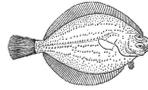


УДК 597.587.9 – 116(265.53)

DOI: 10.15853/2072-8212.2020.57.71-92

## ИССЛЕДОВАНИЕ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЖЕЛТОПЕРОЙ КАМБАЛЫ *LIMANDA ASPERA* (PALLAS, [1814]) В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ С ПОМОЩЬЮ ИМИТАЦИОННЫХ МОДЕЛЕЙ И ДИАГРАММ ПАУЛИКА

Ю.П. Дьяков



Д. б. н., гл. науч. с., Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО») 683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18  
Тел., факс: 8 (4152) 41-27-01, 42-19-87. E-mail: diakov.u.p@kamniro.ru

ЖЕЛТОПЕРАЯ КАМБАЛА, ВОСТОЧНАЯ ЧАСТЬ ОХОТСКОГО МОРЯ, ИКРА, ЛИЧИНКИ, МАЛЬКИ, РАННИЙ ОНТОГЕНЕЗ, ПЕЛАГИЧЕСКАЯ ФАЗА

В статье с помощью имитационных моделей рассмотрены варианты динамики численности желтоперой камбалы *Limanda aspera* (Pallas [1814]) в раннем онтогенезе при разных сочетаниях двух факторов: продолжительности пелагической фазы камбалы и температуры воды. Сделана оценка смертности камбалы в пелагической фазе и на грунте. Последовательно отображены в виде диаграмм Паулика изменения смоделированной численности желтоперой камбалы в раннем онтогенезе, при разных гипотезах моделирования. Дана характеристика связей «родители – потомство» и численности годовалых рыб с численностью осевших на грунт мальков в годы с разными термическими условиями в пелагической фазе онтогенеза. В наибольшей степени роль температуры воды выражается в качестве фактора, влияющего на продолжительность пелагической фазы развития камбалы. Решающим периодом формирования численности желтоперой камбалы является период ее пребывания в ювенильной стадии после оседания на грунт.

## STUDY OF THE YELLOWFIN SOLE *LIMANDA ASPERA* (PALLAS, [1814]) STOCK ABUNDANCE DYNAMICS IN EARLY ONTOGENESIS USING SIMULATING MODELS AND PAULIK DIAGRAMS

Yuri P. Dyakov

Dr. of Science (Biology), Leading Scientist, Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (“KamchatNIRO”) 683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya Str., 18  
Tel., fax: +7 (4152) 41-27-01, 42-19-87. E-mail: diakov.u.p@kamniro.ru

YELLOWFIN SOLE, EASTERN SEA OF OKHOTSK, EGGS, LARVAE, FRY, EARLY ONTOGENESIS, PELAGIC PHASE

The article provides analysis of versions of Yellowfin sole *Limanda aspera* (Pallas [1814]) stock abundance in early ontogenesis under different combinations of two factors – duration of the pelagic period and water temperature, based on using simulating models. An assessment of mortality of the fish during the pelagic period and on the bottom is made. Changes of the simulated stock abundance of yellowfin sole are demonstrated as Paulik diagrams step by step in the early ontogenesis in different simulations hypothesized. Characterization of the correlation between the “parents – progeny” and stock of yearlings or the stock settled on the bottom in the years with different temperature conditions during the pelagic period of the juvenile fish is made. The water temperature effects are maximum on the duration of the pelagic period of the fish. The main period in forming the yellowfin sole stock abundance is the period after settling on the bottom.

Желтоперая камбала *Limanda aspera* (Pallas [1814]) относится к одной из наиболее многочисленных камбал восточной части Охотского моря. В этой связи она является основным видом камбального промысла в данном районе. Для организации рациональной эксплуатации ее ресурсов необходимо глубокое знание причин и факторов, определяющих динамику численности популяции. Общепринято мнение, что ключевым периодом формирования численности поколений рыб условиями среды является ранний онтогенез. В этот период

рыбы наиболее подвержены влиянию биотических и абиотических факторов. Однако в таком направлении восточноохотоморские камбалы наименее изучены. К числу публикаций, где рассматривается воздействие температуры воды на развитие икринок и волнения на их плавучесть можно отнести статью В.И. Тихонова (1968). Он, в частности, показал, что повышение температуры воды, в определенных пределах, значительно сокращает время инкубации икры желтоперой камбалы. Результаты анализа влияния температурных усло-

вий, солнечной и циклонической активности на выживаемость камбал опубликованы в наших работах (Дьяков, 1991, 2002, 2010, 2011; Dyakov, 1995). Нами обнаружено отрицательное воздействие атмосферной циклонической активности (числа дней с циклонами в восточной части Охотского моря) в период размножения на последующую выживаемость поколений рассматриваемого вида.

Температура окружающей среды является важнейшим условием выживаемости в период раннего онтогенеза рыб. В ранней пелагической фазе развития камбалы она может неоднозначно действовать на смертность особей. С одной стороны, повышение температуры оказывает положительное влияние, сокращая срок инкубации икры, ускоряя темп развития личинок и, таким образом, быстрее выводя камбалу из-под пресса пелагических хищников. Вместе с тем потепление воды может оказывать и отрицательное влияние. Желтоперая камбала — арктически-бореальный вид, нерестящийся в теплое время года. Поэтому значительное повышение температуры воды может неблагоприятно воздействовать на выживаемость такого холодноводного вида на ранних стадиях его онтогенеза. Кроме того, потепление воды может повышать численность и активность пелагических хищников, усиливая их пресс на икру и личинок камбалы.

Чтобы составить представление о воздействии температурных условий и продолжительности пелагического периода на численность желтоперой камбалы восточной части Охотского моря в раннем онтогенезе, мы сочли возможным рассмотреть несколько чисто теоретических ситуаций, прибегнув для этого к экспериментам на имитационных моделях.

Основными задачами исследования являются:

- с помощью имитационных моделей рассмотреть варианты развития ситуации при разных сочетаниях факторов: продолжительности пелагической фазы камбалы и температуры воды, считая, что эти два фактора не являются независимыми;

- сравнить смертность камбалы в пелагической фазе и на грунте;

- последовательно отобразить в виде диаграмм Паулика изменение смоделированной численности желтоперой камбалы в раннем онтогенезе, при различающихся заданных условиях.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Идея и методология исследования взяты из статьи британского ученого Ричарда Нэша (Nash, 1998), опубликованной в *Journal of Sea Research*. Этот автор изучал популяционную динамику морской камбалы *Pleuronectes platessa* L. Ирландского моря путем использования диаграмм Паулика.

Диаграммы Паулика представляют собой четырехпанельный граф, отражающий связи между величиной родительского стада и тремя фазами в жизненном цикле: продукцией икры (популяционной плодовитостью), численностью прошедших метаморфоз личинок (мальков) и произошедшего из них пополнения. В математическом выражении это выглядит как:

$$R = f_3 \{f_2[f_1(S)]\},$$

где  $R$  — пополнение,  $S$  — запас,  $f_1-f_3$  — соответствуют переходным фазам: продукции икры, выживаемости в пелагической фазе и выживаемости донной молоди (мальков) соответственно (Nash, 1998).

Численность и биомассу родительского стада оценили по результатам донных траловых съемок на Западно-Камчатском шельфе в период с 1963 по 2018 гг. Продукция икры рассчитывалась как абсолютная популяционная плодовитость по возрастной структуре, численности половозрелых самок и зависимости изменения плодовитости от их возраста.

За пополнение условно принимали абсолютную численность рыб в возрасте 1 год. Строго говоря, в таком возрасте особи желтоперой камбалы к нерестовому пополнению не относятся, так как в восточной части Охотского моря она начинает созревать не ранее трехгодовалого возраста, однако численность годовалых рыб формируется под прямым воздействием только естественных факторов, и 1 год принят нами за окончание этапа раннего онтогенеза. В начале первого годового цикла заканчивается пелагическая фаза развития, и дальнейшее формирование численности определяется уровнем смертности на грунте. Численность 1-годовалых как пополнения (recruitment) использовал Р. Нэш в своем анализе (Nash, 1998).

Число рыб в возрасте одного года нами рассчитано ретроспективно от количества 6-годовалых рыб (наиболее частой модальной группы) по формуле:

$$N_{t-1} = \frac{N_t + n_{t-1}(1 - \varphi M_{t-1})}{1 - \varphi M_{t-1}} \quad (\text{Dyakov, 1955}),$$

где  $N_{t-1}$  — численность поколения в предшествующем возрасте;  $N_t$  — численность поколения в текущем возрасте;  $n_{t-1}$  — вылов рыб в предшествующем возрасте;  $\varphi_{M,t-1}$  — естественная убыль рыб (в долях) в предшествующем возрасте.

Изменения естественной годовой убыли желтоперой камбалы восточной части Охотского моря, в зависимости от возраста, можно выразить рассчитанным нами на основе модели Зыкова–Слепокурова (1982) уравнением:

$\varphi_M = 0,0568t^{1,378} - 0,3991t^{0,689} + 1$  (пределы  $t$ : 1–17 лет), где:  $\varphi_M$  — годовая естественная убыль (в долях ед.),  $t$  — возраст, лет (Дьяков, 2009, 2011).

В связи с тем, что последние данные по численности 6-годовиков, используемые для расчета их числа в возрасте 1 года, приходились на 2018 г., годом рождения последнего такого поколения был 2012-й. Таким образом, временной ряд наблюдений, используемый для нашего анализа, включал в себя 50-летний период: с 1963 по 2012 гг.

Численность личинок и мальков рассчитывали, применив коэффициенты из соответствующих уравнений Р. Нэша (Nash, 1998) для оценки численности морской камбалы Ирландского моря. Уравнение указанного автора для расчета численности личинок желтоперой камбалы, где используется величина инкубационного периода, скорректировано нами на основе данных В.И. Тихонова (1968), исследовавшего зависимость времени до выклева от температуры воды в инкубационный период. Для расчета числа мальков уравнение Р. Нэша взято в неизменном виде, при допущении, что у близких по экологии этих видов камбал различия в продолжительности личиночного периода не будут велики. К сожалению, в литературе нам не удалось найти необходимые математические модели, описывающие данный период у желтоперой камбалы при разной температуре.

В качестве показателя термических условий во время пелагической фазы развития камбалы выбрали средние температуры поверхности воды у побережья Западной Камчатки между 51°00 с. ш. и 58°00 с. ш. над глубинами от 10 до 50 м в июле–августе ( $T_1$ ) и августе ( $T_2$ ). В это время происходит наиболее интенсивный нерест камбалы и развитие ее личинок. Выполненный нами корреляционный анализ показал наиболее высокие корреляции между температурой воды в эти месяцы, по спутниковым данным, и численностью годовиков данного года рождения в период с 1985 по 2012 гг. Коэффициенты корреляций составили соответ-

ственно 0,46 ( $df = 26$ ;  $P < 0,05$ ) для июля–августа и 0,55 ( $df = 26$ ;  $P < 0,01$ ) для августа.

Исходные данные для исследования приведены в табл. 1.

Для оценки динамики численности желтоперой камбалы при разных заданных условиях взяли четыре аналогичные опубликованным Р. Нэшем (Nash, 1998) имитационные модели, которые заключаются в следующем.

#### Модель 1

Численность личинок зависит от связанной с температурой смертности икры при фиксированном времени до выклева (инкубационном периоде).

Численность прошедших метаморфоз особей зависит от связанной с температурой смертности личинок, при фиксированной продолжительности личиночного периода.

Данная модель исключает влияние продолжительности пелагической фазы на выживаемость. Учитывается лишь прямое воздействие температуры.

#### Модель 2

Численность личинок зависит от продолжительности времени до выклева при постоянной мгновенной смертности икры.

Численность прошедших метаморфоз особей зависит от продолжительности личиночной стадии при постоянной мгновенной смертности личинок.

Эта модель исключает прямое влияние температуры на смертность в пелагической фазе. Температура определяет продолжительность пелагической фазы, которая (продолжительность) учитывается при оценке выживаемости.

#### Модель 3

Численность личинок зависит от обусловленной температурой смертности икры и продолжительности времени до выклева.

Численность прошедших метаморфоз особей зависит от обусловленной температурой смертности личинок и продолжительности личиночного периода.

Модель 3 учитывает влияние обоих факторов: температуры воды и продолжительности эмбрионального и личиночного периодов на выживаемость в пелагической фазе.

#### Модель 4

Численность личинок зависит от обусловленной температурой смертности икры и продолжительности времени до выклева.

