых факторов, выполнили **корреляционный анализ**. Проведение такого исследования позволяет установить, какой же из внутривидовых факторов в наибольшей степени влияет на формирование численности потомства. Получение такой информации и являлось одной из главных задач данного анализа.

Проведен расчет коэффициентов парных корреляций между всеми перечисленными в разделе «Материал и методика» показателями. Крайние и средние значения этих показателей, которые они принимали в период наблюдений, приведены в таблице 3. Полученные результаты были сведены в корреляционные матрицы, на основе которых построили схемы корреляционных связей между количественными характеристиками популяций каждого вида (рис. 2–6). Для построения схем использовали метод последовательных корреляционных путей (Канеп, 1968). Все популяционные характеристики условно разделили на два блока: блок элементов воспроизводящей части популяции, включающей в себя нерестовое родительское стадо (на схемах обозначены черным цветом), и блок элементов воспроизводимой ча-

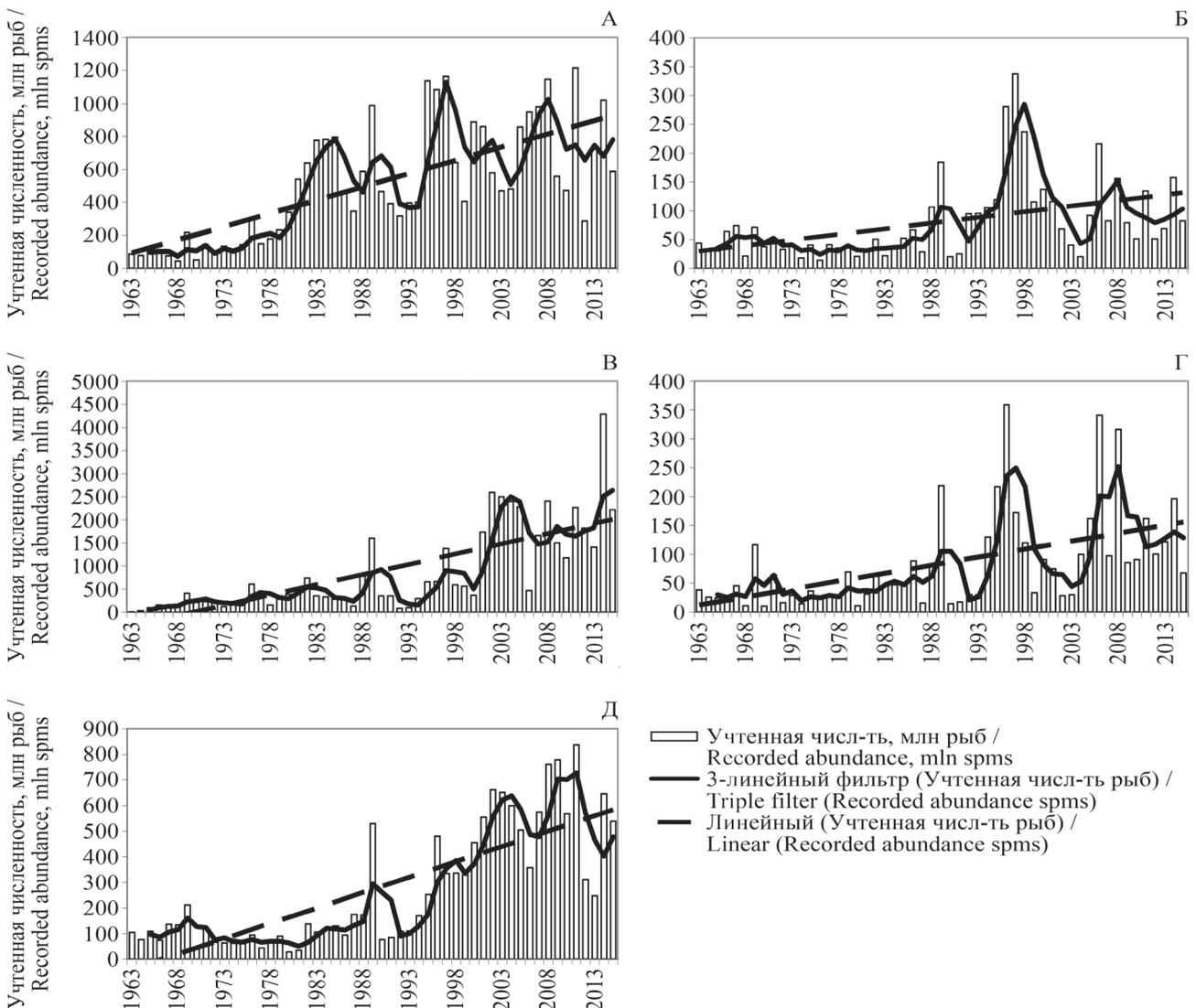


Рис. 1. Многолетняя динамика численности восточно-охотоморских камбал (А — желтоперая, Б — четырехбугорчатая, В — сахалинская, Г — хоботная, Д — палтусовидная)  
Fig. 1. The longterm dynamics of the abundance of the Eastern Okhotsk Sea flatfishes (A — yellowfin sole, Б — Alaska plaice, В — Sakhalin flounder, Г — longhead dab, Д — flat-headed flounder)

сти популяции, т. е. потомство (на схемах — белые прямоугольники). Заштрихованы элементы, обозначающие популяционную плодовитость (абсолютную и относительную). Прямыми линиями соединены наиболее связанные между собой переменные. Буквенно-цифровые выражения

внутри прямоугольников означают переменные в соответствии со списком (см. «Материал и методика»), а числа вне прямоугольников — значения корреляций между ними. Курсивом показаны корреляции ниже 95%-го статистического уровня значимости.

Таблица 2. Многолетняя динамика популяционной плодовитости восточно-охотоморских камбал (буквенно-цифровые обозначения переменных приведены в разделе «Материал и методика»)   
 Table 2. The long-term dynamics of the population fecundity of flansfishes in the eastern part of the Sea of Okhotsk (the alphanumeric characters for the variables are in the section “Material and methods”)

Годы наблюдений Years of observation	Виды камбал, показатели Flatfish species, indicators									
	Желтоперая Yellowfin sole		Четырехбугорчатая Alaska plaice		Сахалинская Sakhalin flounder		Хоботная Longhead dab		Палтусовидная Flat-headed flounder	
	5ж	6ж	5ч	6ч	5с	6с	5х	6х	5п	6п
1963	2,8	793	3,1	245	1,4	263	6,7	502	0,7	80
1964	8,4	646	2,1	243	4,8	270	4,4	497	0,5	79
1965	20,8	577	3,4	286	13,3	267	3,4	475	0,7	77
1966	19,4	662	4,0	229	21,5	268	4,6	509	0,6	81
1967	17,3	615	4,6	216	16,8	262	7,9	503	1,3	83
1968	6,8	565	0,9	227	16,5	261	1,4	478	0,9	79
1969	23,6	598	5,2	263	48,4	253	20,7	504	1,2	76
1970	6,4	571	1,1	200	25,4	255	2,0	512	0,3	79
1971	11,1	439	1,1	195	23,8	233	9,9	490	0,6	77
1972	9,5	448	1,0	205	25,0	225	2,4	489	0,5	79
1973	17,6	426	0,6	163	13,9	248	4,3	484	0,5	80
1974	9,4	478	0,2	130	22,9	243	2,2	466	0,4	76
1975	20,5	532	0,5	157	22,3	237	4,5	469	0,4	77
1976	28,7	513	0,4	182	68,2	246	3,1	473	0,6	76
1977	29,8	488	0,4	133	53,7	254	4,0	482	0,4	76
1978	45,2	629	1,1	177	17,6	248	3,6	472	0,5	79
1979	23,3	400	1,2	223	38,8	241	10,0	481	0,6	79
1980	28,1	500	0,5	183	44,7	248	1,1	449	0,1	73
1981	86,3	408	0,7	156	59,0	255	3,2	451	0,2	74
1982	108,9	622	2,6	223	90,1	258	0,7	37	0,8	76
1983	80,7	576	1,5	284	37,3	235	6,6	484	0,6	87
1984	73,3	507	0,3	123	36,5	246	7,1	488	0,8	78
1985	124,6	615	2,6	201	30,8	243	7,6	490	0,9	84
1986	37,8	523	6,6	283	28,7	226	11,8	474	0,7	84
1987	49,9	567	4,8	331	18,0	287	4,6	578	11,0	168
1988	132,9	763	6,1	267	129,9	302	18,6	657	1,8	149
1989	169,8	680	21,9	258	229,9	292	80,2	643	25,6	165
1990	42,0	571	2,3	257	41,3	290	8,1	630	7,2	169
1991	40,8	450	1,3	229	58,0	325	4,4	591	5,1	169
1992	45,0	571	2,2	154	15,9	364	2,7	451	6,5	170
1993	79,7	627	3,6	199	17,7	345	4,9	546	6,6	169
1994	211,2	1285	2,4	154	54,6	354	16,5	509	10,1	170
1995	895,6	2042	16,4	266	82,6	310	88,7	619	12,1	248
1996	534,1	1594	25,2	293	101,3	297	72,2	651	12,1	116
1997	475,4	1326	22,1	259	213,6	303	36,5	627	4,1	136
1998	277,5	1209	15,1	278	52,0	259	33,4	601	5,1	121
1999	57,1	504	17,7	442	62,4	261	8,5	593	7,2	119
2000	105,2	715	31,4	449	53,1	281	22,0	585	15,5	136
2001	84,1	683	8,2	302	118,7	258	17,2	575	9,1	126
2002	75,8	716	2,7	207	328,6	326	8,8	612	52,9	217
2003	24,0	439	1,9	287	155,1	225	4,2	531	17,0	141
2004	43,6	604	1,1	289	318,6	285	15,5	539	14,5	133
2005	113,9	717	6,3	322	279,1	270	27,5	546	11,2	125
2006	153,0	677	3,6	136	59,8	275	68,3	555	6,0	117
2007	92,8	493	5,6	318	164,6	255	16,7	547	11,9	123
2008	110,7	526	9,0	303	278,9	264	55,1	548	14,3	121
2009	79,1	558	6,4	373	173,5	272	15,0	549	25,8	140
2010	56,2	548	3,5	287	121,5	262	21,8	577	9,7	121
2011	136,3	537	7,6	304	280,7	281	36,6	569	16,9	124
2012	40,6	568	16,0	602	240,8	279	—	—	—	—
2013	100,6	586	6,0	277	190,7	283	—	—	4,5	109
2014	140,2	585	10,1	287	565,6	286	48,9	580	10,7	111
2015	110,2	675	—	—	328,4	295	—	—	13,5	121

