

Научная статья / Original article

УДК 597.556.35(265.53)

doi:10.15853/2072-8212.2023.68.90-111



ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ КАМБАЛОВЫХ РЫБ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ В 1997–2019 ГГ.

Юсупов Равиль Равильевич¹, Семенов Юрий Константинович²

¹Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН, Магадан, Россия, ryusupov_mag@mail.ru

²Магаданский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (МагаданНИРО), Магадан, Россия, yks2000@mail.ru

Аннотация. По материалам 1997–2019 гг. приводятся сведения о темпах созревания в процессе линейного роста камбаловых рыб северной части Охотского моря. Исследования опровергают сложившееся в литературе представление о камбалах северной части Охотского моря как о мелких, рано созревающих видах. Половая зрелость камбал района происходит при достижении примерно тех же размеров и возраста, что и у аналогичных видов северных популяций. В сравнении с популяциями соответствующих видов на юге ареала, все они характеризуются сравнительно поздним и длительным по времени созреванием и полностью становятся зрелыми незадолго до завершения жизненного цикла.

Ключевые слова: северная часть Охотского моря, камбаловые, созревание, сроки нереста

Для цитирования: Юсупов Р.Р., Семенов Ю.К. Половое созревание камбаловых рыб северной части Охотского моря в 1997–2019 гг. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2023. Вып. 68. С. 90–111.

MATURATION OF FLOUNDER SPECIES IN THE NORTHERN PART OF THE SEA OF OKHOTSK IN 1997–2019

Ravil R. Yusupov¹, Yury K. Semenov²

¹Institute of biological problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia, ryusupov_mag@mail.ru

²Magadan Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (MagadanNIRO), Magadan, Russia, yks2000@mail.ru

Abstract. Data on the rate of maturation during the linear growth of flounder species in the northern part of the Sea of Okhotsk based on samples collected in 1997–2019 are given. These data contradict the idea developed in the literature about the flounders of the northern part of the Sea of Okhotsk as small-sized, early maturing species. The flounders reach sexual maturity when they reach approximately the same size and age as in northern populations of the same species. In comparison with the populations of the corresponding species in the south of the range, all of them are characterized by relatively late and long maturation, and become fully mature shortly before the end of their life cycle.

Keywords: northern part of the Sea of Okhotsk, flounders, maturation, spawning timing

For citation: Yusupov R.R., Semenov Yu.K. Maturation of flounder species in the northern part of the Sea of Okhotsk in 1997–2019 // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean. 2023. Vol. 68. P. 90–111. (In Russian)

Репродуктивная биология и развитие рыб являются одними из важнейших процессов в онтогенезе рыб и характеризуют стратегию выживания популяции в тех или иных условиях обитания. В процессе полового созревания наряду с соматическим ростом включается процесс генеративного роста. Именно в этот период особи поколения, остающиеся к этому возрасту в системе, характеризуются наибольшей выживаемостью и готовы к первому участию в воспроизводстве будущего поколения. Этот период важен и в прикладном аспекте в каче-

стве ориентира при оценке прогнозируемой промысловой смертности, оптимального контингента вылова и определении допустимого объема промыслового изъятия из запаса облавливаемой популяции.

Изучению полового созревания камбал дальневосточных морей посвящены многие десятки публикаций отечественных и зарубежных исследователей. В них обсуждаются различные особенности достижения половозрелости рыбами по мере их роста и изменения возраста, проводятся межвидовые и географи-

ческие сравнения, анализируется темп полового созревания разных полов, его изменения во времени, связь с численностью рыб. Для этих публикаций характерна различная степень изученности вопроса, особенно применительно к некоторым видам и районам исследований (Дьяков, 2015).

В этом отношении наименее изучены камбаловые рыбы северной части Охотского моря. Небольшое число опубликованных работ касаются лишь отдельных сторон репродуктивной биологии черного палтуса. Имеющиеся у авторов работы материалы делают обоснованным дополнение и корректировку сведений по камбалам северной части Охотского моря, содержащихся в обзорной работе Ю.П. Дьякова (2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Тихоокеанский белокорый палтус *Hippoglossus stenolepis* Schmidt, 1904 достигает половой зрелости примерно в том же возрасте, что и другие камбалы, но при большей длине (Фадеев, 2005). В Беринговом море самцы этого вида палтуса созревают в возрасте 4–10, а самки — в 6–14 лет при длине 50 и 60–140 см соответственно. Самцы в массе созревают в 8–9 лет, а самки — в 9–11-летнем возрасте при длине 75 и 95 см. По другим данным, самцы берингово-морского палтуса в массе становятся зрелыми в возрасте 7–13 лет при длине тела 70–110 см, а самки в 9–15 лет и 90–140 см (Новиков, 1964). В восточной части Берингова моря средний возраст массового созревания самцов составляет 8 лет, а самок — 12 лет (IPHC, 1987). У побережья США и Канады некоторые самки белокорого палтуса могут созревать в возрасте около 8 лет, другие могут оставаться незрелыми до 16 лет. Средний возраст созревания самок считается 12 лет. Самцы взрослеют гораздо быстрее, их средний возраст массового созревания составляет 7–8 лет (Bell, St Pierre, 1970). Наиболее быстрым созреванием характеризуется белокорый палтус, обитающий в водах Алеутских островов, самки которого, начиная созревать при относительно крупных размерах 75 см, достигают 100%-й зрелости при 130 см (Seitz et al., 2011). Проведенный Ю.П. Дьяковым (2015) анализ литературных данных отечественных и зарубежных исследователей показал, что в целом по Берингову морю диапазоны размеров и возраста, по достижении которых начинается созревание самцов, составляют 40–70 см и 4–7 лет. Для самок эти значения равны 40–90 см и 6–10 лет. Массовая половая зрелость (50% зрелых

особей) наступает у самцов при длине 70–80 см, в возрасте 7–12 лет, а у самок — соответственно 90–100 см и 9–14 лет. Полностью все самцы палтуса становятся половозрелыми, достигая 110–135 см и возраста 10–14 лет, а самки — 135–140 см в возрасте 13–16 лет.

В прикамчатских водах самцы белокорого палтуса созревают в возрасте 4–10 лет при длине 50–100 см, самки — в возрасте 6–14 лет при длине 60–140 см. У Курильских островов белокорый палтус достигает половой зрелости в возрасте 6–14 лет, при этом самцы созревают несколько раньше самок. Проведенные И.Н. Мухаметовым расчеты показали, что в прикурильских водах длина 50% полового созревания самок составляет 130,7 см, самцов — существенно меньше, 78,1 см (Мухаметов, 2014).

В южной части ареала (западная часть Японского моря) самки этого вида палтуса достигают половозрелости на 8–10-м году жизни, а самцы несколько раньше (Петрова-Тычкова, 1954).

Анализируя архивные материалы КамчатНИРО и информацию из литературных источников, Ю.П. Дьяков (2015) приводит общую информацию о диапазоне размеров и возрасте полового созревания белокорого палтуса в целом по ареалу. Так, интервал длины, по достижении которой могут появляться первые созревшие самцы, колеблется от 30 до 70 см, а возраст — от 4 до 10 лет. Самки начинают созревать в пределах длины тела 35–90 см в возрасте 6–10 лет. По мнению автора, данные о минимальных значениях размеров зрелых рыб 30–35 см весьма сомнительны и нуждаются в проверке. Массовое созревание самцов палтуса происходит при длине 60–80 см в 7–12 лет. Аналогичные значения для самок составляют соответственно 90–105 см и 8–14 лет. Полное созревание всех самцов происходит после достижения ими длины 80–135 см и возраста 9–14 лет. Все самки становятся зрелыми в диапазоне размеров их тела 75–165 см в возрасте 13–22 лет. Таким образом, половое созревание белокорого палтуса можно охарактеризовать как позднее и очень растянутое.

Рассматривая динамику созревания белокорого палтуса в северной части Охотского моря, необходимо отметить, что основной материал по биологической структуре этого вида был собран в прибрежье в летний период. В то же время известно, что для палтусов, в том числе и белокорого, свойственна такая особенность биологии, как раздельное обитание молоди и взрослых рыб. Половозрелые особи оби-

тают преимущественно у нижней кромки шельфа и на материковом склоне, в то время как молодь мигрирует в летнее время на мелководье прибрежной зоны (Новиков, 2009).

По этой причине почти все отловленные особи белокорого палтуса, даже самые крупные, размером до 160,5 см, имели слабо развитые половые железы. Лишь у отдельных самок яичники были в начале III стадии трофоплазматического роста. То же самое имело место у самцов. Особи со зрелыми половыми продуктами или в постнерестовом состоянии были отмечены в небольшом количестве в осенне-зимнее время только на шельфе и материковом склоне. Такая особенность раздельного обитания может выступать как одна из жизненных стратегий, позволяющая снизить пищевую конкуренцию между особями разного репродуктивного статуса.

По соотношению в уловах молоди и взрослых рыб для всех видов камбал были рассчитаны с помощью модели Ферхюльста логистические зависимости доли созревших рыб. Аналитические формулы расчета имеют вид

$$y = \frac{100}{1 + 10^{a-bAC}}$$

и

$$y = \frac{100}{1 + 10^{a-bt}}$$

для размерных и возрастных классов соответственно, где: AC — длина, см; t — возраст, лет;

a, b — коэффициенты. Параметры уравнений представлены в таблицах 1 и 2.

Как и в других районах ареала, в северной части Охотского моря половое созревание белокорого палтуса происходит при достижении сходных размерно-возрастных показателей. По данным прямых наблюдений, в исследуемом районе самые мелкие половозрелые особи белокорого палтуса были отмечены в уловах среди 5-летних самцов и 9-летних самок длиной тела у первых 47,5 см, у вторых — 75,5 см.

Теоретические расчеты показали, что 50% самцов созревают при достижении длины 78,7 см и возраста 9–10 лет, а все особи достигают репродуктивного состояния при длине 125 см в возрасте старше 20 лет. У самок динамика этого процесса носит более затяжной характер. При длине полного созревания самцов, доля половозрелых самок составляет лишь 47,4%, а половина их созревает при достижении 126,5 см.

На представленных диаграммах (рис. 1) также видно, что кривая динамики полового созревания белокорого палтуса в северной части Охотского моря в целом сходна с таковой у особей вида в прикурильских водах, но имеет более пологий тренд.

До начала 60-х годов XX века сведения о сроках размножения белокорого палтуса в российских водах северной части Тихого океана были весьма ограничены и разноречивы (Перцева-Остроумова, 1961). М.Ф. Вернидуб и

Таблица 1. Параметры уравнения для расчета логистических кривых созревания камбаловых рыб в размерных классах
Table 1. Parameters of the equation for calculating the logistic curves of maturation of flounder species in size classes

Параметр Parameter	Вид / Species								
	БП	ЧП	ЖПК	СПК	ЗВК	ЖБК	ПК	СХК	ХБК
Самцы / Males									
a	3,54	7,65	5,30	2,53	2,96	3,41	3,20	3,11	—
b	–0,045	–0,15	–0,32	–0,126	–0,65	–0,11	–0,24	–0,18	—
Самки / Females									
a	5,42	8,84	3,69	3,473	2,32	6,20	4,10	4,35	3,07
b	–0,043	–0,14	–0,021	–0,158	–0,40	–0,17	–0,24	–0,199	–0,17

Примечание. Пропуск — недостаточно данных. БП — белокорый палтус, ЧП — черный палтус, ЖПК — желтоперая камбала, СПК — северная палтусовидная, ЗВК — звездчатая, ЖБК — желтобрюхая, ПК — полярная, СХК — сахалинская, ХБК — хоботная.
Note. Missing — not enough data. БП — Pacific halibut, ЧП — Greenland Turbot, ЖПК — yellowfin sole, СПК — Bering flathead sole, ЗВК — starry flounder, ЖБК — Alaska place, ПК — Arctic flounder, СХК — Sakhalin flounder, ХБК — longhead dab.