Таблица 1. Исходные данные для имитационных моделей динамики численности желтоперой камбалы в раннем онтогенезе

Table 1. Initial data for simulation models of stock abundance dynamics of yellowfin sole in early ontogenesis

Годы Years	Температура воды в июле–августе, °С Water temperature in July–August, °C $T_1$	Температура воды в августе, °С Water temperature in August, °C $T_2$	Нерестовая био- масса, тыс. т Spawning biomass, thous. t	Производство икры, $10^9$ икринок Egg production, bn	Численность поколения в возрасте 1 года, $10^9$ рыб Yearling stock abundance, bn ind.
1963	9,63	8,6	9,3	2776	1,25
1964	8,95	9,8	13,2	8358	0,45
1965	7,55	7,7	24,2	20 765	1,06
1966	8,19	11,6	21,0	19 369	0,75
1967	7,81	11,2	16,5	17 341	0,97
1968	9,55	–	9,2	6800	0,79
1969	6,79	10,6	51,0	23 551	1,29
1970	8,27	9,9	9,9	6403	2,50
1971	6,93	–	20,7	11 117	1,29
1972	8,52	8,3	15,7	9513	0,52
1973	10,41	12,2	27,9	17 561	1,65
1974	10,01	–	18,2	9433	2,98
1975	9,76	10,4	27,1	20 521	4,71
1976	10,27	10,3	55,0	28 654	3,31
1977	6,22	10,8	34,4	29 844	4,49
1978	6,50	–	48,6	45 246	5,11
1979	10,54	11,9	37,4	23 341	3,79
1980	10,85	9,83	59,7	28 137	2,22
1981	7,79	11,87	100,3	86 261	1,79
1982	6,07	10,77	134,0	108 883	2,45
1983	9,74	11,97	123,0	80 691	4,03
1984	10,23	10,40	133,6	73 329	3,34
1985	8,26	9,18	163,8	124 588	3,26
1986	9,34	10,13	70,6	37 761	1,85
1987	8,65	9,45	75,7	49 944	1,47
1988	9,14	9,93	133,1	132 933	1,10
1989	10,05	11,36	255,8	169 844	2,20
1990	10,91	11,66	63,3	42 044	4,82
1991	10,04	11,62	65,2	40 782	4,07
1992	8,95	9,50	47,9	45 035	0,94
1993	8,53	9,36	89,2	79 746	1,79
1994	9,11	10,50	122,7	211 154	2,32
1995	9,74	10,54	425,0	895 611	2,35
1996	9,79	10,48	323,1	534 140	2,45
1997	10,79	11,82	336,3	475 372	2,60
1998	11,40	11,81	162,0	277 484	2,82
1999	9,65	10,77	64,7	57 071	5,01
2000	9,84	10,55	115,6	105 203	5,84
2001	10,05	11,21	99,1	84 104	6,15
2002	10,32	11,35	82,2	75 786	6,37
2003	10,61	10,84	44,1	23 963	3,78
2004	10,24	11,09	56,3	43 587	2,62
2005	10,44	12,01	121,5	113 904	6,89
2006	10,22	11,15	166,0	153 005	1,78
2007	10,39	10,94	139,4	92 846	4,42
2008	10,69	11,44	156,3	110 706	5,59
2009	10,54	11,34	103,4	79 077	2,78
2010	10,26	11,05	74,1	56 187	2,20
2011	11,31	12,18	185,8	136 322	4,02
2012	11,49	12,39	46,6	40 628	5,31
Среднее The average	9,00	10,73	95,6	99 334	2,95

Численность прошедших метаморфоз особей зависит от обусловленной температурой смертности личинок и их размеров.

В данной модели продолжительность личиночного периода заменена размерами личинок. Модель использована нами для оценки изменения

смертности в течение личиночного периода онтогенеза от выклева до завершения метаморфоза.

Из-за недостаточной изученности раннего онтогенеза желтоперой камбалы, к сожалению, неизвестен ряд параметров уравнений, используемых далее в моделях. В таких случаях мы заимствова-

ли соответствующие величины, приведенные для морской камбалы, из работы Р. Нэша (Nash, 1998). Экология двух этих видов имеет сходные черты. Обе камбалы являются шельфовыми видами, выметывающими пелагическую икру. Различие заключается в том, что морская камбала в Ирландском море относится к зимне-нерестующим видам, а восточнохотоморская желтоперая — к летне-нерестующим. Однако данную проблему частично удалось решить тем, что для оценки продолжительности инкубации икры последнего вида мы использовали уравнение, рассчитанное В.И. Тихоновым (1968) на основе поставленного им соответствующего эксперимента по желтоперой камбале. Зная из литературных источников продолжительность пелагической стадии этого вида, составляющую в среднем около 30 суток (рассчитано по

данным Н.С. Фадеева, 1971, С.Н. Тарасюка, 1997), мы нашли продолжительность его личиночного периода пропорционально среднему соотношению аналогичных отрезков времени для желтоперой и морской камбал. Последнюю переменную рассчитали также по формуле Р. Нэша (Nash, 1998), но на основе температурных данных для восточной части Охотского моря.

Уравнения, которые мы использовали в моделях, показаны в табл. 2.

Входящие в уравнения переменные относятся к желтоперой камбале. В уравнениях использовали среднюю температуру воды на поверхности у Западной Камчатки в июле–августе и в августе (см. текст выше).

Общую смертность (*K*) от икры к рекрутам (1-годовикам) рассчитали как:

Таблица 2. Виды уравнений, использованных в имитационных моделях  
Table 2. Types of equations used in simulation models

Вид уравнения Type of equation	Автор Author	В каких моделях использовано <sup>1</sup> In the models used <sup>1</sup>
$T = 3571 * t^{-1,3637}$ <i>T</i> — время инкубации / time of incubation, часы / hours; <i>t</i> — температура воды / water temperature, °C	Тихонов, 1968	Модели 2, 3, 4 Models 2, 3, 4
$Смертность\ икры\ /\ Egg\ mortality\ (1/cum/day) = 0,0183 * e^{0,2387 * T_1}$ <i>T</i> <sub>1</sub> — температура воды при инкубации икры / water temperature during egg incudation), °C	Nash, 1998	Модели 1, 3, 4 Models 1, 3, 4
$N\ личинок/larv. = N\ икры/eggs * e^{-(Время\ инкубации\ икры / Time\ of\ egg\ incubation * 0,115)}$ <i>N</i> — численность / number, млрд шт. / bn <i>Время инкубации икры / Time of egg incubation, сут./days</i>	Nash, 1998	Модель 2 Model 2
$Личиночный\ период\ / Larval\ period = 60,604 * e^{-(0,092 * T_2)}$ <i>T</i> <sub>2</sub> — температура в течение личиночного периода / temperature during larval period, °C <i>Личиночный период / Larval period, сут./days</i>	Nash, 1998, скорректировано нами with our corrections	Модели 1, 2, 3 Models 1, 2, 3
$N\ мальков/larv. = N\ личинок/eggs * e^{-(Личиночный\ период / Larval\ period * 0,048)}$ <i>N</i> — численность / number, млрд шт. / bn <i>Личиночный период / Larval period, сут./days</i>	Nash, 1998	Модель 2 Model 2
$Смертность\ личинок\ / Larval\ mortality\ (1/cum/day) = 0,044 * e^{0,077 * T_2}$ <i>T</i> <sub>2</sub> — температура в течение личиночного периода / temperature during larval period, °C	Nash, 1998	Модели 1, 3 Models 1, 3
$Смертность\ личинок\ / Larval\ mortality\ (1/cum/day) = 0,25 * e^{0,067 * T_2 * L^{-0,68}}$ <sup>3</sup> <i>L</i> — средняя длина личинок в период от выклева до завершения метаморфоза / mean larval length for the period from emergence to finishing the metamorphosis, мм/mm	Nash, 1998	Модель 4 Model 4
$M\ ювенильная\ / juv) * t = -log_e(N\ рекрутов/recruits / N\ мальков/fru)$ <i>M</i> ювенильная/juvenile — смертность мальков на грунте / mortality on the bottom (1/сут/day) <i>t</i> — продолжительность периода нахождения на грунте до возраста 1 год / the time on the bottom until yearling age (335 сут/days) <i>N</i> рекрутов/recruits — численность 1-годовиков / number of yearlings, млрд/bn <i>N</i> мальков/fru — численность особей, завершивших метаморфоз / number of post-metamorphosis individuals, млрд/bn	Nash, 1998	Использовано для оценки смертности на грунте Used for estimation mortality on the bottom

<sup>1</sup>Номера моделей см. в тексте / The numbers of the models see in text

<sup>2</sup>Данное уравнение скорректировано нами применительно к желтоперой камбале (см. абзац «В соответствии с принятыми методами...» на с. 76) / We made corrections in this equation for the case of yellowfin sole (see paragraph «В соответствии с принятыми методами...» on p. 76)

<sup>3</sup>Средняя длина личинок желтоперой камбалы принята за 13,2 мм / Taken mean length of larval yellowfin sole was 13.2 mm

$$K = -\log_e(R/E) \text{ (Nash, 1998);}$$

где  $R$  — численность рекрутов, млрд рыб,  $E$  — продукция икры, млрд икринок.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Начиная со второй половины 1970-х годов, после существенного ограничения промысла в экономической зоне России, нерестовая биомасса желтоперой камбалы демонстрирует тенденцию к росту на фоне межгодовых колебаний (рис. 1А). Экстремально высокая биомасса была зафиксирована в середине 1990-х годов, после чего произошло ее резкое снижение и относительная стабилизация на среднем уровне около 100 тыс. т. То же можно сказать и о продукции икры (абсолютной популяционной плодовитости) этого вида (рис. 1Б). После чрезвычайно высокого количества выметанной

икры в середине 1990-х годов (до  $9 \cdot 10^{14}$  икринок в 1995 г.) популяционная плодовитость в настоящее время снизилась и не превышает  $1,5 \cdot 10^{14}$  икринок.

Численность поколений в 1-годовалом возрасте в течение исследуемого периода испытывала значительные колебания (от 0,5 млрд до 6,9 млрд рыб), показывая, тем не менее, общую тенденцию к росту (рис. 1В).

Изменения численности генерации желтоперой камбалы в разных фазах раннего онтогенеза показаны на диаграммах Паулика (рис. 2–5).

В соответствии с принятыми методами оценки, связь продукции икры с нерестовым запасом носит независимый от плотности характер. То же относится и к численности мальков в связи с продукцией икры. Численность рекрутов (1-годовики) оценивалась другим методом (на основании съемки) и показывает определенную плотностную за-

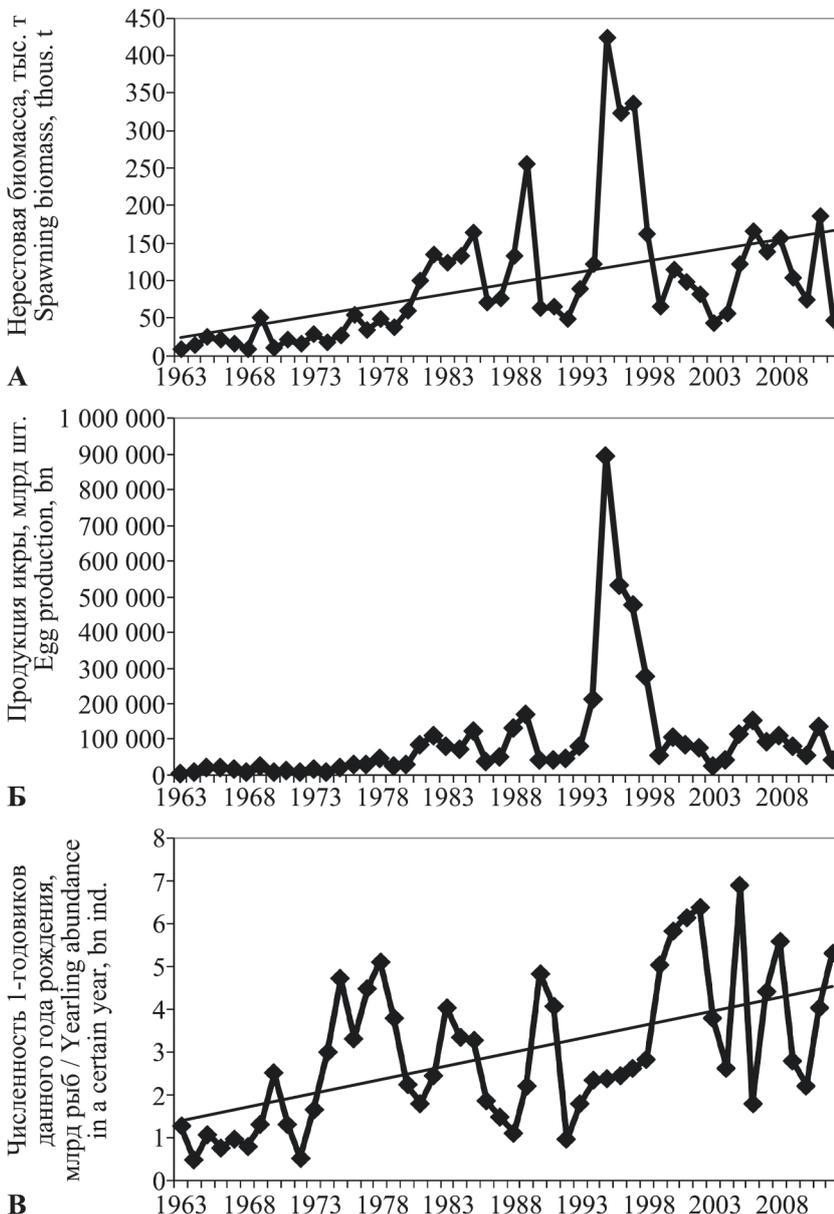


Рис. 1. Многолетняя динамика нерестовой биомассы (А), продукции икры (Б) и численности поколения в возрасте 1 года (В) у желтоперой камбалы восточной части Охотского моря  
Fig. 1. The longterm dynamics of yellowfin sole spawning biomass (A), egg production (B) and progeny stock of yearlings (B) in the eastern part of the Sea of Okhotsk

висимость как от биомассы производителей, так и от численности этой же генерации после метаморфоза рыб (мальков).