Анализируя представленные схемы, можно видеть, с какими именно показателями воспроизводящей части популяции связана численность появившегося потомства (воспроизводимая часть популяции). Наиболее высокие соответствующие корреляции (на схемах выделены крупным жирным шрифтом) характерны:

– для желтоперой камбалы — между суммарной учтенной биомассой всех камбал в год появления поколения потомства и учтенной численностью этого потомства в возрасте 4 года (переменная 16ж);

– для четырехбугорчатой камбалы — отрицательная связь между средним возрастом самок-родителей (12ч) и выживаемостью потомства до его созревания (10ч);

– для сахалинской камбалы — между учтенной биомассой данного вида (2с) и численностью потомства в возрасте 7 лет (19с);

– для хоботной камбалы — между средним возрастом родителей (11х) и численностью потомства в возрасте 8 лет (20х);

– для палтусовидной камбалы — между численностью родительского стада (3п) и численностью потомства в возрасте 7 лет (19п).

Таким образом, во всех случаях наиболее высокие связи численности потомства наблюдаются не с популяционной плодовитостью, а с каким-либо другим показателем родительской популяции. Некоторое исключение составляет хоботная камбала, у которой отмечается довольно высокая отрицательная корреляция

между относительной популяционной плодовитостью (6х) и численностью потомства в возрасте 14 лет (26х). Однако, в силу очень старшего возраста потомства, вряд ли влияние родительской популяционной плодовитости на формирование численности поколения распространяется на такой длительный период времени.

Вместе с тем, основной задачей наших исследований была оценка зависимости урожайности поколений от количества выметанной родительским стадом икры. Чтобы решить ее, в первую очередь рассмотрели наличие связи численности поколений в потомстве с абсолютной популяционной плодовитостью, от которой произошли эти поколения. Корреляции между соответствующими переменными показаны на рис. 7.

Как можно видеть, наибольшее число статистически значимых корреляций численности потомства с популяционной плодовитостью приходится на палтусовидную камбалу, а наименьшее — на четырехбугорчатую и хоботную.

Результаты корреляционного анализа динамики популяций восточно-охотоморских камбал позволяют сделать некоторые выводы.

Динамика популяции желтоперой камбалы характеризуется следующими особенностями.

1. Численность потомства в младшем возрасте 4–5 лет в большей степени связана с суммарной биомассой камбал, чем с популяционной плодовитостью вида. С ростом суммарной биомассы растет и численность рожденных в это время поколений.

Таблица 3. Границы изменчивости и средние значения (в скобках) популяционных характеристик восточно-охотоморских камбал  
Table 3. The ranges of the variations and the average values (in brackets) of the population characteristics of flatfishes in the east part of the Sea of Okhotsk

Показатель* Indicator*	Виды камбал Flatfish species				
	Желтоперая yellowfin sole	Четырехбугорчатая Alaska plaice	Сахалинская Sakhalin flounder	Хоботная Longhead dab	Палтусовидная Flat-headed flounder
1	44,2–1215,0 (508,7)	13,6–337,3 (80,5)	10,5–4286,3 (856,0)	10,5–359,2 (84,0)	28,9–837,1 (272,4)
2	12,0–373,4 (120,8)	6,0–250,1 (52,0)	1,2–669,8 (99,6)	1,7–87,3 (19,0)	10,7–170,0 (63,0)
3	33,6–876,9 (330,3)	2,2–195,6 (40,1)	9,3–3539,0 (679,2)	8,5–283,4 (69,1)	5,2–408,5 (117,6)
4	3,5–438,5 (123,0)	1,3–85,9 (20,4)	5,1–1977,3 (374,0)	2,5–143,3 (30,8)	1,9–243,3 (49,6)
5	2,8–895,6 (100,3)	0,2–31,4 (5,9)	1,4–565,6 (103,7)	0,7–88,7 (17,4)	0,1–52,9 (7,0)
6	400,4–2042,4 (659,4)	123,4–602,5 (251,1)	224,8–364,1 (271,2)	37,1–657,0 (523,4)	72,5–247,8 (113,9)
7	0,4–660,1 (186,5)	0,6–143,5 (23,2)	4,8–2986,7 (449,4)	0,4–228,8 (49,3)	1,4–306,9 (64,9)
8	0,2–92,7 (54,8)	6,3–99,8 (55,1)	6,8–94,1 (65,1)	3,9–97,1 (64,6)	4,3–94,1 (57,2)
9	45,6–396,6 (201,2)	3,8–57,1 (25,8)	105,4–1285,3 (470,0)	15,3–121,7 (51,0)	9,8–155,1 (65,5)
10	0,02–2,3 (0,6)	0,1–14,9 (2,5)	0,1–12,4 (1,2)	0,04–6,6 (1,0)	0,2–37,5 (5,8)
11	6,0–11,3 (7,4)	9,0–14,6 (11,0)	5,1–8,0 (6,2)	5,6–9,6 (6,8)	6,6–11,9 (8,1)
12	6,8–12,4 (8,2)	9,4–15,9 (11,9)	5,4–8,0 (6,3)	6,2–10,3 (7,5)	7,2–13,9 (9,3)
13			59,5–1195,7 (354,4)		
14	0,01–311,5 (35,1)	0,04–84,7 (4,3)	0,1–1244,3 (83,1)	0,03–96,6 (8,2)	0,01–187,2 (20,2)

\* Номера показателей соответствуют указанным в разделе «Материал и методика» номерам переменных  
\* Numbers of indicator given in numerical order of variables in the section “Material and methods”

2. Вместе с тем наблюдается средней силы связь численности потомства в этом возрасте с абсолютной популяционной плодовитостью в год его рождения (рис. 7).

3. В противоположность этому, на фоне роста численности и суммарной биомассы камбал отмечается проявление компенсационных механизмов популяции, которое выражается в отрицательных корреляциях выживаемости потомства до

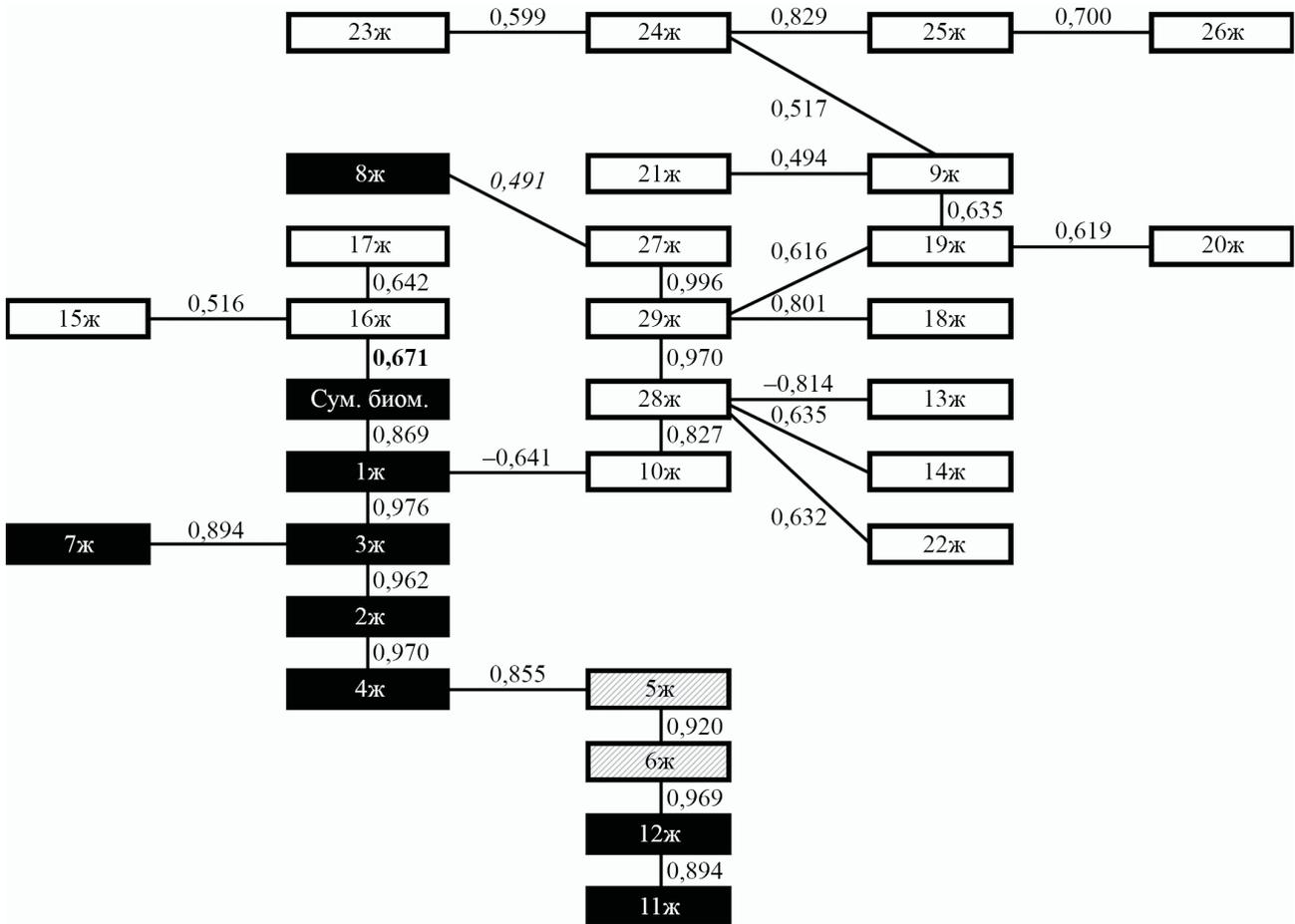


Рис. 2. Корреляционная схема связей показателей состояния популяции желтоперой камбалы (пояснения в тексте)  
 Fig. 2. The correlation scheme between the indexes of the population state of yellowfin sole (explanations in text)

