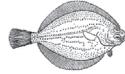


О ВНУТРИВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ ЖЕЛТОПЕРОЙ КАМБАЛЫ *LIMANDA ASPERA* (PALLAS, [1814]) (PLEURONECTIDAE) ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

Ю.П. Дьяков



Гл. н. с., д. б. н.; 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

ОХОТСКОЕ МОРЕ, ЖЕЛТОПЕРАЯ КАМБАЛА, КОНКУРЕНЦИЯ ЗА РЕСУРСЫ, СМЕРТНОСТЬ КАМБАЛЫ, ЧИСЛЕННОСТЬ, ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИИ, РОСТ ОСОБЕЙ, СОЗРЕВАНИЕ

На основе наблюдений в течение многолетнего периода (1963–2019 гг.) сделана оценка изменчивости смертности поколений желтоперой камбалы, в зависимости от их исходной численности, а также от динамики популяции в связи с ее численностью и биомассой. Произведена оценка скорости роста и скорости созревания особей в поколениях с различной исходной численностью и в разные периоды популяционной динамики. Исследования показали, что у желтоперой камбалы восточной части Охотского моря существует внутривидовая конкуренция, проявляющаяся в особенностях динамики численности, роста и созревания особей. Формирование численности потомства в младшем и старшем возрасте различается своим характером. Численность поколений в возрасте 1 года по мере превышения определенного количества выметанной родителями икры точно компенсируется их смертностью (полная компенсация). У старших поколений наблюдается явление «сверхкомпенсации», когда смертность поколений, родившихся в годы повышенной продукции икры, превышает рождаемость. В период популяционного роста и стабилизации на высоком уровне у желтоперой камбалы уменьшается продолжительность циклов колебаний численности, а также их амплитуда. Установлено влияние внутривидовой конкуренции на рост особей. Ее отрицательное воздействие, не проявляясь у рыб младших возрастных групп, с высокой степенью достоверности отмечается у старших. Рост численности желтоперой камбалы отрицательно влияет на скорость созревания самцов, почти не затрагивая аналогичный процесс у самок. В наибольшей степени такое влияние заметно у рыб младших возрастных групп в начале и середине периода созревания.

ON THE INTRASPECIFIC COMPETITION OF YELLOWFIN SOLE *LIMANDA ASPERA* (PALLAS, [1814]) (PLEURONECTIDAE) IN THE EASTERN PART OF THE SEA OF OKHOTSK

Yuri P. Dyakov

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

SEA OF OKHOTSK, YELLOWFIN SOLE, COMPETITION FOR RESOURCES, MORTALITY OF FLOUNDERS, ABUNDANCE, POPULATION DYNAMICS, INDIVIDUAL GROWTH, MATURATION

Based on the longterm observations for 1963–2019, the article provides an assessment of the yellowfin sole generation mortality dynamics depending initial abundance and population dynamics in view of abundance and biomass. Individual growth and maturation rates were evaluated in generations with different initial abundance and in different states of population dynamics. Results indicated about intraspecific competition in yellowfin sole in the eastern part of the Sea of Okhotsk, expressed in specifics of the dynamics of stock abundance, growth and maturation. Forming generation stock abundance in early and later ages has different character. The more exceeding number of parental eggs spawned, the more generation abundance of yearlings getting exactly compensated by mortality (complete compensation). Older generations demonstrate the phenomenon of “overcompensation”, when mortality of generations appeared in the years of higher egg production exceeds fertility. In the period of population growth and stabilization at a high level the period of the Yellowfin sole abundance fluctuation cycle gets shorter and the amplitude – smaller. Effects of intraspecific competition on the growth of individuals are revealed. Negative effects of the competition authentically revealed in elder age groups were not observed in younger age groups. An increase of the Yellowfin sole abundance brings negative effects on maturation rate of males with almost no such effects on females. To the greatest extent such effects can be seen in young age groups, at the beginning and middle stage of maturation.

Желтоперая камбала *Limanda aspera* (Pallas) относится к наиболее многочисленным видам камбал российского Дальнего Востока, обладая среди них доминирующей биомассой. Самым продук-

тивным районом воспроизводства этого вида является восточная часть Охотского моря. В настоящее время в этом районе ежегодно добывается более 40 тыс. т камбал (без палтусов), около 50%

по биомассе которых составляет желтоперая. Важность и пищевая ценность этого вида подразумевает необходимость рационального, долговременного управления его ресурсами. В этой связи первоочередное значение имеют глубокие знания особенностей динамики численности камбалы.

Большое влияние на динамику численности рыб может оказывать конкуренция за ресурсы. Определение конкуренции можно выразить следующим образом: «Конкуренция — это такое взаимодействие между особями, которое вызвано сходными потребностями в ограниченном ресурсе и которое приводит к снижению выживаемости, скорости роста и (или) размножения конкурирующих особей» (Бигон и др., 1989, с. 285). Таким образом, внутривидовая конкуренция может возникать при снижении объема ресурса или при возрастании численности потребляющего ресурса вида.

Непосредственную оценку наличия или отсутствия внутривидовой конкуренции в природных условиях выполнить очень трудно, а часто невозможно. Для этого нужно иметь в своем распоряжении, наряду с данными о численности объекта, многолетние ряды наблюдений за ресурсами, которые он потребляет, в первую очередь, за его кормовой базой, которая у камбал может изменяться как в количественном, так и в качественном отношении. К сожалению, многолетняя динамика кормовой базы камбал в Охотском море практически не изучена. В литературе приводятся довольно подробные сведения о питании желтоперой камбалы (Николотова, 1970, 1972; Чучукало, 2006; Максименков, 2007; и др.), но количественные данные о бентосных кормовых организмах носят, в основном, осредненный характер (Шунтов, 2001).

В то же время, как видно из приведенной выше цитаты, о наличии внутривидовой конкуренции можно косвенно судить по соответствующим изменениям выживаемости, скорости роста и размножения. Выявить наличие или отсутствие таких изменений является целью нашего исследования.

К поставленным задачам относятся:

- оценка изменчивости смертности генераций желтоперой камбалы, в зависимости от их исходной численности, а также от динамики популяции в связи с ее численностью и биомассой;

- характеристика динамики популяции, в зависимости от достигнутого уровня численности;

- оценка скорости роста рыб в генерациях с различной исходной численностью и в разные периоды популяционной динамики;

- оценка скорости созревания особей в генерациях с различной исходной численностью и в разные периоды популяционной динамики.

Основываясь на полученных результатах исследования, можно сделать определенный вывод о существовании или отсутствии внутривидовой конкуренции у камбалы, а также о степени ее влияния на динамику и некоторые биологические характеристики популяции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили данные наблюдений за численностью, биомассой, возрастным составом, размерами и долей половозрелых особей желтоперой камбалы восточной части Охотского моря в течение периода с 1963 по 2019 гг. Численность и биомассу камбалы оценивали методом площадей (Аксютин и др., 1985), посредством учетной траловой съемки. Возраст рыб определяли по регистрирующим структурам, используя чешую и отолиты. Для анализа роста особей выбирались только те рыбы, возраст которых был определен непосредственно (без использования размерно-возрастного ключа). Степень половой зрелости оценивали визуально у этих же рыб. Число рыб, использованных для определения возраста, половой зрелости, длины и массы тела, составляет 19 531 особь.

Абсолютную популяционную плодовитость желтоперой камбалы рассчитывали по абсолютной численности половозрелых самок в каждой возрастной группе и зависимости изменения плодовитости от возраста (Тихонов, 1968, 1977; Дьяков, 2011).

Число рыб в 7-годовалом возрасте оценено по результатам траловой съемки методом площадей, а в возрасте одного года рассчитано ретроспективно от количества 6-годовалых рыб (наиболее частой модальной группы) по формуле:

$$N_{t-1} = \frac{N_t + n_{t-1}(1 - \varphi_{Mt-1})}{1 - \varphi_{Mt-1}} \quad (\text{Dyakov, 1995});$$

где N_{t-1} — численность поколения в предшествующем возрасте; N_t — численность поколения в текущем возрасте; n_{t-1} — вылов рыб в предшествующем возрасте; φ_{Mt-1} — естественная убыль рыб (в долях ед.) 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: φ_M — годовая естественная убыль (в долях ед.), t — возраст, лет (Дьяков, 2009, 2011).

Основные показатели численности, биомассы и популяционной плодовитости камбалы в разные годы показаны в таблице 1.

Для оценки влияния плотности популяции на рост и созревание рыб использовалось два вари-

анта анализа, когда в качестве факторов, воздействующих на указанные биологические показатели, рассматривались: 1 — численность и биомасса генераций, и 2 — средняя учетная численность популяции в течение жизни генерации.

Исходный материал для анализа динамики роста и полового созревания рыб, в связи с численностью генераций, представлен в таблицах 2–3. В таблице 3 показана доля половозрелых рыб только для тех возрастных групп, число которых в выборке составляло не менее 10 особей. Необхо-

Таблица 1. Некоторые популяционные показатели желтоперой камбалы восточной части Охотского моря
Table 1. Some of population indices of yellowfin sole in the eastern part of the Sea of Okhotsk

Годы рождения поколений (год t) Years of generation birth (year t)	Учетная численность популяции, млн рыб Recorded population abundance, mln fish	Учетная биомасса популяции, тыс. т Recorded population biomass, thous. t	Абсолютная популяционная плодовитость, млрд икр. Absolute population fecundity, billion eggs	Численность поколения в возрасте 1 год, млрд рыб 1-year-old generation abundance, billion fish	Численность 7-годовиков в год t , млн рыб (N_t) Number of 7-year-old fish in the year t , mln fish (N_t)
1963	84,9	19,4	2776	1,2	28,7
1964	76,3	18,5	8358	0,5	25,0
1965	128,3	32,5	20 765	1,1	48,6
1966	100,5	31,5	19 369	0,7	30,0
1967	75,0	25,9	17 341	1,0	23,0
1968	44,2	12,0	6800	0,8	10,9
1969	218,0	54,5	23 551	1,3	44,9
1970	50,1	14,3	6403	2,5	13,4
1971	142,1	29,8	11 117	1,3	31,4
1972	82,5	22,3	9513	0,5	24,3
1973	132,8	33,6	17 561	1,6	33,2
1974	95,6	22,3	9433	3,0	21,8
1975	141,6	31,3	20 521	4,7	30,7
1976	306,8	67,1	28 654	3,3	63,2
1977	146,0	34,2	29 844	4,5	42,0
1978	179,1	47,8	45 246	5,1	53,0
1979	233,2	56,0	23 341	3,8	41,3
1980	339,0	77,0	28 137	2,2	66,1
1981	540,2	125,4	86 261	1,8	155,6
1982	639,4	163,3	108 883	2,4	225,0
1983	775,7	186,2	80 691	4,0	275,4
1984	784,0	175,8	73 329	3,3	311,5
1985	795,1	227,7	124 588	3,3	245,2
1986	453,9	102,1	37 761	1,8	163,8
1987	344,9	84,5	49 944	1,5	119,3
1988	589,3	169,7	132 933	1,1	107,8
1989	988,6	230,5	169 844	2,2	189,0
1990	464,2	79,4	42 044	4,8	59,9
1991	391,1	91,1	40 782	4,1	126,1
1992	318,0	78,5	45 035	0,9	61,4
1993	396,7	118,6	79 746	1,8	113,5
1994	400,0	99,4	211 154	2,3	78,6
1995	1135,1	373,4	895 611	2,4	121,5
1996	1083,0	367,1	534 140	2,5	112,6
1997	1160,4	372,5	475 372	2,6	134,6
1998	642,0	197,7	277 484	2,8	96,3
1999	405,2	102,2	57 071	5,0	66,9
2000	888,6	152,6	105 203	5,8	104,0
2001	860,2	138,7	84 104	6,1	85,2
2002	579,4	87,5	75 786	6,4	77,6
2003	470,0	77,5	23 963	3,8	38,1
2004	480,0	79,7	43 587	2,6	52,3
2005	857,2	143,3	113 904	6,9	117,3
2006	948,0	240,8	153 005	1,8	190,4
2007	979,2	183,7	92 846	4,4	203,5
2008	1143,7	206,3	110 706	5,6	208,9

Таблица 1. Окончание. Начало на с. 20 / Table 1. The end. Beginning on page 20

Годы рождения поколений (год <i>t</i>) Years of generation birth (year <i>t</i>)	Учетная численность популяции, млн рыб Recorded population abundance, mln fish	Учетная биомасса популяции, тыс. т Recorded population biomass, thous. t	Абсолютная популяционная плодовитость, млрд икр. Absolute population fecundity, billion eggs	Численность поколения в возрасте 1 год, млрд рыб 1-year-old generation abundance, billion fish	Численность 7-годовиков в год <i>t</i> , млн рыб (<i>N_t</i>) Number of 7-year-old fish in the year <i>t</i> , mln fish (<i>N_t</i>)
2009	646,4	156,1	79 077	2,8	135,9
2010	440,7	102,5	56 187	2,2	105,8
2011	1215,0	255,8	136 322	4,0	255,7
2012	286,0	73,1	40 628	5,3	73,0
2013	734,4	160,0	100 628	1,1	166,8
2014	1020,4	236,7	140 205	–	224,1
2015	588,1	159,6	110 150	–	124,1
2016	408,8	99,6	44 207	–	72,3
2017	1003,2	278,2	172 247	–	197,9
2018	1064,3	267,4	125 823	–	192,7
2019	1109,2	280,5	–	–	–

Таблица 2. Численность поколений (млн рыб) и средние размеры желтоперой камбалы в разном возрасте
Table 2. Abundance of generations (mln fish) and mean body length (cm) and weight (g) of Yellowfin sole by ages