По первой модели, исключаяющей влияние продолжительности пелагической фазы на вы-

живаемость и учитывающей лишь прямое воздействие температуры, зависимость численности мальков от продукции икры носит наиболее неопределенный характер (рис. 2). Следует иметь в виду, что по заданным условиям повышение тем-

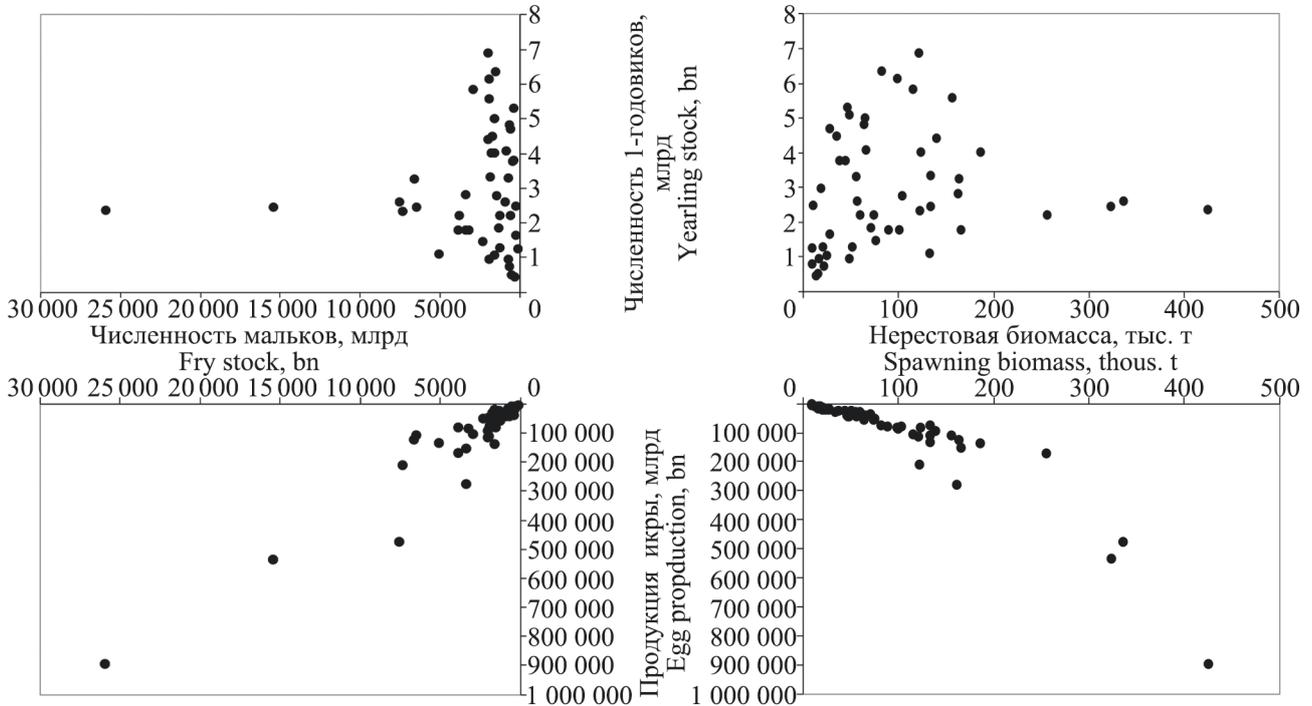


Рис. 2. Диаграмма Паулика для желтоперой камбалы по модели 1, с фиксированной продолжительностью пелагической фазы  
 Fig. 2. The Paulik diagram for yellowfin sole in the model 1, where the pelagic stage duration was fixed

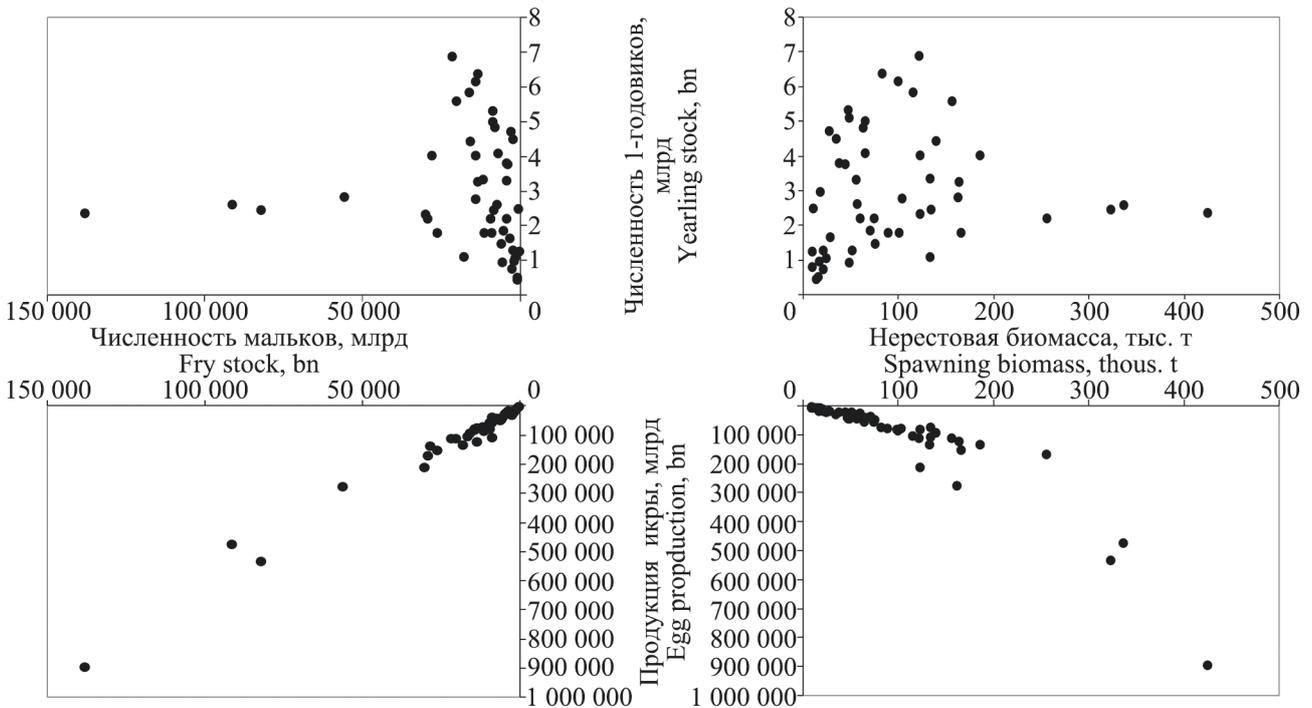


Рис. 3. Диаграмма Паулика для желтоперой камбалы по модели 2, с постоянной смертностью в течение пелагической фазы  
 Fig. 3. The Paulik diagram for yellowfin sole in the model 2, where the fish mortality was constant during pelagic stage

пературы непосредственно увеличивает смертность икры и личинок (см. уравнения в табл. 2). Противоположное воздействие оно оказывает косвенно, через снижение инкубационного и личиночного периодов.

При учете лишь такого косвенного влияния (модель 2), когда берется во внимание лишь продолжительность пелагической фазы, связь численности мальков с продукцией икры становится более определенно выраженной (рис. 3).

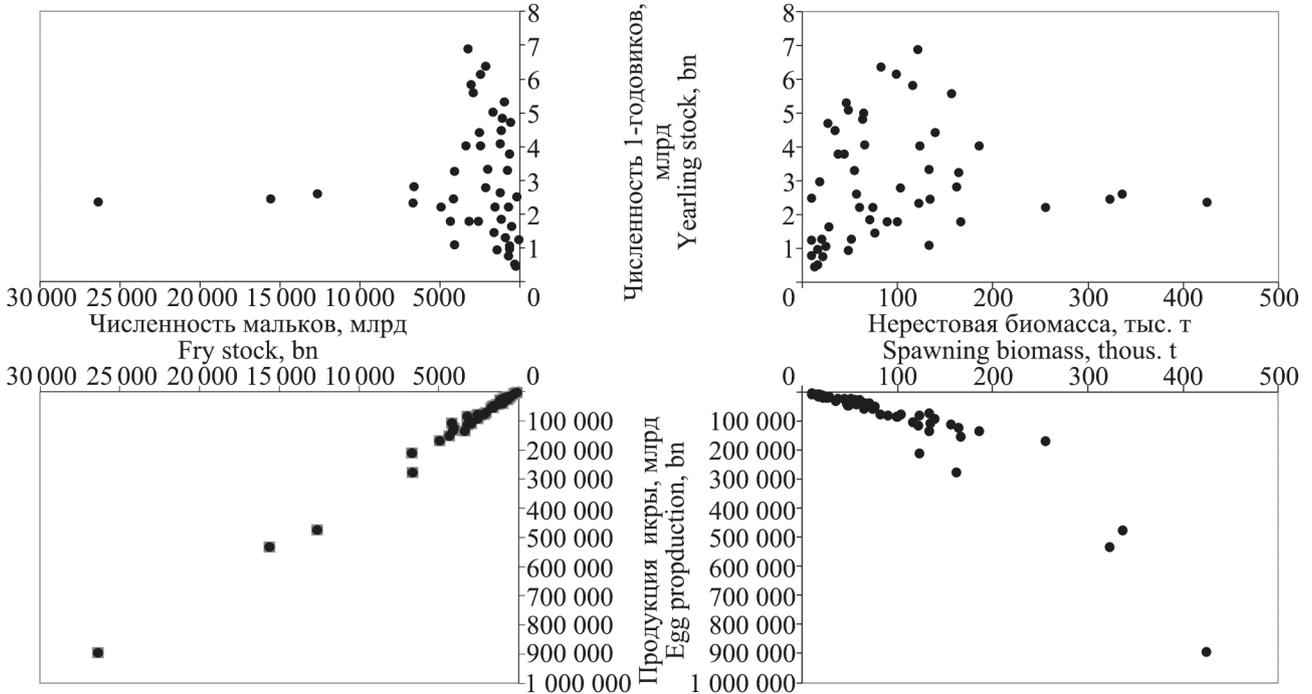


Рис. 4. Диаграмма Паулика для желтоперой камбалы по модели 3, с учетом влияния температуры воды и продолжительности развития в пелагической фазе  
 Fig. 4. The Paulik diagram for yellowfin sole in the model 3, where the effects of the water temperature and duration of the pelagic stage were included

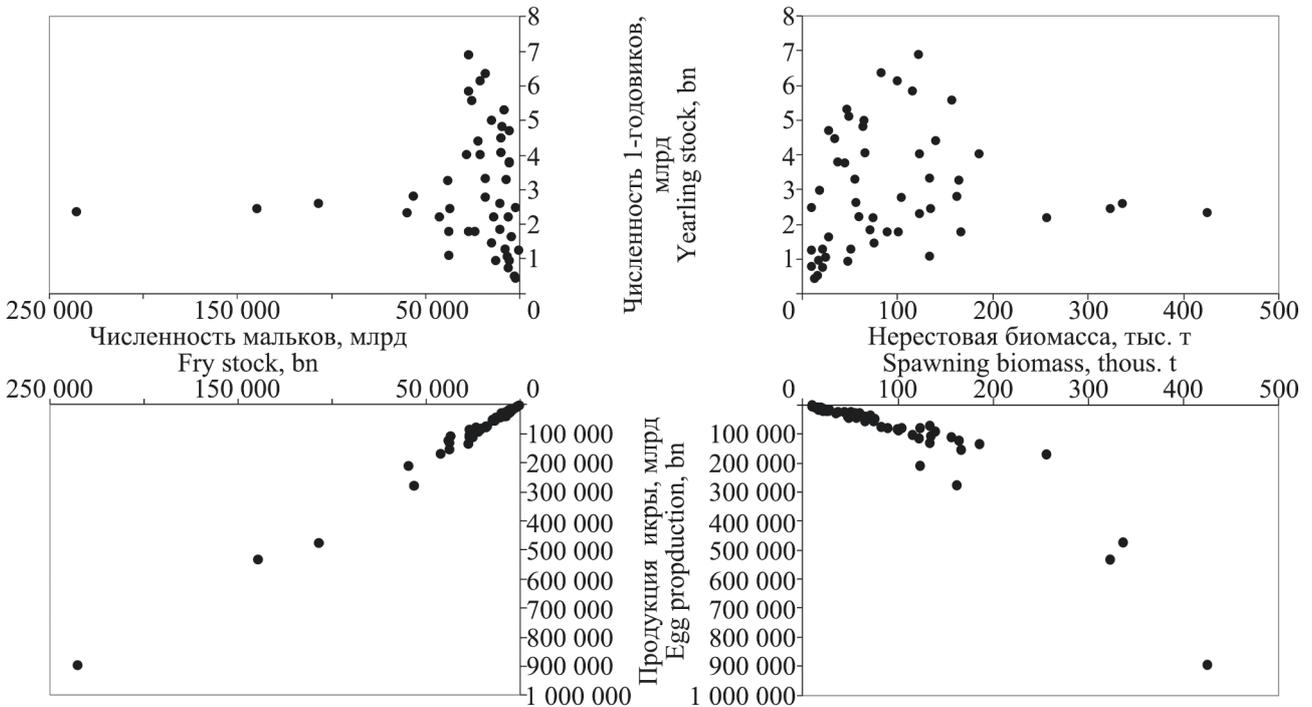


Рис. 5. Диаграмма Паулика для желтоперой камбалы по модели 4, учитывающей зависимость смертности личинок от их размеров  
 Fig. 5. The Paulik diagram for yellowfin sole in the model 4, where the relation between larval mortality and larval length was included

Наиболее четко выражена такая связь при условиях, заданных моделями 3 и 4, когда в первом случае в пелагической фазе учитываются оба фактора (прямое воздействие температуры и продолжительность периодов инкубации и личинки), а во втором в модель вводится размер личинок (рис. 4 и 5).