Таблица 2. Параметры уравнения для расчета логистических кривых созревания камбаловых рыб в возрастных классах
Table 2. Parameters of the equation for calculating the logistic curves of maturation of flounder species in age classes

Параметр Parameter	Вид / Species								
	БП	ЧП	ЖПК	СПК	ЗВК	ЖБК	ПК	СХК	ХБК
Самцы / Males									
a	—	3,94	2,198	1,206	2,96	2,72	2,42	1,32	—
b	—	–0,75	–0,471	–0,284	–0,65	–0,37	–0,68	–0,24	—
Самки / Females									
a	—	3,88	2,496	1,202	2,32	3,38	2,42	1,37	1,47
b	—	–0,52	–0,316	–0,191	–0,40	–0,35	–0,63	–0,16	–0,39

Примечание. Обозначения в таблице 1 / Note. Symbols as in Table 1

К.И. Панин (1937 цит. по Перцева-Остроумова, 1961) полагали, что нерест этого палтуса в Олюторском заливе происходит весной, П.А. Моисеев (1953а) для Западной Камчатки и Южных Курил указывает июль–август. В зал. Петра Великого отмечен случай поимки близкой к нересту и недавно отнерестовавшей самок в середине октября (Моисеев, 1953б; Петрова-Тычкова, 1954).

Нерест белокорого палтуса в прикамчатских водах и у тихоокеанского побережья Северных Курильских островов происходит в декабре–феврале (Новиков, 1974; Токранов и др., 2005).

Проведенные в 1992–2011 гг. И.Н. Мухаметовым (2014) исследования подтвердили ранее озвученные выводы. По данным автора, самки с гонадами на IV стадии зрелости впервые в течение года начинали встречаться в траловых уловах в сентябре, но особи с гидратированными ооцитами и текущие рыбы отмечались лишь в декабре. Более длительный период икрометания (с ноября–декабря по март) наблюдается у белокорого палтуса в восточной части Тихого океана — в Ванкуверо-Орегонском районе и в заливе Аляска (Новиков, 1974; Bell, St Pierre, 1970; St Pierre, 1984; Trumble et al., 1993; Loher, Seitz, 2006, 2008). Наиболее продолжительный нерестовый сезон — с октября по март — отмечен для палтуса Берингова моря (Новиков, 1964).

Нерест белокорого палтуса происходит на материковом склоне. В заливе Аляска икру палтуса обнаруживали на глубине 182–457 м (IPHC, 1987). По данным Томпсона и Ван Клеве (Thompson, Van Cleve, 1936, цит. по Skud, 1977), в Британской Колумбии и на Аляске икру палтуса обычно находили на глубине 100–200 м в январе–феврале.

В северной части Охотского моря небольшое число самок с гидратированными икринками в яичниках и единично с постнерестовым состоянием половых продуктов начинают встречаться в ноябре (табл. 3). Яркого выраженного массового нереста не наблюдается. Наиболее часто отнерестившиеся самки встречаются в уловах со второй половины декабря до конца января.

Тихоокеанский черный палтус *Reihardtius hippoglossoides matsuurae* Jordan et Snyder, 1901, по имеющимся в литературе сведениям, созревает в разном возрасте. В Северо-Западной Атлантике расчетный возраст созревания 50% самцов составляет 8,2–11,6 лет, самок — 9,5–15 лет (Morgan, Bowering, 1997), а в Северо-Восточной Арктике первые созревают в 5 лет, вторые — в 9–10 лет (Anon, 1995, цит. по Report..., 1996). У северо-западного побережья Ньюфаундленда размеры созревания самок составляют 67–73 см (Junquera, Zamarro, 1992).

В западной части Берингова моря зрелые самцы начинают встречаться в возрасте 5, а самки — 6 лет. До 6–7 лет у обоих полов наблюдается высокая скорость созревания, затем она замедляется. Снижение темпа созревания приходится на возраст массового созревания, когда доля зрелых рыб превышает 50% (Дьяков, 1987). О.А. Мазникова (2018) сообщает, что в этой части моря отдельные половозрелые самцы и самки начинают встречаться при длине 45–48 см. Расчетная длина 50% полового созревания самцов составляет 58 см, а самок — 68 см. Все самцы становятся репродуктивно способными по достижении размеров 79–82 см, а самки — при 84 см.

На основе анализа собственных данных и литературных сведений Ю.П. Дьяков (2015) сообщает, что в целом по Берингову морю диа-

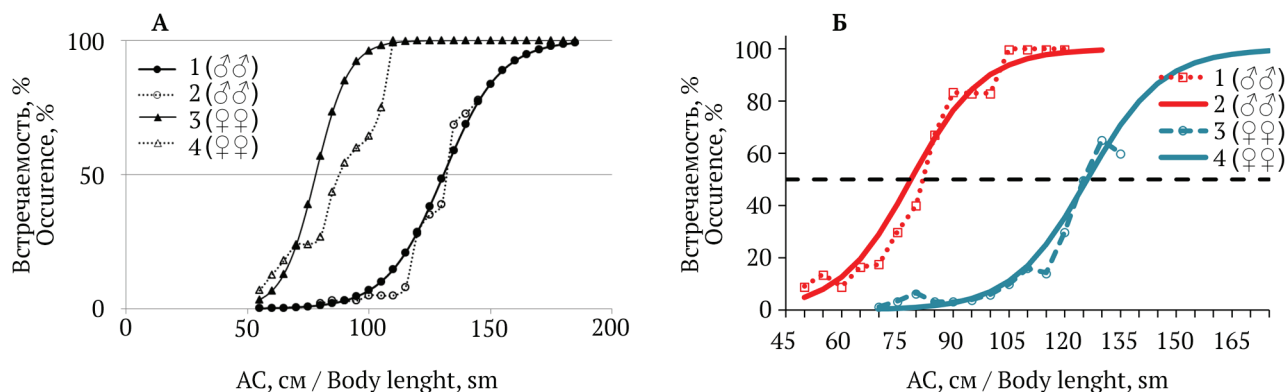


Рис. 1. Огивы созревания белокорого палтуса прикурильских вод (А) (Мухаметов, 2014) и северной части Охотского моря (Б) (наши данные): 1, 3 — по наблюдаемым данным; 2, 4 — теоретически рассчитанные
 Fig. 1. Ogives of the maturation of Pacific halibut in the Kuril waters (А) (Мухаметов, 2014) and the northern part of the Sea of Okhotsk (Б) (our data): 1, 3 — according to the observed data; 2, 4 — theoretically calculated

пазон размеров начала созревания самцов составляет 30–60 см, возраста — 3–6 лет. Длина тела начинающих созревать самок изменяется от 30 до 61 см, в возрасте 5–7 лет. Половина особей мужского пола достигают зрелости при длине 51 см и возрасте 4–6 лет, а женского — 61 см и 6–7 лет соответственно. По достижении размеров 55–70 см и возраста 10–11 лет все самцы становятся половозрелыми. Для самок эти величины составляют 60–90 см и 10–15 лет соответственно. Сходные значения приводит Н.С. Фадеев (2005), согласно которым самки созревают при длине 42–61 см, самцы — 52–72 см, а их массовое созревание (50%) отмечается по достижении размеров 51 и 61 см в 4–5 и 6–7-летнем возрасте соответственно.

В восточной части Охотского моря, по данным разных источников, самцы черного палтуса начинают созревать в диапазоне длины тела 35–49 см, в возрасте 5 лет, а самки — при

длине 30–61 см в 6-летнем возрасте. Массовое созревание происходит у самцов длиной 60 см в возрасте 7 лет, у самок — по достижении длины 65 см и возраста 9 лет. Полностью все самцы становятся зрелыми, достигнув длины более 65 см и возраста 11 лет, а самки — более 80 см в возрасте 12 лет (Дьяков, 1987; Тупоногов, 2003; Антонов, 2011).

В прикамчатских водах самцы этого палтуса созревают сравнительно рано, в возрасте 4–5 лет при длине 31–58 см, самки — в возрасте 5–6 лет при длине 33–61 см (Токранов и др., 2005).

В Охотском море отдельные самцы становятся половозрелыми уже при длине тела 45–50 см (рис. 2). Единичные половозрелые самки начинают встречаться при размерах 50–55 см, что соответствует 4–5 и 5–6 годам. В массовом количестве (более 50%) самцы созревают при длине тела 55–60 см, в возрасте 7–9 лет, самки значительно позже — по достижении размеров

Таблица 3. Сроки нереста камбаловых рыб в северной части Охотского моря
Table 3. Timing of spawning of flounder species in the northern part of the Sea of Okhotsk

Месяц / Month	Декада Decade	Вид / Species								
		ПБ	ЧП	ЖПК	СПК	ЗВК	ЖБК	ПК	ХК	СХК
Январь January	I									
	II									
	III									
Февраль February	I									
	II									
	III									
Март March	I									
	II									
	III									
Апрель April	I									
	II									
	III									
Май May	I									
	II									
	III									
Июнь June	I									
	II									
	III									
Июль July	I									
	II									
	III									
Август August	I									
	II									
	III									
Сентябрь September	I									
	II									
	III									
Октябрь October	I									
	II									
	III									
Ноябрь November	I									
	II									
	III									
Декабрь December	I									
	II									
	III									

Примечание. ПБ — палтус белокорый, ЧП — палтус черный, ЖПК — желтоперая камбала, СПК — северная палтусовидная, ЗВК — звездчатая, ЖБК — желтобрюхая, ПК — полярная, ХК — хоботная, СХК — сахалинская.
Note. БП — Pacific halibut, ЧП — Greenland Turbot, ЖПК — yellowfin sole, СПК — Bering flathead sole, ЗВК — starry flounder, ЖБК — Alaska place, ПК — Arctic flounder, ХК — longhead dab, СХК — Sakhalin flounder.

65–70 см и возраста 10–11 лет. Полное половое созревание завершается у самцов в 10–11 лет при длине тела от 70 до 75 см. Отдельные самки могут оставаться неполовозрелыми, имея длину до 85 см и возраст до 14 лет (Николенко, 1998). По мнению автора, темп созревания черного палтуса даже в пределах Охотского моря имеет региональные особенности. Было установлено, что среди ровесников черного палтуса, при равной длине тела, процент половозрелых особей в западной части моря ниже, чем на восточных участках, что обусловлено двумя причинами: черный палтус, обитающий у Сахалина, характеризуется относительно медленным ростом, чем у Западной Камчатки. Не исключено также, что более быстро растущие и созревающие особи раньше откочевывают в восточную часть моря из западного района обитания.

В северной части Охотского моря такие исследования были проведены С.Ю. Шершенковым (2006). Результаты 9-летних наблюдений (1993–2001 гг.) позволили автору установить наличие межгодовой изменчивости темпов роста и параметров созревания. В рассматриваемые годы первые созревающие самцы и самки черного палтуса начинали встречаться в уловах в возрасте 6 лет при размерах АС 51 см и 52 см соответственно. Однако массовое созревание (более 50–60% в сантиметровом классе) самцов палтуса происходило в различные годы при длине 55–57 см в возрасте 7–8 лет, а самок — 58–59 см и на год позже. Созревание самцов уровня 90% наблюдалось при длине 60–61 см (возраст 8–10 лет), самок же — 65–68 см (10–11 лет), в зависимости от года. В качестве факторов межгодовой изменчивости автор приводит численность (урожайность) поколения и пищевую обеспеченность в первые годы жизни.

Наши многолетние материалы свидетельствуют, что созревание североохотоморского черного палтуса происходит раньше, чем указывал С.Ю. Шершенков (2006). Первые особи обоего пола становятся репродуктивно способными в возрасте 4 лет, при достижении длины самцами 45 см, самками — 50 см (рис. 2). Примерно через полтора года (возраст 6,3 лет, 51,2 см) становятся зрелыми половина самцов, а через 3,5 года (возраст 7,5 лет, 63,5 см) — половина самок.

В большинстве морей Тихого и Атлантического океанов нерест исследуемого вида весьма растянут и приурочен к холодному периоду года. Смит (Smidt, 1969) отмечает, что вокруг побережья Гренландии черный палтус нерестуется с декабря по апрель на глубине 800–1000 м. Исходя из характера процессов накопления секрета гипофиза и динамики выведения базофильного коллоида, К.Е. Федоров (1971) приходит к выводу, что атлантический черный палтус относится к рыбам с тотальным осенне-зимним нерестом.