Годы наблюдений Observation years	Показатели Indices	Возраст поколений, годы / Generation ages, years														
		3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1963	Численность Abundance	–	3,1	11,8	29,7	24,3	9,9	3,8	1,8	0,2	0,3	0,1	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	16,5	20,1	21,9	25,0	27,3	29,6	31,5	34,9	36,0	33,0	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	31	109	139	192	253	342	436	570	630	410	–	–	–	–
1964	Численность Abundance	–	1,9	7,6	13,4	24,9	16,2	7,8	2,6	0,9	0,7	0,4	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	14,0	21,2	24,5	25,9	28,2	30,0	31,2	33,9	37	38,0	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	23	76	168	202	264	332	365	473	600	725	–	–	–	–
1965	Численность Abundance	–	1,5	10,4	21,8	48,6	25,7	13,6	4,0	1,5	0,8	0,3	0,1	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	18,0	21,2	23,4	26,8	28,2	29,5	32,9	33,8	40,7	37,0	45,0	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	68	114	161	245	289	327	462	494	930	550	1100	–	–	–
1966	Численность Abundance	–	0,8	6,9	14,8	30,0	25,0	14,4	5,4	1,6	1,0	0,6	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	17,9	22,5	24,7	26,8	29,0	30,0	31,9	34,8	38,6	37,0	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	74	153	193	256	326	362	455	595	848	738	–	–	–	–
1967	Численность Abundance	–	0,5	7,5	13,5	23,0	15,8	8,9	3,7	1,2	0,6	–	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	14,7	21,7	23,9	26,6	29,6	31,5	33,0	35,9	37,5	–	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	30	131	177	247	343	420	485	642	721	–	–	–	–	–
1968	Численность Abundance	–	2,3	4,2	10,6	10,9	8,3	4,9	2,1	0,6	0,3	–	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	20,2	22,0	24,3	26,0	28,4	31,2	33,0	35,5	38,5	–	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	88	113	154	197	270	367	447	588	742	–	–	–	–	–
1969	Численность Abundance	–	10,5	51,0	54,9	44,9	29,7	15,9	6,8	2,8	1,3	–	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	18,5	20,8	23,9	26,0	28,6	30,5	32,8	35,3	38,3	–	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	63	101	153	198	286	358	464	572	728	–	–	–	–	–

Таблица 2. Продолжение. Начало на с. 21 / Table 2. Continuation. Beginning on page 21

Годы на-блю-дений Ob-serve- tion years	Показатели Indices	Возраст генераций, годы / Generation ages, years														
		3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1970	Численность Abundance	–	0,6	6,4	15,2	13,4	7,4	3,6	2,6	0,6	0,3	0,02	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	21,5	23,3	25,1	27,0	29,1	31,0	33,2	35,5	36,5	40,0	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	95	147	191	248	304	368	462	575	605	800	–	–	–	–
1971	Численность Abundance	1,0	15,9	27,6	45,3	31,4	11,9	4,7	1,9	1,0	0,4	–	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	16,0	18,5	20,9	23,4	25,5	28,0	30,8	33,7	35,7	38,0	–	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	70	77	122	168	223	301	414	546	615	1010	–	–	–	–	–
1972	Численность Abundance	–	2,6	11,3	25,9	24,3	12,2	4,0	1,5	0,5	0,2	0,02	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	24,0	22,7	24,5	26,3	28,3	31,5	32,5	35,6	37,9	41,0	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	190	144	185	238	306	425	469	599	771	930	–	–	–	–
1973	Численность Abundance	–	9,8	20,1	38,0	33,2	21,5	6,6	2,3	0,9	0,3	–	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	19,9	22,3	24,4	26,7	28,4	30,8	31,7	34,3	36,7	–	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	92	144	190	265	325	414	453	576	772	–	–	–	–	–
1974	Численность Abundance	–	5,0	21,0	27,4	21,8	14,3	4,3	1,3	0,3	0,2	–	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	18,9	21,6	23,6	25,8	28,3	30,3	30,8	34,5	39,0	–	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	72,4	135	182	250	331	405	430	570	1060	–	–	–	–	–
1975	Численность Abundance	–	5,0	23,1	45,6	30,7	20,4	11,3	3,3	1,3	0,7	0,1	0,1	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	18,6	21,7	23,5	26,1	28,4	31,4	33,1	35,8	36,8	40,0	45,0	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	81	112	155	224	298	405	504	633	703	1000	–	–	–	–
1976	Численность Abundance	–	16,9	64,6	101,2	63,2	34,3	19,0	5,8	1,2	0,6	–	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	19,6	21,3	23,6	26,0	28,8	31,1	32,5	34,3	34,3	–	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	82	130	172	223	299	379	443	513	533	–	–	–	–	–
1977	Численность Abundance	–	0,7	10,8	40,7	42,0	30,4	14,2	5,0	0,9	1,2	0,1	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	22,0	23,6	24,4	26,5	28,7	30,8	32,7	34,5	36,6	39,0	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	128	154	165	218	271	327	405	513	602	728	–	–	–	–
1978	Численность Abundance	–	0,4	3,0	15,4	53,0	52,8	33,7	13,1	4,7	1,6	–	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	21,0	22,7	24,7	26,8	29,1	30,9	32,7	34,3	35,5	–	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	98	133	175	230	305	366	460	535	413	–	–	–	–	–
1979	Численность Abundance	–	15,4	65,5	73,7	41,3	21,7	9,6	3,3	1,6	0,7	–	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	18,6	20,2	23,8	26,5	28,8	30,5	31,8	35,9	38,0	–	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	80	110	172	246	322	376	441	659	840	–	–	–	–	–
1980	Численность Abundance	–	10,2	71,9	125,4	66,1	39,0	15,9	5,4	3,7	1,0	0,3	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	16,0	21,1	23,3	26,1	27,9	30,9	33,5	34,3	35,0	39,0	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	40	125	162	233	281	360	504	540	525	880	–	–	–	–

Таблица 2. Продолжение. Начало на с. 21 / Table 2. Continuation. Beginning on page 21

Годы наблюдений Observation years	Показатели Indices	Возраст генераций, годы / Generation ages, years														
		3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1981	Численность Abundance	–	–	70,8	202,6	155,6	70,8	24,9	7,0	2,7	0,5	–	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	–	21,3	23,6	26,1	28,8	30,8	33,1	35,3	37,5	–	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	–	130	166	220	296	374	464	606	630	–	–	–	–	–
1982	Численность Abundance	–	0,6	20,6	137,6	225,0	146,6	72,7	19,9	10,9	3,9	1,3	0,3	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	17,3	19,6	23,4	26,5	28,9	31,4	34,0	36,0	37,8	38,9	43,0	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	64	94	152	220	290	391	518	664	653	760	1050	–	–	–
1983	Численность Abundance	–	3,9	38,8	200,9	275,4	174,5	50,4	23,2	4,7	2,3	1,6	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	16,3	21,1	24,2	26,5	28,9	31,4	33,6	35,9	39,5	41,0	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	83	113	173	227	289	368	452	591	562	1200	–	–	–	–
1987	Численность Abundance	–	–	–	67,2	119,3	87,6	39,0	12,8	–	–	–	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	–	–	67,2	28,7	30,7	32,6	34,7	–	–	–	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	–	–	67,2	260	363	447	576	–	–	–	–	–	–	–
1988	Численность Abundance	–	29,4	44,8	106,1	107,8	96,0	89,6	84,3	13,6	9,4	2,4	–	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	16,7	20,2	22,8	24,9	27,8	30,7	32,8	35,2	37,5	37,5	–	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	73	111	141	184	271	364	446	572	795	800	–	–	–	–
1992	Численность Abundance	1,6	9,5	40,4	67,7	61,4	68,3	35,3	17,5	11,8	2,9	0,6	1,0	–	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	15,4	22,1	23,8	25,4	27,9	29,0	31,9	33,1	32,3	36,0	32,0	37,0	–	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	36	105	143	177	260	287	406	477	436	584	400	700	–	–	–
1995	Численность Abundance	–	–	37,5	98,8	121,5	140,8	86,3	154,4	95,3	135,0	78,3	40,9	39,7	57,9	27,2
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	–	22,0	23,9	26,3	27,9	29,1	30,1	31,4	33,0	33,0	35,0	33,0	37,0	42,0
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	–	130	159	217	254	294	311	357	429	419	537	450	620	910
1996	Численность Abundance	–	13,0	91,0	216,6	112,6	108,3	63,9	79,1	94,2	108,3	135,4	31,4	22,7	4,3	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	–	21,0	21,4	24,0	25,9	28,1	28,6	30,9	32,4	32,7	35,5	34,3	39,0	41,0	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	–	160	147	192	226	301	310	412	441	454	606	525	788	1065	–
1997	Численность Abundance	22,0	81,2	106,8	182,2	134,6	98,6	99,8	103,3	113,8	94,0	52,2	30,2	29,0	7,0	4,6
	Средняя длина, см Mean length, cm	16,0	18,7	22,0	24,3	26,5	28,1	30,3	31,2	32,8	33,4	35,1	36,2	39,3	41,6	44,3
	Средняя масса, г Mean weight, g	50	85	125	180	236	291	382	406	472	503	583	628	855	1025	1250
1998	Численность Abundance	14,8	43,7	82,2	39,8	96,3	89,9	68,1	41,0	57,8	36,0	41,1	21,8	0,6	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	14,9	18,6	22,2	24,1	26,4	28,9	30,6	33,1	33,4	35,3	36,4	37,1	43,5	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	37	74	123	160	226	303	359	470	465	548	627	628	1060	–	–
1999	Численность Abundance	9,8	46,0	119,3	76,6	66,9	51,3	16,9	10,1	3,9	0,8	0,3	–	0,4	–	–
	Средняя длина, см Mean length, cm	14,0	17,0	21,4	24,5	28,3	32,3	35,6	36,5	38,7	39,8	43,5	–	44,0	–	–
	Средняя масса, г Mean weight, g	33	59	121	179	290	456	608	613	731	750	1315	–	1230	–	–

Таблица 3. Продолжение. Начало на с. 24 / Table 3. Continuation. Beginning on page 24

Годы на-блю-дений Ob- serva- tion years	Показатели Indices	Возраст генераций, годы / Generation ages, years														
		3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1975	Численность Abundance	–	5,0	23,1	45,6	30,7	20,4	11,3	3,3	1,3	0,7	0,1	0,1	–	–	–
	Доля зрелых самцов Part of mature males	–	–	98,5	100,0	100,0	100,0	100,0	–	–	–	–	–	–	–	–
	Доля зрелых самок Part of mature females	–	–	13,5	27,3	67,3	85,0	97,0	100,0	–	–	–	–	–	–	–
1976	Численность Abundance	–	16,9	64,6	101,2	63,2	34,3	19,0	5,8	1,2	0,6	–	–	–	–	
	Доля зрелых самцов Part of mature males	–	–	81,3	98,4	93,3	100,0	100,0	–	–	–	–	–	–	–	
	Доля зрелых самок Part of mature females	–	–	9,1	27,8	60,6	82,6	100,0	94,4	–	–	–	–	–	–	
1977	Численность Abundance	–	0,7	10,8	40,7	42,0	30,4	14,2	5,0	0,9	1,2	0,1	–	–	–	
	Доля зрелых самцов Part of mature males	–	–	100,0	97,4	100,0	98,8	97,4	100,0	–	–	–	–	–	–	
	Доля зрелых самок Part of mature females	–	–	30,4	42,6	64,8	83,6	92,3	100,0	–	–	–	–	–	–	
1978	Численность Abundance	–	0,4	3,0	15,4	53,0	52,8	33,7	13,1	4,7	1,6	–	–	–	–	
	Доля зрелых самцов Part of mature males	–	–	100,0	100,0	100,0	98,9	100,0	–	–	–	–	–	–	–	
	Доля зрелых самок Part of mature females	–	–	26,3	42,5	69,0	95,7	94,1	100,0	100,0	–	–	–	–	–	
1979	Численность Abundance	0,2	15,4	65,5	73,7	41,3	21,7	9,6	3,3	1,6	0,7	–	–	–	–	
	Доля зрелых самцов Part of mature males	–	–	84,1	97,0	97,8	97,6	100,0	–	–	–	–	–	–	–	
	Доля зрелых самок Part of mature females	–	–	12,5	48,9	68,6	92,1	84,2	–	–	–	–	–	–	–	
1980	Численность Abundance	0,1	10,2	71,9	125,4	66,1	39,0	15,9	5,4	3,7	1,0	0,3	–	–	–	
	Доля зрелых самцов Part of mature males	–	–	85,7	91,8	100,0	95,7	100,0	–	–	–	–	–	–	–	
	Доля зрелых самок Part of mature females	–	–	–	21,9	51,9	83,3	100,0	–	–	–	–	–	–	–	
1981	Численность Abundance	–	–	70,8	202,6	155,6	70,8	24,9	7,0	2,7	0,5	–	–	–	–	
	Доля зрелых самцов Part of mature males	–	–	90,0	94,4	97,3	100,0	100,0	–	–	–	–	–	–	–	
	Доля зрелых самок Part of mature females	–	–	39,1	53,1	64,0	81,9	88,6	100,0	–	–	–	–	–	–	
1982	Численность Abundance	–	0,6	20,6	137,6	225,0	146,6	72,7	19,9	10,9	3,9	1,3	0,3	–	–	
	Доля зрелых самцов Part of mature males	–	–	–	88,4	96,1	98,2	100,0	–	–	–	–	–	–	–	
	Доля зрелых самок Part of mature females	–	–	0,0	11,5	30,6	51,7	85,3	92,9	91,7	–	–	–	–	–	
1983	Численность Abundance	–	3,9	38,8	200,9	275,4	174,5	50,4	23,2	4,7	2,3	1,6	–	–	–	
	Доля зрелых самцов Part of mature males	–	–	56,5	79,1	73,4	87,2	97,3	–	–	–	–	–	–	–	
	Доля зрелых самок Part of mature females	–	–	0,0	8,6	26,2	52,6	78,7	100,0	–	–	–	–	–	–	
1987	Численность Abundance	1,4	–	–	67,2	119,3	87,6	39,0	12,8	–	–	–	–	–	–	
	Доля зрелых самцов Part of mature males	–	–	–	–	–	72,7	–	–	–	–	–	–	–	–	
	Доля зрелых самок Part of mature females	–	–	–	–	93,8	100,0	100,0	–	–	–	–	–	–	–	
1988	Численность Abundance	5,9	29,4	44,8	106,1	107,8	96,0	89,6	84,3	13,6	9,4	2,4	–	–	–	
	Доля зрелых самцов Part of mature males	–	–	50,0	69,6	86,3	88,2	100,0	100,0	–	–	–	–	–	–	
	Доля зрелых самок Part of mature females	–	–	–	18,2	39,4	71,4	96,2	100,0	–	–	–	–	–	–	

Таблица 3. Окончание. Начало на с. 24 / Table 3. The end. Beginning on page 24

Годы наблюдения / Observation years	Показатели / Indices	Возраст генераций, годы / Generation ages, years															
		3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
2018	Численность / Abundance	–	–	–	234,2	192,7	135,1	74,3	37,4	16,2	7,7	3,0	1,0	0,6	–	0,1	
	Доля зрелых самцов / Part of mature males	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
	Доля зрелых самок / Part of mature females	–	–	–	–	–	–	–	–	100,0	100,0	–	–	–	–	–	

димую информацию для второго варианта анализа (по средней численности популяции) почерпнули из таблицы 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика смертности и популяционного роста желтоперой камбалы

Чтобы определить наличие или отсутствие внутривидовой конкуренции в восточноохотоморской популяции желтоперой камбалы, в первую очередь рассмотрели связь численности ее генераций с такими характеристиками, как абсолютная популяционная плодовитость в год рождения поколения, а также учтенная численность и биомасса популяции.