Таким образом, можно сделать предварительный вывод о более значимой роли температуры как фактора, изменяющего продолжительность пелагической фазы развития желтоперой камбалы, по сравнению с ее ролью в повышении смертности икры и личинок при потеплении воды.

Используя соответствующие уравнения из табл. 2, рассчитали суточную смертность икры и личинок камбалы (табл. 3). Общая смертность в пелагической фазе оценена как:  $-\log_e(N_{\text{мальков}}/\text{продукция икры})$ . Зная продолжительность пелагической фазы, оцененной для каждого года по уравнениям из табл. 2, легко рассчитать общую для фазы суточную смертность (табл. 3).

Суточную смертность мальков на грунте (табл. 4) также рассчитали по уравнению, представленному в табл. 2.

Анализируя данные табл. 3–4, можно видеть следующее.

По всем моделям средняя суточная смертность икры больше, чем аналогичная величина для личинок. Наибольшую смертность в пелагической фазе показывает модель 1, учитывающая прямое воздействие температуры при фиксированной продолжительности фазы. Практически такая же смертность рассчитана по модели 3, учитывающей

влияние обоих факторов: температуры воды и продолжительности фаз. Оценку наименьшей смертности дала модель 4, где она связана с размером личинок. Суточная смертность мальков на грунте намного ниже, чем в пелагиали. Самую высокую смертность на грунте демонстрирует, в противоположность пелагической фазе, модель 4, а самую низкую — модели 1 и 3.

Однако продолжительность эмбрионального, личиночного и малькового, до возраста 1 года, периодов сильно различается. Рассчитанное нами среднемноголетнее время до выклева у желтоперой камбалы составило 7,3 суток, аналогичный промежуток от выклева до завершения метаморфоза — 22,7 суток, и оставшееся время пребывания мальков на грунте до достижения возраста одного года — 335 суток. Следовательно, общая смертность в течение пелагической фазы камбалы будет изменяться в среднем от 1,337 по модели 4 до 3,573 по модели 1. Общая смертность в течение фазы малька на грунте в этом случае составит в среднем от 6,448 по первой модели до 8,684 по четвертой. Из сказанного можно заключить, что решающим периодом формирования численности поколения желтоперой камбалы является время пребывания на грунте в ювенильной стадии.

Рассмотрим, как изменяется суточная смертность желтоперой камбалы в разные годы.

По имитации моделью 1 (только прямое влияние температуры), величина суточной смертности в пелагической фазе испытывает колебания от 0,087 до 0,154 (табл. 3), с трендом к увеличению в течение исследуемого периода (рис. 6А). Синхронно с ней

Таблица 3. Пределы значений суточной смертности желтоперой камбалы в пелагической фазе (в скобках — средняя величина)

Table 3. Ranges of yellowfin sole daily mortality during pelagic stage (in brackets – average value)

Модель / Model	Смертность икры, 1/сут Egg mortality, 1/day	Смертность личинок, 1/сут Larval mortality, 1/day	Общая смертность, 1/сут Total mortality, 1/day
Модель 1 Model 1	0,078–0,284 (0,182)	0,080–0,114 (0,101)	0,087–0,154 (0,121)
Модель 2 Model 2	0,115	0,048	0,061–0,072 (0,064)
Модель 3 Model 3	0,078–0,284 (0,182)	0,080–0,114 (0,101)	0,087–0,151 (0,120)
Модель 4 Model 4	0,078–0,284 (0,182)	0,043–0,099 (0,085)	0,029–0,065 (0,046)

Таблица 4. Пределы значений суточной смертности мальков желтоперой камбалы на грунте (в скобках — средняя величина)

Table 4. Ranges of the daily bottom mortality of yellowfin sole fry (in brackets – average value)

Модель / Model	Смертность на грунте, 1/сут / Bottom mortality, 1/day
Модель 1 / Model 1	0,013–0,028 (0,0192)
Модель 2 / Model 2	0,017–0,033 (0,0242)
Модель 3 / Model 3	0,012–0,028 (0,0194)
Модель 4 / Model 4	0,019–0,034 (0,0259)

растет средняя температура воды в июле–августе. Суточная смертность камбалы на грунте колеблется от 0,013 до 0,028 (табл. 4). С начала 1960-х до начала 1990-х годов она изменялась около постоянного среднего уровня. Затем, после резкого увеличения в середине 1990-х годов (в период наиболее высокой родительской биомассы), значительно снизилась (рис. 6Б). Как уже отмечалось, в это время

произошли падение и относительная стабилизация нерестовой биомассы и продукции икры. Можно видеть противоположные тенденции в динамике смертности в пелагической фазе и на грунте (рис. 6В). Коэффициент корреляции между этими переменными равен  $-0,44$  ( $df = 44$ ;  $P < 0,01$ ).

Общая суточная смертность в пелагической фазе, оценка которой выполнена по модели 2 (вли-

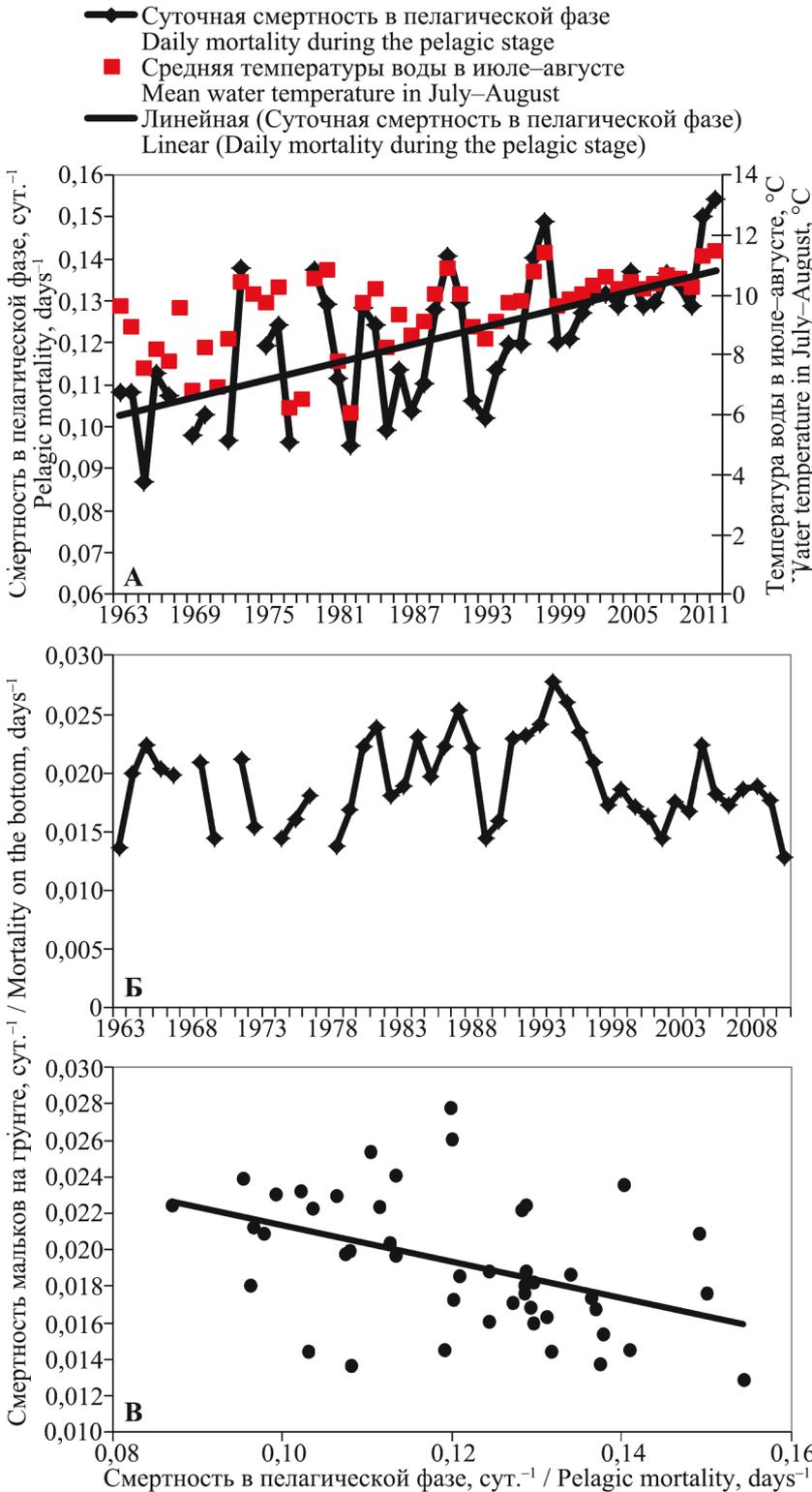


Рис. 6. Модель 1. Межгодовая изменчивость суточной смертности желтоперой камбалы в пелагической фазе (А), на грунте (Б) и зависимость между этими показателями (В)  
Fig. 6. The model 1. The interannual variations of the daily mortality of yellowfin sole during the pelagic stage (А), on the bottom (Б) and the correlation between these parameters (В)

яние продолжительности инкубации икры и личиночного периода) изменяется в зависимости от соотношения длительности двух стадий (икры и личинки), входящих в данную фазу. В разные годы смертность колеблется от 0,061 до 0,072 (см. табл. 3). Наиболее высокая амплитуда колебаний приходится на первое двадцатилетие исследуемого периода, после чего вариабельность изменений резко сокращается (рис. 7А). В течение оставшегося времени уровень смертности постепенно снижается, в про-

тивоположность повышению средней температуры поверхности воды. Смертность мальков на грунте, изменяясь от 0,017 до 0,033 (см. табл. 4), в среднем медленно увеличивается до середины 1990-х годов, после чего, как и в первом случае, падает (рис. 7Б). С конца 1990-х годов до завершения периода исследований она стабилизируется на уровне 0,020–0,025. Какой-либо определенной зависимости между суточной смертностью в пелагиали и смертностью на грунте не наблюдается (рис. 7В).

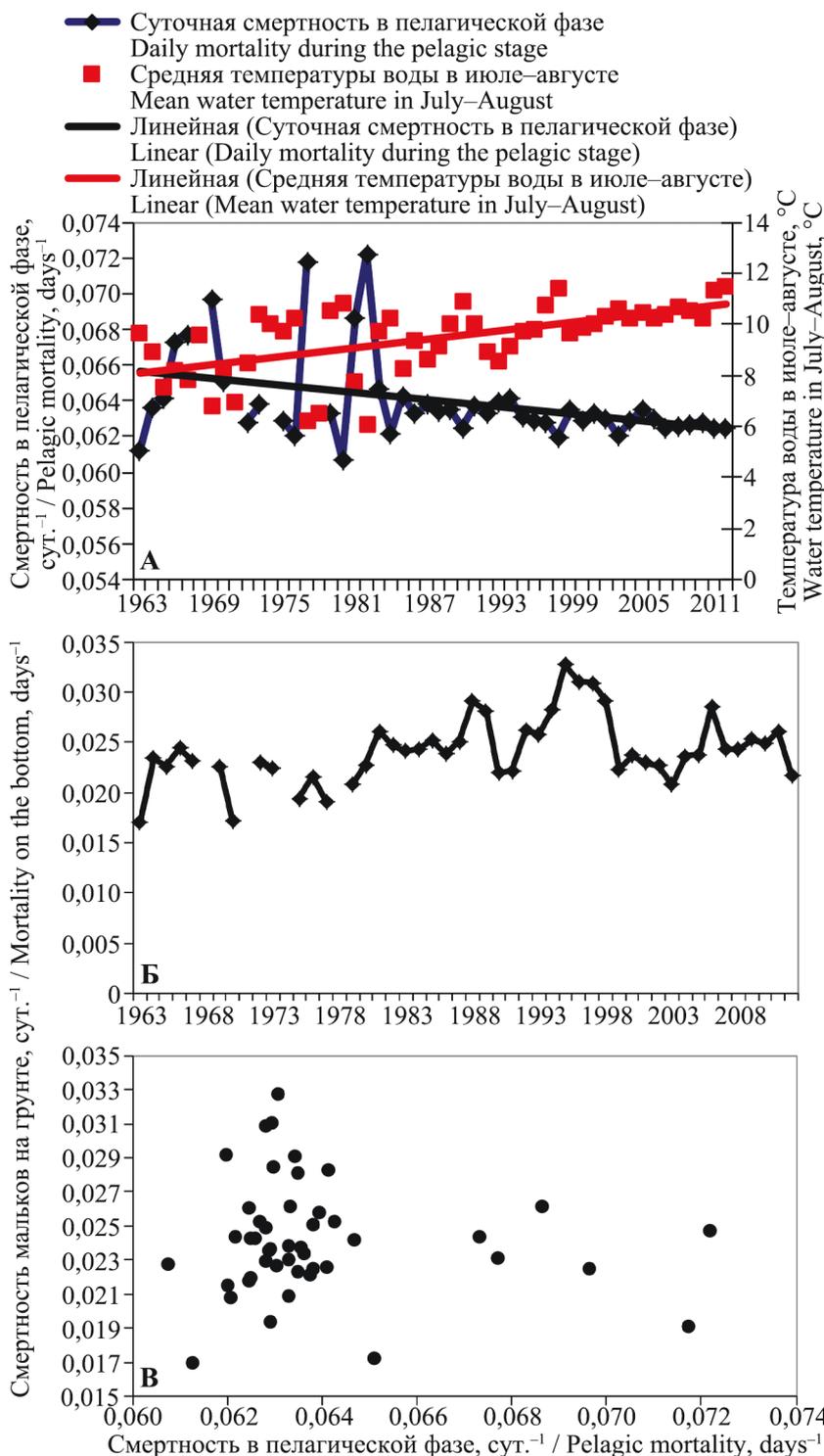


Рис. 7. Модель 2. Межгодовая изменчивость суточной смертности желтоперой камбалы в пелагической фазе (А), на грунте (Б) и зависимость между этими показателями (В)  
Fig. 7. The model 2. The interannual variations of the daily mortality of yellowfin sole during the pelagic stage (A), on the bottom (B) and the correlation between these parameters (B)

Модель 3 показывает влияние на смертность икры и личинок температуры воды, когда начальная численность личинок и мальков формируется под действием этого фактора, а также продолжительностью инкубационного и личиночного периодов.