Сравнение сроков нереста черного палтуса в пределах его видового ареала позволяет говорить, что этот вывод, видимо, справедлив для черного палтуса независимо от района его обитания. В большинстве морей Тихого и Атлантического океанов нерест исследуемого вида весьма растянут и приурочен к холодному периоду года. Так, в восточной части Берингова моря и у Алеутских островов нерест происходит с сентября–октября по март–апрель, с пиком в ноябре–феврале (Шунтов, 1970; Новиков, 1974; Булатов, 1983). В Кроноцком заливе это происходит в декабре–феврале (Расе, 1959). У Северных Курильских островов — с августа по декабрь (Новиков, 1974). В Баренцевом море палтус нерестится в ноябре–феврале (Федоров,

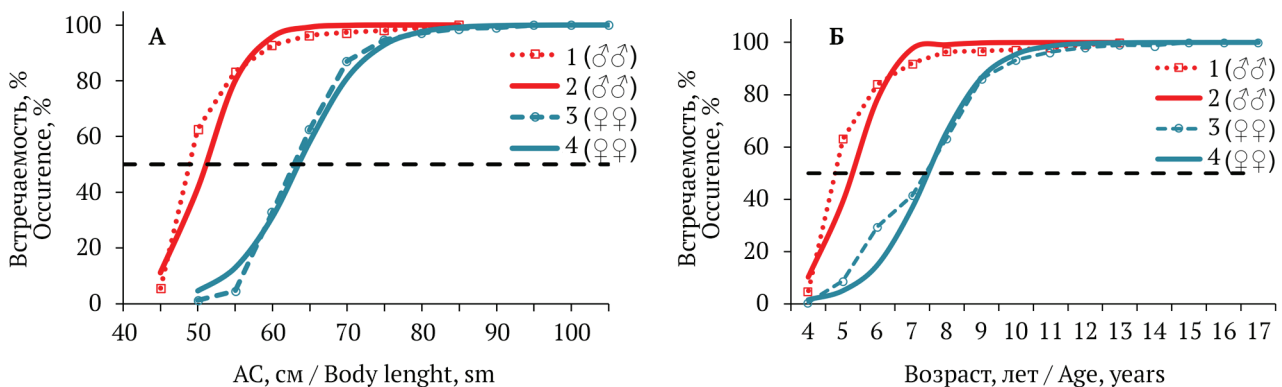


Рис. 2. Изменение доли половозрелых особей черного палтуса в размерных (А) и возрастных (Б) группах: 1, 3 — по наблюдаемым данным; 2, 4 — теоретически рассчитанные
Fig. 2. Change in the proportion of mature individuals of Greenland halibut in size (A) and age (B) groups: 1, 3 — according to the observed data; 2, 4 — theoretically calculated

1968, 1971; Сорокин, Григорьев, 1968; Низовцев, 1974, 1978). Однако в некоторых районах (преимущественно арктических) нерест может происходить и в летнее время года (Есипов, 1949; Hognestad, 1969; Низовцев, 1978).

По мнению Л.П. Николенко (1998), относительно сроков нереста охотоморского черного палтуса единого мнения до сих пор нет. По данным одних авторов (Вернидуб, Панин, 1937), палтус нерестится в Охотском море в июле–августе, других (Моисеев, 1953а, 1953б; Полутков и Трипольская, 1954; Новиков, 1974; Фадеев, 1987) — в августе–ноябре.

Исследования Л.П. Николенко (1998) показали, что для подавляющей части охотоморского черного палтуса динамика созревания половых продуктов выглядит приблизительно одинаково: с января по март они находятся в состоянии покоя, в весенне-летнее время происходит интенсивное созревание гонад. В конце лета – начале осени палтус начинает нереститься; пик нереста, как правило, приходится на ноябрь и к январю в основном заканчивается.

Желтоперая камбала *Limanda aspera* Pallas, [1984] по обширному ареалу, охватывающему разные климатические зоны от Чукотского до Японского морей, созревает по достижении разного размера и возраста. По сообщению Pruter and Alverson (1962, цит. по Дьяков, 2015), в Чукотском море обитает мелкоразмерная желтоперая камбала. Длина особей этого вида изменялась от 7 до 19 см, составляя в среднем 13,5 см. Выборка была представлена в основном самками. Большинство особей обоего пола были зрелыми.

В восточной части Берингова моря самцы начинают созревать при длине 12 см, а самки — 19 см. Половина самцов созревают при длине 16–18 см, а самок — 30–32 см (Фадеев, 1963, 1970). Анализируя собственные данные 1973 г., Вакабаяши (Wakabayashi, 1989, цит. по Wilderbuer et al., 1992) сообщает о 50% созревании у самцов длиной 15 см, а самок — 25 см в возрасте 5 и 9 лет соответственно. Результаты исследований в 90-е гг. показали, что средний размер 50% зрелости самцов и самок существенно изменился и составил 20,3 см для первых и 28,8 см для вторых (Wilderbuer et al., 1992). Расчеты TenBrink и Wilderbuer (2015) показали сходные результаты, согласно которым 50% самок созревают при длине 29,5 см в возрасте 10,4 года.

В западной части Берингова моря самки желтоперой камбалы впервые созревают на пятом году жизни при минимальной длине 19 см,

самцы — в 3 года при длине 16,5 см. По достижении 10 лет при длине 28–30 см становятся половозрелыми около 99% самцов. Созревание самок завершается к 13 годам. 50% самцов созревают в возрасте 4,6 года при длине 21,4 см; у самок эти показатели составляют 7,7 года и 28,5 см (Золотов, 2008, 2010). На основе имеющихся литературных данных о темпах созревания желтоперой камбалы в этом районе Берингова моря Ю.П. Дьяков (2015) заключает, что особи вида начинают созревать при длине тела 12–18 см (самцы) и 17–22 см (самки). Соответствующий возраст начала созревания составляет 3 и 4,5 года. Массовое созревание самцов (50% зрелых) происходит по достижении ими длины 17–26 см и возраста 3–6 лет, а самок — 25–29 см и 6–8 лет соответственно. Самцы длиной 28–36 см в возрасте 10–12 лет и самки длиной 31–42 см в возрасте 8–15 лет все становятся половозрелыми.

В заливе Терпения (Восточный Сахалин) первые половозрелые самцы этого вида начинают встречаться по достижении ими длины 13–18 см и возраста 4 года, а самки — при 18–24 см, в возрасте 6–7 лет. Массовое созревание самцов происходит при длине тела 20 см, в возрасте 4–5 лет, а аналогичного физиологического состояния самки достигают при длине 26–28 см в возрасте 6–7 лет. Полностью самцы становятся зрелыми в 7 лет, достигнув длины 26 см, а самки — соответственно 33–36 см и 11 лет (Фадеев, 1956, 1963, 1971, 1986, 1987; Сафронов, Тарасюк, 1989; Борец, 1997; Четвергов, 2002). В зал. Анива (Южный Сахалин) желтоперая камбала в массе вступает в репродуктивную часть популяции при длине тела 26–28 см, в возрасте 7–8 лет (Сафронов, Тарасюк, 1989).

В Татарском проливе Японского моря самцы желтоперой камбалы начинают созревать по достижении длины 14–20 см, а самки — 18–23 см в возрасте 4–5 лет. Массовое созревание отмечается у самцов размером 21 см и самок размером 27 см. 100% зрелости самцы достигают при длине 24–26 см, самки — 30 см в возрасте 8 лет. В заливе Петра Великого самцы и самки впервые достигают репродуктивного состояния при длине 13 см и 19–23 см, в возрасте 3 и 5 лет соответственно (Моисеев, 1953б; Фадеев, 1956, 1963, 1971, 1986, 1987, 2005; Борец, 1997; Четвергов, 2002; Новиков и др., 2002).

В соответствии с опубликованными и архивными материалами по воспроизводству желтоперой камбалы у побережья Западной Камчатки восточной части Охотского моря,

самцы этого вида начинают созревать при длине 13 см, в возрасте 3 года, а самки — при длине 14–24 см, в возрасте 4 года. Массовое созревание (50% зрелых особей) происходит у самцов, достигнувших размеров 15–20 см и возраста 3–4 лет. Для самок соответствующие величины равны 25–30 см и 7–8 лет. Все 12–14-летние самцы длиной 36–44 см и 13–15-летние самки длиной 34–48 см становятся половозрелыми (Дьяков, 2015).

По литературным данным (Черешнев и др., 2001), в северной части Охотского моря самцы созревают при длине тела 13–29 см в возрасте 3–5 лет, самки — 18–36 см в возрасте 5–9 лет.

По имеющимся у нас представительным материалам, первые самцы и самки начинают созревать в возрасте 4 лет при длине 17,3 и 18,6 см соответственно (рис. 3).

Темпы созревания самцов первые несколько лет остаются высокими, 50% их вступают в репродуктивное стадо в возрасте 4,7 лет при средней длине 16,6 см. 100% особей достигают фертильного состояния при средней длине 27,0 см в возрасте 10 лет.

Как и в других районах обитания, самки желтоперой камбалы созревают медленнее самцов. 50% их становятся зрелыми в возрасте 7,9 лет, при средней длине 29,5 см. По наблюдаемым данным самки с неразвитыми яичниками единично встречаются вплоть до 16-летнего возраста.

Нерест желтоперой камбалы в северной части Охотского моря происходит в те же сроки,

что и в других районах, обычно с июня по сентябрь. Однако отдельные отнерестившиеся самки единично начинают встречаться в уловах в третьей декаде мая. Так, в выборке 46 экз., взятой из улова ставного невода 28 мая 2015 г. в районе пос. Янский, две самки имели яичники на стадии зрелости VII–II (табл. 4). До середины июля интенсивность нереста камбал остается невысокой. Массовый нерест желтоперой камбалы происходит в течение 25–30 дней в сравнительно сжатые (по отношению к общему периоду нереста) сроки и начинается со второй половины июля, с прогревом поверхностного слоя воды в мелководной зоне сублиторали до 11–15 °С. В первой половине августа нерест достигает своего пика, продолжаясь с затуханием вплоть до конца сентября.

По литературным данным, в большинстве районов обитания основной нерест желтоперой камбалы у азиатских берегов происходит в июле (Перцева-Остроумова, 1961). Смещение сроков массового нереста этой камбалы в условиях северной части Охотского моря на конец июля – август, очевидно, обусловлено сравнительно медленным прогревом водных масс до оптимальных температур для прохождения эмбриогенеза и раннего постэмбрионального развития.

Северная палтусовидная камбала *Hippoglossoides robustus* Jill et Townsend, 1897. Несмотря на широкое распространение, высокую численность и значимость в камбальном промысле некоторых районов, в вопросах репро-

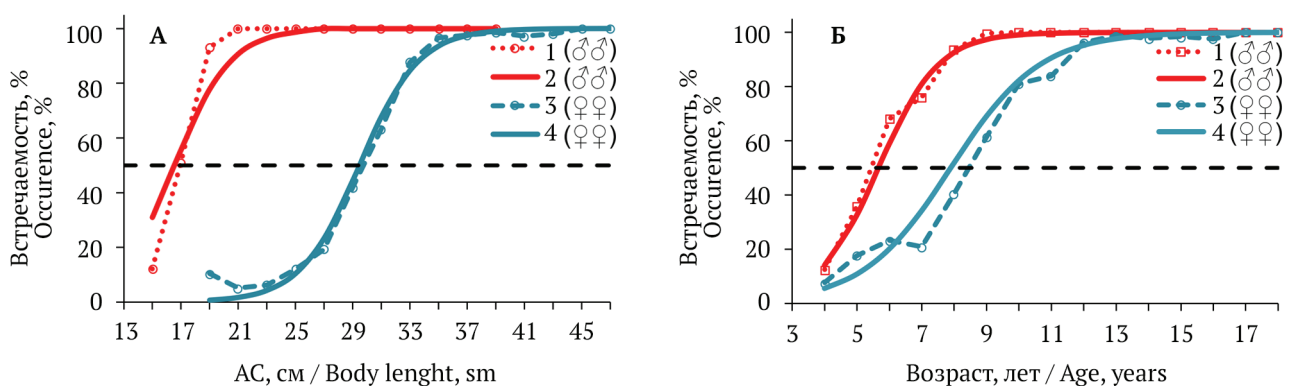


Рис. 3. Изменение доли половозрелых особей желтоперой камбалы в размерных (А) и возрастных (Б) группах: 1, 3 — по наблюдаемым данным; 2, 4 — теоретически рассчитанные
Fig. 3. Change in the proportion of mature individuals of yellowfin sole in size (A) and age (B) groups: 1, 3 — according to the observed data; 2, 4 — theoretically calculated

Таблица 4. Сезонная динамика стадии зрелости яичников самок желтоперой камбалы, %
Table 4. Seasonal dynamics of the female gonad maturity of yellowfin sole by stages, %

Стадия зрелости Stage of maturity	Июнь / June		Июль / July		Август / August		Сентябрь / September	
	1–15	16–30	1–15	16–31	1–15	16–31	1–15	16–30
IV	95,5	48,7	59,9	41,3	9,9	6,8	17,0	13,3
V	2,3	44,1	18,4	25,4	8,8	13,6	44,7	66,7
VI–II	2,2	7,2	21,7	33,3	81,3	79,9	38,3	20,0

дуктивной биологии этот вид палтусовидных камбал исследован слабо. Из небольшого числа опубликованных работ следует, что эта камбала — одна из самых скороспелых. В южной части Чукотского моря минимальный размер зрелых рыб равнялся 14 см в возрасте 6 лет (Pruter, Alverson, 1962, цит. по Дьяков, 2015). Т.А. Минева (1964) сообщает, что в восточной части Берингова моря период созревания палтусовидной камбалы (без указания вида) растянут. Неполовозрелые особи встречаются вплоть до размеров 37 см. Массовое созревание начинается у рыб длиной 29 см, что соответствует 6-летнему возрасту в юго-восточной части и 7-летнему в центральной части Берингова моря. В западной части Охотского моря особи северной палтусовидной камбалы становятся половозрелыми раньше узкозубой. При этом самцы впервые начинают созревать на третьем году жизни, а длина и возраст, при которых 50% из них готовы к первому нересту, составляют 15,5 см и 3,4 года. Средняя длина и возраст 50% созревания самок составляют 24,4 см и 6,3 года.