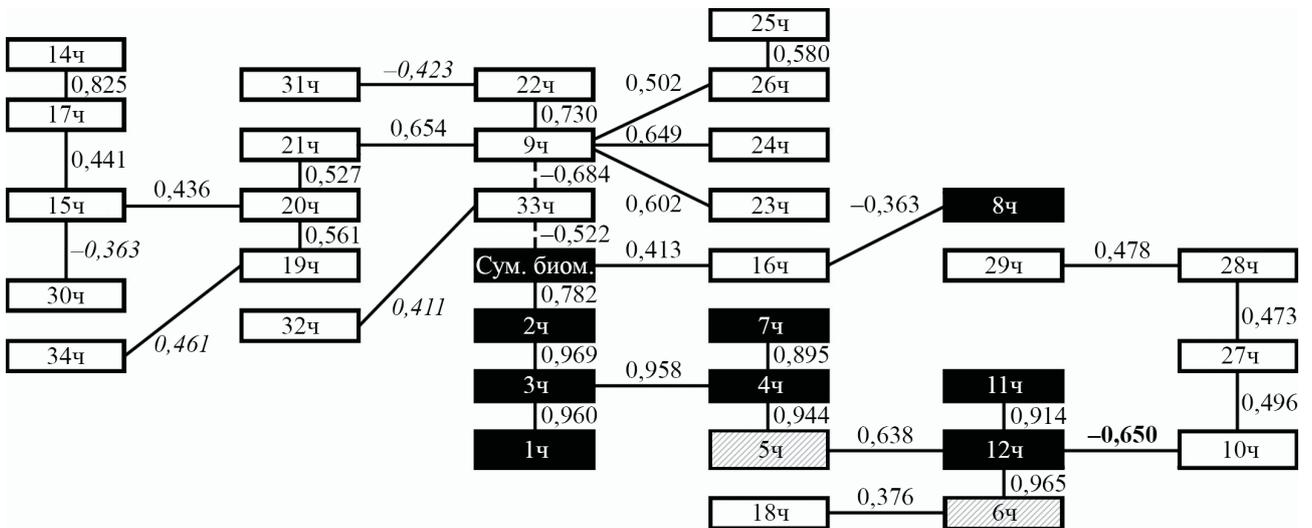


Рис. 3. Корреляционная схема связей показателей состояния популяции четырехбугорчатой камбалы (пояснения в тексте)  
 Fig. 3. The correlation scheme between the indexes of the population state of Alaska plaice (explanations in text)

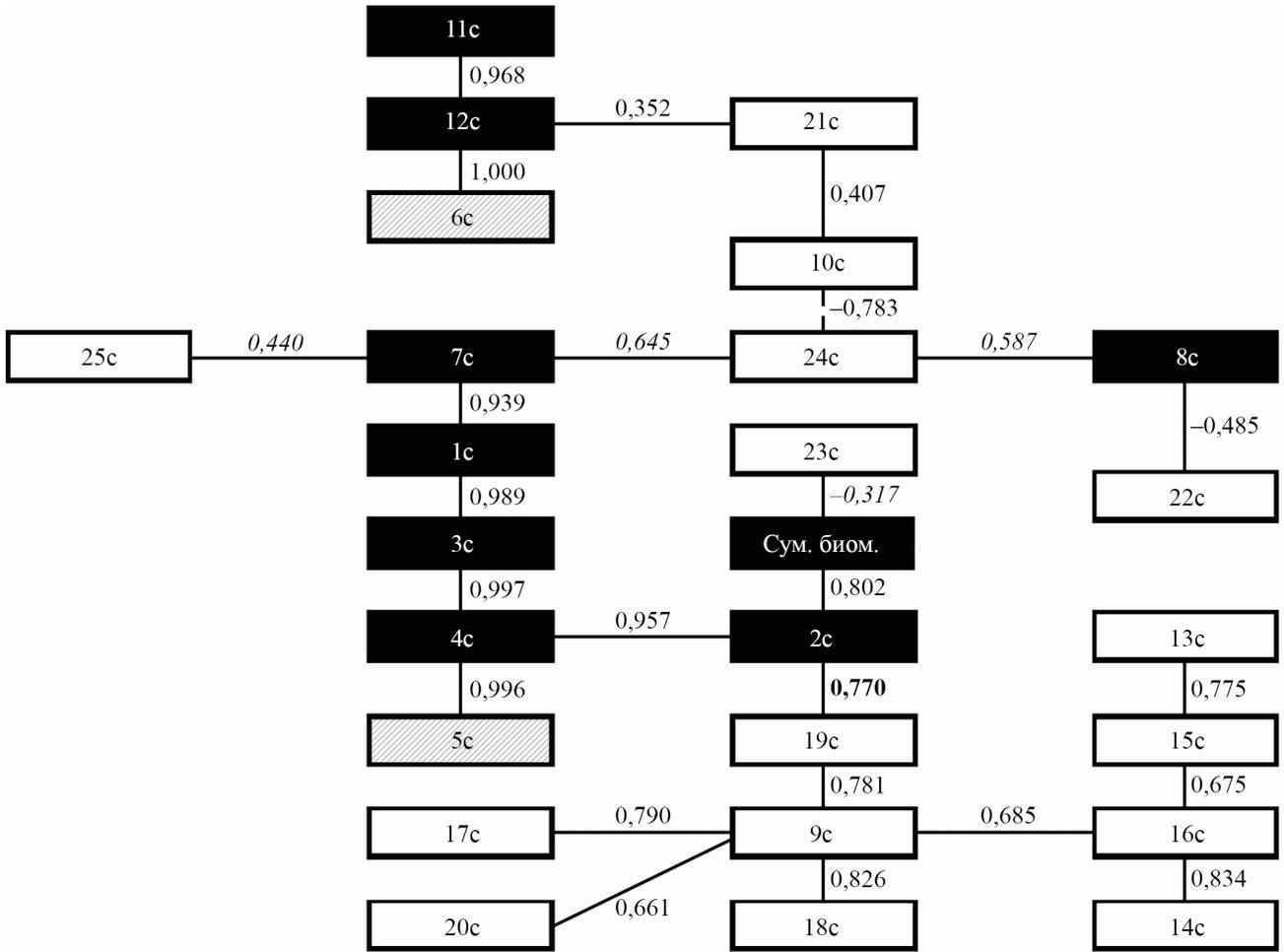


Рис. 4. Корреляционная схема связей показателей состояния популяции сахалинской камбалы (пояснения в тексте)  
 Fig. 4. The correlation scheme between the indexes of the population state of Sakhalin flounder (explanations in text)