Уровень и амплитуда колебаний смертности в пелагической фазе и смертности мальков по этой модели очень близки таковым, показанным первой моделью (см. табл. 3, 4).

То же самое можно сказать и о многолетней динамике суточной смертности как в пелагической фазе, так и на грунте (рис. 8А, Б). Сходство вызвано заданной жесткой связью между термическими условиями и продолжительностью пелагического периода, в течение которого формируется исходная численность мальков, осевших на дно. Статистически значимая связь между динамикой смертности в пелагиали и на грунте отсутствует (рис. 8В).

При введении в модель размеров личинок (модель 4), пелагическая суточная смертность значительно снижается, изменяясь от 0,029 до 0,065 (см. табл. 3). Динамика ее колебаний сходна с динамикой моделей 1 и 3, однако средний уровень гораздо ниже (рис. 9А). Суточная смертность на грунте меньше, чем в пелагическом периоде по этой модели, но самая высокая по сравнению с другими моделями: от 0,019 до 0,034 (см. табл. 4). При сходной динамике ее изменчивости, средний уровень, относительно которого происходят колебания, самый высокий (рис. 9Б). Определенной связи между величиной смертности в двух фазах не наблюдается (рис. 9В).

Важной особенностью динамики смертности желтоперой камбалы в пелагической и донной фазах являются ее противоположные тенденции, начиная со второй половины 1990-х годов. Как уже отмечалось, в это время нерестовая биомасса и продукция икры относительно стабилизируются по сравнению с предшествующим периодом.

Все четыре модели показывают нелинейные положительные зависимости уровня смертности на грунте от начальной численности мальков (рис. 10).

Личиночная фаза делится на два периода: от выклева до перехода на внешнее питание и последующего — до завершения метаморфоза. Для анализа динамики смертности в течение этих периодов применили модель 4, которая учитывает изменение размеров (рост) личинок на их протяжении.

Средние размеры выклюнувшихся предличинок (2,4 мм), размеры личинок на вторые сутки

(3,2 мм), среднюю длину при переходе на внешнее питание (3,4 мм), длину в начале и конце метаморфоза (соответственно, 15,1 и 24,0 мм), а также среднюю продолжительность периодов, в сутках, от выклева до перехода на внешнее питание (4,5) и затем до завершения метаморфоза (19,0), обобщили по данным из литературы (Мищенко, 1938; Перцева-Остроумова, 1954; Николотова, 1970, 1975; Максименков, 2007). Промежуточные значения размеров внутри указанных периодов получили методом линейной интерполяции.

Средняя температура воды ( $T_2$ ) в период развития личинок равна 11 °С.

Для расчетов смертности по достигнутой в данные сутки длине рыбы использовали уравнение:

$M_{\text{личинки}} = 0,25 * e^{0,067 * T_2} * L^{-0,68}$ , (Nash, 1998) (см. табл. 2).

Динамика смертности личинок желтоперой камбалы на этих стадиях онтогенеза показана на рис. 11.

Значения смертности личинок в эти периоды могут быть аппроксимированы степенными функциями:

$Y = 0,2746X^{-0,1208}$ ; для периода от выклева до перехода на внешнее питание;

$Y = 0,9899X^{-0,8771}$ ; для периода от перехода на внешнее питание до завершения метаморфоза; где  $Y$  — мгновенная смертность в данные сутки развития личинки;

$X$  — число суток после выклева.

В дальнейших исследованиях мы использовали одну из моделей, а именно модель 3, по которой на формирование численности генераций воздействуют оба рассматриваемых фактора: температура воды и продолжительность пелагической фазы. По нашему мнению, эта модель в наибольшей степени, по сравнению с другими, соответствует реальным природным условиям.

Для анализа межгодовой изменчивости численности желтоперой камбалы на разных стадиях онтогенеза рассчитали коэффициенты вариаций (CV) (табл. 5).

Исследовали вариации численности пяти популяционных показателей. Наиболее высокой оказалась изменчивость популяционной плодовитости, определяемой не только числом зрелых самок, но и их возрастом, а также изменчивость числа личинок и мальков. Изменения пополнения в возрасте одного года выражены в наименьшей степени. По всей видимости, амплитуды колебаний численности пополнения нивелируются высоким

уровнем генеративной смертности и ее значительной изменчивостью (соответственно, 6,50 и 0,17, табл. 5) во время пребывания мальков на грунте. Как показано выше (рис. 10), смертность в этой фазе резко возрастает у малочисленных генера-

ций, но по мере роста их численности темп увеличения смертности замедляется.

Средняя величина генеративной смертности последовательно растет при переходах к следующим фазам онтогенеза. В ранней пелагической

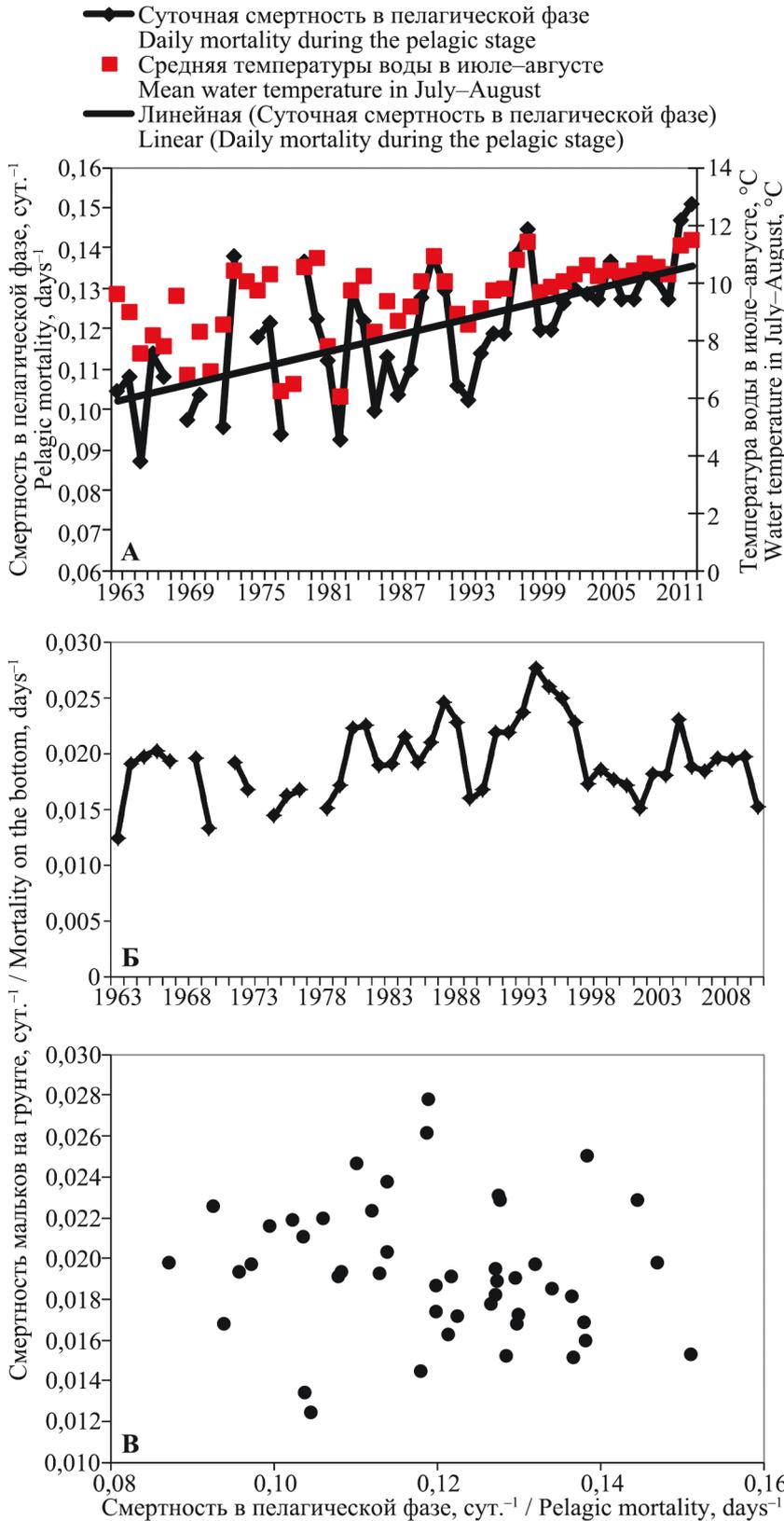


Рис. 8. Модель 3. Межгодовая изменчивость суточной смертности желтоперой камбалы в пелагической фазе (А), на грунте (Б) и зависимость между этими показателями (В)  
Fig. 8. The model 3. The interannual variations of the daily mortality of yellowfin sole during the pelagic stage (A), on the bottom (B) and the correlation between these parameters (B)

фазе она ниже, чем в поздней, однако ее изменчивость значительно выше (табл. 5).

Термические условия, складывающиеся в период раннего онтогенеза камбалы, по всей видимости, оказывают большое влияние на формирование численности родившихся в разные годы генераций. Аргументом, свидетельствующим в пользу этого предположения, может быть довольно заметная тенденция к росту числа 1-годовиков

у генераций, появившихся в годы с более высокой температурой воды в августе, когда происходит интенсивное развитие личинок (рис. 12). Для иллюстрации взят период с 1985 по 2012 гг. В это время температура определена по данным спутниковых наблюдений.

Модель 3 демонстрирует противоположные тенденции изменения смертности в течение инкубационного и личиночного периодов. Если в пер-

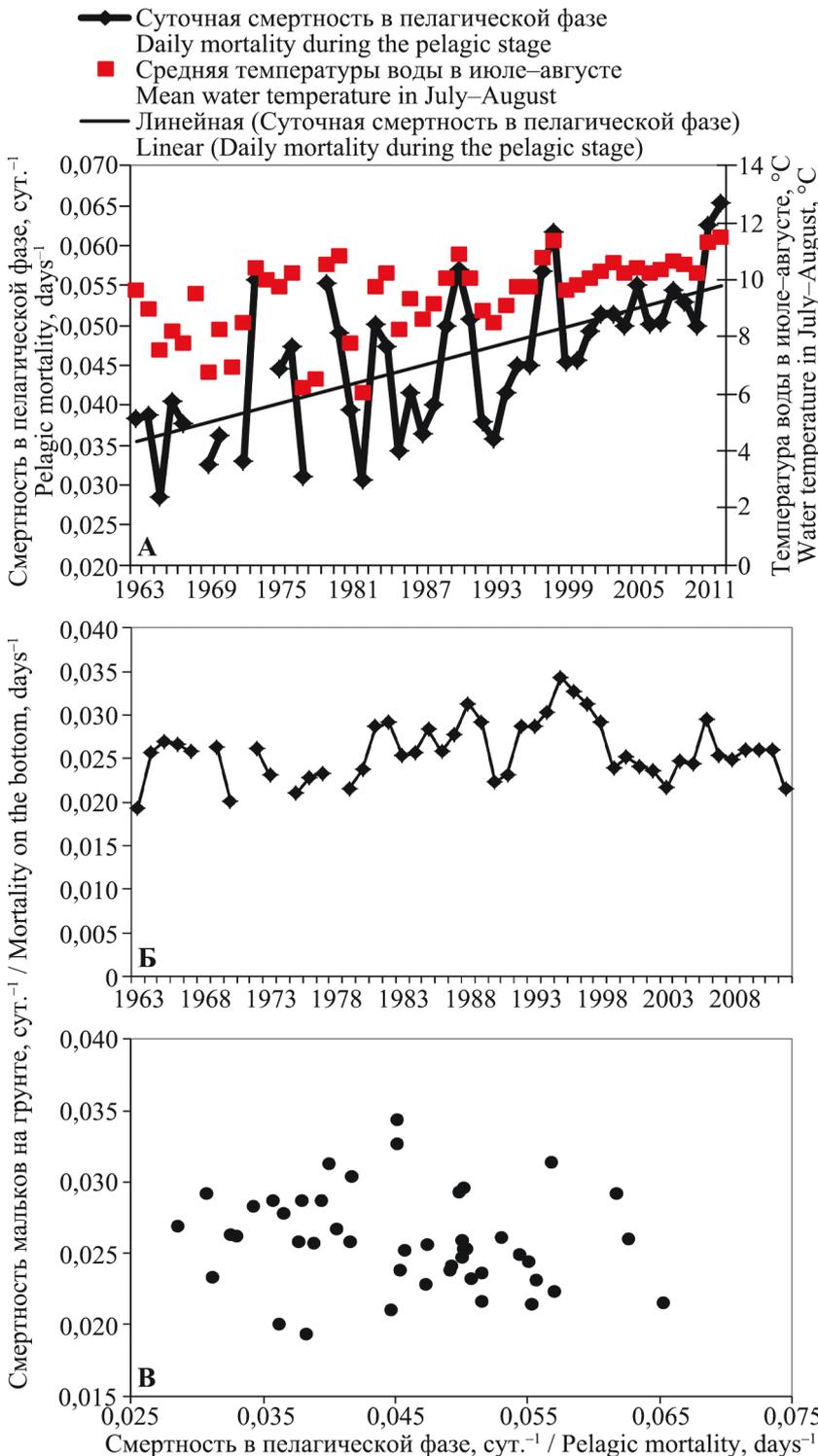


Рис. 9. Модель 4. Межгодовая изменчивость суточной смертности желтоперой камбалы в пелагической фазе (А), на грунте (Б) и зависимость между этими показателями (В)  
Fig. 9. The model 4. The interannual variations of daily mortality of yellowfin sole during the pelagic stage (A), on the bottom (B) and the correlation between these parameters (B)