Зависимость численности генераций в возрасте одного года от популяционной плодовитости с наи-

большим приближением к эмпирическим данным может быть описана моделью Бивертон–Холта:

$$R = 2,7997S / (1 + 5726,104S),$$

где *R* — численность 1-годовиков, млрд рыб, *S* — абсолютная популяционная плодовитость в год рождения поколения, млрд икр. (рис. 1А).

Резкое возрастание теоретической кривой численности потомства в этом возрасте замедляется при уровне родительской продукции икры около 60–100 трлн икр., после чего эта численность остается постоянной. По эмпирическим данным, наивысшее число однодневиков (6,9 млрд рыб) появилось от более высокой популяционной плодовитости, составившей 113,9 трлн икр. (рис. 1А).

Ранее нами, на основании анализа данных с 1963 по 2010 гг., установлена зависимость численности 5-годовалых рыб от абсолютной популяци-

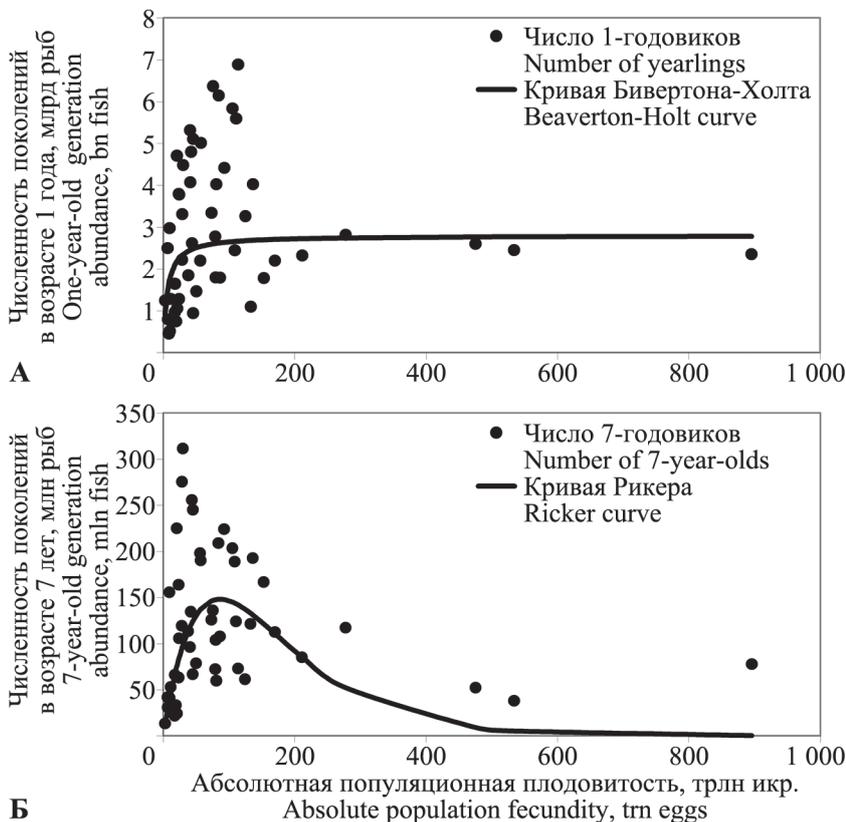


Рис. 1. Связь численности поколений в возрасте 1 год (А) и 7 лет (Б) с абсолютной популяционной плодовитостью в год рождения
Fig. 1. The correlation between the abundance of one-year-old generation (А) and 7-year-old generation (Б) and the absolute population fecundity in the year of birth

онной плодовитости, которая может быть с наибольшим приближением описана моделью Шепарда:

$$R = 11,3854S / (1 + 1,0827S^{0,5304}).$$

Аналогичная зависимость числа достигших половой зрелости рыб в поколении потомства выражена моделью Деризо–Шнутэ:

$$R = 22,3783S(1 + 0,0507S)^{-1,1931},$$

где: R — численность поколения в потомстве (млн рыб); S — абсолютная популяционная плодовитость (10^{12} икр.) (Дьяков, 2018).

В настоящей статье использован более продолжительный ряд наблюдений: с 1963 по 2019 гг., и численность 7-годовиков, которая полностью учитывается при траловой съемке.

Максимальное значение кривой Рикера: $R = 4,6474S * e^{-0,0116S}$, описывающее связь численности поколения в 7-годовалом возрасте с продукцией икры в год его рождения, наблюдается при популяционной плодовитости камбалы 86,3 трлн икр. В условиях дальнейшего роста количества выметанной икры число появившихся от нее потомков быстро падает (рис. 1Б, обозначения те же, единицы измерения показаны на рис. 1Б).

Таким образом, можно сделать вывод о том, что формирование численности потомства в младшем и старшем возрасте различается своими особенностями. В первом случае, по мере превышения определенного количества выметанной родителями икры, численность родившихся рыб точно компенсируется их смертностью (полная компенсация). Во втором случае наблюдается «сверхкомпенсация», когда смертность поколений, родившихся в годы повышенной продукции икры, превышает рождаемость (Бигон и др., 1989). Полученные результаты являются признаками существования внутривидовой конкуренции, причем можно судить о ее усилении с возрастом. Такое усиление может быть вызвано увеличением биомассы генераций и возрастанием потребности в кормовых ресурсах.

Для количественной оценки зависимости смертности от начальной плотности генерации в раннем онтогенезе желтоперой камбалы (период от продукции икры до возраста рыб 1 год) использовали показатель интенсивности смертности k , значение которого определяется как: $k = lgB/A$; где B — численность до воздействия внутривидовой конкуренции (начальная плотность), A — численность после воздействия внутривидовой конкуренции (конечная плотность) (Бигон и др., 1989). За показатель B нами принята абсолютная популяционная плодовитость (млрд икр.), а за показатель A — численность появившихся от нее генераций в возрасте одного года (млрд рыб) (см. табл. 1).

Динамика интенсивности смертности генераций, в зависимости от их исходной численности (абсолютной популяционной плодовитости в год рождения), показана на рисунке 2. На нем характеризуется изменчивость интенсивности смертности как для всего диапазона значений плодовитости (рис. 2А), так и отдельно: для относительно низких ее величин, при которых наблюдается рост численности генераций до максимального уровня (6,9 млрд рыб, см. рис. 1А), и относительно высоких, когда число родившихся в эти годы рыб постоянно (рис. 2Б, В).

Интенсивность смертности у рыб разных генераций по мере роста родительской продукции икры ускоренно увеличивается (рис. 2А). О степени компенсации рождаемости смертностью можно судить по угловым коэффициентам линейных регрессий, показанных на рис. 2Б, В. При низких значениях начальной плотности компенсация является неполной (угловой коэффициент равен 0,521). После превышения уровня плодовитости в 113,9 трлн икр. компенсация становится почти точной, угловой коэффициент близок к единице: 0,951. Такая динамика интенсивности смертности и определяет рост численности поколений годовиков желтоперой камбалы по мере возрастания популяционной плодовитости до определенного уровня. После превышения такого уровня, при дальнейшем увеличении продукции икры, численность родившихся в эти годы поколений остается постоянной (рис. 1А).

Точную компенсацию связывают с «состязательной конкуренцией», потому что в ее ходе остается постоянное число выживших особей (Бигон и др., 1989).

Внутривидовая конкуренция при стабильной кормовой базе возрастает по мере увеличения плотности популяции. В этих условиях до определенного уровня плотности рождаемость превышает смертность, и численность популяции растет. Достигнув такого уровня, она приходит в состояние равновесия и стабилизируется. Плотность популяции при этом называют «предельной плотностью насыщения» и обозначают символом K (Бигон и др., 1989). Превышение предельной плот-

ности насыщения влечет за собой, как правило, снижение численности. Таким образом, внутривидовая конкуренция регулирует численность, приводя ее к стабильному состоянию.

Мы предприняли попытку определить предельную плотность насыщения у популяции желтоперой камбалы, оценив связь ее численности в год t с численностью в последующем году $t+1$. С этой целью разбили временной ряд значений учетной численности камбалы на равные интервалы с шагом 100 млн рыб и, рассчитав средние значения в каждом интервале, вычислили средние значения численности рыб в интервалах следующего года. Полученная связь в логарифмическом выражении показана на рисунке 3.

Логарифм средней численности в год $t+1$ принимает максимальное значение при логарифме численности 3,018 в год t (рис. 3). Это значение соответствует предельной плотности насыщения 1042,7 млн рыб. Таким образом, оптимальная численность подверженной учету при траловой съемке желтоперой камбалы будет немного превышать 1 млрд рыб. Следует отметить, что в последние годы популяция этого вида достигла примерно такого же уровня, изменяясь от 1,0 млрд в 2017 г. до 1,1 млрд рыб в 2019 г.

Однако в природных условиях предельная плотность насыщения не является постоянной и может существенно изменяться, в зависимости от кормовой базы и некоторых других факторов, на-

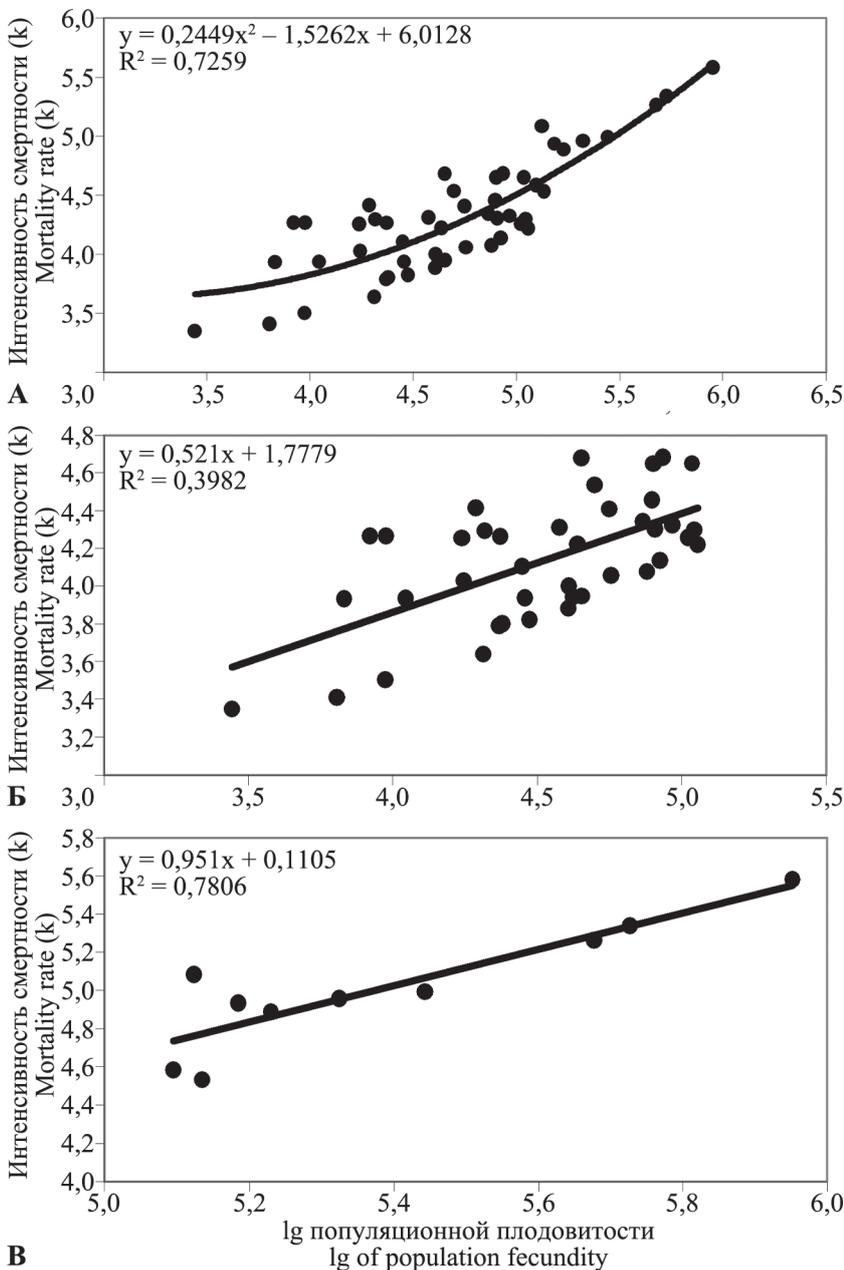


Рис. 2. Зависимость интенсивности смертности поколений возрастом 1 год от популяционной плодовитости в год их рождения (А — по всему диапазону плодовитости; Б — для относительно низких значений плодовитости, при росте численности поколений; В — для относительно высоких значений плодовитости, при постоянной численности поколений)
Fig. 2. The correlation between the one-year-old generation mortality rate and population fecundity in the year of birth (A — throughout the fecundity range; Б — for relatively low values of fecundity, with increasing abundance of generations; В — for relatively high values of fecundity, with a stable abundance of generations)

пример межвидовой конкуренции, пресса хищников и т. п.