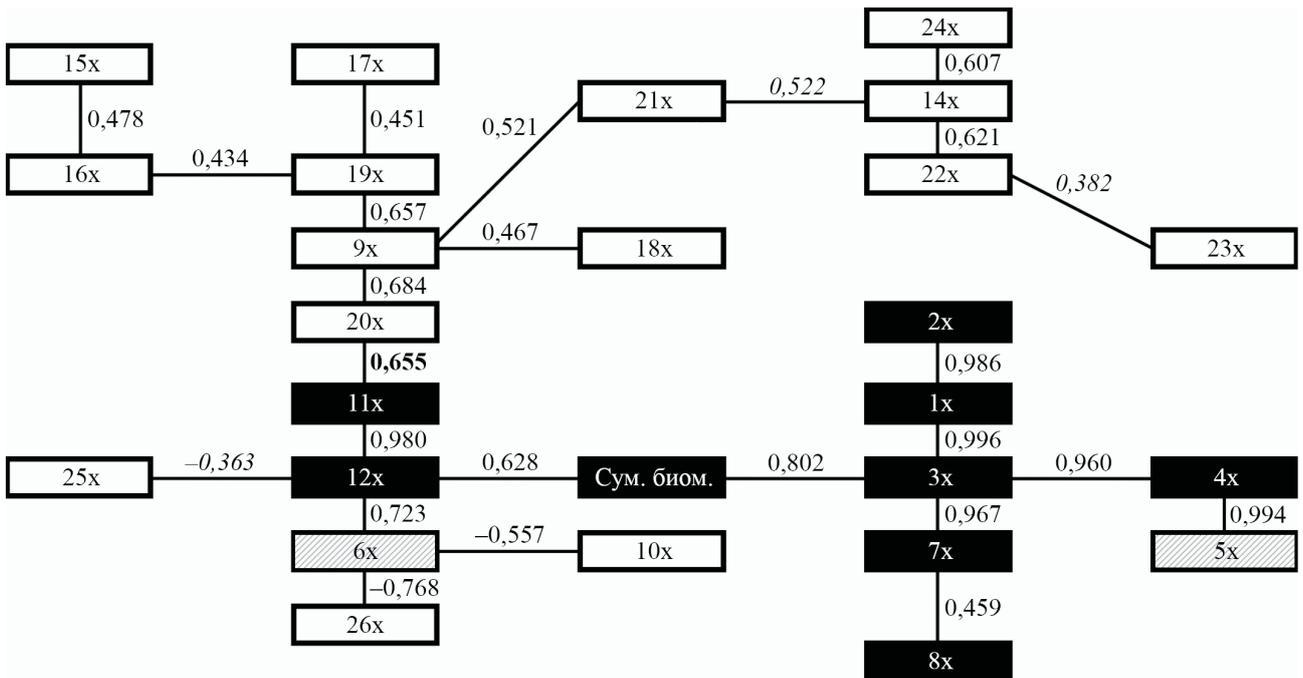


Рис. 5. Корреляционная схема связей показателей состояния популяции хоботной камбалы (пояснения в тексте)  
 Fig. 5. The correlation scheme between the indexes of the population state of longhead dab (explanations in text)

полового созревания с численностью и абсолютной популяционной плодовитостью желтоперой камбалы в год рождения данного поколения.

Таким образом, можно выдвинуть гипотезу, что формирование численности желтоперой камбалы в большей степени, чем с уровнем популяционной плодовитости, связано с условиями среды и внутривидовой конкуренцией. О вероятности внутривидовой конкуренции свидетельствует то, что численность поколений в возрасте 3–5 лет положительно связана с суммарной биомассой камбал, а потомство в старшем возрасте и созревшее потомство связаны с численностью собственного вида отрицательно (см. рис. 2). Возможно, высокая численность поколений в раннем возрасте отрицательно влияет на их выживаемость впоследствии. В таком случае, явление сверхкомпенсации (Бигон и др., 1989) проявляется не сразу, а в более позднем онтогенезе, при достижении определенного порога биомассы потомства. Не исключено и повышенное влияние промысла на более многочисленные поколения.

Для динамики популяции четырехбугорчатой камбалы характерны следующие черты.

1. Численность потомства этого вида в возрасте 4 года (16ч, рис. 3) показывает некоторую положительную связь с суммарной биомассой камбал в год своего рождения.
2. Численность потомства в возрасте 6 лет (18ч) слабо положительно связана с относительной популяционной плодовитостью (6ч, рис. 3).
3. Наблюдается слабая положительная связь численности потомства в возрасте 8 лет (20ч) с абсолютной популяционной плодовитостью (5ч) родительского стада (рис. 7).

4. На фоне роста численности и суммарной биомассы камбал отмечается проявление компенсационных механизмов популяции: среднее отрицательное влияние возраста половозрелых самок (12ч, рис. 3) и слабая отрицательная связь абсолютной популяционной плодовитости (рис. 7), с выживаемостью потомства до полового созревания (10ч).

5. Корреляции численности потомства с абсолютной популяционной плодовитостью у четырехбугорчатой камбалы значительно ниже, чем у желтоперой (рис. 7).

Из всего перечисленного можно заключить, что воспроизводство четырехбугорчатой камбалы еще в большей степени, чем желтоперой, связано с внепопуляционными факторами. Положительное влияние популяционной плодовитости на формирование численности потомства очень слабое. Возможно, имеет место и некоторая сверхкомпенсация. Об этом свидетельствует то, что потомство в 8-летнем возрасте обнаруживает слабо выраженную тенденцию к росту с увеличением родительской популяционной плодовитости, а в старшем возрасте снижается.

Популяционная динамика сахалинской камбалы может быть охарактеризована следующим образом.

1. Численность потомства этого вида связана с его учтенной биомассой (2с) в год появления потомства. Наиболее высокая такая связь выражена у поколения в 7-годовалом возрасте (19с, рис. 4).
2. Абсолютная популяционная плодовитость положительно влияет на численность потомства в возрасте 5–8 лет (17с–20с), и на численность потомства, достигшего половой зрелости (9с, рис. 7).

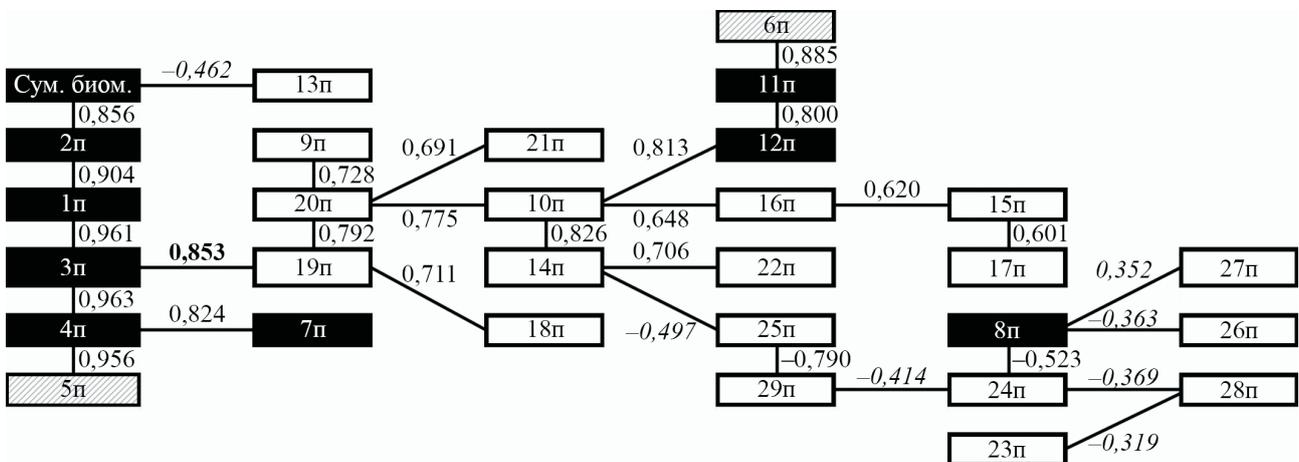


Рис. 6. Корреляционная схема связей показателей состояния популяции палтусовидной камбалы (пояснения в тексте)  
 Fig. 6. The correlation scheme between the indexes of the population state of flat-headed flounder (explanations in text)

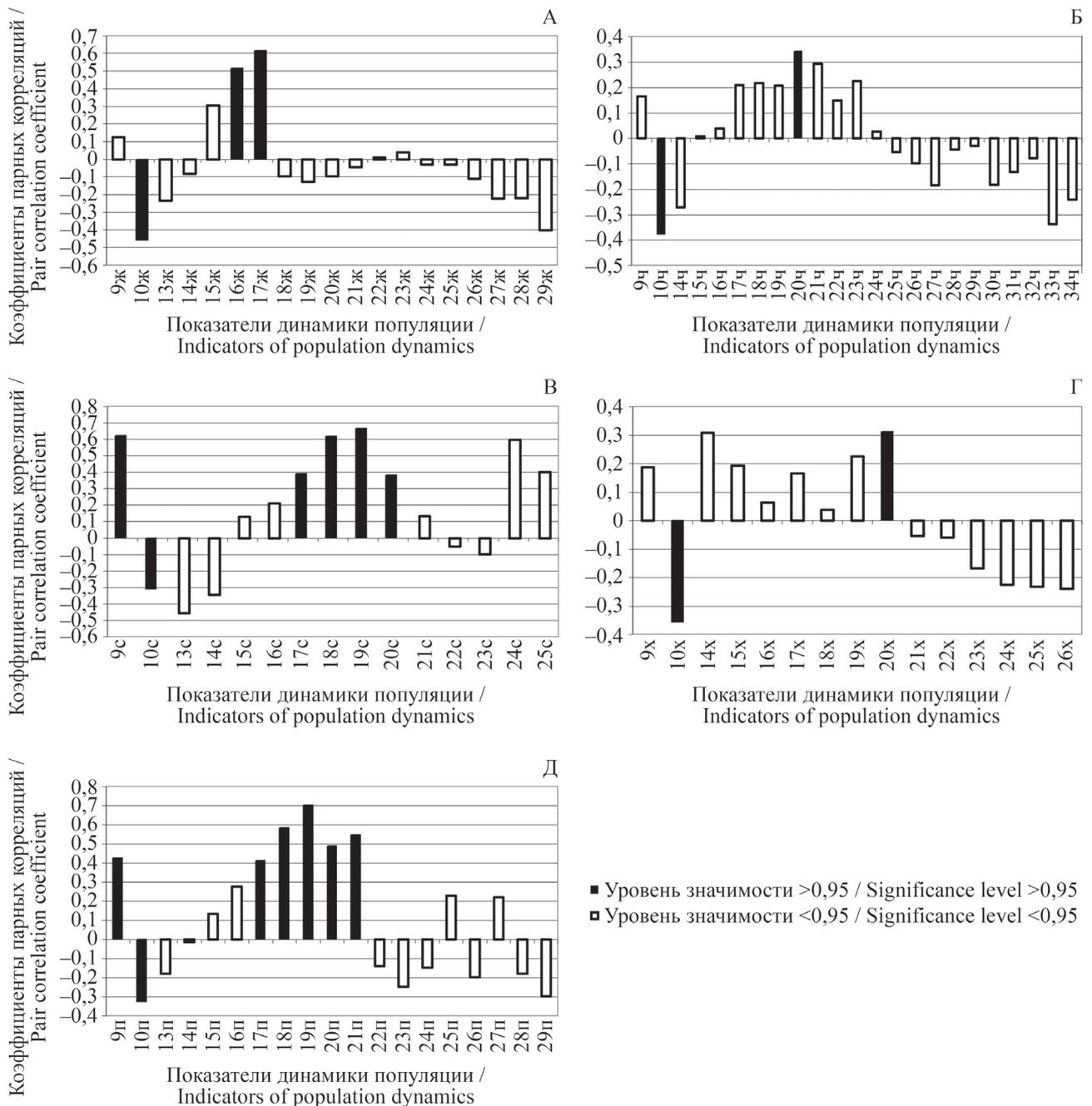


Рис. 7. Корреляции численности и выживаемости поколений потомства с абсолютной популяционной плодовитостью желтоперой (А), четырехбугорчатой (Б), сахалинской (В), хоботной (Г) и палтусовидной (Д) камбал. (Обозначения показателей динамики популяции см. в разделе «Материал и методика»)