По данным И.А. Черешнева и др. (2001), северная палтусовидная камбала в районе исследований созревает при длине 18–24 см.

Проанализировав все имеющиеся литературные сведения, Ю.П. Дьяков (2015) приходит к выводу, что диапазон размеров тела в начале созревания у самцов северной палтусовидной камбалы в различных районах обитания составляет 14–18 см, возраста — 3–6 лет. Для самок соответствующие значения равны 16–21 см и 5–7 лет. Массовое созревание происходит у 15,5–20-сантиметровых самцов в возрасте 3,4 года, у 20–24,4-сантиметровых самок — в возрасте 6,3 года. В зависимости от района обитания, все самцы становятся половозрелыми при

длине от 16 до 37 см и возрасте 9–10 лет, самки — длиной 24–39 см, в таком же возрасте.

По нашим данным, в северной части Охотского моря небольшое количество самцов и самок впервые созревают на третьем году жизни при длине 13,0 и 14,0 см соответственно (рис. 4). В возрасте 4,3 года при достижении средней длины 20,1 см становятся зрелыми половина самцов, а в 6,3 года и при длине 22 см — самок. Все самцы становятся зрелыми в 11 лет при длине 30,2 см, самки — в 16 лет при 38,0 см.

По литературным данным, нерест северной палтусовидной камбалы на североохотоморском шельфе растянут на 3,5 месяца и происходит с середины мая вплоть до первой половины июля (Перцева-Остроумова, 1961; Черешнев и др., 2001), и даже в августе (Дьяков, 2011).

Результаты наших наблюдений и расчетов показали, что период воспроизводства северной палтусовидной камбалы на североохотоморском шельфе существенно короче, чем было известно ранее из литературы, и в календарном плане охватывает не более двух месяцев. Кроме того, фактическое время нереста длится чуть более месяца, а в массе производители мечут икру в пределах 10–15 дней (Юсупов, 2018). Сравнительно короткий период воспроизводства северной палтусовидной камбалы в условиях северной части Охотского моря характерен и для других видов камбал (Юсупов, 2009, 2011). Сжатые во времени сроки их нереста, по-видимому, исторически обусловлены как адаптация климатическими условиями региона, характеризующегося сравнительно коротким благоприятным периодом для нагула в раннем онтогенезе.

Звездчатая камбала *Platichthys stellatus* (Pallas, 1788) в разных районах обитания характеризуется значительной изменчивостью по

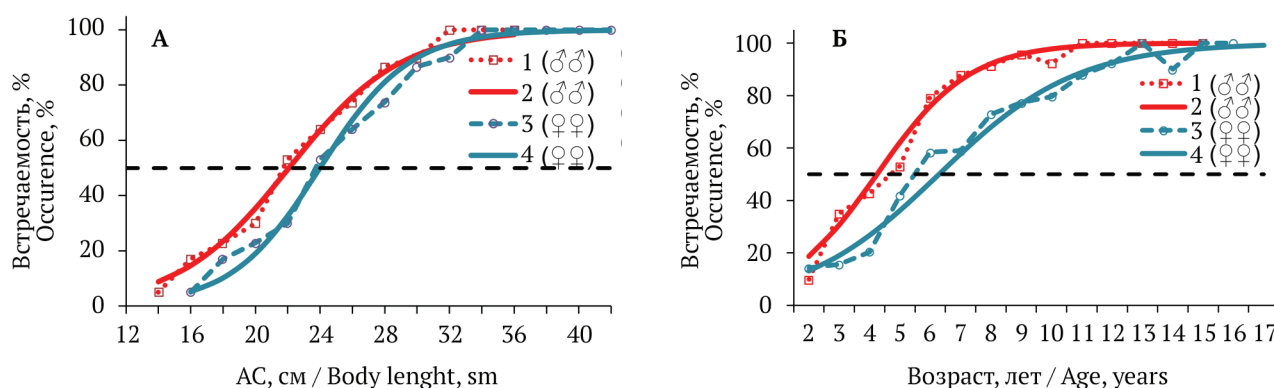


Рис. 4. Изменение доли половозрелых особей северной палтусовидной камбалы в размерных (А) и возрастных (Б) группах: 1, 3 — по наблюдаемым данным; 2, 4 — теоретически рассчитанные
Fig. 4. Change in the proportion of mature individuals of Bering flathead sole in (А) size and (Б) age groups: 1, 3 — according to the observed data; 2, 4 — theoretically calculated

длине и возрасту наступления половой зрелости. В наиболее раннем возрасте происходит созревание особей вида у побережья Северной Америки, где самцы становятся зрелыми в возрасте 2–4 лет при длине 22–36 см, самки — в 3–6 лет и 24–45 см. Неполовозрелые особи встречаются среди рыб до 45 см (Orcutt, 1950; Hart, 1973; Conley, 1977; Garrison, Miller, 1982; Castillo, 1995; Love, 1996).

Н.С. Фадеев (2005) сообщает, что, по-видимому, особи азиатских популяций созревают позже, в возрасте 4–6 лет. По данным А.О. Золотова (2010), в западной части этого моря самцы звездчатой камбалы морской группировки впервые созревают на четвертом, а самки — на пятом году жизни при длине тела 22 и 25 см соответственно. К девятому году жизни около 90% всех самцов, а к двенадцатому — всех самок, становятся половозрелыми. Длина и возраст созревания 50% особей составляют 25,3 см и 5,1 года и 28,9 см и 7,1 года соответственно.

В Охотском море у побережья Западной Камчатки диапазон размеров, при которых происходит созревание самцов этой камбалы, составляет 24,5–40,5 см, а самок — 29,5–40,5 см. Половина самцов и самок становятся способными к размножению при достижении средней длины 26,5 и 33,9 см в возрасте 5,6 и 8,0 лет соответственно (Четвергов, 2002). В популяции восточного побережья Сахалина особи вида начинают созревать при длине 26 см и возрасте 4 лет, а завершается этот процесс у 6-летних рыб длиной более 30 см (Линдберг, Федоров, 1993).

Ранее по материалам 2004–2010 гг. нами были опубликованы некоторые данные о сроках созревания звездчатой камбалы в исследуемом районе (Юсупов, 2011). На основе этих

данных был сделан вывод о сходстве созревания звездчатой камбалы северной части Охотского моря с таковой из западной части Берингова моря (Дьяков, 2015).

В совокупности с уже имевшимися данными, собранные нами в 2011–2017 гг. материалы позволили существенно дополнить знание об этом процессе. По объединенным материалам 2002–2017 гг. особи звездчатой камбалы обоего пола впервые начинают созревать в 3-летнем возрасте при сходной длине: самцы — 20,9 см, самки — 20,5 см (рис. 5). Половина самцов имеет зрелые половые продукты при достижении средних размеров 27,1 см, в возрасте 4,6 лет, а в 7–9-летнем возрасте репродуктивно способными становятся 90–100% их.

Логистическая кривая созревания самок более пологая, чем самцов. 50% их достигают фертильного состояния при средней длине 32,8 см и возрасте 5,8 лет, к 9-летнему возрасту доля таких особей достигает 95%. Полностью зрелыми самцы становятся в 11 лет при средней длине 36,0 см, а самки — в 13 лет и 46,0 см.

По данным разных авторов в прибрежье Аляски (Puget Sound) звездчатая камбала нерестится в феврале–апреле (Hart, 1973), а на юго-востоке Берингова моря — в мае–июне (Фадеев, 1965). Намного раньше (в ноябре–апреле) эта камбала размножается в водах Калифорнии (Orcutt, 1950). В западной части Берингова моря (Анадырский залив) нерест звездчатой камбалы происходит с середины-конца мая до середины-конца июня. В Анадырском заливе нерест происходит главным образом в июне (Перцева-Остроумова, 1961; Мусиенко, 1970).

В Японском море звездчатая камбала нерестится с января по март или с февраля по апрель (Моисеев, 1953б). Т.А. Перцева-Остроумова (1961) указывает на сроки нереста этого вида в

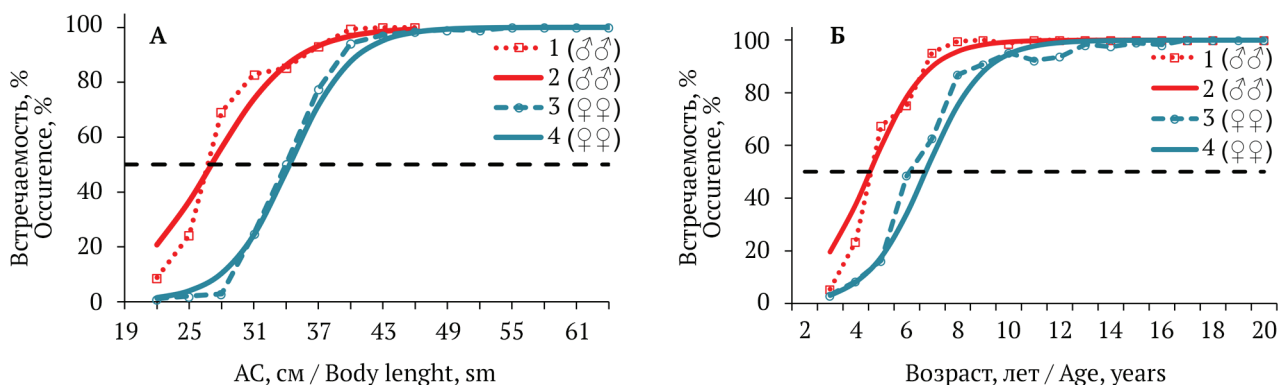


Рис. 5. Изменение доли половозрелых особей звездчатой камбалы в размерных (А) и возрастных (Б) группах: 1, 3 — по наблюдаемым данным, 2, 4 — теоретически рассчитанные
Fig. 5. Change in the proportion of mature individuals of starry flounder in size (A) and age (B) groups: 1, 3 — according to the observed data, 2, 4 — theoretically calculated

зал. Петра Великого с марта до конца второй декады мая.

По нашим многолетним данным, с мест зимовки на прибрежные отмели северной части Охотского моря нерестовое стадо звездчатой камбалы подходит к прибрежным отмелям во второй половине апреля – мае (табл. 5).

Нерест начинается вскоре после распада льда. В первых группах особей 97,3% самок имеют яичники на IV стадии зрелости, и лишь небольшая часть их имеет яичники с отдельными гидратированными икринками или текучими половыми продуктами. В условиях исследуемого района период воспроизводства звездчатой камбалы сравнительно короткий, массовый нерест вида в Тауйской губе происходит в течение 20 дней (с последней декады мая по первую декаду июня), а весь сезон нереста длится не более 40–45 дней.