Довольно отчетливо проявляется влияние плотности популяции желтоперой камбалы на формирование численности отдельных ее генераций. Рассматривая, в логарифмических координатах, зависимость численности поколений в возрасте 7 лет от учтенной при съемках средней численности и биомассы популяции в период жизни каждого поколения, можно заключить, что до определенного уровня указанных показателей

численность генераций растет, а после превышения такого уровня — падает. Соответствующие кривые имеют хорошо выраженный куполообразный характер (рис. 4).

Предельная плотность насыщения, в данном случае, по средней численности в течение жизни генерации равна 407,5 млн рыб, а по средней биомассе — 98,6 тыс. т. Как можно видеть, оптимальные величины популяции по отношению к ее дальнейшей динамике в целом и по отношению к динамике отдельных генераций сильно различаются.

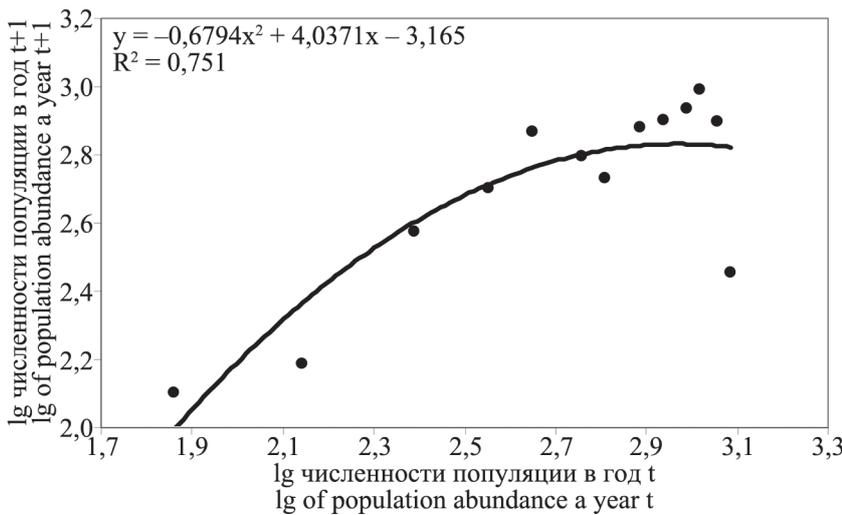
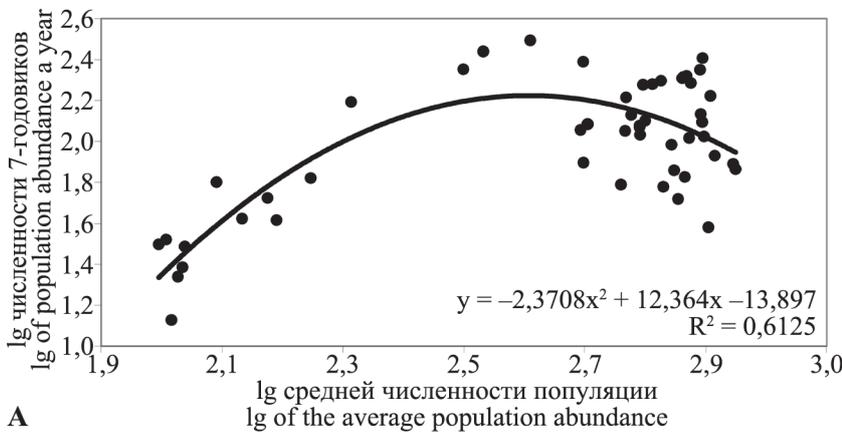
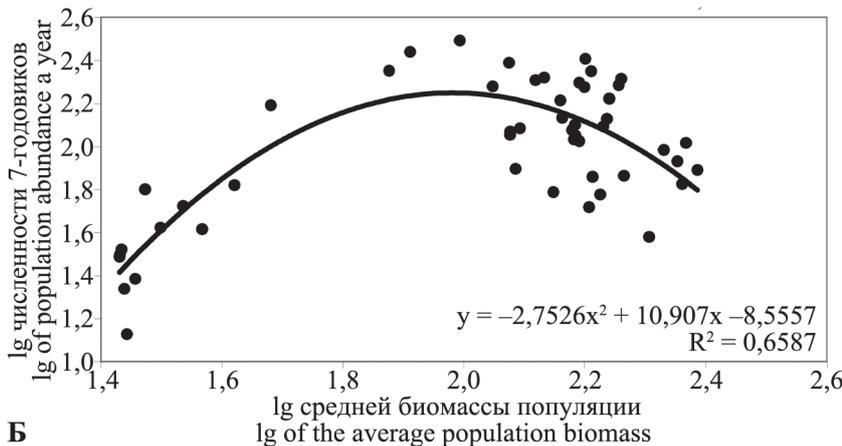


Рис. 3. Связь учтенной численности желтоперой камбалы в год $t+1$ с ее численностью в предшествующем году
Fig. 3. The correlation between the recorded abundance of yellowfin sole in year $t+1$ and the abundance in the previous year



А



Б

Рис. 4. Зависимость численности генерации в возрасте 7 лет от средней численности (А) и средней биомассы (Б) популяции камбалы в течение жизни поколения
Fig. 4. The correlation between the 7-year-old generation abundance and the average abundance (А) and average biomass (Б) of flounder population during the life span of generation

Связано это, по всей видимости, с многовозрастной структурой популяции, что нужно учитывать и в практической деятельности по управлению ресурсами.

Влияние численности желтоперой камбалы на мощность ее поколений прослеживается на протяжении многих лет. В начале популяционного роста, после ограничения промысловой эксплуатации камбалы, численность родившихся в эти годы поколений в 7-годовалом возрасте (т. е. спустя 7 лет) повышается вместе с ростом ресурсов камбалы, превышая число родителей (рис. 5). Однако по мере такого роста с конца 1970-х – начала 1980-х годов количество рыб в этой возрастной группе снизилось и относительно стабилизировалось в течение продолжительного периода высокой и средней численности популяции (рис. 5). Начиная с конца 1990-х годов, когда размеры популяции колеблются на относительно постоянном уровне, средняя численность поколений в 7-годовалом возрасте несколько повысилась, при наличии существенных межгодовых колебаний. Характер описанной выше динамики свидетельствует о включении механизма внутривидовой конкуренции в определенный период популяционного роста и действии такого механизма по настоящее время.

Динамику численности популяции при разной степени внутривидовой конкуренции можно описать при помощи математических моделей. В данном случае использована модель Мэйнарда Смита – Слаткина (Бигон и др., 1989), учитывающая разную степень конкуренции: от отсутствия за-

висимости от плотности до сверхкомпенсации. Модель имеет общий вид:

$$N_{t+1} = \frac{N_t \times R}{1 + (a \times N_t)^b};$$

где N_t — численность популяции в год t ; N_{t+1} — численность популяции в следующем году; R — чистая скорость воспроизводства; a и b — параметры модели.

Показатель R определен в результате преобразования формулы: $N_t/N_{t+1} = 1/R$; (Бигон и др., 1989).

Коэффициент a соответствует упрощенному выражению $(R - 1)/K$, где K — предельная плотность насыщения (см. выше), а b изменяется в зависимости от степени конкуренции: при $b = 0$ зависимость от плотности популяции отсутствует, при $b < 1$ имеет место неполная компенсация, при $b = 1$ — точная компенсация, и при $b > 1$ — сверхкомпенсация.

Параметры R , a и b настроены по эмпирическим данным численности в год $t+1$.

Модель Мэйнарда Смита – Слаткина для желтоперой камбалы восточной части Охотского моря имеет вид:

$$N_{t+1} = \frac{1,1629 \times N_t}{1 + (0,00087 \times N_t)^{6,3694}}.$$

Графическая интерпретация модели представлена на рисунке 6.

Определенная нами ранее предельная плотность насыщения популяции желтоперой камбалы равна 1042,7 млн рыб. Оценка по модели Мэйнарда Смита – Слаткина дала другой результат: 888,6 млн рыб. В первом случае использовались

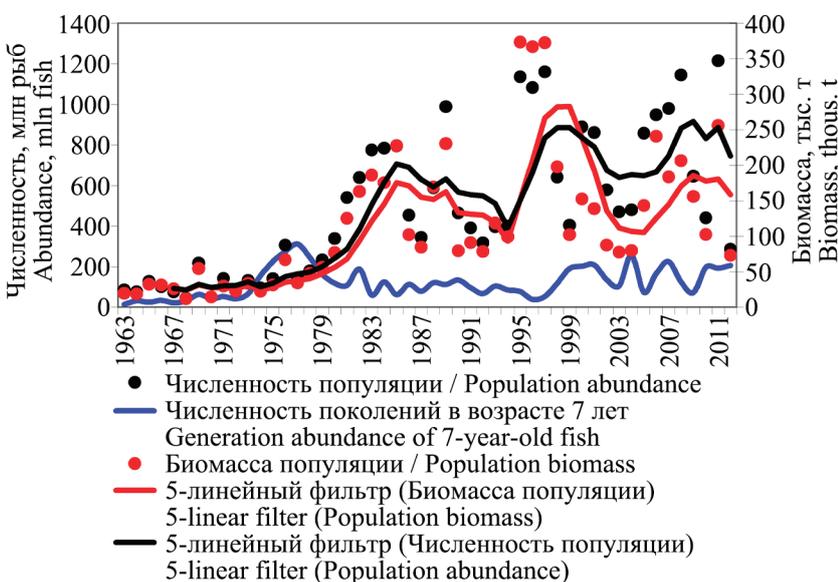


Рис. 5. Многолетняя динамика популяции желтоперой камбалы и ее поколений в 7-годовалом возрасте
Fig. 5. Longterm population dynamics and 7-year-old generation abundance of yellowfin sole

значения логарифмов средней численности в разных ее классовых интервалах, а представленная модель построена на наблюдаемых, не сгруппированных данных. Таким образом, по оценкам двумя методами, можно заключить, что учитываемая при съемках численность желтоперой камбалы, оптимальная для стабильного состояния популяции в восточной части Охотского моря, должна находиться в пределах от 890 до 1043 млн рыб, в зависимости от сложившихся условий среды. Величина параметра $b = 6,4$ указывает на включение механизма сверхкомпенсации после достижения популяцией высокого уровня численности, когда смертность превышает пополнение.

Рассматривая динамику численности желтоперой камбалы в течение длительного отрезка времени, можно наблюдать определенные циклические колебания. Существуют как минимум четыре крупных цикла, последний из которых еще не завершен (рис. 7). Особенности циклических изменений численности популяции выражаются в изменении продолжительности циклов и амплитуды колебаний численности (табл. 4).

Таким образом, на основании обобщенных в табл. 4 данных можно заключить, что в период популяционного роста у желтоперой камбалы уменьшается продолжительность циклов колебаний численности, а также их амплитуда (коэффици-

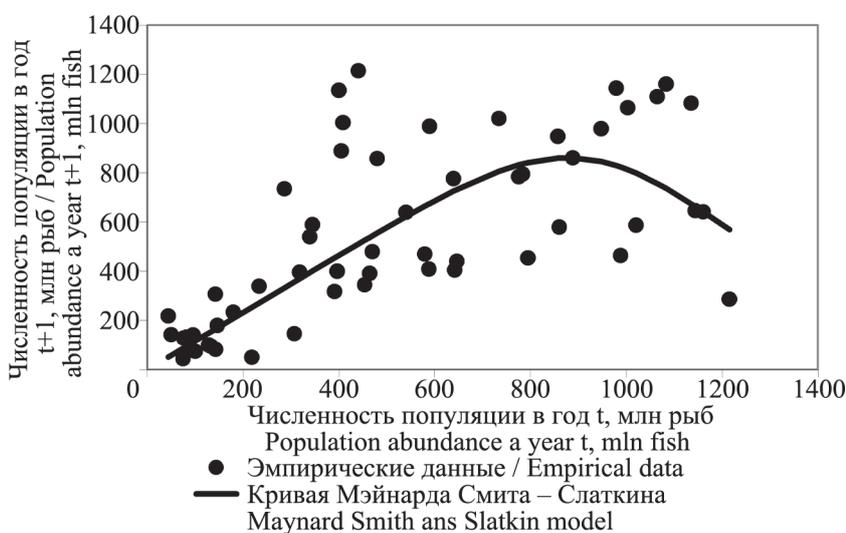


Рис. 6. Зависимость учтенной при съемках численности желтоперой камбалы от ее численности в предшествующем году
Fig. 6. The correlation between yellowfin sole abundance recorded in surveys and the abundance in previous year

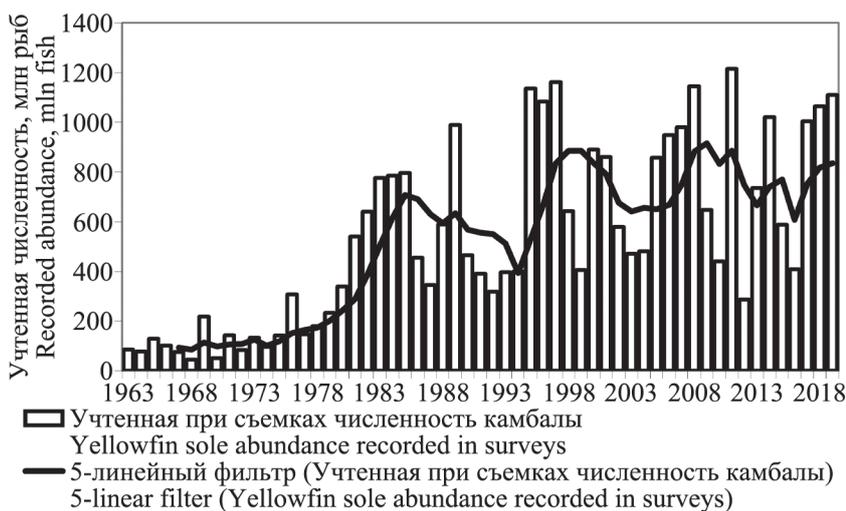


Рис. 7. Динамика численности желтоперой камбалы восточной части Охотского моря
Fig. 7. The dynamics of yellowfin sole abundance in the eastern part of the Sea of Okhotsk

Таблица 4. Характеристика циклов динамики численности желтоперой камбалы
Table 4. Characteristics of the Yellowfin sole abundance dynamics cycles

Показатели Indices	Временные пределы циклов (годы) Cycle limits (years)			
	1978–1993	1994–2003	2004–2012	2013–2019
Период, лет / Period, years	16	10	9	7
Пределы колебаний, млн рыб / Fluctuation limits, mln fish	179–989	400–1160	286–1215	409–1109
Средняя численность, млн рыб / Mean abundance, mln fish	514,5	762,4	777,4	846,9
Коэффициент вариации, % / Variation coefficient, %	44,6	39,5	42,2	32,1

циент вариации со временем снижается). Следовательно, на фоне общей тенденции к росту числа рыб наблюдаются его затухающие колебания на высоком уровне. По всей видимости, численность желтоперой камбалы приблизилась к границе емкости среды и стабилизируется.