Fig. 7. The correlations between abundance or survival of generations and the absolute population fecundity of yellowfin sole (A), Alaska plaice (Б), Sakhalin flounder (В), longhead dab (Г) and flat-headed flounder (Д). (Marking the population dynamics indexes in section "Material and methods")

3. Имеет место некоторое снижение выживаемости численности потомства, достигшего половой зрелости (10с), по мере повышения абсолютной популяционной плодовитости родительского стада (5с, рис. 7).

Отсюда можно сделать общий вывод, что внутривидовые факторы играют заметную роль в повышении численности потомства. Практическое отсутствие статистически значимых

отрицательных корреляций между элементами воспроизводящей части популяции, с одной стороны, и воспроизводимыми, с другой, может говорить о том, что данные факторы влияют, главным образом, на рост численности популяции. Их роль в ее снижении гораздо меньшая. В последнем случае основное значение имеет воздействие внешней среды, а внутривидовая конкуренция не выявлена.

У хоботной камбалы можно отметить следующие особенности.

1. Численность потомства зависит от возраста производителей. Чем старше средний возраст родительской части популяции (11х), тем выше численность рожденного поколения в возрасте 8 лет (20х, рис. 5).

2. Абсолютная популяционная плодовитость на формирование численности потомства (20х) влияет очень слабо (рис. 7).

3. Имеет место некоторое снижение выживаемости численности потомства, достигшего половой зрелости (10х), по мере повышения абсолютной (5х) и, в большей мере, относительной популяционной плодовитости (6х) родительского стада (рис. 5, 7).

На основе полученных результатов можно заключить, что воспроизводство хоботной камбалы связано, главным образом, с внепопуляционными факторами. Положительное влияние популяционной плодовитости на формирование численности потомства очень невелико. По-видимому, в формировании численности потомства определенную роль играет возрастной состав родительского стада.

В популяции узкозубой палтусовидной камбалы связь блока воспроизводимой ее части с численностью производителей высока.

1. Наиболее тесная связь между соответствующими переменными наблюдается у численности

потомства в возрасте 7 лет (19п) с учтенным числом рыб-родителей (3п, рис. 6).

2. Выживаемость достигшего половой зрелости потомства (10п) прямо связана с возрастом самок-производителей (12п, рис. 6). Потомство, рожденное от самок, средний возраст которых выше, более многочисленно.

3. Численность потомства в возрасте от 5 до 9 лет (17п–21п), а также потомства, достигшего половой зрелости, статистически достоверно коррелирует с абсолютной популяционной плодовитостью (рис. 7).

Таким образом, наблюдается довольно существенное влияние внутривидовых факторов на последующую динамику популяции этого вида.

Кроме отмеченных особенностей, следует обратить внимание на изменчивость средней величины модулей корреляций между характеристиками популяций, на приведенных выше схемах (рис. 2–6) (рис. 8).

Как показали расчеты, степень связи в динамике внутривидовых показателей прямо пропорциональна численности видов. По нашему мнению, это говорит о том, что у многочисленных видов динамика таких показателей более сбалансирована. Вероятно, у них она в большей степени, чем у малочисленных, определяется внутривидовыми факторами. Для малочисленных ви-

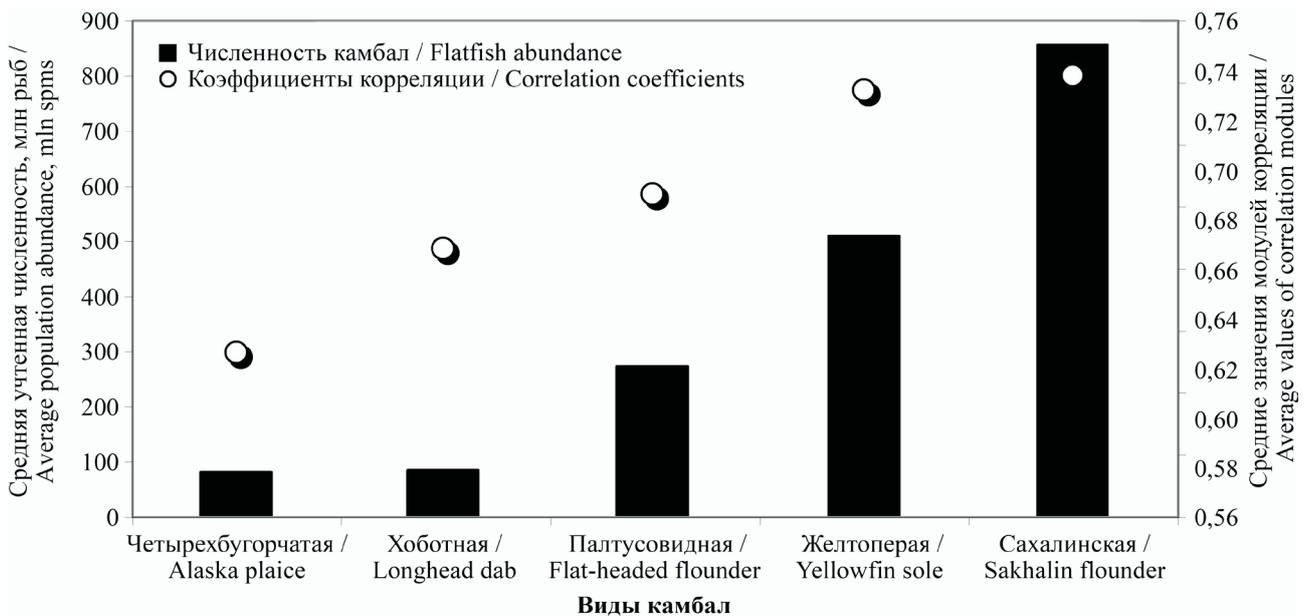


Рис. 8. Численность и средние модули максимальных корреляций между переменными динамики численности популяций восточноохотоморских камбал  
 Fig. 8. The abundance and the average moduls of the strongest correlations between the variables of the population dynamics of stock abundance of Eastest Okhotsk Sea flatfishes

дов внешняя среда играет более существенную роль.

Выполненный нами корреляционный анализ, несмотря на свою простоту и наглядность, имеет все же существенный недостаток. Коэффициенты парных корреляций отражают степень линейной связи между переменными, между тем как эти связи часто носят нелинейный характер. Это обстоятельство может внести определенные неточности при интерпретации особенностей динамики численности популяций рыб по результатам корреляционного анализа. Чтобы составить более адекватное представление о предмете наших исследований, следующим шагом было проведение **регрессионного анализа**.

С этой целью исследовали связи показателей численности потомства с абсолютной популяционной плодовитостью в год его рождения. В качестве таких показателей использовали, по отношению к каждому виду, две переменные: 1 — численность поколения потомства в том возрасте, когда эта величина максимально коррелировала с указанной плодовитостью; 2 — численность поколения потомства, достигшего половой зрелости.

Исследование выполнили с помощью нелинейных моделей воспроизводства, в которых используемую обычно численность родительского стада заменили абсолютной популяционной плодовитостью. Общий вид моделей дан по Р. Хилборну, К. Уолтерсу, 2001 и В.П. Максименко, Н.П. Антонову, 2004.

В перечень взятых нами моделей входят:

- модель Рикера:  $R = aSe^{-bS}$ ;
- модель Бивертон–Холта:  $R = aS/(b+S)$ ;
- модель Кушинга:  $R = aS^b$ ;
- модель Шеперда:  $R = aS/(1+bS^c)$ ;
- модель Деризо–Шнутэ:  $R = aS(1-bcS)^{1/c}$ ;

где:  $R$  — численность поколения в потомстве (млн рыб);  $S$  — абсолютная популяционная плодовитость ( $10^{12}$  икринок);  $a$ ,  $b$ ,  $c$  — константы.

Описание анализируемой связи проводилось той моделью воспроизводства, которая показывала наименьшую сумму модулей отклонений от наблюдаемых данных.