Желтобрюхая (четырёхбугорчатая) камбала *Pleuronectes quadrituberculatus* Pallas, [1814], как и другие виды камбал, в разных районах обитания достигает зрелости при достижении разных размеров и возраста. На севере ареала в восточной части Берингова моря этот вид камбал начинает созревать в возрасте 4 лет (Matarese et al., 1989). Массовое созревание самок происходит в возрасте 6–7 лет при длине 31–32 см (Zhang et al., 1998). По другим данным (NPFMC, 2015; TenBrink, Wilderbuer, 2015), 50% созревание этой камбалы наступает при длине 31,9 см в возрасте 8–9 лет или в 7–12-летнем возрасте. По сведениям Н.С. Фадеева (1987), в

этом районе Берингова моря весь процесс созревания самцов охватывает линейный диапазон 20–30 см, а самок — 22–34 см. 50% созревания особи достигают у первых при средней длине 23,4 см в возрасте 3–4 года, у вторых — 28,4 см и 5–7 лет.

В западной части Берингова моря самцы желтобрюхой камбалы впервые начинают созревать в 3 года при минимальной длине 19 см, самки — на пятом году по достижении 21 см. Средний возраст созревания 50% самцов — 4,2 года, при длине 26 см; самок — 9,0 полных лет, при длине 35 см. В среднем 90% последних созревают лишь к 13 году жизни, а полностью половозрелым поколение становится лишь к 18 годам.

Для популяции желтобрюхой камбалы из Западной Камчатки А.В. Четвергов (2002) сообщает, что эта камбала является самой поздне-созревающей из 7 исследованных им видов камбал. Самцы начинали созревать при достижении длины 23,5 см, самки — 30,5 см. Длина и возраст 50% созревания самцов составляли 27,4 см и 6,7 лет, самок — 36,2 см и 9,6 лет. Практически полностью самцы и самки желтобрюхой камбалы созревали при размерах соответственно 38,5 и 47,0 см.

По имеющимся у нас материалам, желтобрюхая камбала в северной части Охотского моря созревает при минимальной длине 19,0–19,7 см в возрасте 4 лет, а самки — при длине 25,3 см и на год позднее (рис. 6). Половина самцов достигают зрелости в 7,4 лет при средней

Таблица 5. Изменение стадии зрелости яичников самок звездчатой камбалы по декадам, %
Table 5. Changes in the stage of the female gonad maturity of starry flounder by decades, %

Стадия зрелости Stage of maturity	Май / May		Июнь / June		
	II	III	I	II	III
IV	97,3	57,9	13,1	3,6	0
V	2,7	17,9	9,2	10,7	3,3
VI–II	0	24,2	77,7	85,7	96,7

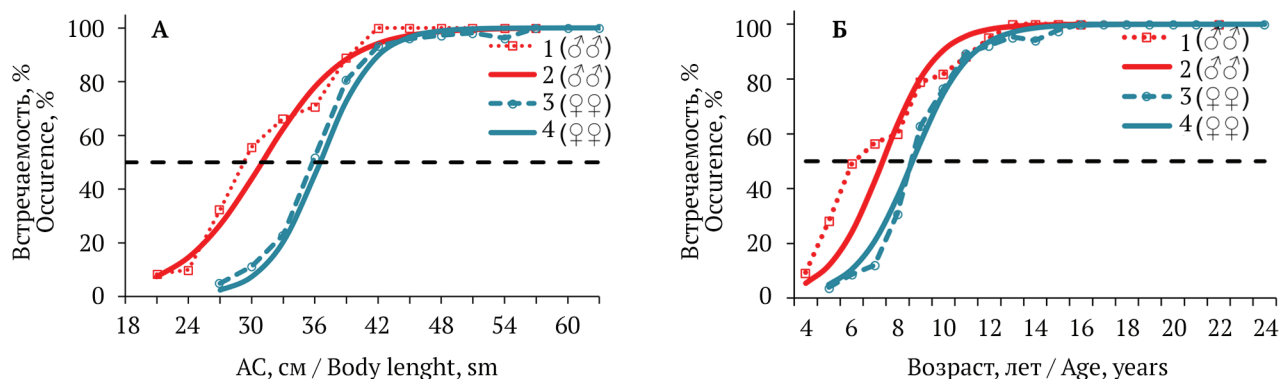


Рис. 6. Изменение доли половозрелых особей желтобрюхой камбалы в размерных (А) и возрастных (Б) группах: 1, 3 — по наблюдаемым данным, 2, 4 — теоретически рассчитанные
Fig. 6. Change in the proportion of mature individuals of Alaska place in size (A) and age (B) groups: 1, 3 — according to the observed data, 2, 4 — theoretically calculated

длине 31 см, а самок — 9,7 лет при длине 36,5 см. 90% самцов и самок достигают зрелости в возрасте 10 и 13 лет соответственно. Все особи поколения становятся зрелыми в возрасте 14 (самцы) и 16 (самки) лет по достижении длины первыми 41 см, вторыми — 49,5 см.

По немногочисленным литературным сведениям, нерест желтобрюхой камбалы происходит весной — в начале лета. В разных районах восточной части Берингова моря нерест этого вида наблюдался в марте–апреле (NPFMC, 2015) или в апреле–июне (Zhang et al., 1998). По сведениям Л.Н. Мусиенко (1970), в Беринговом море нерест этого вида в целом длится около 3 месяцев, не превышая в разных районах 2–2,5 месяцев. В зависимости от географического положения нерестилищ и гидрологических условий, сроки нереста этого вида варьируют и сдвигаются с севера на юг на более ранние сроки. Нерест начинается в ранневесенний период, в начале биологической весны, сразу же после распаления льда (с начала мая) и продолжается до середины июня (Перцева-Остроумова, 1960).

В районе Северных Курильских островов единичные икринки желтобрюхой камбалы были отмечены Т.А. Перцевой-Остроумовой (1961) к юго-востоку от о-ва Парамушир в апреле и, по мнению автора, совпали с началом нереста. Они находились на I стадии развития и были недавно выметаны. В мае икра этого вида широко распространена в этом районе как с тихоокеанской, так и с охотоморской стороны.

По сообщению Т.А. Перцевой-Остроумовой (1961), в северной части Японского моря (южная часть Татарского пролива) начало нереста этой камбалы приходится на конец марта, а разгар нереста происходит в апреле.

В районе западно-камчатского побережья Охотского моря нерестовые самки массово встречались в начале апреля (Четвергов, 2002).

По данным И.А. Черешнева с соавторами (2001), в северной части Охотского моря четырехбугорчатая камбала нерестится в апреле–июне. Сведения о раннем нересте вида в этом районе имеются в работе Л.В. Микулич (1959), где она сообщает, что собранная в зал. Шелихова во второй половине мая икра этой камбалы находилась на завершающей стадии развития.

Предпринятые нами в течение нескольких лет попытки обнаружить текущих производителей этой камбалы с начала июня и позже результатов не дали. В это время все без исключения взрослые особи имели половые продукты в постнерестовом состоянии зрелости VI–II.

С целью более точно определить сроки нереста желтобрюхой камбалы в районе исследований нами 4 июня 2021 г. была проведена икорная съемка в районе о. Завьялова. Обловы проводили над глубинами 70 м от поверхности до 60 м. Среди массы икринок минтая и палтусовидной камбалы удалось обнаружить 12 икринок желтобрюхой камбалы, которые хорошо выделялись своими крупными размерами и небольшим перивителлиновым пространством, о чем ранее отмечала Т.А. Перцева-Остроумова (1961). Все отловленные икринки находились в начале VI этапа развития, начинающегося с отчленения хвостового отдела от желточного мешка. В то же время большинство отловленных икринок палтусовидной камбалы еще находились на IV этапе гастрюляции и эпиболии, на стадиях формирования зародышевого кольца и зародышевого щитка.

Учитывая существенную разницу в этапах эмбрионального развития обоих видов камбал, можно определенно полагать, что нерест желтобрюхой камбалы происходит намного раньше палтусовидной камбалы. Наиболее вероятные сроки массового ее нереста в районе исследований приходится на апрель, с завершением его в начале мая.

Сахалинская камбала (сахалинская лиманда) *Limanda sakhalinensis* (Hubbs, 1915). Рассматривая вопрос полового созревания сахалинской камбалы в дальневосточных морях, Ю.П. Дьяков (2015) проанализировал собственные данные, архивные материалы КамчатНИРО и сведения из литературы (Сафронов, Тарасюк, 1989; Борец, 1997; Чучукало и др., 1998; Черешнев и др., 2001; Четвергов, 2002; Дьяков, 2002, 2011; Балькин, 2006; Золотов, 2010; Антонов, 2011). Автор пришел к выводу, что по исследованной части ареала вида длина начинающих созревать самцов составляет 12,5 см, а самок — колеблется от 13,5 до 16,0 см. При этом возраст самцов составляет 3 года, самок — 2–4 года.

В восточной части Охотского моря самцы сахалинской камбалы становятся половозрелыми, начиная с длины тела 12,5 см и возраста 3 года. Очень редко встречаются двухлетние созревающие самки, обычно это происходит в 3-летнем возрасте, при средней длине 13,5 см. Половина самцов становятся зрелыми по достижении ими 15 см и 3,2 лет, а самок — 19 см и 4,2 лет (Дьяков, 2015).

В водах Западной Камчатки сахалинская камбала является самым быстросозревающим видом среди представителей семейства (Чет-

вергов, 2002). Особи обоих полов имеют зрелые половые продукты при длине 13,5 см. По среднелетним данным, размеры и возраст массового созревания самок составляли 19 см и 4,2 года, а самцов — 15 см и 3,2 года. Часть особей остается незрелой вплоть до предельных размеров и возраста.

По нашим данным, в северной части Охотского моря сахалинская камбала созревает позднее, чем в других районах ареала. Первые половозрелые самцы появляются среди рыб, достигших длины 12,5 см, в возрасте 3 лет (рис. 7). С увеличением размеров доля самцов с развитыми семенниками возрастала до 93,6%: при достижении ими длины 23,0–25,0 см и возраста 11–15 лет. Первые самки сахалинской камбалы достигают репродуктивного состояния при большей, чем у самцов, длине тела 16,0 см и возрасте 5 лет. В диапазоне наблюдаемых размерных классов темп их созревания ниже, чем самцов. В группе длиной 19,0–21,0 см (возраст 6–8 лет) доля самок составляет 47,7%. Однако даже при длине 27,0–29,0 см небольшое количество их (7,7% нерестового стада) имели незрелые яичники. Все самцы становятся полностью зрелыми по достижении ими размеров 25,3 см и возраста 14 лет, а самки — 27,2 см и 16 лет.

Ранее проведенные нами расчеты с помощью полинома второй степени показали, что теоретическая длина и возраст самцов и самок сахалинской камбалы, когда половина их вступает в нерестовую часть стада, соответствует значениям: для первых 15,2 см в возрасте 4 лет, для вторых — 19,9 см и 6 лет (Yusupov et al., 2020). Для более объективной оценки темпов созревания сахалинской камбалы использовали формулу Ферхюльта для расчета логистических кривых. По результатам расчета, поло-

вина самцов достигает половой зрелости при длине 17,3 см в возрасте 5,5 лет, а самок — соответственно 21,9 см и 8,6 лет.

Полярная камбала *Liopsetta glacialis* Pallas, 1776. Репродуктивная биология полярной камбалы в целом по ареалу, особенно в азиатской части ее обитания, изучена крайне слабо. По литературным данным, наиболее ранним созреванием характеризуется полярная камбала Белого моря, у которой самцы и самки впервые участвуют в нересте соответственно на втором и третьем году жизни (Николаев, 1955; Алтухов, 1980). В Баренцевом море (Есипов, 1949) и в Карской губе (Андрияшев, 1954) этот вид созревает на четвертом–пятом году жизни. По сведениям И.А. Черешнева с соавторами (2001), в северной части Охотского моря полярная камбала созревает на 4–5 году жизни.

Собранные нами данные позволили установить, что в северной части Охотского моря более трети самцов (35,3%) и небольшое число самок (14,3%) полярной камбалы созревают в возрасте 3,0 лет (рис. 8). Процесс протекает высокими темпами, и половина особей становится зрелыми на 4-м году жизни. По расчетным данным, это происходит у самцов при длине 13,4 см в возрасте 3,6 лет, у самок — соответственно при 17,1 см и 3,9 лет.