В какой степени на особенности динамики популяции желтоперой камбалы влияет промысел? Представление об этом можно получить, рассмотрев соотношение величины промыслового изъятия камбалы с ее численностью и биомассой. В качестве информации по промыслу послужили опубликованные ранее материалы (Дьяков, 2011), а также данные оперативных систем «Рыболовство» и «Мониторинг». К сожалению, во всех этих источниках имеются сведения лишь о суммарном вылове всех камбал, без разделения по видам, поэтому сделано допущение, что величина изъятия желтоперой камбалы была пропорциональна ее численности и биомассе в совокупности облавливаемых видов.

На рис. 7 видно, что циклические колебания численности этой камбалы начались с конца 1970-х годов, после того, как в 1977 г. в ряде государств были введены экономические зоны, и неконтролируемый зарубежный промысел камбал в восточной части Охотского моря был прекращен. До начала этого периода никаких выраженных циклов не наблюдалось. Численность и биомасса вида находились на очень низком уровне, изменяясь от 44,2 до 306,8 млн рыб и от 12,0 до 67,1 тыс. т (см. табл. 1), со средними величинами: 121,6 млн рыб и 29,9 тыс. т. Среднее промысловое изъятие камбалы за данный период составило около 47% по численности и биомассе, соответственно 56,9 млн рыб и 14 тыс. т.

В последующий период по настоящее время численность и биомасса желтоперой камбалы значительно возросли, изменяясь в пределах 179,1–1215,0 млн рыб и 47,8–373,4 тыс. т. Соответствующие средние значения равны 685,3 млн рыб и 164,4 тыс. т. В это же время интенсивность эксплуатации ее запасов, несмотря на некоторый рост изъятия по абсолютной величине, резко снизилась, в среднем до 10%. Среднегодовой вылов за 1978–2019 гг. равен 70,6 млн рыб и 15,7 тыс. т.

Таким образом, степень промыслового воздействия на популяцию желтоперой камбалы сократилась почти в пять раз, что привело к быстрому ее росту и включению механизмов саморегу-

ляции численности как главной причины возникновения затухающих колебаний вблизи границы емкости среды.

Существует и определенное влияние хищников на формирование численности популяции желтоперой камбалы. Ранее нами установлена обратная зависимость абсолютной численности поколений желтоперой камбалы от биомассы трески *Gadus macrocephalus* и суммарной биомассы хищников: трески, многоиглого бычка (*Muohcephalus polyacanthocephalus* и бычка-яока *Muohcephalus jaok*) в год появления генераций (Дьяков, 2011). Однако чтобы такая связь приобрела циклический характер, по-видимому, нужно, чтобы определенный вид жертвы занимал ведущую роль в питании хищника, когда снижение ресурсов жертвы влечет за собой падение численности хищника, что, в свою очередь, вызывает рост численности жертвы, и т. д. Желтоперая камбала к такому типу жертвы не относится, т. к. в рационах трески и бычков она занимает далеко не первое место среди их многочисленных объектов питания, обитающих в придонных биоценозах. Кроме того, для желтоперой камбалы, как показано выше, характерны затухающие колебания на высоком уровне численности после выхода на плато. Данный факт, по нашему мнению, свидетельствует о достижении популяцией предельной плотности насыщения, около которой происходят колебания.

Несмотря на то, что время размножения желтоперой камбалы является дискретным (нерест происходит лишь в определенный ограниченный период годового цикла), смертность и пополнение в учитываемой части ее популяции можно отнести к непрерывным процессам. В таких условиях скорость популяционного роста нужно исследовать с помощью дифференциального уравнения вида:

$$\frac{dN}{dt} = r \times N \times \frac{(K - N)}{K} \text{ (Бигон и др., 1989);}$$

где N — учетная численность популяции, r — удельная скорость роста, K — предельная плотность насыщения, t — время.

Удельную скорость роста определили как: $r = \log_e R$ (Бигон и др., 1989), где R — параметр из модели Мейнарда Смита – Слаткина (см. выше).

Значение K , равное 965,6 млн рыб, принято средним из его величин: 1042,7 и 888,6 млн рыб, рассчитанных двумя способами (см. текст выше).

Уравнение скорости популяционного роста желтоперой камбалы имеет вид:

$$\frac{dN}{dt} = 0,4998 \times N \times \frac{(965,6 - N)}{965,6}$$

Графическая интерпретация уравнения и динамика скорости популяционного роста вида представлены на рис. 8–9.

Скорость роста положительна (популяция в целом растет) до достижения предельной плотности насыщения, равной 965,6 млн рыб, после чего принимает отрицательные значения (рис. 8), и численность камбалы снижается. Наивысшая скорость роста численности наблюдается при уровне 480 млн рыб, что весьма близко к указанной нами ранее средней величине — 407,5 млн рыб, оптимальной для формирования генерации до 7-летнего возраста включительно. Следует иметь в виду, что в этом возрасте происходит массовое созревание желтоперой камбалы (Дьяков, 2015), когда вклад поколения в воспроизводство, учитывая его модальную численность у половозрелых

рыб, становится одним из наиболее существенных среди других возрастных групп.

Динамика скорости роста популяции во времени показывает, что она довольно стабильна в период подъема численности и увеличивается до середины 1990-х годов (рис. 9). После этого средний уровень численности популяции, испытывая флуктуации, выходит на плато, а скорость популяционного роста относительно снижается и показывает резкие, но постепенно затухающие колебания. Такой характер динамики вполне согласуется с отмеченными нами ранее изменениями продолжительности циклов и амплитуды колебаний численности, свидетельствующими о стабилизации популяции вблизи границ емкости среды.

Динамика роста особей желтоперой камбалы

Помимо того, что внутривидовая конкуренция, вследствие изменения смертности, влияет на чис-

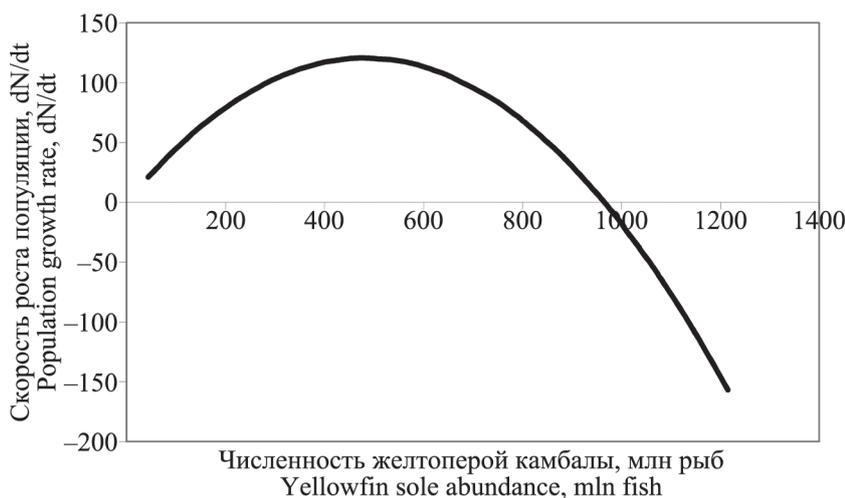


Рис. 8. Модель популяционного роста желтоперой камбалы, в зависимости от численности ее популяции
Fig. 8. The model of the yellowfin sole population growth depending on the population abundance

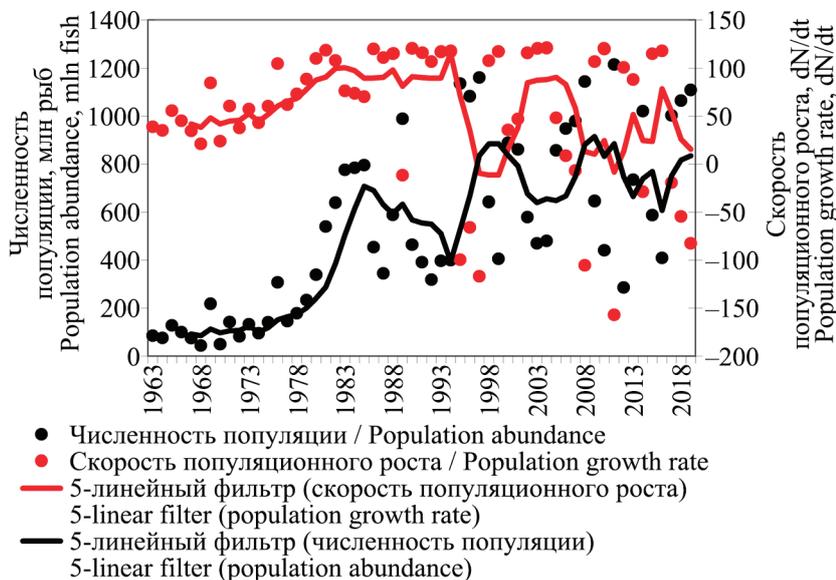


Рис. 9. Многолетняя динамика численности и скорости популяционного роста желтоперой камбалы восточной части Охотского моря
Fig. 9. The longterm dynamics of stock abundance and population growth rate of yellowfin sole in the eastern part of the Sea of Okhotsk

- Численность популяции / Population abundance
- Скорость популяционного роста / Population growth rate
- 5-линейный фильтр (скорость популяционного роста)
5-linear filter (population growth rate)
- 5-линейный фильтр (численность популяции)
5-linear filter (population abundance)

ленность популяции, она может воздействовать и на самих особей. Ухудшая кормовую обеспеченность, конкуренция снижает темп роста рыб. В этой связи мы попытались, используя корреляционный анализ, оценить, как изменяется рост особей в зависимости от численности их генераций, а также от средней суммарной численности популяции в течение жизни каждой такой генерации. Результаты анализа приведены в таблицах 5–6.

Выполненные расчеты показали наличие статистически значимой отрицательной связи размеров рыб с численностью их генераций у четырех старших поколений возрастом 9–12 лет. Соответствующие коэффициенты корреляций выделены жирным шрифтом в табл. 5. Более тесная зависимость от численности характерна для массы особей в 10- и 11-годовалом возрасте.

Судя по значениям корреляций размеров рыб со средней численностью популяции в период жизни генераций (табл. 6), рост рыб в значительно большей степени зависит от суммарного числа рыб во всех поколениях. У особей младшего и среднего возраста (5–6-годовики) наблюдается слабая

положительная связь размеров с численностью популяции. Напротив, рост рыб старших поколений (9–14-годовики) замедляется по мере увеличения численности популяции. В качестве примера можно продемонстрировать изменения средней длины и средней массы рыб в зависимости от средней численности желтоперой камбалы в течение жизни у 12-годовалых особей (рис. 10).