Расчеты показали, что с наибольшим приближением зависимость учтенной численности потомства от абсолютной популяционной плодовитости может быть описана следующими уравнениями (в скобках после названия вида указан возраст поколения потомства в годах):

- у желтоперой камбалы (5 лет) — моделью Шеперда:  
 $R = 11,3854S/(1 + 1,0827S^{0,5304})$ ;
- у четырехбугорчатой камбалы (8 лет) — моделью Кушинга:  
 $R = 9,8983S^{0,1071}$ ;
- у сахалинской камбалы (7 лет) — моделью Рикера:  
 $R = 2,6318Se^{-0,0024S}$ ;
- у хоботной камбалы (8 лет) — моделью Рикера:  
 $R = 0,6825Se^{-0,0065S}$ ;
- у палтусовидной камбалы (7 лет) — моделью Деризо–Шнутэ:  
 $R = 22,4389S(1 + 0,1205S)^{-1,1138}$ .

В графическом виде перечисленные модели представлены на рис. 9.

Численность рыб, достигших половой зрелости в течение жизни поколения, в зависимости от исходной популяционной плодовитости может быть интерпретирована следующими моделями воспроизводства:

- у желтоперой камбалы — моделью Деризо–Шнутэ:  
 $R = 22,3783S(1 + 0,0507S)^{-1,1931}$ ;
- у четырехбугорчатой камбалы — моделью Кушинга:  
 $R = 22,7806S^{0,0453}$ ;
- у сахалинской камбалы — моделью Кушинга:  
 $R = 45,2809S^{0,5235}$ ;
- у хоботной камбалы — моделью Деризо–Шнутэ:  
 $R = 11,0891S(1 + 0,0060S)^{-8,0103}$ ;
- у палтусовидной камбалы — моделью моделью Бивертон–Холта  
 $R = 94,9835S/(0,8439 + S)$ .

Графическое отображение этих зависимостей приведено на рис. 10.

Проведенное моделирование показало, что учтенная в конкретном возрасте численность потомства желтоперой камбалы довольно устойчиво, хотя и с замедлением, растет по мере повышения абсолютной плодовитости родительского стада (рис. 9). Другой характер динамики наблюдается у созревшего потомства (рис. 10). В данном случае имеет место резкий рост численности созревших рыб в поколениях, рожденных при низких величинах популяционной плодовитости и стабилизация при высоких. По всей видимости, такой характер динамики говорит о существовании саморегуляции численности. При низкой популяционной плодовитости численность созревшего потомства опреде-

ляется, в значительной степени, количеством отложенной икры, а при средней и высокой — внешними условиями или, скорее, учитывая слабое рассеяние численности поколения в таком диапазоне плодовитости, текущей численностью популяции. В таком случае подтверждается гипотеза о существовании внутривидовой конкуренции в популяции желтоперой камбалы.

У четырехбугорчатой камбалы, как показывают рис. 9–10, никаких закономерностей динамики численности потомства в зависимости от плодовитости родительского стада не существует. Ве-

роятно, численность потомства ее популяции детерминирована, в основном, условиями среды. Влияние уровня популяционной плодовитости крайне невелико.

В популяции сахалинской камбалы влияние популяционной плодовитости на формирование численности потомства довольно хорошо выражено (рис. 9–10). Увеличение дисперсии численности потомства, рожденного при высоком уровне плодовитости, говорит о том, что при низкой популяционной плодовитости численность созревшего потомства определяется в значительной степени ко-

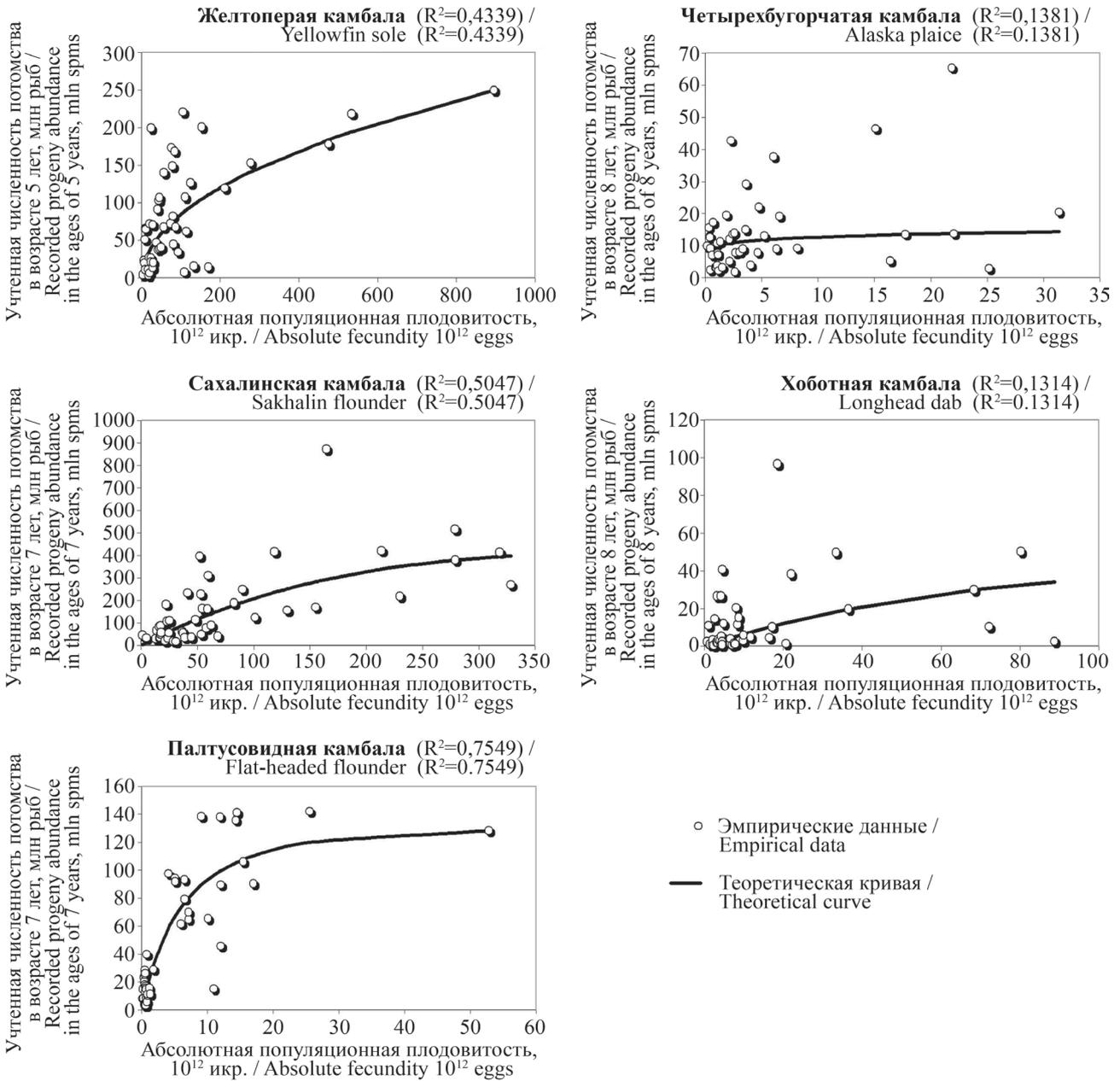


Рис. 9. Связь численности поколений потомства с абсолютной популяционной плодовитостью родительского стада ( $R^2$  — коэффициент детерминации)  
Fig. 9. The correlation between the generation abundance and the absolute population fecundity of the parental stock ( $R^2$  — the determination coefficient)

личеством отложенной икры (величиной родительского стада). При среднем и высоком уровне плодовитости формирование урожайности рожденных поколений определяется как численностью родительского стада, так и (в большей степени, чем при низкой плодовитости) внешними условиями.

Значительный разброс эмпирических данных о численности поколений в потомстве хоботной

камбалы (рис. 9–10) свидетельствует о слабой связи формирования потомства с популяционной плодовитостью в год рождения. В таком случае данный процесс обусловлен, в основном, внепопуляционным воздействием. Тем не менее резкое снижение численности созревшего потомства при большом количестве отложенной родителями икры может говорить об отрицательном влиянии