В Беринговом море полярная камбала размножается в январе–марте (Андрияшев, 1954). Такие же сроки сообщают И.А. Черешнев с соавторами (2001) для северной части Охотского моря.

Наши исследования в 2003 и 2005 гг. показали, что нерестовый период этого вида в северной части Охотского моря намного короче. Незадолго до нереста, в последней декаде января, полярная камбала с мест зимовки в открытой части Тауйской губы мигрирует на мел-

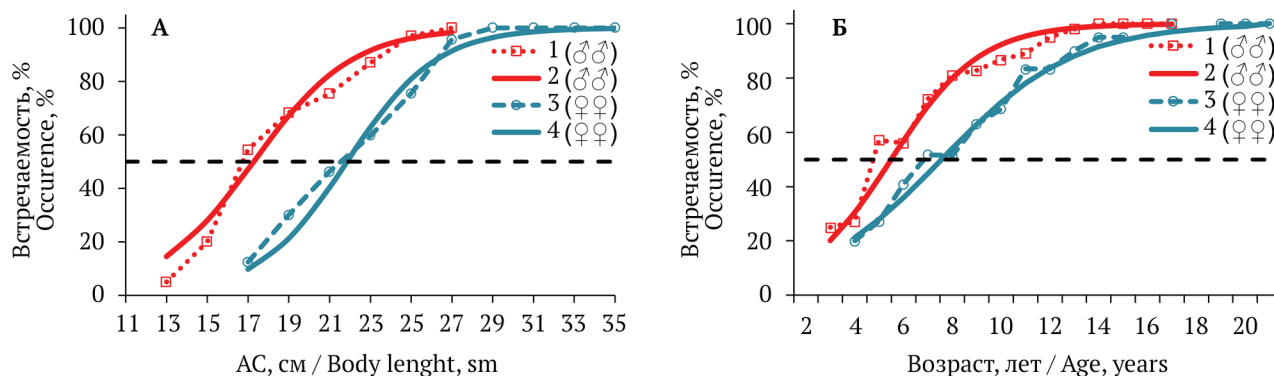


Рис. 7. Изменение доли половозрелых особей сахалинской камбалы в размерных (А) и возрастных (Б) группах: 1, 3 — по наблюдаемым данным, 2, 4 — теоретически рассчитанные
Fig. 7. Change in the proportion of mature individuals of Sakhalin flounder in size (A) and age (B) groups: 1, 3 — according to the observed data, 2, 4 — theoretically calculated

ководье Амахтонского залива. Основное нерестилище расположено вблизи правобережья Тауйского лимана и представляет собой мелководную зону с глубинами 5–8 м и песчаным грунтом с небольшой примесью ила.

Как показали наблюдения за полярной камбалой в течение двух нерестовых сезонов, в начале нерестового хода лишь небольшое количество самок подходят на нерестилище текущими, у большинства яичники еще находятся на IV стадии зрелости (табл. 6). Созревание половых продуктов происходит быстро, и уже в первой декаде февраля начинается нерест, который заканчивается в конце этого месяца. В преднерестовом состоянии коэффициент зрелости гонад самок составляет в среднем 17,6% и достигает у отдельных особей 23,3%. У готовых к нересту самцов этот показатель существенно ниже (в среднем 3,1%) и не превышает 5,9% массы тела.

Такие же сжатые сроки нереста полярной камбалы отмечает П.А. Николаев (1955) для Онежского залива, а К.А. Алтухов (1980) для всего Белого моря, где она нерестится в январе. На более продолжительный нерестовый период (январь–февраль) указывает В.К. Есипов (1949) для полярной камбалы Карской губы. По данным А.П. Андрияшева (1954), нерест камбал этого вида в Белом море, Карской губе и дальневосточных морях происходит в январе–марте.

Хоботная камбала *Mizopsetta proboscidea* (Gilbert, 1896) единично начинает созревать в

разных районах обитания примерно при одинаковых размерах и возрасте. Региональные особенности этого процесса проявляются в сроках наступления массовой зрелости и полного созревания всех рыб. В западной части Берингова моря хоботная камбала становится половозрелой при длине 14–26 см, в основном — 16–17 см (Балыкин, 2006). В юго-западной части самцы хоботной камбалы впервые начинают созревать на третьем году жизни при наименьшей длине 16 см, самки — на четвертом, при длине 18 см. 50% самцов достигают половой зрелости в возрасте 3,4 года, при длине 18,7 см; 50% самок — в возрасте 6,3 лет, при длине 23,0 см. Таким образом, процесс созревания у хоботной камбалы протекает заметно быстрее по сравнению с другими видами камбал Карагинского и Олюторского заливов. К восьмому году жизни самцов и к десятому самок все особи хоботной камбалы становятся половозрелыми (Золотов, 2011).

В водах Западной Камчатки самцы хоботной камбалы начинали созревать при достижении длины 18,0 см, а самки — 19,5 см. Размеры и возраст массового созревания самцов составлял 19,7 см и 3,6 лет, самок — соответственно 26,8 см и 6,9 лет.

По сведениям И.А. Черешнева с соавторами (2001), в северной части Охотского моря хоботная камбала созревает при длине 22–25 см в возрасте 6–7 лет. По нашим данным, в этом районе Охотского моря процесс созревания особей вида начинается раньше. В выборке сам-

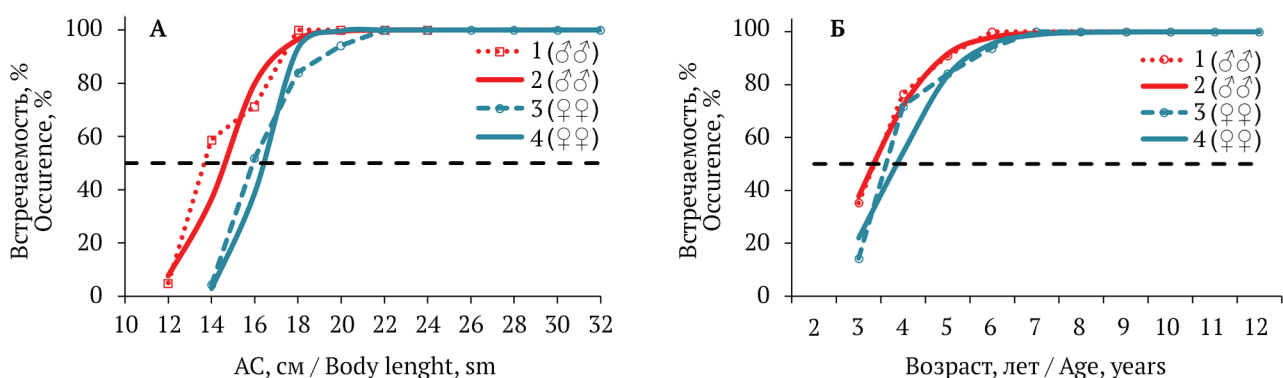


Рис. 8. Изменение доли половозрелых особей полярной камбалы в размерных (А) и возрастных (Б) группах: 1, 3 — по наблюдаемым данным, 2, 4 — теоретически рассчитанные
Fig. 8. Change in the proportion of mature individuals of Arctic flounder in size (A) and age (B) groups: 1, 3 — according to the observed data, 2, 4 — theoretically calculated

Таблица 6. Динамика зрелости половых продуктов самок полярной камбалы на нерестилище
Table 6. Dynamics of the female gamete maturation of Arctic flounder at the spawning ground

Сроки наблюдения Observation date	Стадия зрелости гонад / Gonad maturity stage		
	IV	V	VI–II
25.01.2005	91,7	8,3	—
07.02.2005	41,7	40,0	18,3
20.02.2003	—	16,3	83,7

цов длиной 16,5–32,3 см возрастом 4–15 лет все особи были половозрелыми. Самые мелкие самки со зрелыми яичниками имели размеры тела 15,3–16,8 см и возраст 3 года. Темпы созревания самок высокие и в возрасте 3,8 лет при средних размерах 18,1 см становятся зрелыми 50% особей поколения, а в 13 лет и 29,1 см — 100% их достигают репродуктивного состояния (рис. 9).

Из литературных данных известно, что нерест хоботной камбалы в юго-восточной части Берингова моря происходит в июне–сентябре (Фадеев, 1987), а в его западной части — в июне–августе (Перцева-Остроумова, 1961). А.О. Золотов (2011), анализируя данные ихтиопланктонной съемки в заливах северо-востока Камчатки (Анапка и Уала), приходит к выводу, что нерест хоботной камбалы начался здесь не позже третьей декады мая. По данным П.А. Моисеева (19536), у западного побережья Камчатки нерест этой камбалы происходит с 1 июля по 5 августа.

По нашим данным, в северной части Охотского моря хоботная камбала нерестится примерно в те же сроки, что и у побережья Западной Камчатки. Первые отнерестившиеся самки начинают встречаться в уловах в последней декаде июня. Основной нерест происходит в июле.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Не подтверждается парадигма о камбаловых рыбах северной части Охотского моря как о мелких, рано созревающих видах. Половая зрелость камбал района происходит при достижении примерно тех же размеров и возраста, что и у аналогичных видов северных популяций. В сравнении с южными, в частности популя-

циями Японского моря, они характеризуются сравнительно поздним и длительным по времени созреванием, а все особи становятся полностью зрелыми незадолго до завершения жизненного цикла.

Воспроизводство камбал происходит с октября по сентябрь. Подо льдом нерестуют белокорый и черный палтусы, полярная, желтобрюхая и северная палтусовидная камбалы. Их размножение происходит в те же сроки, что и у аналогичных видов в других районах Северной Пацифики, но массовый нерест более сжат во времени. К примеру, у самой многочисленной в прибрежной зоне желтоперой камбалы период воспроизводства охватывает четыре календарных месяца — с июня по сентябрь, но массовый нерест происходит в течение 30 дней, с третьей декады июля по вторую декаду августа.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ / COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

Авторы заявляют, что данный обзор не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки на все использованные в обзоре данные других авторов оформлены в соответствии с ГОСТом. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The authors declare that this review does not contain their own experimental data obtained using animals or involving humans. Bibliographic references to all data of other authors used in the review are formatted in accordance with the state standards (GOST). The authors declare that they have no conflict of interest.

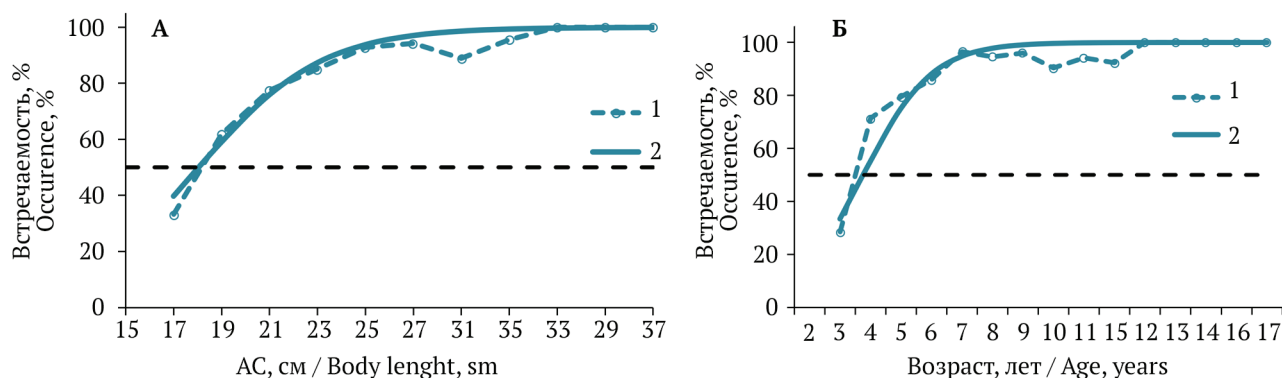


Рис. 9. Изменение доли половозрелых самок хоботной камбалы в размерных (А) и возрастных (Б) группах: 1 — по наблюдаемым данным, 2 — теоретически рассчитанные
Fig. 9. Change in the proportion of mature females of longhead dab in size (A) and age (B) groups: 1 — according to the observed data, 2 — theoretically calculated

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ AUTHOR CONTRIBUTIONS

Авторы в равной мере участвовали в сборе и обработке данных, обсуждении полученных результатов и написании статьи.