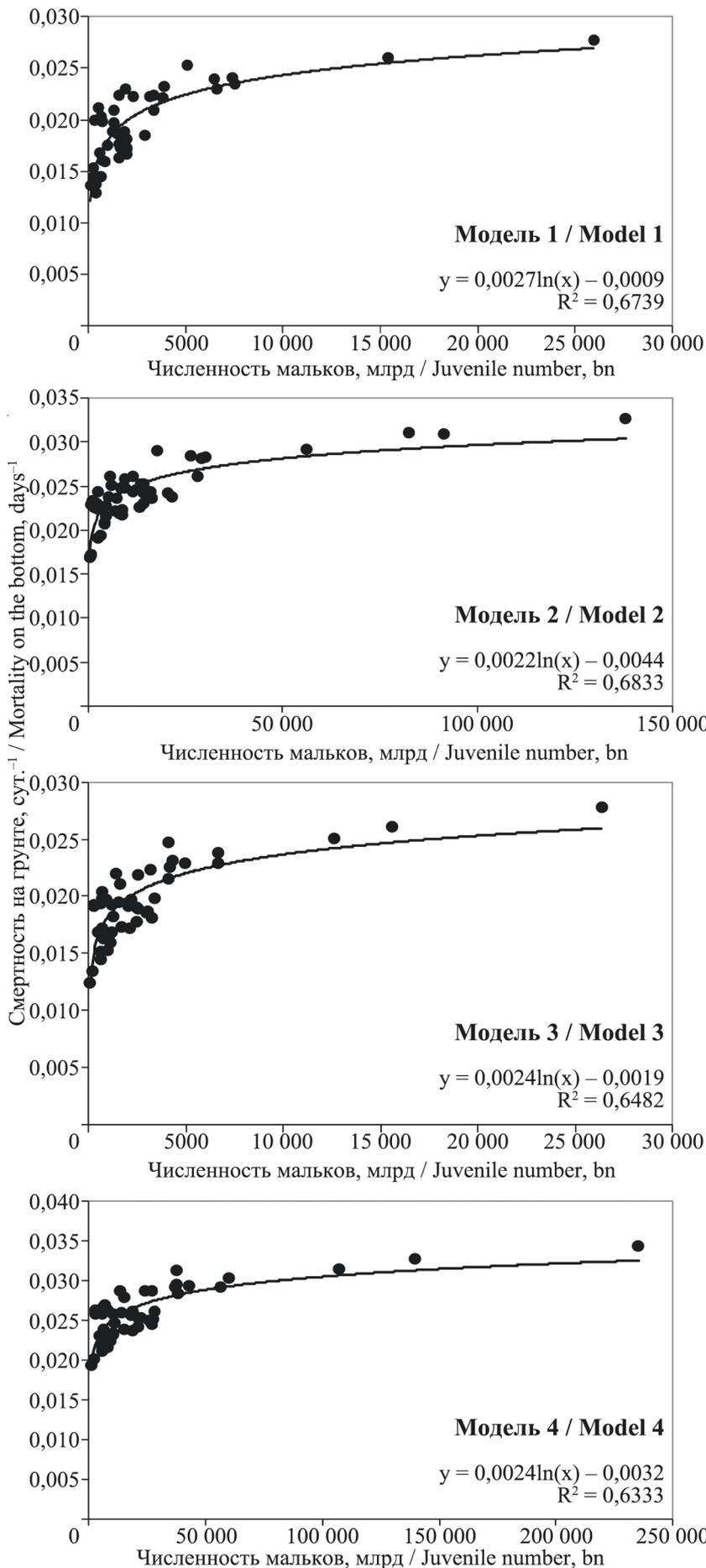


Рис. 10. Зависимость между исходной численностью мальков желтоперой камбалы и их смертностью на грунте по разным моделям динамики в пелагической фазе  
 Fig. 10. The correlation between the initial number of juvenile yellowfin sole individuals and their mortality on the bottom in different models of the dynamics during the pelagic stage

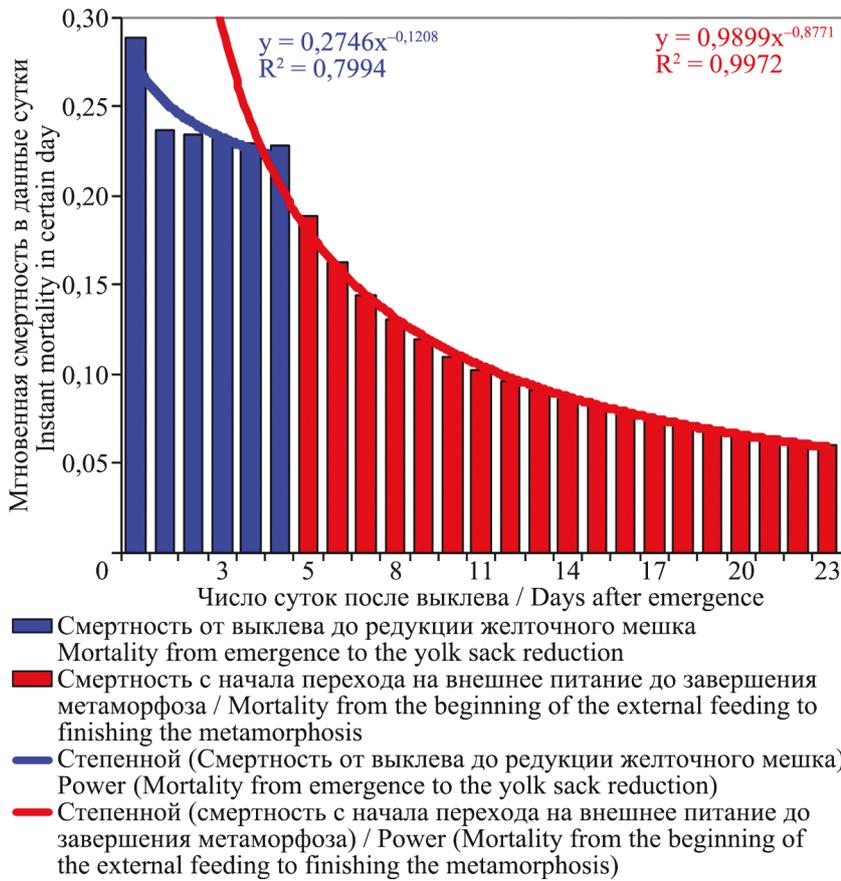


Рис. 11. Динамика смертности личинок желтоперой камбалы от выклева до завершения метаморфоза  
 Fig. 11. The dynamics of the larval yellowfin sole mortality from emergence to finishing the metamorphosis

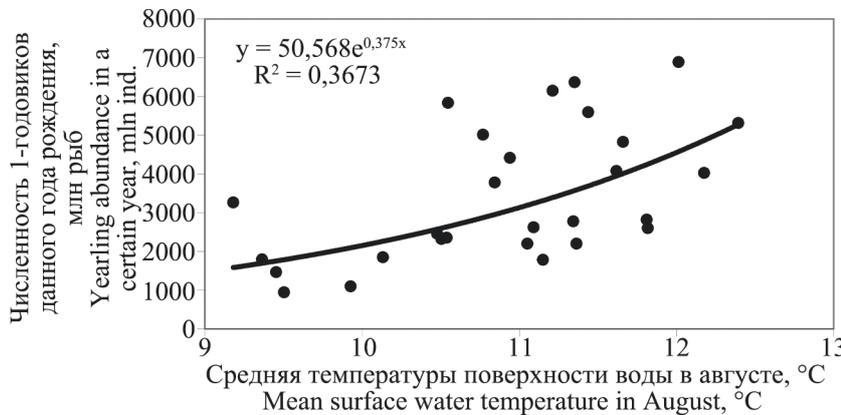


Рис. 12. Зависимость численности поколений желтоперой камбалы в возрасте одного года от средней температуры поверхности воды в августе года рождения поколения  
 Fig. 12. The correlation between the abundance of yearling yellowfin sole generations and mean surface water temperature in August in the year when generation emerged

Таблица 5. Вариации (CV) численности и генеративной смертности\* желтоперой камбалы в разных фазах раннего онтогенеза (использованы данные модели 3)  
 Table 5. Variations (CV) of the Yellowfin sole abundance and generation mortality\* at different stages of early ontogenesis (data of the model 3 used)

Показатели / Indices	Численность / Abundance				
	Нерестовый запас, тыс. т / Spawning stock, thous. tons	Продукция икры, млрд шт. / Egg production, bn	Выклюнувшиеся личинки, млрд шт. / Emerged larvae, bn	Мальки, млрд шт. / Alevins, bn	1-годовики (пополнение), млрд шт. / Yearlings (recruitment), bn
Среднее / Mean	95,6	99334	27919,3	3092,7	2,95
CV	0,92	1,56	1,55	1,49	0,58
Показатели / Indices	Генеративная смертность* / Generation mortality				
	От икры к пополнению / From eggs to recruitment	От икры к личинкам / From eggs to larvae	От личинок к малькам / From larvae to alevins	От мальков к пополнению / From alevins to recruitment	
Среднее / Mean	9,92	1,24	2,27	6,50	
CV	0,11	0,11	0,02	0,17	

\* Генеративная смертность — это смертность конкретной генерации. Она равна:  $-\ln$  (минус логарифм) отношения численности генерации в последующей фазе (млрд шт.) к ее численности в предшествующей фазе (млрд шт.) (Nash, 1998)  
 \*Generation mortality – mortality of a certain generation, calculated as:  $-\ln$  (minus logarithm) of the ratio between generation abundance at next stage (billions) to the abundance at former stage (billions) (Nash, 1998)

вом случае смертность икры с повышением температурных условий растёт, то во втором — слабо снижается (рис. 13).

По условиям, заданным моделью 3, суточная смертность камбалы в пелагической фазе повышается с ростом температуры (см. уравнения в табл. 2, рис. 8 и 13). Однако этот эффект не распространяется на период после оседания на грунт. Более того, начиная с середины 1990-х годов, на фоне роста средней температуры воды суточная смертность мальков на грунте уменьшается (см. рис. 8). Кроме того, повышение температуры вызывает и сокращение пелагической фазы, увеличивая выживаемость личинок к началу перехода на дно. Как ранее отмечалось, основную роль в формировании численности камбалы играет мальковый донный период. В таком случае становится понятным рост, в возрасте пополнения, численности генераций этого вида, появившихся в более теплой воде.

С этой точки зрения следует рассмотреть различия в численности поколений, появившихся в относительно «теплые» и относительно «холодные» годы. К первым мы отнесли годы с положительными, а ко вторым — с отрицательными аномалиями температуры поверхности воды в июле–августе в восточной части Охотского моря (рис. 14).

Сгруппировав данные по динамике численности желтоперой камбалы в соответствии с указанными категориями годов рождения генераций, рассчитали параметры моделей Рикера, для связей: «запас–пополнение» и «мальки–пополнение» для «теплых» и «холодных» лет.