Полученный результат явно свидетельствует о существовании внутривидовой конкуренции у желтоперой камбалы, показывая повышение достоверности отрицательного воздействия более массового количества конкурентов на рост особей. Такое отрицательное воздействие проявляется у старших поколений и может быть вызвано, во-первых, кумулятивным эффектом, т. е. накопленным в течение ряда лет и проявляющимся относительно поздно, а во-вторых, увеличением потребности в пище по мере роста и старения рыб. Как можно видеть, рост молодых рыб не подвержен заметному угнетению вследствие повышения численности. Хотя и слабая, но положительная связь их размеров с численностью популяции говорит о благоприятном влиянии

Таблица 5. Корреляции средних размеров особей с численностью рыб в генерациях у желтоперой камбалы и вероятность сохранения 0-гипотезы
Table 5. Correlations between the average body length and abundance in the Yellowfin sole generations and the probability of not rejecting the null hypothesis

Возрастная Группа Age group	Корреляции с длиной Length correlation		Корреляции с массой Weight correlation	
	Число пар значений Number of value pairs	Коэффициент корреляции Correlation coefficient	Число пар значений Number of value pairs	Коэффициент корреляции Correlation coefficient
3-годовики 3 years old	7	-0,332>0,05	7	-0,410>0,05
4-годовики 4 years old	31	0,182>0,05	31	0,175>0,05
5-годовики 5 years old	35	0,081>0,05	35	0,259>0,05
6-годовики 6 years old	37	0,068>0,05	37	0,306>0,05
7-годовики 7 years old	37	0,199>0,05	37	0,132>0,05
8-годовики 8 years old	37	-0,128>0,05	37	-0,203>0,05
9-годовики 9 years old	37	-0,369<0,05	37	-0,334<0,05
10-годовики 10 years old	36	-0,392<0,05	36	-0,450<0,01
11-годовики 11 years old	36	-0,388<0,05	36	-0,409<0,05
12-годовики 12 years old	36	-0,390<0,05	36	-0,330=0,05
13-годовики 13 years old	25	-0,223>0,05	25	-0,223>0,05
14-годовики 14 years old	14	-0,283>0,05	14	-0,297>0,05
15-годовики 15 years old	11	-0,223>0,05	11	-0,208>0,05
16-годовики 16 years old	8	-0,123>0,05	8	-0,163>0,05
17-годовики 17 years old	7	0,544>0,05	7	0,390>0,05

Таблица 6. Корреляции средних размеров особей разного возраста со средней численностью популяции в течение жизни поколений у желтоперой камбалы и вероятность сохранения 0-гипотезы
 Table 6. Correlations between the mean length and weight of individuals of different ages and average population abundance for the life span of Yellowfin sole generation and 0-hypothesis persistence probability

Возрастная группа Age group	Корреляции с длиной Length correlation		Корреляции с массой Weight correlation	
	Число пар значений Number of value pairs	Коэффициент корреляции Correlation coefficient	Число пар значений Number of value pairs	Коэффициент корреляции Correlation coefficient
3-годовики 3 years old	7	-0,177>0,05	7	-0,382>0,05
4-годовики 4 years old	31	0,177>0,05	31	0,282>0,05
5-годовики 5 years old	34	0,380<0,05	34	0,351<0,05
6-годовики 6 years old	35	0,345<0,05	35	0,210>0,05
7-годовики 7 years old	34	0,158>0,05	34	0,028>0,05
8-годовики 8 years old	33	-0,204>0,05	33	-0,235>0,05
9-годовики 9 years old	32	-0,395<0,05	32	-0,310>0,05
10-годовики 10 years old	30	-0,442<0,05	30	-0,483<0,01
11-годовики 11 years old	29	-0,678<0,01	29	-0,686<0,01
12-годовики 12 years old	28	-0,694<0,01	28	-0,639<0,01
13-годовики 13 years old	20	-0,680<0,01	20	-0,562<0,01
14-годовики 14 years old	13	-0,902<0,01	12	-0,782<0,01
15-годовики 15 years old	11	-0,204>0,05	11	-0,163>0,05
16-годовики 16 years old	8	-0,252>0,05	8	-0,375>0,05
17-годовики 17 years old	7	-0,723>0,05	7	-0,624>0,05

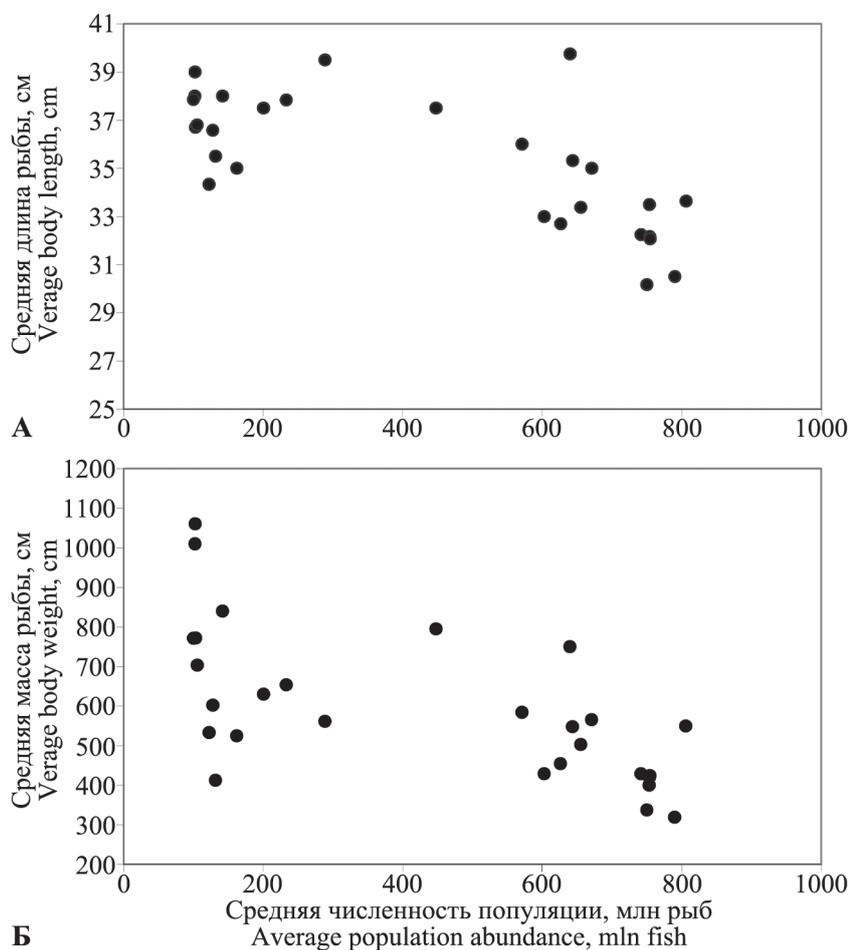


Рис. 10. Средняя длина (А) и масса (Б) рыб в возрасте 12 лет, в зависимости от средней численности популяции в течение жизни поколения
 Fig. 10. The average body length (A) and weight (Б) of fish in the age of 12 years depending on the average population abundance during generation life span

условий среды как на популяционный рост, так и на рост особей. В таком случае внутривидовая конкуренция у желтоперой камбалы воздействует на популяцию не равномерно, а должна возрастать с увеличением возраста.

Подтверждением такого вывода может служить многолетняя изменчивость размеров особей

желтоперой камбалы разных поколений в сравнении с изменением численности ее популяции (рис. 11).

В период популяционного роста и выхода на относительно постоянный среднескользящий уровень численности, у рыб младших возрастных групп наблюдается некоторое повышение средней

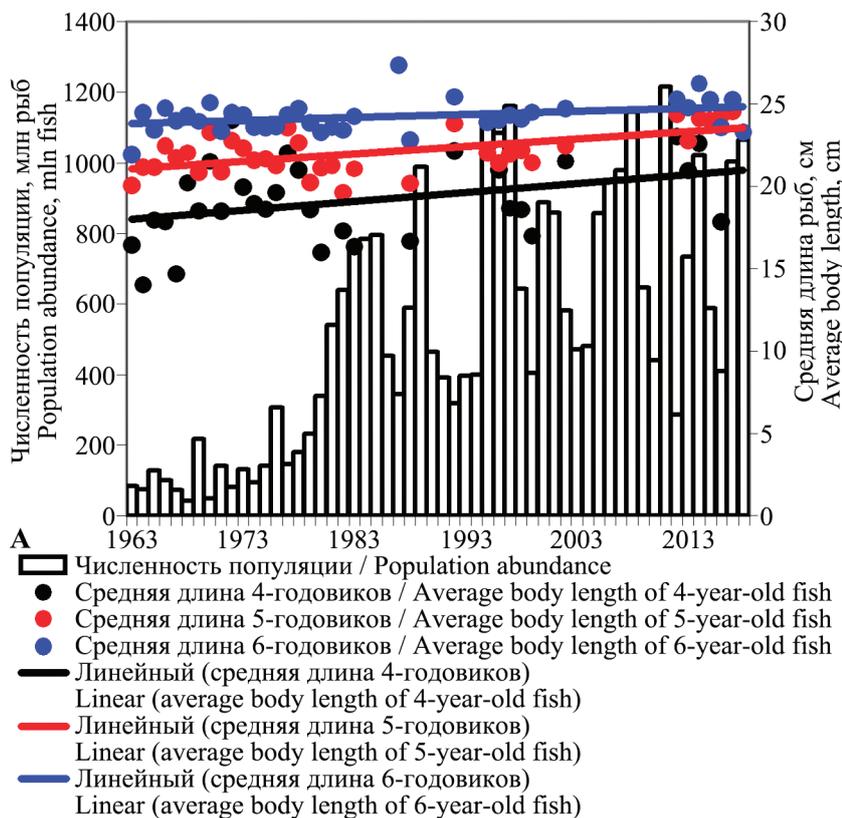


Рис. 11А. Многолетняя динамика средних размеров рыб младших поколений желтоперой камбалы
Fig. 11A. The longterm dynamics of the average length of the fish of young generations of yellowfin sole

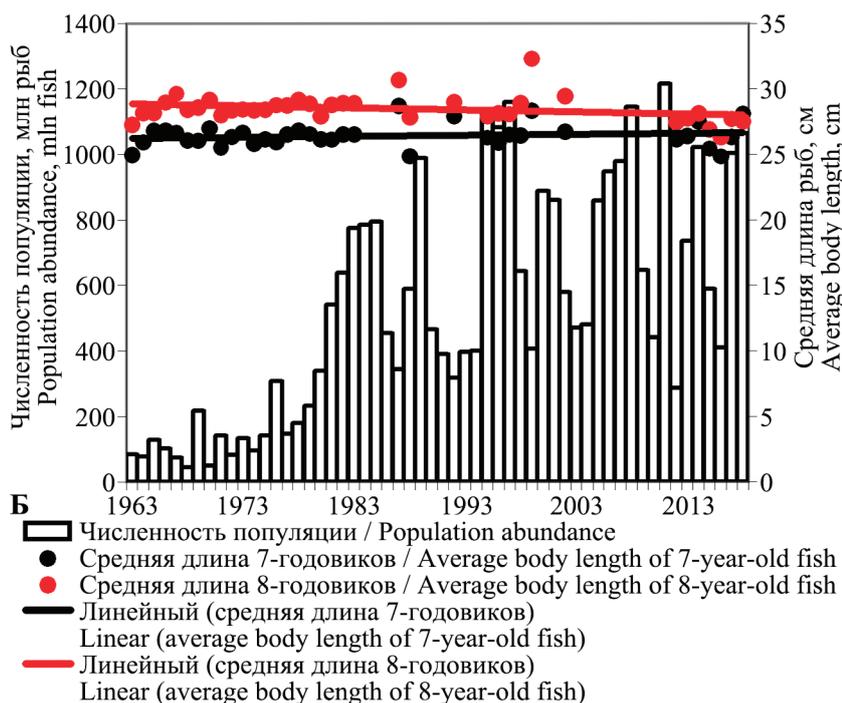


Рис. 11Б. Многолетняя динамика средних размеров рыб средних поколений желтоперой камбалы
Fig. 11B. The longterm dynamics of the average length of the fish of middle generations of yellowfin sole

длины (рис. 11А). Рыбы средних по возрасту генераций не показывают определенной закономерности в изменении размеров (рис. 11Б), а у старших поколений довольно отчетливо прослеживается тенденция к снижению длины особей на фоне роста численности популяции (рис. 11В). При этом наиболее выражено укрупнение самых младших рыб (4-годовиков) и измельчание камбалы самых старших генераций (14-годовиков).

Снижение кормовой обеспеченности, вследствие конкуренции, может влиять и на упитанность рыб. С целью оценки такого влияния рассмотрели зависимость массы тела от его длины в периоды низкой (1963–1980 гг.) и высокой (1981–2018 гг.) численности желтоперой камбалы (рис. 12).

Сравнительный анализ показал, что различия в средней массе у рыб размером до 25 см колеблются от 1,3 до 2,8 г в пользу особей, живущих в период высокой численности. Противоположным образом различается масса более крупных особей. Средняя масса камбалы в период низкой численности была выше аналогичного показателя особи, живущей в условиях популяционного роста и стабилизации популяции на высоком уровне. Раз-

личия колеблются в среднем от 0,8 г у рыб длиной 25 см до 184 г у 45-сантиметровых экземпляров.

Уравнения зависимости массы тела от его длины имеют вид:

– для периода низкой численности: $W = 0,0054L^{3,2572}$;
 – для периода высокой численности: $W = 0,0086L^{3,1114}$;
 где W — масса тела, г; L — его длина, см.

Следовательно, как и по отношению к размерам, младшие рыбы в период популяционного роста становятся более упитанными, но с возрастом начинают отставать по этому показателю от одноразмерных рыб, живших ранее, когда численность популяции была низкой. Полученные данные также говорят в пользу вывода о неравномерности внутривидовой конкуренции среди особей желтоперой камбалы разных возрастных классов.

В завершение исследования влияния численности на рост желтоперой камбалы оценили, используя двухфакторный дисперсионный анализ, силу такого влияния. Результаты оценки приведены в таблице 7, где за фактор А принят возраст, а за фактор В — численность популяции.