The authors jointly collected, processed and analyzed the data, discussed the results and wrote the text of article, with equal contribution.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- Алтухов К.А. 1980. Размножение камбаловых рыб семейства Pleuronectidae в Белом море // *Вопр. ихтиологии*. Т. 20, № 2 (121). С. 285–297.
- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР: Моногр. М.; Л.: Изд. Зоол. ин-та АН СССР. 566 с.
- Антонов Н.П. 2011. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел. М.: ВНИРО. 244 с.
- Балыкин П.А. 2006. Состояние и ресурсы рыболовства в западной части Берингова моря : Моногр. М.: ВНИРО. 143 с.
- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение: Моногр. Владивосток: ТИНРО-Центр. 217 с.
- Булатов О.А. 1983. Распределение икры и личинок черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Pleuronectidae) в восточной части Берингова моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 23, № 1. С. 157–159.
- Дьяков Ю.П. 1987. Некоторые особенности воспроизводства тихоокеанского черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* // *Вопр. ихтиологии*. Т. 27, № 5. С. 823–830.
- Дьяков Ю.П. 2002. Западнокамчатские камбалы (распределение, биология и динамика популяций) // *Изв. ТИНРО*. Т. 130, № 3. С. 954–1000.
- Дьяков Ю.П. 2011. Камбалообразные дальневосточных морей России. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 428 с.
- Дьяков Ю.П. 2015. Половое созревание дальневосточных камбалообразных рыб (Pleuronectidae) // *Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев-зап. части Тихого океана*. Вып. 39. С. 5–69.
- Есипов В.К. 1949. Промысловые рыбы СССР: Моногр. М., Л.: Пищепромиздат. 787 с.
- Золотов А.О. 2008. Особенности размерно-возрастной структуры, линейного роста и полового созревания желтоперой камбалы *Limanda aspera* юго-западной части Берингова моря // *Изв. ТИНРО*. Т. 152. С. 99–113.
- Золотов А.О. 2010. Камбалы западной части Берингова моря: динамика численности и особенности биологии: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 20 с.
- Золотов А.О. 2011. Распределение и сезонные миграции камбал Карагинского и Олюторского заливов // *Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев-зап. части Тихого океана*. Вып. 21. С. 73–100.
- Линдберг Г.У., Федоров В.В. 1993. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 6. Teleostomi. 31. Pleuronectiformes: Моногр. СПб.: Наука. 272 с.
- Мазникова О.А. 2018. Биология и промысел тихоокеанского черного палтуса западной части Берингова моря и тихоокеанских вод Камчатки : Автореф. дис.... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 23 с.
- Микулич Л.В. 1959. Икринки и личинки рыб из северной части Охотского моря // *Изв. ТИНРО*. Т. 47. С. 193–195.
- Минева Т.А. 1964. Материалы по биологии некоторых видов камбал восточной части Берингова моря // *Изв. ТИНРО*. Т. 51. С. 215–224.
- Моисеев П.А. 1953а. Треска и камбалы дальневосточных морей // *Изв. ТИНРО*. Т. 40. 288 с.
- Моисеев П.А. 1953б. Особенности образа жизни и распределение донных и придонных рыб в дальневосточных морях // *Вопр. ихтиологии*. Вып. 1. С. 24–36.
- Мусиенко Л.Н. 1970. Размножение и развитие рыб Берингова моря // *Изв. ТИНРО*. Т. 72. С. 166–224.
- Мухаметов И.Н. 2014. Палтусы прикурильских вод: биология, состояние запасов, перспективы промысла : Автореф. дис.... канд. биол. наук. М.: ФГУП ВНИРО. 24 с.
- Низовцев Г.П. 1974. Черный палтус *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum), помеченный в водах Восточной Исландии, выловлен в Баренцевом море // *Вопр. ихтиологии*. Т. 14. С. 328.
- Низовцев Г.П. 1978. Биология и промысел черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) норвежско-баренцевоморского стада: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск. 25 с.
- Николаев А.П. 1955. Полярная камбала Онежского залива Белого моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 5. С. 85–94.
- Николенко Л.П. 1998. Распределение икры, личинок и пелагической молоди черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides*) в Охотском море // *Биология моря*. Т. 24, № 1. С. 16–20.
- Новиков Н.П. 1964. Основные черты биологии тихоокеанского белокорого палтуса (*Hippoglossus hippoglossus stenolepis* Schmidt) в Беринговом море // *Тр. ВНИРО*. Т. 49. *Известия ТИНРО*. Т. 51. С. 167–207.

- Новиков Н.П. 1974. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана : Моногр. М.: Пищ. пром-сть. 308 с.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья : Моногр. Владивосток: Дальрыбвтуз. 552 с.
- Новиков Р.Н. 2009. Некоторые аспекты промысла белокорого палтуса (*Hippoglossus stenolepis*) восточной части Охотского моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 15. С. 44–49.
- Перцева-Остроумова Т.А. 1960. Размножение и развитие стрелозубых палтусов рода *Atheresthes* Jordan et Gilbert (Pleuronectidae, Pisces) // Зоологич. журнал. Т. 30, № 11. С. 1659–1669.
- Перцева-Остроумова Т.А. 1961. Размножение и развитие дальневосточных камбал. М.: Изд-во АН СССР. 486 с.
- Петрова-Тычкова М.А. 1954. К биологии желтоперой камбалы из Олюторского залива // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 341–343.
- Полутов И.А., Трипольская В.Н. 1954. Пелагическая икра и личинки у морских берегов Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 295–308.
- Расе Т.Е. 1959. Комплексные исследования вод Северных Курильских островов и Кроноцкого залива (Камчатка) // Тр. ИО АН СССР. Т. 36. С. 282–292.
- Сафронов С.Н., Тарасюк С.Н. 1989. Морфоэкологическая характеристика и таксономический статус сахалинской лиманды *Limanda sakhalinensis* // Вопр. ихтиологии. Т. 29, № 4. С. 539–549.
- Сорокин В.П., Григорьев Г.В. 1968. Сперматогенез и половой цикл гренландского или черного палтуса баренцевоморской популяции // Тр. ПИНРО. Вып. 13. С. 413–425.
- Токранов А.М., Орлов А.М., Шейко Б.А. 2005. Промысловые рыбы прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 59 с.
- Тупоногов В.Н. 2003. Особенности летне-осеннего распределения и состояние ресурсов палтусов в Охотском море и у Курильских островов в 2000 г. // Изв. ТИНРО. Т. 132. С. 145–160.
- Фадеев Н.С. 1956. Биология и промысел камбал в водах Сахалина. Южно-Сахалинск: Советский Сахалин. 37 с.
- Фадеев Н.С. 1963. Промыслово-биологическая характеристика желтоперой камбалы Южного Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 48. С. 281–291.
- Фадеев Н.С. 1965. Сравнительный очерк биологии камбал юго-восточной части Берингова моря и состояние их запасов // Тр. ВНИРО – Изв. ТИНРО. Т. 58 – 53. С. 121–138.
- Фадеев Н.С. 1970. Изменение соотношения полов желтоперой камбалы (*Limanda aspera*) в зависимости от численности // Зоологич. журнал. Т. 40, № 1. С. 106–111.
- Фадеев Н.С. 1971. Биология и промысел тихоокеанских камбал. Владивосток: Дальиздат. 100 с.
- Фадеев Н.С. 1986. Палтусы и камбалы / Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 341–364.
- Фадеев Н.С. 1987. Северотихоокеанские камбалы: распространение и биология. М.: Агропромиздат. 175 с.
- Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр. 366 с.
- Федоров К.Е. 1968. Овогенез и половой цикл черного палтуса // Тр. ПИНРО. Вып. 23. С. 425–452.
- Федоров К.Е. 1971. Состояние половых желез черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* Баренцева моря в связи с пропуском нерестового сезона // Вопр. ихтиологии. Т. 11, № 5 (70). С. 787–793.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В. 2001. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря: Моногр. Владивосток: Дальнаука. 196 с.
- Четвергов А.В. 2002. Половое созревание западнокамчатских камбал // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 940–953.
- Чучукало В.И., Радченко В.И., Кобликов В.Н., Надточий В.А., Слабинский А.М. 1998. Питание и некоторые черты экологии камбал у побережья Западной Камчатки в летний период // Изв. ТИНРО. Т. 124, № 2. С. 635–650.
- Шершенков С.Ю. 2006. О минимальной промысловой мере для палтуса Охотского моря // Тр. ВНИРО. Т. 146. С. 244–247.
- Шунтов В.П. 1970. Сезонное распределение черного и стрелозубых палтусов в Беринговом море // Изв. ТИНРО. Т. 72. С. 391–401.
- Юсупов Р.Р. 2009. Плодовитость желтоперой камбалы *Limanda aspera* (Pleuronectidae) северной части Охотского моря // Вопр. рыболовства. Т. 10, № 2 (38). С. 284–291.
- Юсупов Р.Р. 2011. Размножение и развитие звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae) Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Изв. ТИНРО. Т. 166. С. 38–58.
- Юсупов Р.Р. 2018. Эмбриональное и личиночное развитие северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides robustus* (Pleuronectidae) северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 194. С. 42–53.

- Beamish R.J., King J.R., McFarlane G.A. 2008. Impacts of climate and climate change on the key species in the fisheries in the North Pacific // PICES Sci. Rep. № 35. P. 15–56.
- Bell F.H., St'Pierre G.S. 1970. The Pacific halibut: Intern. Pacif. Halibut Comm.: Techn. Rep. № 6. 24 p.
- Castillo G.C. 1995. Latitudinal patterns in reproductive life history traits of Northeast Pacific flatfish // Proceedings of the Intern. Symp. on North Pacific Flatfish. (Anchorage, Alaska, October 26–28, 1994). P. 51–72.
- Conley R.L. 1977. Distribution, relative abundance, and feeding habits of marine and anadromous juvenile fishes of Everett Bay. Washington. M.S. Thesis. University of Washington, Seattle. 64 p.
- Hart J.L. 1973. Pacific Fishes of Canada // Fish. Res. Bd. Can. Bull. № 180. 730 p.
- Hognestad P.T. 1969. Notes on Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* Walbaum) in the Eastern Norwegian Sea // Fiskeridirektoratets Havundersøkelser. № 15. P. 139–144.
- IPHC. 1987. The Pacific Halibut: Biology, Fishery, and Management // IPHC. Tec. Rep. № 22 (Revision of № 6 and 16). 59 p.
- Garrison K.J., Miller B.S. 1982. Review of the early life history of Puget Sound fishes // University of Washington Fish. Res. Inst. Seattle. UW 8216. 729 p.
- Junquera S., Zamarro J. 1992. Sexual maturity and spawning of the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) from Flemish Pass Area // NAFO SCR Doc. 92/41. Serial № 2092. 10 p.
- Loher T.L., Seitz A.C. 2006. Seasonal migration and environmental conditions experienced by Pacific halibut *Hippoglossus stenolepis* in the Gulf of Alaska, elucidated from pop-up archival transmitting (PAT) tags // Mar. Ecol. Prog. Ser. 317. P. 259–271.
- Loher T.L., Seitz A.C. 2008. Characterization of active spawning season and depth for eastern Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*), and evidence of probable skipped spawning // J. Northwest Atl. Fish Sci № 41. P. 23–36.
- Love M.S. 1996. Probably more than you want to know about the fishes of the Pacific coast // Really Big Press, Santa Barbara, California. 215 p.
- Matarese A.C., Kendall A.W. jr., Blood D.M., Vinter B.M. 1989. Laboratory guide to early life history stages of northeast Pacific fishes: U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS 80. Seattle. 652 p.
- Morgan M.J., Bowering W.R. 1997. Maturity at size and age of Greenland halibut in NAFO Sub-area 2 and Divisions 3KLM // NAFO SCR Doc. 95/54. 19 p.
- Nichol D.G., Acuna E.G. 2001. Annual and batch fecundities of yellowfin sole *Limanda aspera* in the Eastern Bering Sea // Fish. Bull. Vol. 99, № 1. P. 108–122.
- NPFMC. 2015. Groundfish Species Profiles // NPFMC under NOAA Award. Anchorage. 60 p.
- Orcutt H.G. 1950. The life history of the starry flounder *Platichthys stellatus* (Pallas) // Calif. Det. Fish Game. Fish Bull. № 78. 64 p.
- Report of the ICES. 1996. INAFO Workshop on Greenland halibut Age determination // Demersal Fish Comm. Reykjavik. Iceland. 53 p.
- Seitz A.C., Loher T., Norcross B.L., Nielsen J.L. 2011. Dispersal and behavior of Pacific halibut *Hippoglossus stenolepis* in the Bering Sea and Aleutian Islands Region // Aquatic Biology. Vol. 12. P. 225–229.
- Seitz A.C., Norcross B.L., Wilson D., Nielsen J.L. 2005. Identifying spawning behavior in Pacific halibut *Hippoglossus stenolepis* using electronic tags // Environmental Biology of Fishes. Vol. 73. P. 445–451.
- Skud B.E. 1977. Drift, migration, and intermingling of pacific halibut stocks // International Pacific Halibut Commission. Sci. Rep. № 63. 42 p.
- Smidt E.L.B. 1969. The Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walb.), Biology and Exploitation in Greenland Waters // Medd. Dan. Fisk.-Havunders. Vol. 6 (4). P. 79–147.
- St-Pierre G. 1984. Spawning location and season for Pacific halibut // IPHC. Sci. Rep. № 70. 46 p.
- TenBrink T.T., Wilderbuer K. 2015. Updated Maturity Estimates for Flatfishes (Pleuronectidae) in the Eastern Bering Sea, with Implications for Fisheries Management // Mar. and Coast. Fish.: Dynamics, Management, and Ecosystem Science. Vol. 7, is. 1. P. 474–482.
- Trumble R.J., Neilson J.D., Bowering W.R., McCaughran D.A. 1993. Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) and Pacific halibut (*H. stenolepis*) and their North American fisheries // Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. № 227. P. 1–84.
- Wilderbuer T., Wolters G.T., Bakkala R.G. 1992. Yellowfin Sole *Pleuronectes asper*, of the Eastern Bering Sea: Biological Characteristics, History of Exploitation, and Management // Mar. Fish. Rev. Vol. 54 (4). 18 p.
- Yusupov R.R., Metelev E.A., Sergeev A.S., Danilov V.S. 2020. Age, growth and maturation of the Sakhalin flounder *Limanda sakhalinensis* of the Northern Sea of Okhotsk // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. Vol. 548. P. 1–6.
- Zhang C., Wilderbuer T.K., Walter G.E. 1998. Biological characteristics and fishery assessment of Alaska Plaice *Pleuronectes quadrituberculatus*, in the Eastern Bering Sea // Mar. Fish. Rev. Vol. 60 (4). P. 16–27.