Уравнения Рикера имеют вид:

- для связи численности пополнения с биомассой родительского стада в «теплые» годы:  $R = 0,1313Se^{-0,0097S}$ ;
- то же самое для «холодных» лет:  $R = 0,0370Se^{-0,0055S}$ ;

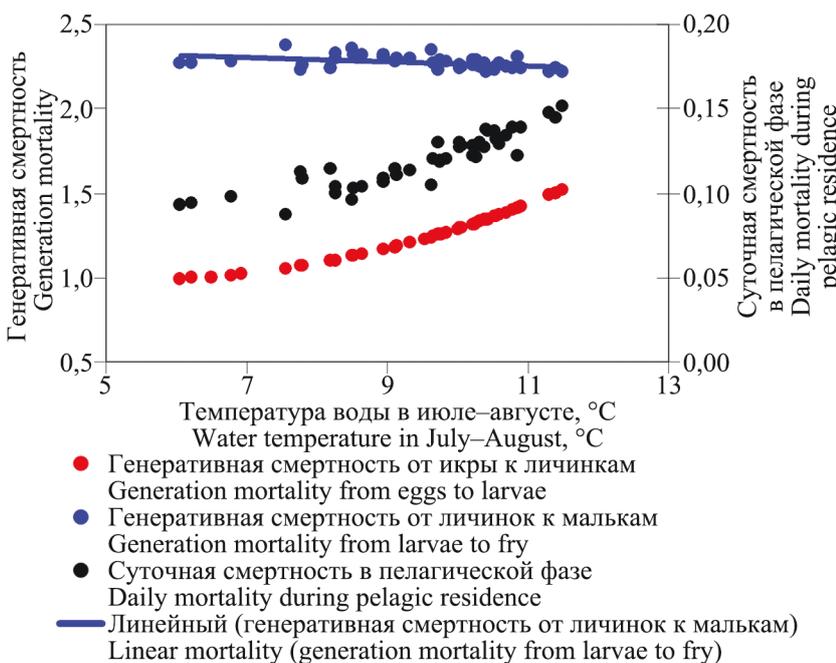


Рис. 13. Зависимость суточной и генеративной смертности желтоперой камбалы от температуры воды  
Fig. 13. The correlation between yellowfin sole daily and generation mortality and water temperature

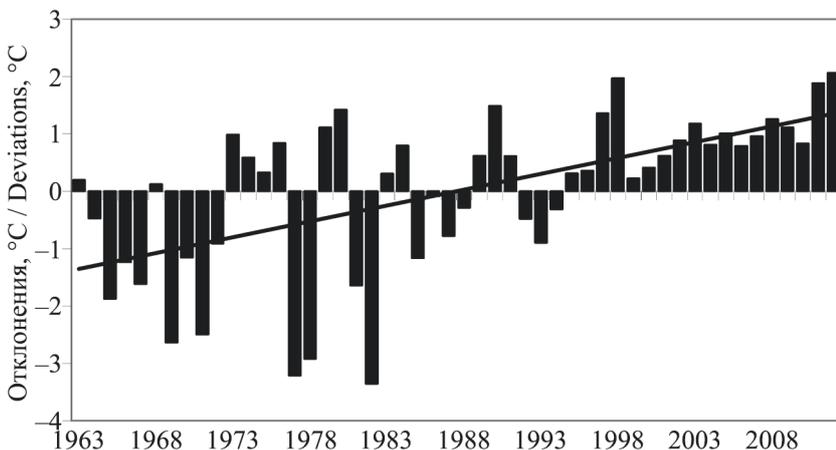


Рис. 14. Отклонения температуры поверхности воды в июле–августе от среднееголетней величины  
Fig. 14. The deviations of July–August surface water temperature from the longterm average value

– для связи численности пополнения с исходной численностью мальков в «теплые» годы:  $R = 0,0054Se^{-0,00038S}$ ;

– то же самое для «холодных» лет:  $R = 0,0018Se^{-0,00027S}$ ;

где  $R$  — численность 1-годовиков, млрд,  $S$  — соответственно, биомасса родителей и численность мальков, млрд.

Кривые Рикера приведены на рис. 15–16.

Выполненный анализ показывает, что численность поколений, появившихся в годы с относительно высокой температурой воды, значительно выше, чем поколений, родившихся в более холодных термических условиях при одном и том же уровне запаса родителей (рис. 15). Такой же вывод можно сделать и для зависимости численности 1-годовиков от их числа в начальный мальковый период (рис. 16).

На основе полученных результатов можно построить гипотезу, объясняющую тенденцию к росту численности желтоперой камбалы, проиллюстрировав ее следующим образом (рис. 17–18).

По условиям модели, динамика начальной численности мальков носит независимый от плотности характер: их число растет пропорционально продукции икры и повышению температуры (рис. 17).

Наряду с ростом генеративной смертности икры по мере повышения температуры воды в период инкубации, генеративная смертность личинок показывает тенденцию к снижению (рис. 13). Вместе с этим повышение средней температуры воды в восточной части Охотского моря в течение периода исследований влечет за собой снижение продолжительности пелагической фазы в раннем онтогенезе желтоперой камбалы (рис. 18А).

Общее сокращение продолжительности пелагической фазы, увеличивая выживаемость личинок к началу метаморфоза и оседания на грунт, приводит к росту среднего уровня численности мальков (рис. 18Б). Далее вступают в действие плотностные механизмы регулирования численности поколений.

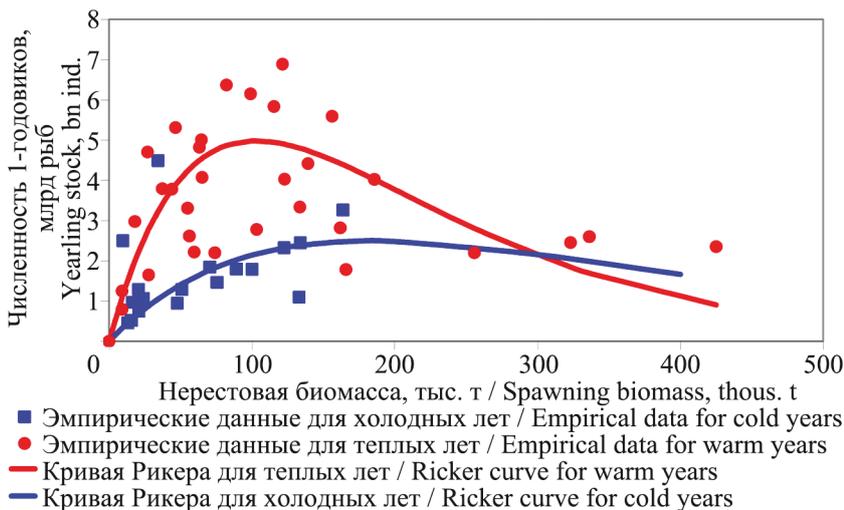


Рис. 15. Зависимость численности пополнения в возрасте одного года от биомассы родительского стада  
Fig. 15. The correlation between the yearling recruitment and the parental stock biomass

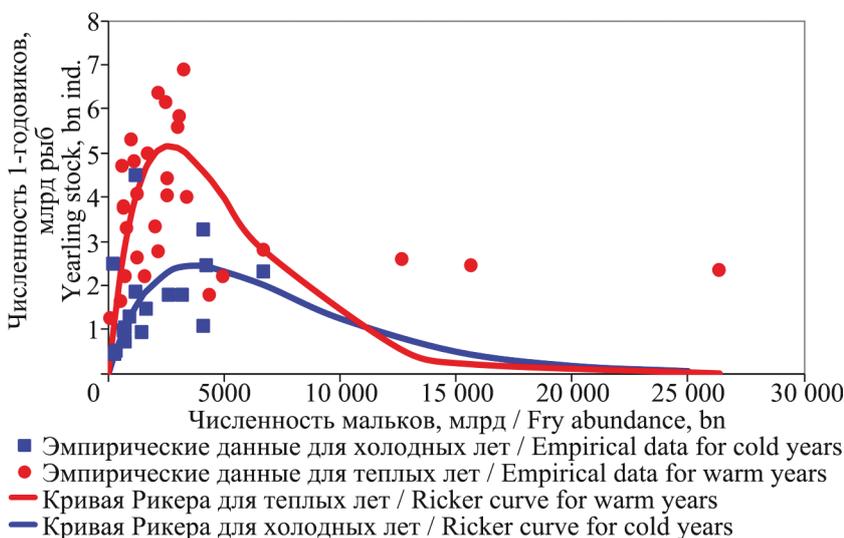
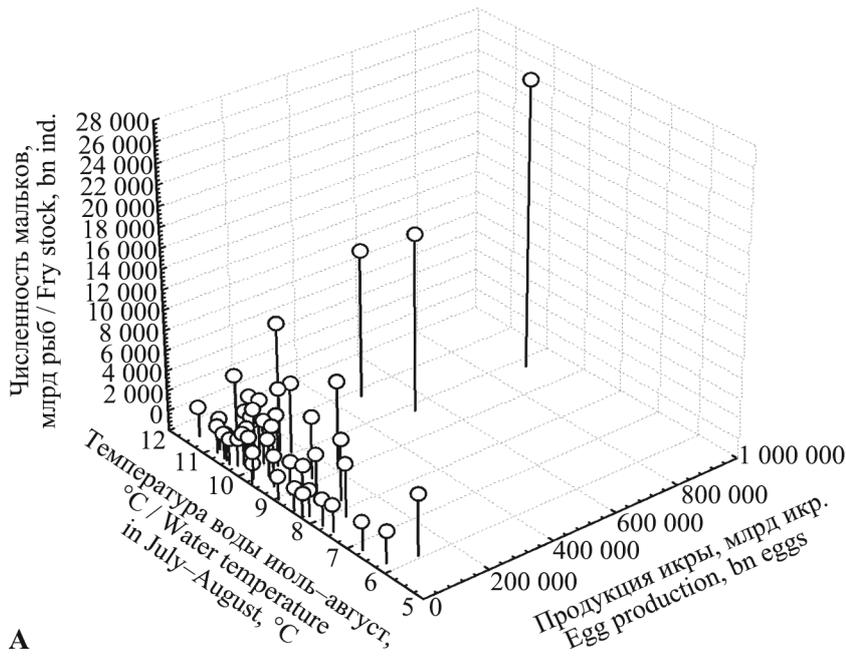
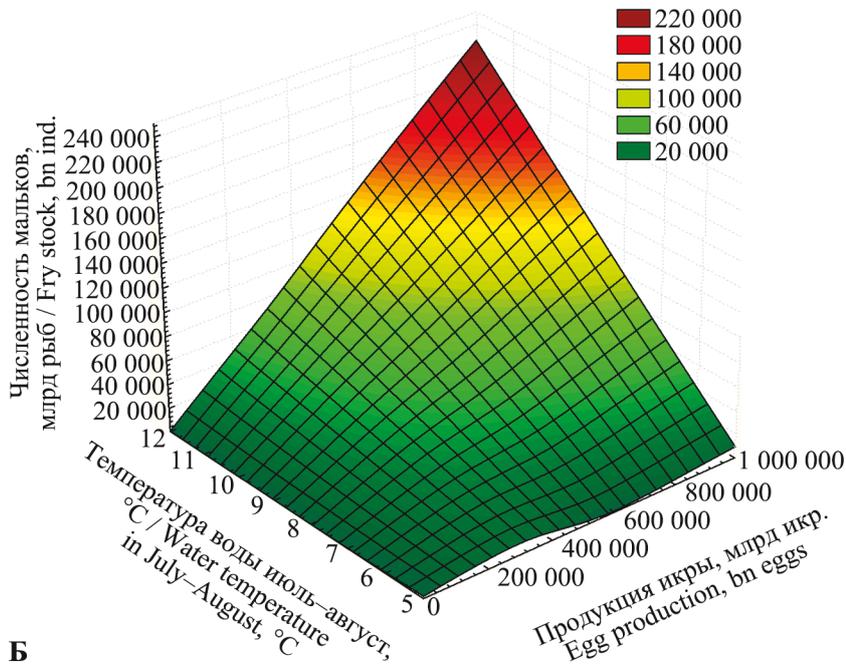


Рис. 16. Зависимость численности поколений в возрасте одного года от их исходной численности в стадии малька после метаморфоза  
Fig. 16. The correlation between the yearling generation stocks and initial post-metamorphosis stocks



А



Б

Рис. 17. Зависимость численности мальков желтоперой камбалы от продукции икры и температуры поверхности воды в июле-августе (А — диаграмма рассеяния, Б — трехмерный сплайн)  
 Fig. 17. The correlation between yellowfin sole fry stock and egg production and surface water temperature in July-August (A — scatter plot, Б — three-dimensional spline)

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основываясь на результатах выполненного анализа, можно сделать общее заключение об особенностях динамики численности восточно-охотоморской желтоперой камбалы в раннем онтогенезе.

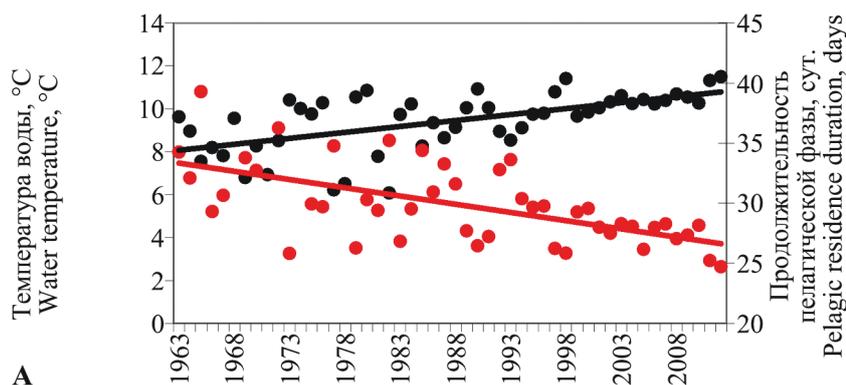
В течение исследуемого периода численность ее генераций в возрасте одного года испытывает значительные колебания с общей тенденцией к росту. Вместе с тем она демонстрирует зависимый от плотности популяции характер, как с биомассой производителей, так и с численностью осевших после прохождения метаморфоза рыб (мальков).

Судя по результатам анализа, в наибольшей степени роль температуры воды выражается в

качестве фактора, влияющего на продолжительность пелагической фазы развития камбалы.