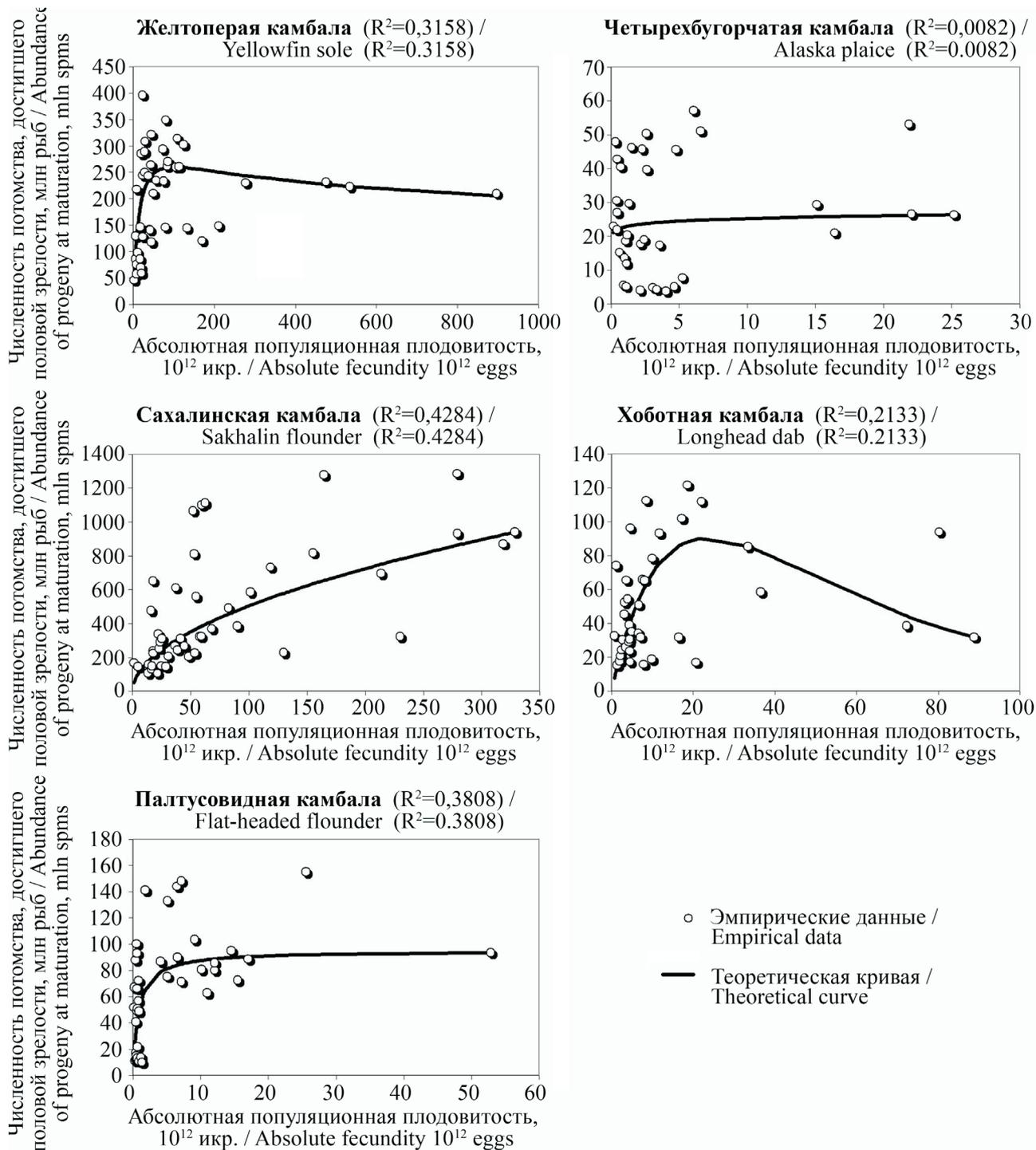


Рис. 10. Связь численности достигшего половой зрелости потомства с абсолютной популяционной плодовитостью родительского стада ( $R^2$  — коэффициент детерминации)  
 Fig. 10. The correlation between the abundance of mature progeny and the absolute population fecundity of parental stock ( $R^2$  — determination coefficient)

внутривидовой конкуренции в период созревания поколения.

Формирование численности потомства палтусовидной камбалы имеет черты сходства с аналогичным процессом у желтоперой камбалы. По мере увеличения количества отложенной икры, численность появившегося потомства растет, замедляя скорость роста, а число созревших потомков стабилизируется на определенном уровне (рис. 9–10). Судя по дисперсии эмпирических значений (рис. 9), главную роль в формировании численности поколения популяционная плодовитость играет при наиболее низких своих значениях. Повышение количества отложенной икры ведет к усилению воздействия среды на данный процесс.

О степени влияния популяционной плодовитости на численность появившегося от нее потомства можно судить по значениям коэффициентов детерминации соответствующих моделей. На рис. 11 показаны коэффициенты детерминации аппроксимирующих функций при моделировании связей численности потомства в определенном возрасте (коэффициент 1) и численности созревшего потомства (коэффициент 2) с родительской популяционной плодовитостью у разных видов камбал. Как и в случае со средними значениями корреляций, коэффициенты детерминации моделей, описывающих такие связи у многочисленных видов, гораздо выше, чем у малочисленных. Из

общего ряда выбивается средняя по численности палтусовидная камбала. Коэффициенты детерминации моделей, относящихся к этому виду, выше, чем моделей для более многочисленных желтоперой и сахалинской камбал. Характерной особенностью палтусовидной камбалы является ее обособленность от других рассматриваемых видов местообитание. Ее особи концентрируются на больших глубинах: нижних участках шельфа и верхних участках материкового склона, в то время как другие камбалы распределяются в более мелководных районах. Кроме того, палтусовидная камбала отличается от желтоперой и сахалинской временем нереста. Основной нерест этого вида происходит в зимне-весенний период, а у последних камбал — летом (Дьяков, 2011).

Чтобы оценить статистическую значимость и степень влияния абсолютной популяционной плодовитости на формирование численности потомства, выполнили **дисперсионный анализ**. Популяционная плодовитость выбрана в качестве группирующей переменной (фактор А) и разбита на пять градаций для каждого вида (табл. 4). Зависимой переменной является численность поколений в потомстве. Эмпирические значения этой численности при разной популяционной плодовитости в год рождения поколений показаны на рис. 9–10.

Конечные результаты анализа представлены в табл. 5–6. Дисперсионные отношения ( $F_{\text{факт.}}$ ) и соответствующие им показатели силы влияния ( $h_x^2$ ),

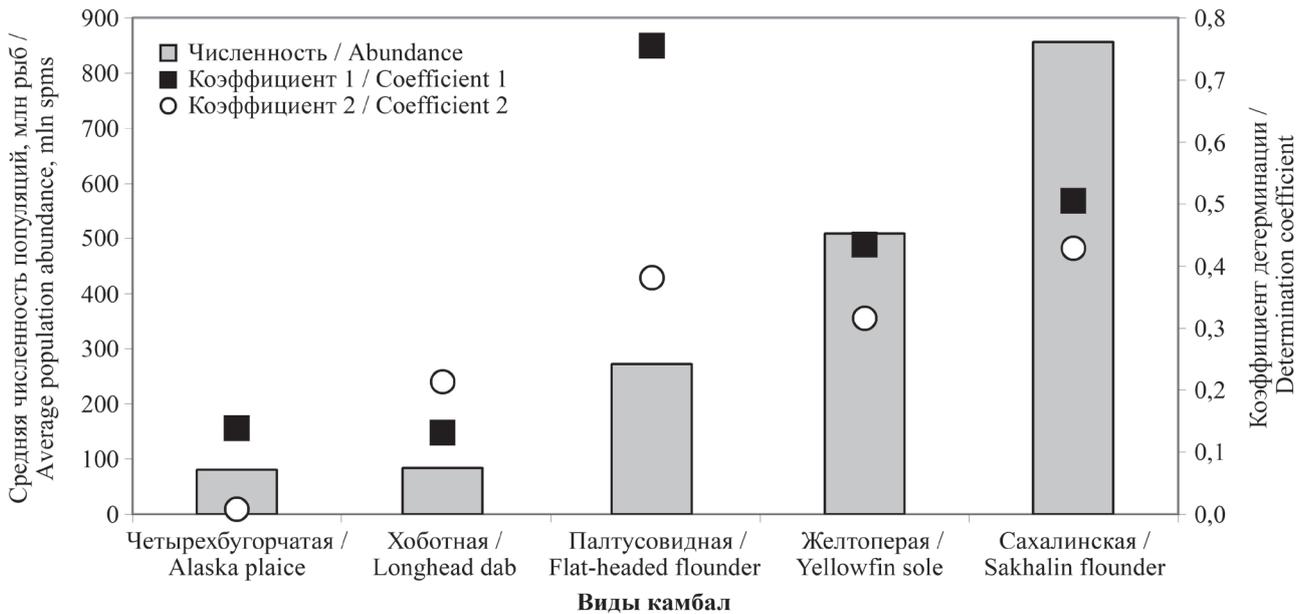


Рис. 11. Средняя численность популяций и значения коэффициентов детерминации в моделях связи численности потомства от абсолютной популяционной плодовитости родителей (пояснения в тексте)  
 Fig. 11. The average population abundances and the determination coefficients in the correlation models for the stock abundance of progeny and the absolute population fecundity of parents (explanations in text)

превышающие стандартные критерии Фишера (Лакин, 1980), в таблицах выделены жирным шрифтом и подчеркнуты.

Дисперсионный анализ показал наличие статистически подтвержденного влияния количества отложенной самками икры на последующее формирование потомства у многочисленных видов камбал — желтоперой и сахалинской, а также у вида, занимающего третье место по

численности популяции — палтусовидной камбалы. Сила такого влияния на формирование численности потомства в определенном возрасте составляет у желтоперой камбалы 43,0%, у сахалинской — 56,1%, у палтусовидной она наиболее велика — 77,1% (табл. 5). Роль популяционной плодовитости в формировании половозрелого потомства у этих камбал менее существенна. У желтоперой камбалы соответствующую

Таблица 4. Градации абсолютной популяционной плодовитости (фактор А) для дисперсионного анализа оценки влияния на формирование численности потомства восточно-охотоморских камбал  
Table 4. The scale of the absolute population fecundity (factor A) for the dispersion analysis of the fecundity effects on forming progeny generation abundance of flatfishes in the east part of the Sea of Okhotsk

Виды камбал Species	Градации фактора А, 10 <sup>12</sup> икринок Factor A gradation, 10 <sup>12</sup> eggs				
	A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>3</sub>	A <sub>4</sub>	A <sub>5</sub>
Желтоперая / Yellowfin sole	0–50	51–100	101–150	151–300	>300
Четырехбугорчатая / Alaska plaice	0,0–2,0	2,1–4,0	4,1–6,0	6,1–8,0	>8,0
Сахалинская / Sakhalin flounder	0–50	51–100	101–150	151–300	>300
Хоботная / Longhead dab	0,0–5,0	5,1–10,0	10,1–20,0	20,1–40,0	>40,0
Палтусовидная / Flat-headed flounder	0,0–4,0	4,1–8,0	8,1–12,0	12,1–16,0	>16,0