Дисперсионный анализ показал наличие статистически подтвержденного на высоком уровне значимости влияния численности популяции

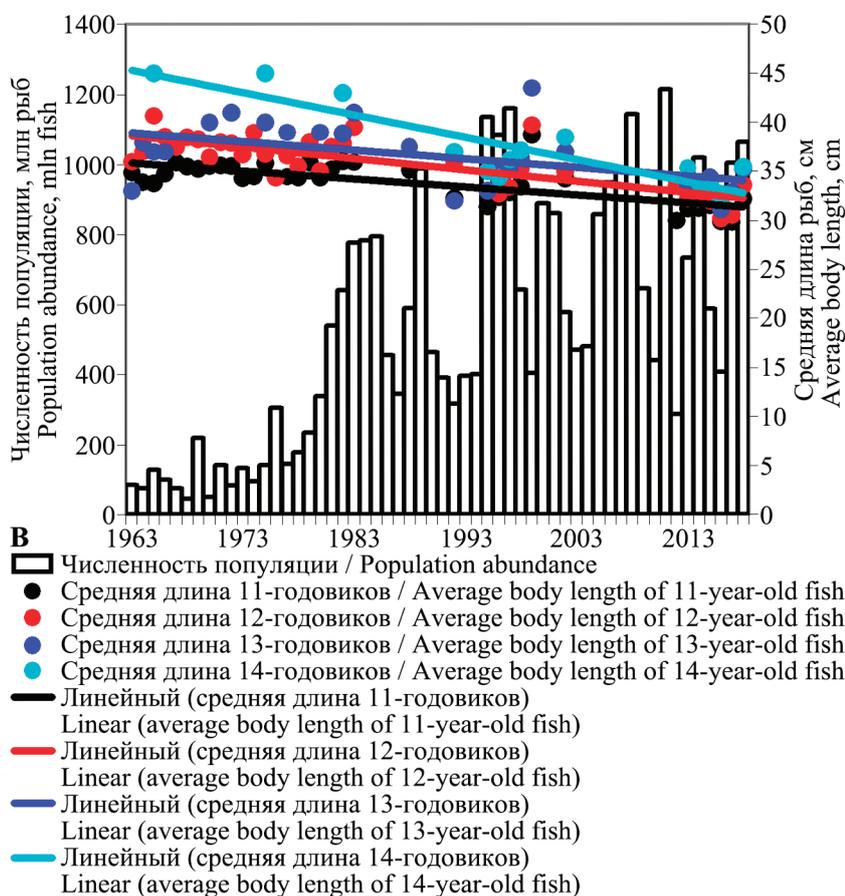


Рис. 11В. Многолетняя динамика средних размеров рыб старших поколений желтоперой камбалы
 Fig. 11В. The longterm dynamics of the average length of the fish of old generations of yellowfin sole

на длину рыб. Сила такого влияния составляет 8,2%, тогда как сила влияния возраста гораздо выше — 59,2%. Таким образом, определенное воздействие внутривидовой конкуренции на темп роста желтоперой камбалы можно считать установленным.

Динамика полового созревания желтоперой камбалы

Чтобы судить о влиянии внутривидовой конкуренции на воспроизводство желтоперой камбалы, рассмотрели зависимость доли зрелых рыб в различных возрастных группах от численности этих групп, а также от средней численности популяции в период жизни генераций. Учитывая то, что скорость созревания самцов и самок различна, анализ выполняли для каждого пола отдельно.

Статистически значимые корреляции долей зрелых самцов с численностью получены у возрастных групп 6, 7 и 8 лет. Соответствующие

коэффициенты корреляций равны: $-0,465 < 0,01$; $-0,496 < 0,01$ и $-0,391 < 0,05$. Как можно видеть, все корреляции отрицательны, т. е. созревание самцов с увеличением численности поколений замедляется.

У самок аналогичных статистически достоверных связей не обнаружено.

Со средней численностью популяции в период жизни конкретных генераций найдены статистически значимые связи у самцов четырех возрастных групп: 5-годовиков ($r = -0,517$; $P = 0,01$), 6-годовиков ($r = -0,453$; $P < 0,05$), 7-годовиков ($r = -0,399$; $P = 0,05$) и 8-годовиков ($r = -0,428$; $P < 0,05$).

У самок расчеты показали лишь одну статистически достоверную связь в возрастной группе 9-годовиков ($r = -0,406$; $P < 0,05$).

Для иллюстрации исследуемой связи, как пример, приведен рис. 13.

Многолетняя изменчивость доли зрелых особей желтоперой камбалы в определенном возраст-

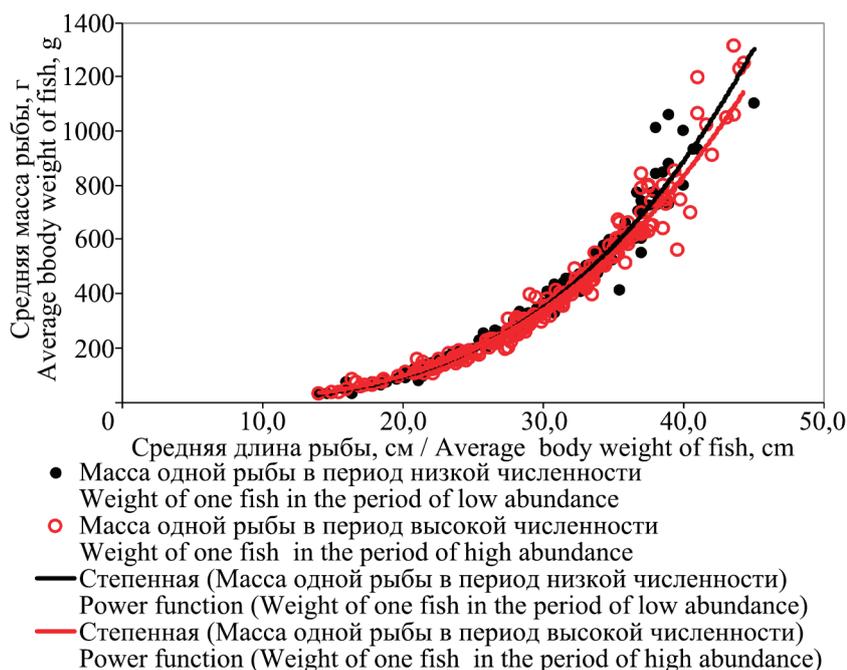


Рис. 12. Зависимость массы тела от длины рыбы
Fig. 12. The correlation between the body weight and body length of fish

Таблица 7. Оценка влияния возраста и численности популяции желтоперой камбалы на среднюю длину рыб
Table 7. Evaluation of the effect of the age and population abundance of Yellowfin sole on the mean body length of the fish

Вариация Variation	Степени свободы Degrees of freedom	Суммы квадратов Sum of squares (D)	Дисперсия Dispersion S ²	F _{факт.} F _{factor}	Критерий Фишера Fisher's test F _{st}		Сила влияния Effect strength h _x ² (%)
					5%	1%	
По фактору А By factor А	6	1974,9	329,15	74,2	2,1	2,9	59,2
По фактору В By factor В	2	273,5	136,75	30,8	3,0	4,7	8,2
Совместно АВ Jointly АВ	12	242,1	20,18	0,2	1,8	2,3	—
Остаточная Residual	190	843,1	4,44	—	—	—	—
Общая General	210	3333,6	—	—	—	—	—

те (рис. 14) демонстрирует следующие особенности.

Влияние численности на снижение скорости созревания существенно выражено у самцов в возрасте, более близком к началу созревания. Такое влияние у рыб в возрасте, приближающемся к завершению созревания, наблюдается в меньшей степени. У самок нет определенно выраженной тенденции изменения средней доли созревших рыб в течение всего периода в целом, но в его начале, при низкой численности, наблюдается заметный ее рост у более младшей возрастной группы.

В то же время у обоих полов можно видеть значительное усиление межгодовых колебаний этого показателя в период высокой численности популяции. Отмеченные особенности в значительной степени выражены у относительно младших возрастных групп, созревание которых еще довольно далеко от завершения. У старших рыб, в возрасте, приближающемся к полному созреванию всех особей, подобная изменчивость выражена гораздо меньше. В целом, можно заключить следующее.

1. В начальный период популяционного роста доля половозрелых самцов находится на самом высоком уровне, а у младших самок увеличивается вместе с ростом численности популяции. Таким образом, в данный период возрастает скорость воспроизводства, приводя к увеличению численности рыб.

2. При достижении популяцией высокой численности, доля половозрелых рыб, особенно в младших поколениях, начинает испытывать резкие колебания с большой амплитудой.

Выводы, сделанные на основе изучения созревания отдельных поколений камбалы, в основном подтверждаются и результатами анализа это-

го процесса при рассмотрении всей популяции в целом (рис. 15).

Можно видеть, что рост численности и биомассы популяции вызывает снижение доли зрелых особей среди общей численности самцов всех возрастных групп. В то же время доля половозрелых самок растет. Поэтому можно предположить, что популяционный рост в его начальный период обеспечивается повышением популяционной плодовитости. В это время абсолютная численность половозрелых рыб обоего пола в популяции увеличивается, и скорость воспроизводства возрастает.

При достижении популяцией высокой численности доля половозрелых рыб начинает испытывать резкие колебания с большой амплитудой. Рост скорости воспроизводства популяции после достижения определенного уровня численности может сдерживаться посредством падения скорости созревания самцов.

Наиболее выражено такое падение у самцов младших и средних, интенсивно созревающих возрастных групп.

Оценку силы влияния внутривидовой конкуренции на темп созревания желтоперой камбалы выполнили посредством двухфакторного дисперсионного анализа, где за фактор А принят возраст рыб (годы), а за фактор В — средняя численность популяции в течение жизни данной генерации (млн рыб) (табл. 8).

Расчеты показали высокий уровень отрицательного влияния численности желтоперой камбалы на скорость созревания ее самцов. Данный фактор по силе воздействия в два раза превышает зависимость их созревания от возраста: соответственно 26,7% и 13,0% (табл. 8).

У самок, напротив, практически не наблюдается влияния численности на созревание (сила

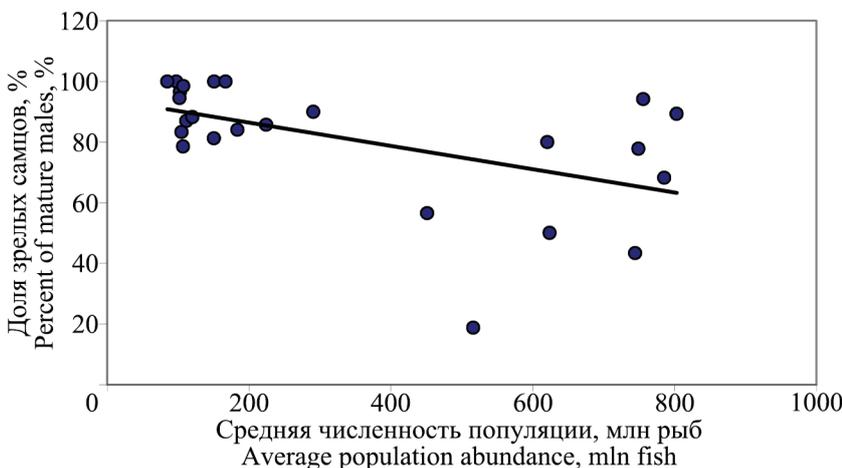


Рис. 13. Зависимость доли зрелых самцов в 5-годовалом возрасте от средней численности популяции в течение жизни генерации
 Fig. 13. The correlation between the percent of mature 5-year-old males and the average population abundance during generation life span

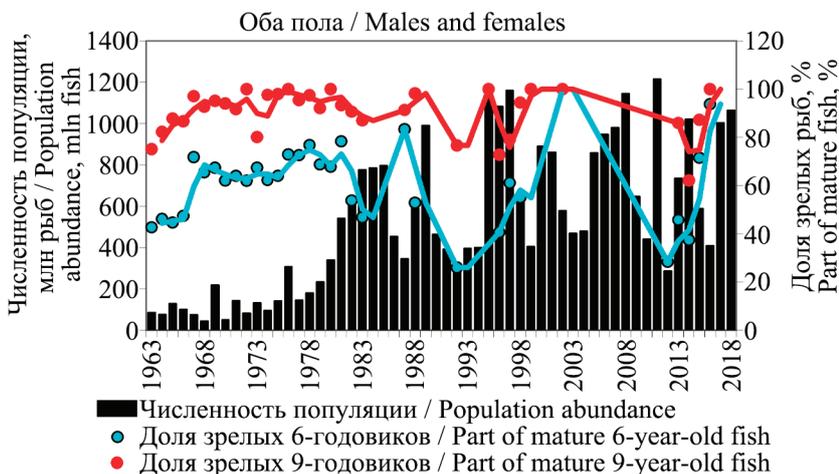
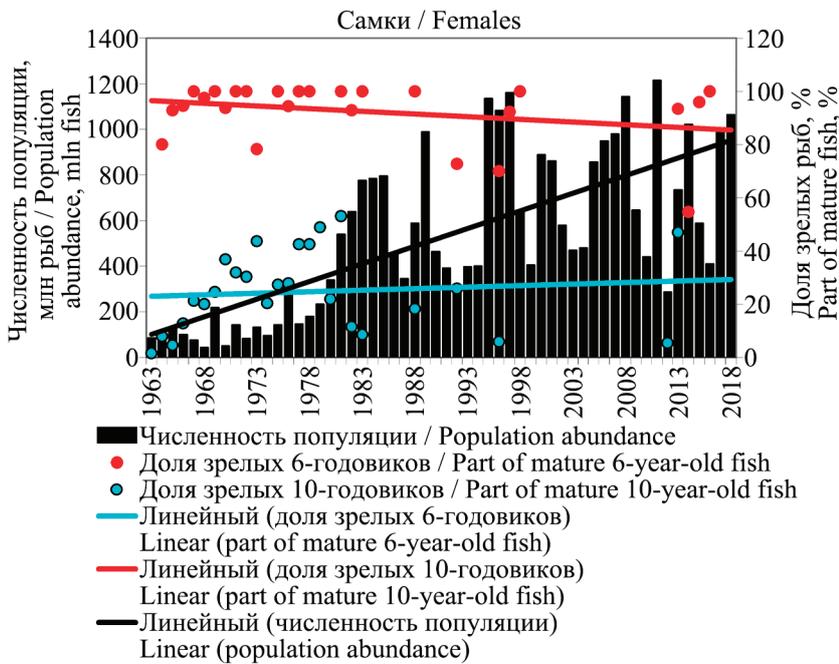
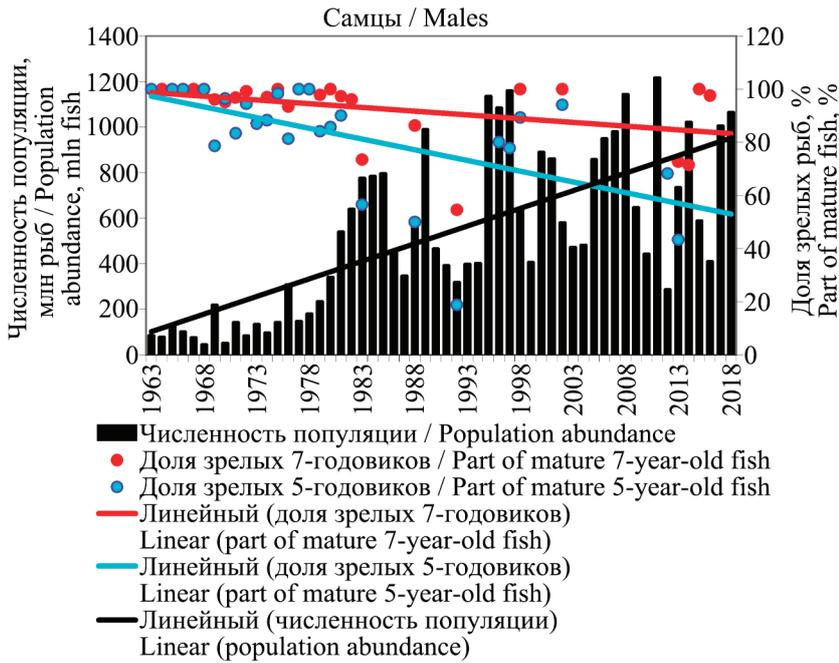