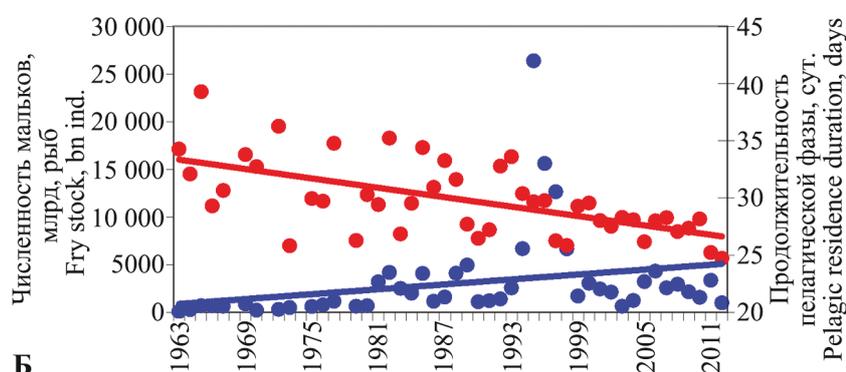
Решающим периодом формирования численности желтоперой камбалы является период ее пребывания в ювенильной стадии после оседания на грунт.

Важной особенностью динамики смертности желтоперой камбалы в пелагической и донной фазах являются ее противоположные тенденции, начиная со второй половины 1990-х годов. В это время нерестовая биомасса и продукция икры относительно стабилизируются по сравнению с предшествующим периодом.



**А**

- Температура воды / Water temperature
- Продолжительность пелагической фазы / Pelagic residence duration
- Линейный (Температура воды) / Linear (Water temperature)
- Линейный (Продолжительность пелагической фазы) / Linear (Pelagic residence duration)



**Б**

- Численность мальков / Fry stock
- Продолжительность пелагической фазы / Pelagic residence duration
- Линейный (Численность мальков) / Linear (Fry stock)
- Линейный (Продолжительность пелагической фазы) / Linear (Pelagic residence duration)

Рис. 18. Многолетняя динамика средней температуры поверхности воды в восточной части Охотского моря в июле–августе (А), продолжительности пелагической фазы (А, Б) и модельной численности мальков желтоперой камбалы (Б)

Fig. 18. The longterm dynamics of the average surface water temperature in July–August in the eastern part of the Sea of Okhotsk (А), the duration of the pelagic period (А, Б) and the model stock of yellowfin sole fry (Б)

Численность поколений, появившихся в годы с относительно высокой температурой воды, значительно выше, чем поколений, родившихся в более холодных термических условиях при одном и том же уровне запаса родителей.

Можно предложить следующую концепцию динамики численности в раннем онтогенезе у желтоперой камбалы, проиллюстрировав ее рисунком 19.

В течение периода исследований динамики численности желтоперой камбалы довольно хорошо выражена тенденция к росту температуры поверхности воды в восточной части Охотского моря. Потепление условий среды в местах размножения и развития камбалы на самых ранних стадиях может привести к перечисленным ниже изменениям:

- повышение температуры поверхности воды в течение периода наблюдений сокращает продолжительность пелагической фазы в онтогенезе;
- сокращение пелагической фазы повышает выживаемость личинок к стадии метаморфоза;

– в результате повышения выживаемости увеличивается количество осевших на грунт мальков (далее см. рис. 19), вследствие этого растет регулируемая их плотностью численность пополнения;

– рост численности пополнения вызывает рост численности и биомассы родительского стада;

– при растущей численности родительского стада увеличивается продукция икры, что приводит к зависящему от плотности изменению численности потомства.

В реальности, в разное время могут быть два варианта развития событий.

1. Численность мальков растет за счет снижения общей смертности в пелагической фазе. В данном случае численность пополнения регулируется, в основном, смертностью на грунте, которая увеличивается в нелинейной пропорции исходному их числу.

2. Численность мальков падает с повышением температуры. Тогда рост численности пополнения определяется изначально высокой продукцией икры и снижением смертности на грунте.

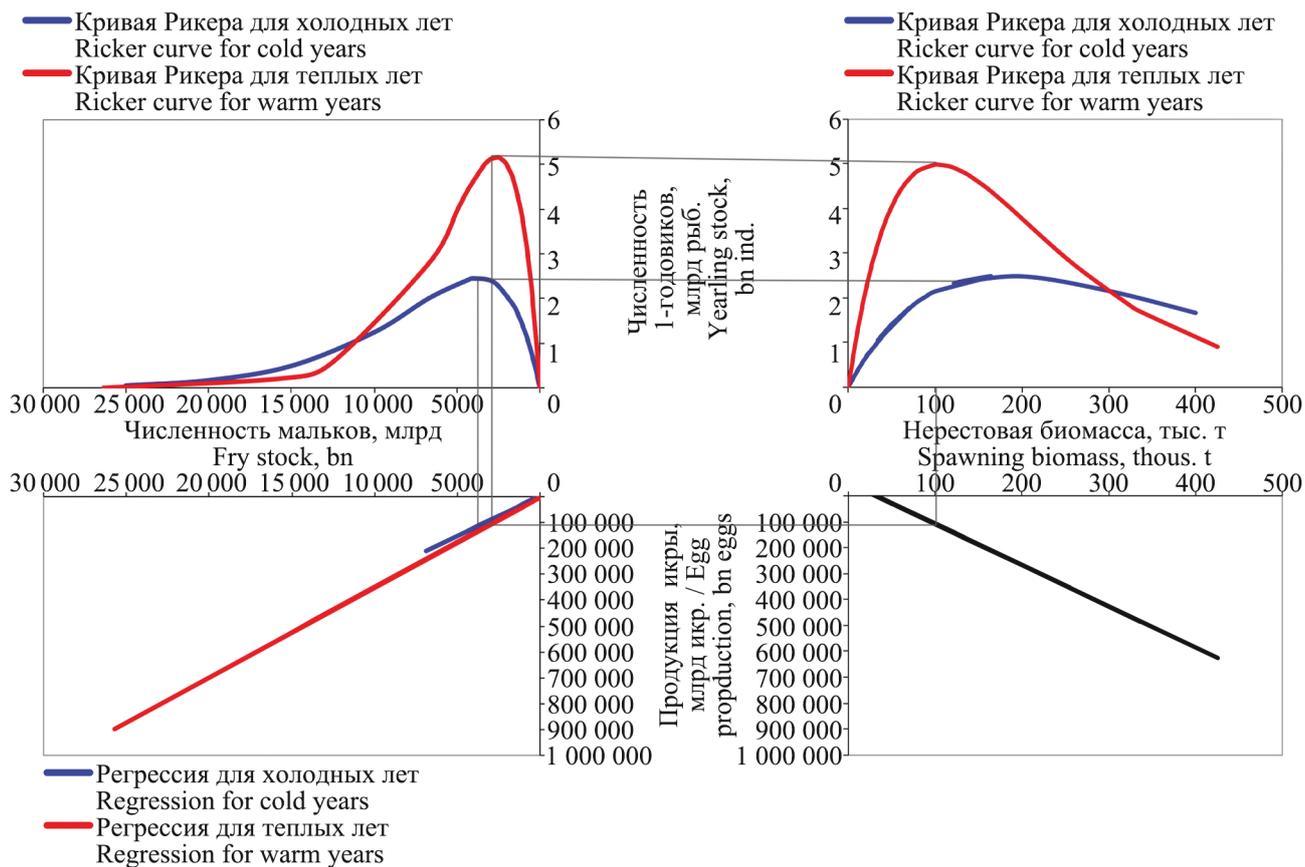


Рис. 19. Концептуальная диаграмма Паулика динамики численности желтоперой камбалы в раннем онтогенезе  
 Fig. 19. The concept Paulik diagram of yellowfin sole stock abundance dynamics in early ontogeny

Значительные колебания численности поколений в потомстве вызваны компенсационными, связанными с плотностью популяции механизмами. К таким механизмам можно отнести, в первую очередь, повышение смертности у более многочисленных генераций осевших на грунт мальков. Действием таких компенсационных механизмов можно предположительно объяснить резкое падение нерестовой биомассы камбалы в конце 1990-х годов и относительную ее стабилизацию в дальнейшем.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность заведующему лабораторией океанографии и гидрологии пресных вод Олегу Борисовичу Тепнину и сотруднику лаборатории Владимиру Викторовичу Коломейцеву за предоставленные многолетние данные по температуре воды в восточной части Охотского моря.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дьяков Ю.П. 1991. О выживаемости поколений западнокамчатских камбал // Исслед. биологии и

динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. 1. Ч. 1. С. 151–166.

Дьяков Ю.П. 2002. Западнокамчатские камбалы (распределение, биология и динамика популяций) // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 954–1000.

Дьяков Ю.П. 2009. Динамика популяций массовых видов камбал (Pleuronectidae) западнокамчатского шельфа // Изв. ТИНРО. Т. 158. С. 117–127.

Дьяков Ю.П. 2010. О влиянии некоторых биотических и абиотических факторов на численность поколений западнокамчатских камбал (Pleuronectidae) // Исслед. водн. биол. рес. Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 17. С. 30–47.

Дьяков Ю.П. 2011. Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 428 с.

Зыков Л.А., Слепокуров В.А. 1982. Уравнение для оценки естественной смертности рыб (на примере пеляди оз. Ендырь) // Рыбное хозяйство. № 3. С. 36–37.

Максименков В.В. 2007. Питание и пищевые отношения молоди рыб, обитающих в эстуариях рек и побережье Камчатки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 278 с.

Мищенко А.И. 1938. Некоторые наблюдения над развитием икры и личинок камбал // Изв. ТИНРО. Т. 14. С. 169–173.

Николотова Л.А. 1970. Материалы по эмбриональному развитию некоторых видов камбал // Изв. ТИНРО. Т. 74. С. 22–41.

Николотова Л.А. 1975. Питание личинок западнокамчатских камбал // Изв. ТИНРО. Т. 97. С. 52–61.

Перцева-Остроумова Т.А. 1954. Материалы по развитию дальневосточных камбал (Pleuronectidae) // Труды ИО АН СССР. Т. 11. С. 221–232.

Тарасюк С.Н. 1997. Биология и динамика численности основных промысловых видов камбал Сахалина: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 22 с.

Тихонов В.И. 1968. Скорость развития икры желтоперой камбалы при разной температуре // Изв. ТИНРО. Т. 64. С. 347–352.

Фадеев Н.С. 1971. Биология и промысел тихоокеанских камбал. Владивосток: Дальиздат. 98 с.

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

Nash R.D.M. 1998. Exploring the population dynamics of Irish Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L., through the use of Paulik diagrams // Journ. of Sea Res. Vol. 40. P. 1–18.

## REFERENCES

Dyakov Y.P. On the survival of generations of Western Kamchatka flounders. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 1991, vol. 1, part I, pp. 151–166. (In Russian)

Dyakov Y.P. West Kamchatkan flounders (distribution, biology and population dynamics). *Izvestiya TINRO*, 2002, vol. 130, pp. 954–1000. (In Russian)

Dyakov Y.P. Dynamics of mass flounders populations on the Shelf of West Kamchatka. *Izvestiya TINRO*, 2009, vol. 158, pp. 117–127. (In Russian)

Dyakov Y.P. About the effects of some biotic and abiotic factors on generation abundance of West Kamchatkan Flounders (Pleuronectidae). *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2010, vol. 17, pp. 30–47. (In Russian with English abstracts)

Dyakov Y.P. *Kambaloobraznyye dalnevostochnykh morey Rossii* [Flounders of the Far Eastern Seas of Russia]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2011, 428 p.

Zykov L.A., Slepokurov V.A. Equation for assessing the natural mortality of fish (on the example of peled in Lake Endyr). *Rybnoye khozyaystvo*, 1982, No. 3, pp. 36–37. Maksimenkov V.V. *Pitaniye i pishchevyye otnosheniya molodi ryb, obitayushchikh v estuariyakh rek i pribrezh'ye Kamchatki* [Feeding and feeding relationships of young fish found in estuaries of rivers and the coast of Kamchatka]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2007, 278 p.

Mishchenko A.I. Some observations on the development of eggs and larvae of flounders. *Izvestiya TINRO*, 1938, vol. 14, pp. 169–173. (In Russian)

Nikolotova L.A. Materials on the embryonic development of some flounder species. *Izvestiya TINRO*, 1970, vol. 74, pp. 22–41. (In Russian)

Nikolotova L.A. Feeding of larvae of Western Kamchatka flounders. *Izvestiya TINRO*, 1975, vol. 97, pp. 52–61. (In Russian)

Pertseva-Ostroumova T.A. Materials on the development of Far Eastern flounders (Pleuronectidae). *Proceedings of the Institute of Oceanology of the USSR Academy of Sciences*, 1954, vol. 11, pp. 221–232.

Tarasjuk S.N. *Biologiya i dinamika chislennosti osnovnykh promyslovykh vidov kambal Sakhalina. Avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Biology and population dynamics of the main commercial flounder species of Sakhalin. Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation]. Vladivostok, 1997, 22 p.

Tikhonov V.I. The rate of development of yellowfin flounder eggs at different temperatures. *Izvestiya TINRO*, 1968, vol. 64, pp. 347–352. (In Russian)

Fadeyev N.S. *Biologiya i promysel tikhookeanskikh kambal* [Biology and fishing of Pacific flounders]. Vladivostok: Dalizdat, 1971, 98 p.

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

Nash R.D.M. Exploring the population dynamics of Irish Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L., through the use of Paulik diagrams. *Journ. of Sea Res.*, 1998, vol. 40, pp. 1–18.

Статья поступила в редакцию: 25.12.2019

Статья принята после рецензии: 23.07.2020