Таблица 5. Оценка влияния абсолютной популяционной плодовитости на численность потомства в определенном возрасте  
Table 5. The assessment of the effects of the absolute population fecundity in the the abundance of progeny cohorts of certain ages

Вариация Variation	Степени свободы Freedom degrees	Суммы квадратов (D) Sum of squares	Дисперсия S <sup>2</sup> Dispersion	F <sub>факт.</sub> F <sub>факт.</sub>	Критерий Фишера F <sub>ст</sub> Fisher criterion		Сила влияния h <sup>2</sup> (%) Effect strength
					5%	1%	
Желтоперая камбала / Yellowfin sole							
По фактору А By A factor	4	93 607,9	23 402,0	<b>8,1</b>	2,6	3,8	<b>43,0</b>
Остаточная Residual	43	124 208,0	2888,6	–	–	–	–
Общая Total	47	217 815,9	–	–	–	–	–
Четырехбугорчатая камбала / Alaska plaice							
По фактору А By A factor	4	1199,3	299,8	2,0	2,6	3,8	16,8
Остаточная Residual	39	5944,5	152,4	–	–	–	–
Общая Total	43	7143,8	–	–	–	–	–
Сахалинская камбала / Sakhalin flounder							
По фактору А By A factor	4	730 584,9	182 646,2	<b>13,1</b>	2,6	3,8	<b>56,1</b>
Остаточная Residual	41	571 736,5	13 944,8	–	–	–	–
Общая Total	45	1 302 321,5	–	–	–	–	–
Хоботная камбала / Longhead dab							
По фактору А By A factor	4	3194,0	798,5	2,5	2,6	4,0	21,6
Остаточная Residual	37	11 589,9	313,2	–	–	–	–
Общая Total	41	14 784,0	–	–	–	–	–
Палтусовидная камбала / Flat-headed flounder							
По фактору А By A factor	4	73 065,4	18 266,4	<b>33,6</b>	2,6	3,8	<b>77,1</b>
Остаточная Residual	40	21 755,3	543,9	–	–	–	–
Общая Total	44	94 820,7	–	–	–	–	–

ший показатель равен 16,4%, что ниже стандартных критериев статистической значимости, а у сахалинской и палтусовидной — 52,8% и 44,5% соответственно (табл. 6). Несколько превышает 5%-й стандартный критерий Фишера показатель силы влияния популяционной плодовитости на численность созревшего потомства хоботной камбалы, однако ее роль очень невелика — чуть выше 25% (табл. 6). У четырехбугорчатой камбалы никакого статистически достоверного влияния этого фактора на формирование потомства не выявлено.

Подводя итог обсуждению результатов дисперсионного анализа, можно заключить, что воздействие количества отложенной икры на формирование численности потомства выше:

– у камбал, обитающих в определенной степени изолированно от других родственных экологически близких видов (палтусовидная камбала);

– у более многочисленных видов (желтоперая и сахалинская камбалы);

– у быстрее созревающих (с более высоким темпом воспроизводства), короткоцикловых видов (сахалинская камбала).

У поздно созревающего, малочисленного вида — четырехбугорчатой камбалы — такого воздействия не обнаружено.

У малочисленной хоботной камбалы влияния популяционной плодовитости на численность возрастных классов потомства не наблюдается, а по отношению ко всему созревшему в поколении потомству выражено крайне слабо.

Не выявлено влияния популяционной плодовитости на формирование созревшего потомства и многочисленной желтоперой камбалы. Практически постоянный уровень численности и очень низкая ее дисперсия у поколений, родившихся в годы высокой популяционной плодовитости, воз-

Таблица 6. Оценка влияния абсолютной популяционной плодовитости на численность созревшего потомства  
Table 6. The assessment of the effects of the absolute population fecundity onto the abundance of mature progeny

Вариация Variation	Степени Свободы Freedom degrees	Суммы квадратов (D) Sum of squares	Дисперсия S <sup>2</sup> Dispersion	F <sub>факт.</sub> F <sub>fact.</sub>	Критерий Фишера F <sup>st</sup> Fisher's crite- rion		Сила влияния h <sup>2</sup> (%) Effect strength
					5%	1%	
Желтоперая камбала / Yellowfin sole							
По фактору А By A factor	4	56 092,2	14 023,0	1,9	2,6	3,9	16,4
Остаточная Residual	38	285 483,2	7512,7	–	–	–	–
Общая Total	42	341 575,4	–	–	–	–	–
Четырехбугорчатая камбала / Alaska plaice							
По фактору А By A factor	4	2147,5	536,9	2,2	2,6	3,8	22,3
Остаточная Residual	31	7496,8	241,8	–	–	–	–
Общая Total	35	9644,2	–	–	–	–	–
Сахалинская камбала / Sakhalin flounder							
По фактору А By A factor	4	2 759 308,2	689 827,0	<b>11,5</b>	2,6	3,8	<b>52,8</b>
Остаточная Residual	41	2 462 019,3	60 049,3	–	–	–	–
Общая Total	45	5 221 327,5	–	–	–	–	–
Хоботная камбала / Longhead dab							
По фактору А By A factor	4	9505,1	2376,3	<b>2,9</b>	2,7	3,9	<b>25,3</b>
Остаточная Residual	34	28 101,5	826,5	–	–	–	–
Общая Total	38	37 606,7	–	–	–	–	–
Палтусовидная камбала / Flat-headed flounder							
По фактору А By A factor	4	32 945,9	8236,5	<b>7,4</b>	2,6	4	<b>44,5</b>
Остаточная Residual	37	41 067,9	1109,9	–	–	–	–
Общая Total	41	74 013,8	–	–	–	–	–

можно, свидетельствуют о возрастании в таких случаях внутривидовой конкуренции. Данный фактор, по-видимому, играет основную роль в формировании численности и созревании рыб из рожденных в такие годы поколений.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Являясь исходной величиной, определяющей численность поколений, популяционная плодовитость восточно-охотоморских камбал испытывает значительные межгодовые колебания. Возрастание численности популяций этих рыб в 1980-е – 1990-е годы привело к существенному росту их абсолютной популяционной плодовитости.

Наибольшее количество икры во время нереста в восточной части Охотского моря откладывают два многочисленных вида камбал: желтоперая и сахалинская. Абсолютная популяционная плодовитость трех других камбал (четырёхбугорчатой, хоботной и узкозубой палтусовидной) намного ниже.

Оценка роли популяционной плодовитости в формировании численности рожденных поколений показала, что наиболее высокие корреляционные связи наблюдаются не с ее уровнем, а с каким-либо другим показателем родительской популяции. Вместе с тем, моделирование связей популяционной плодовитости с численностью рожденных в эти годы поколений, а также дисперсионный анализ показали, что в формировании урожайности потомства многочисленных желтоперой, сахалинской и палтусовидной камбал она играет заметную роль. По некоторым признакам можно предположить наличие внутривидовой конкуренции, воздействующей на формирование численности и созревание потомства желтоперой камбалы. Воспроизводство малочисленных четырехбугорчатой и хоботной камбал практически полностью зависит от внепопуляционных факторов.

По всей вероятности, степень влияния количества отложенной икры на последующее формирование поколения зависит от таких факторов, как обособленность местообитания вида в период нереста, численность его популяции и темп воспроизводства.

Результаты выполненного исследования могут быть использованы в разработке стратегии управления запасами камбал восточной части Охотского моря.

## БЛАГОДАРНОСТЬ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2 т. / Под ред. А.М. Гилярова: Пер. с англ. М.: Мир. Т. 1. 668 с.
- Дементьева Т.Ф.* 1976. Биологическое обоснование промысловых прогнозов. М.: Пищ. пром-сть. 240 с.
- Дьяков Ю.П.* 2002. Западнокамчатские камбалы (распределение, биология и динамика популяций) // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 130. Ч. 3. С. 954–1000.
- Дьяков Ю.П.* 2011. Камбалообразные дальневосточных морей России. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 428 с.
- Дьяков Ю.П.* 2014а. Размерно-половая и половозрастная структура популяций дальневосточных камбал (Pleuronectidae) // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 177. С. 77–113.
- Дьяков Ю.П.* 2014б. Половозрастная структура и воспроизводство желтоперой камбалы (*Limanda aspera*) восточной части Охотского моря // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 178. С. 68–86.
- Дьяков Ю.П.* 2015. Половое созревание дальневосточных камбалообразных рыб (Pleuronectiformes) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 39. С. 5–69.
- Канеп С.В.* 1968. Метод последовательных корреляционных путей // Зоол. журн. Т. 47. Вып. 12. С. 1851–1856.
- Лакин Г.Ф.* 1980. Биометрия. М.: Высшая школа. 292 с.
- Максименко В.П., Антонов Н.П.* 2004. Количественные методы оценки рыбных запасов. М.: Бюлл. журн. «Вопросы рыболовства». 256 с.
- Никольский Г.В.* 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть. 448 с.
- Тихонов В.И.* 1968. Плодовитость желтоперой камбалы западного побережья Камчатки // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 64. С. 339–346.

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

*Тихонов В.И.* 1982. Плодовитость камбал западнокамчатского шельфа // Журн. биол. моря. № 3. С. 21–25.

*Хилборн Р., Уолтерс К.* 2001. Количественные методы оценки рыбных запасов: Выбор, динамика, неопределенность. Пер. с англ. СПб.: Политехника. 230 с.

*Dyakov Yu. P.* 1995. Reproduction of Some Flounder Species from the West Kamchatkan Shelf // Proceedings of the Intern. Symp. on North Pacific Flatfish. October 26–28, 1994. Anchorage, Alaska. P. 17–33.