Рис. 14. Многолетние изменения доли зрелых особей желтоперой камбалы отдельных возрастных групп
 Fig. 14. The longterm dynamics of the percent of mature individuals of Yellowfin sole in particular age groups

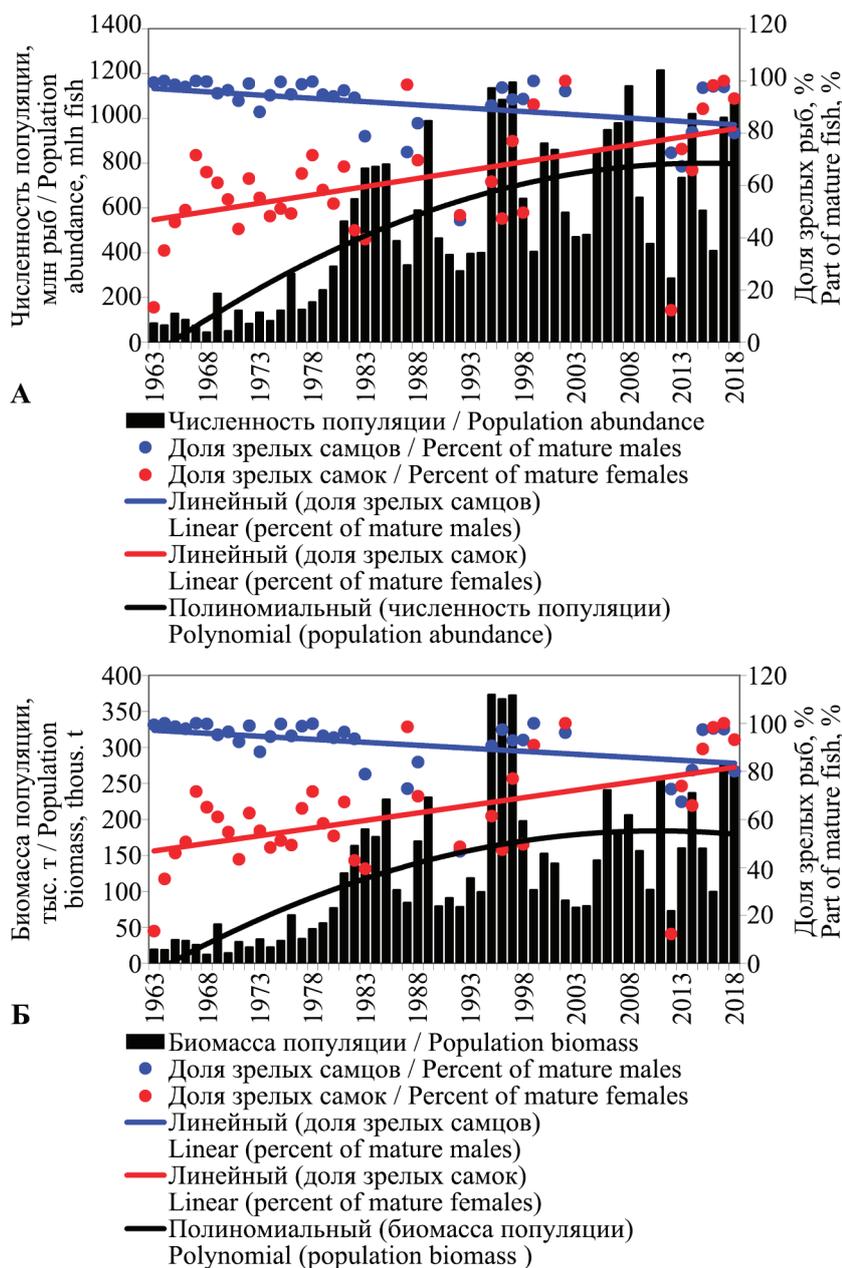


Рис. 15. Зависимость суммарной для всех возрастных групп доли половозрелых рыб от учтенной численности (А) и биомассы (Б) популяции желтоперой камбалы
 Fig. 15. The correlation between the summary percent of mature fish for all age groups and recorded population abundance (А) and biomass (Б) of Yellowfin sole

Таблица 8. Оценка влияния возраста (фактор А) и численности популяции (фактор В) желтоперой камбалы на созревание рыб
 Table 8. Evaluation of the effects of the age (factor А) and population abundance (factor В) of Yellowfin sole on fish maturation

Вариация Variation	Степени свободы Degrees of freedom	Суммы квадратов (D) Sum of squares (D)	Диспер- сия, S ² Disper- sion, S ²	F _{факт.} F _{factor}	Критерий Фишера, F _{st} Fisher's test, F _{st}		Сила влияния, h _x ² (%) Effect strength, h _x ² (%)
					5%	1%	
Самцы / Males							
По фактору А / By factor А	3	3766,9	1255,65	7,1	2,7	4	13,0
По фактору В / By factor В	2	7755,4	3877,72	22,1	3,1	4,9	26,7
Совместно АВ / Jointly АВ	6	1840,1	306,69	0,6	3,7	7	6,3
Остаточная / Residual	89	15 637,7	175,70	—	—	—	—
Общая / General	100	29 000,2	—	—	—	—	—
Самки / Females							
По фактору А / By factor А	5	106 758,7	21 351,73	84,8	2,3	3,2	75,8
По фактору В / By factor В	2	3116,6	1558,28	6,2	3,1	4,8	2,2
Совместно АВ / Jointly АВ	10	903,4	90,34	2,8	2,6	4,0	0,6
Остаточная / Residual	119	29 977,0	251,91	—	—	—	—
Общая / General	136	140 755,6	—	—	—	—	—

фактора — 2,2%), в то время как возраст играет значительную роль в росте доли зрелых рыб в генерации (сила влияния — 75,8%, табл. 8).

Таким образом, внутривидовая конкуренция отрицательно сказывается, главным образом, на скорости созревания самцов, не проявляя направленного воздействия на созревание самок. Следовательно, можно предположить, что так проявляется механизм сохранения высокого уровня популяционной плодовитости, обеспечивающий потенциальную возможность дальнейшего роста численности популяции желтоперой камбалы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненные нами исследования показали, что у желтоперой камбалы восточной части Охотского моря существует внутривидовая конкуренция, проявляющаяся в особенностях динамики численности, роста и созревания особей.

Формирование численности потомства в младшем и старшем возрасте различается своим характером. Численность поколений в возрасте 1 года по мере превышения определенного количества выметанной родителями икры точно компенсируется их смертностью (полная компенсация). У старших поколений наблюдается явление «сверхкомпенсации», когда смертность поколений, родившихся в годы повышенной продукции икры, превышает рождаемость.

Учитываемая при съемках численность желтоперой камбалы, наиболее оптимальная для сохранения стабильного уровня популяции (плотность насыщения), должна находиться в пределах 890–1043 млн рыб и может изменяться в зависимости от условий среды.

Популяционный рост желтоперой камбалы достигает наибольшей скорости при ее учтенной численности 400–500 млн рыб.

В период популяционного роста и стабилизации на высоком уровне у желтоперой камбалы уменьшается продолжительность циклов колебаний численности, а также их амплитуда. Таким образом, на фоне общей тенденции к росту числа рыб наблюдаются его затухающие колебания. По всей видимости, численность желтоперой камбалы приблизилась к границе емкости среды и стабилизируется.

Установлено влияние внутривидовой конкуренции на рост особей. Ее отрицательное воздействие, не проявляясь у рыб младших возрастных групп, с

высокой степенью достоверности отмечается у старших. Следовательно, внутривидовая конкуренция у желтоперой камбалы действует на популяцию не равномерно, а растет с возрастом. Причиной этого, вероятно, является увеличение потребности в кормовых ресурсах у более старших и крупных рыб.

Рост численности желтоперой камбалы отрицательно влияет на скорость созревания самцов, почти не затрагивая аналогичный процесс у самок. В наибольшей степени такое влияние заметно у рыб младших возрастных групп в начале и середине периода созревания.

Специфика воздействия конкуренции на созревание рыб разного пола может быть проявлением механизма стабилизации высокого уровня популяционной плодовитости, сохраняющим потенциальную возможность дальнейшего роста численности популяции желтоперой камбалы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность сотрудникам КоТИНРО – КамчатНИРО, собиравшим материал по биологии и динамике численности желтоперой камбалы в течение многих лет, а также определявшим возраст рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксютин З.М., Буханевич И.Б., Шейнис Л.З.* 1985. О методике определения численности популяций рыб // Рыбное хозяйство. № 9. С. 58–60.
- Бигон М., Харпер Дж., Таундсенд К.* 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества: М.: Мир. Т. 1. 667 с. (Пер. с англ.).
- Дьяков Ю.П.* 2009. Динамика популяций массовых видов камбал (Pleuronectidae) западнокамчатского шельфа // Изв. ТИНРО. Т. 158. С. 117–127.
- Дьяков Ю.П.* 2011. Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 428 с.
- Дьяков Ю.П.* 2015. Половое созревание дальневосточных камбалообразных рыб (Pleuronectiformes) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 39. С. 5–69.
- Дьяков Ю.П.* 2018. Влияние популяционной плодовитости на формирование численности поколений массовых видов восточноокеанских камбал (Pleuronectidae) / Матер. XIX Междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». (Петропавловск-Камчат-

ский, 14–15 ноября 2018 г.) Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 157–160.

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.

Николотова Л.А. 1970. Питание желтоперой камбалы западного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 73. С. 141–162.

Николотова Л.А. 1972. Питание молоди камбал западного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 82. С. 339–366.

Тихонов В.И. 1968. Плодовитость желтоперой камбалы западного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. 1968. Т. 64. С. 339–346.

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

Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: ТИНРО-Центр. 484 с.

Шунтов В.П. 2001. Биология дальневосточных морей России. Владивосток: ТИНРО-Центр. Т. 1. 518 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, October 26–28, 1994). Fairbanks, Alaska, USA: University of Alaska Fairbanks. P. 17–33.

REFERENCES

Aksyutina Z.M., Bukhanevich I.B., Sheynis L.Z. On the method of determining the number of fish populations. *Rybnoye khozyaistvo*, 1985, no. 9, pp. 58–60. (In Russian)

Bigon M., Kharper Dzh., Taundsend K. *Ekologiya. Oso-bi, populyatsii i soobshchestva* [Individuals, populations and communities]. Moscow: Mir, 1989, vol. 1, 667 p.

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

Dyakov Y.P. Maturation of Far Eastern Flounders (Pleuronectiformes). *The researchers of the aquatic*

biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean, 2015, vol. 39, pp. 5–69. (In Russian)

Dyakov Y.P. Influence of population fecundity on the formation of the number of generations of mass species of East Okhotsk Sea Flounder (Pleuronectidae). *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters Materials of XIX international scientific conference (Petropavlovsk-Kamchatsky, November 14–15, 2018)*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2018, pp. 157–160. (In Russian)

Zykov L.A., Slepokurov V.A. Equation for assessing the natural mortality of fish (on the example of peled in Lake Endyr). *Rybnoye khozyaistvo*, no. 3, pp. 36–37.

Maksimov V.V. *Pitaniye i pishchevyye otnosheniya molodi ryb, obitayushchikh v estuariyakh rek i pribrezhyye Kamchatki* [Feeding and feeding relationships of young fish found in estuaries of rivers and the coast of Kamchatka]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2007, 278 p.

Nikolotova L.A. Nutrition of yellowfin flounder on the western coast of Kamchatka. *Izvestia TINRO*, 1970, vol. 73, pp. 141–162. (In Russian)

Nikolotova L.A. Feeding of juvenile flounders of the western coast of Kamchatka. *Izvestia TINRO*, 1972, vol. 82, pp. 339–366. (In Russian)

Tikhonov V.I. Fertility of yellowfin flounder on the western coast of Kamchatka. *Izvestia TINRO*, 1968, vol. 64, pp. 339–346. (In Russian)

Tikhonov V.I. Changes in fertility and maturation rate of yellowfin flounder. *Russian Journal of Marine Biology*, 1977, no. 3, pp. 64–69. (In Russian)

Chuchukalo V.I. *Pitaniye i pishchevyye otnosheniya nektona i nekto-bentosa v dal'nevostochnykh moryakh* [Feeding and food relations of nekton and nekto-benthos in the Far Eastern seas]. Vladivostok: TINRO-Center, 2006, 484 p.

Shuntov V.P. *Biologiya dalnevostochnykh morey Rossii* [Biology of Far-Eastern seas of Russia]. Vladivostok: TINRO-Center, 2001, vol. 1, 580 p.

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

Статья поступила в редакцию: 06.10.2021

Одобрена после рецензирования: 12.04.2021

Статья принята к публикации: 15.04.2021