REFERENCES

- Altuhov K.A. Reproduction of flounder fish of the family Pleuronectidae in the White Sea. *Journal of Ichthyology*, 1980, vol. 20, no. 2 (121), pp. 285–297. (In Russian)
- Andriyashev A.P. Ryby severnykh morey SSSR [Fish of the northern seas of the USSR]. Moscow, Leningrad: Academy of Sciences of the USSR, 1954, 566 p.
- Antonov N.P. *Promyslovyye ryby Kamchatskogo kra-ya: biologiya, zapasy, promysel* [Commercial fish of the Kamchatka Territory: biology, stocks, fishing]. Moscow: VNIRO, 2011, 244 p.
- Balykin P.A. *Sostoyanie i resursy rybolovstva v zapadnoi chasti Beringov morya* [Fishery state and resources in the west part of the Bering Sea]. Moscow: VNIRO, 2006, 143 p.
- Borets L.A. *Donnyye ikhtiotseny rossiyskogo shelfa dalnevostochnykh morey: sostav, struktura, elementy funktsionirovaniya i promyslovoye znachenie* [Bottom ichthyocenoses of the Russian shelf of the Far Eastern seas: composition, structure, functional elements and commercial significance]. Vladivostok: TINRO-Centre, 1997, 217 p.
- Bulatov O.A. Distribution of eggs and larvae of the halibut *Reinhardtius hippoglossoides* (Pleuronectidae) in the Eastern Bering Sea. *Journal of Ichthyology*, 1983, vol. 23, no. 1, pp. 157–159. (In Russian)
- Dyakov Y.P. Some features of reproduction of the Pacific halibut *Reinhardtius hippoglossoides*. *Journal of Ichthyology*, 1987, vol. 27, no. 5, pp. 823–830. (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. *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 researches 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)
- Yesipov V.K. *Promyslovyye ryby SSSR* [Commercial fish of the USSR]. Moscow, Leningrad: Pishchepromizdat, 1949, 787 p.
- Zolotov A.O. Size-age structure, linear growth, and maturation of yellowfin sole *Limanda Aspera* Pallas (1814) in the Southwestern Bering Sea. *Izvestiya TINRO*, 2008, vol. 152, pp. 99–113. (In Russian)
- Zolotov A.O. *Kambaly zapadnoy chasti Beringova morya: dinamika chislennosti i osobennosti biologii: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Flounders of the western part of the Bering Sea: population dynamics and biological features: Author's abstract. dis. ... cand. biol. sci.]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2010, 20 p.
- Zolotov A.O. Distribution and seasonal migrations of flounders in Karaginsky and Olutorsky Gulfs. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2011, vol. 21, pp. 73–100. (In Russian)
- Lindberg G.U., Fedorov V.V. *Ryby Yaponskogo morya i sopredelnykh chastey Okhotskogo i Zheltogo morey. Ch. 6. Teleostomi. 31. Pleuronectiformes* [Fishes of the Sea of Japan and the adjacent parts of the Sea of Okhotsk and Yellow Sea. Part 6: Teleostomi]. Sankt-Petersburg: Nauka, 1993, 272 p.
- Maznikova O.A. *Biologiya i promysel tikhoookeanskogo chernogo paltusa zapadnoy chasti Beringova morya i tikhookeanskikh vod Kamchatki: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Biology and fishing of Pacific halibut in the western part of the Bering Sea and the Pacific waters of Kamchatka: Author's abstract. dis. ... cand. biol. sci.]. Moscow: VNIRO, 2018, 23 p.
- Mikulich L.V. Eggs and larvae of fish from the northern part of the Sea of Okhotsk. *Izvestiya TINRO*, 1959, vol. 47, pp. 193–195. (In Russian)
- Mineva T.A. Materials on the biology of some species of flounder in the eastern part of the Bering Sea. *Izvestiya TINRO*, 1964, vol. 51, pp. 215–224. (In Russian)
- Moiseev P.A. Cod and flounders of Far-Eastern seas. *Izvestiya TINRO*, 1953, vol. 40, 287 p. (In Russian)
- Moiseev P.A. Peculiarities of lifestyle and distribution of bottom and benthic fish in the Far Eastern seas. *Journal of Ichthyology*, 1953, vol. 1, pp. 24–36. (In Russian)
- Musiyenko L.N. Reproduction and development of fishes of the Bering Sea. *Izvestiya TINRO*, 1970, vol. 72, pp. 166–224. (In Russian)
- Mukhametov I.N. *Paltusy prikuril'skikh vod: biologiya, sostoyaniye zapasov, perspektivy promysla: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Halibuts of the Kuril waters: biology, state of stocks, fishing prospects: Author's abstract. dis. ... cand. biol. sci.]. Moscow: VNIRO, 2014, 24 p.
- Nizovtsev G.P. Halibut *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum), tagged in East Icelandic waters, caught in the Barents Sea. *Journal of Ichthyology*, 1974, vol. 14, 328 p. (In Russian)
- Nizovtsev G.P. *Biologiya i promysel chernogo paltusa Reinhardtius hippoglossoides (Walbaum) norvezhsko-barentsevomorskogo stada: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Biology and fishing of the black halibut *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) of the Norwegian-Barents Sea stock: Author's abstract. dis. ... cand. biol. sci.]. Murmansk, 1978, 25 p.

- Nikolaev A.P. Polar flounder of the Onega Bay of the White Sea. *Journal of Ichthyology*, 1955, vol. 5, pp. 85–94. (In Russian)
- Nikolenko L.P. Raspredeleniye ikry, lichinok i pelagicheskoy molodi chernogo paltusa (*Reinhardtius hippoglossoides*) v Okhotskom more. *Russian Journal of Marine Biology*, 1998, vol. 24, no. 1, pp. 16–20. (In Russian)
- Novikov N.P. Basic features of the biology of Pacific halibut (*Hippoglossus hippoglossus stenolepis* Schmidt) in the Bering Sea. *Trudy VNIRO*, 1964, vol. 49, *Izvestiya TINRO*, vol. 51, pp. 167–207. (In Russian)
- Novikov N.P. *Promyslovyye ryby materikovogo sklona severnoy chasti Tikhogo okeana* [Commercial fishes of the continental slope of the North Pacific Ocean]. Moscow: Pishch. prom-st, 1974, 308 p.
- Novikov N.P., Sokolovskiy A.S., Sokolovskaya T.G., Yakovlev Y.M. *Ryby Primorya* [Fishes of Primorye]. Vladivostok: Dalrybvtuz, 2002, 552 p.
- Novikov R.N. Some aspects of the pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) fisheries in the Eastern Okhotsk Sea. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2009, vol. 15, pp. 44–49. (In Russian)
- Pertseva-Ostroumova T.A. Reproduction and development of arrow-toothed halibuts of the genus *Atheresthes* Jordan et Gilbert (Pleuronectidae, Pisces). *Zoologicheskii Zhurnal*, 1960, vol. 30, no. 11, pp. 1659–1669. (In Russian)
- Pertseva-Ostroumova T.A. *Razmnozheniye i razvitiye dal'nevostochnykh kambal* [Reproduction and development of Far Eastern flounders]. Moscow: Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 1961, 486 p.
- Petrova-Tychkova M.A. On the biology of yellowfin flounder from Olyutorsky Bay. *Izvestiya TINRO*, 1954, vol. 41, pp. 341–343. (In Russian)
- Polutov I.A., Tripolskaya V.N. Pelagic eggs and larvae off the coast of Kamchatka. *Izvestiya TINRO*, 1954, vol. 41, pp. 295–308. (In Russian)
- Rase T.Ye. Complex studies of the waters of the Northern Kuril Islands and Kronotsky Bay (Kamchatka). *Trudy IO AN SSSR*, 1959, vol. 36, pp. 282–292. (In Russian)
- Safronov S.N., Tarasyuk S.N. Morpho-ecological characteristics and taxonomic status of the Sakhalin limanda *Limanda sakhalinensis*. *Journal of Ichthyology*, 1989, vol. 29, issue 4, pp. 539–549.
- Sorokin V.P., Grigoriev G.V. Spermatogenesis and sexual cycle of Greenland or black halibut from the Barents Sea population. *Trudy PINRO*, 1968, issue 13, pp. 413–425.
- Tokranov A.M., Orlov A.M., Sheiko B.A. *Promyslovyye ryby prikamchatskikh vod* [Commercial fish of Kamchatka waters]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2005, 59 p.
- Tuponogov V.N. Peculiarities of summer-autumn distribution and state of halibut resources in the Sea of Okhotsk and near the Kuril Islands in 2000. *Izvestiya TINRO*, 2003, vol. 132, pp. 145–160. (In Russian)
- Fadeyev N.S. *Biologiya i promysel kambal v vodakh Sakhalina* [Biology and fishing of flounder in the waters of Sakhalin]. Yuzhno-Sakhalinsk: Sovetskiy Sakhalin, 1956, 37 p.
- Fadeyev N.S. Commercial and biological characteristics of yellowfin flounder of Southern Sakhalin. *Izvestiya TINRO*, 1963, vol. 48, pp. 281–291. (In Russian)
- Fadeyev N.S. Comparative essay on the biology of flounder in the southeastern part of the Bering Sea and the state of their stocks. *Trudy VNIRO-Izvestiya TINRO*, 1965, vol. 58–53, pp. 121–138. (In Russian)
- Fadeyev N.S. Changes in the sex ratio of yellowfin flounder (*Limanda aspera*) depending on abundance. *Zoologicheskii Zhurnal*, 1970, vol. 40, no. 1, pp. 106–111. (In Russian)
- Fadeyev N.S. Halibut and flounder. *Biologicheskii resursy Tikhogo okeana*. Moscow: Nauka, pp. 341–364.
- Fadeyev N.S. *Severotikhookeanskiye kambaly (rasprostraneniye i biologiya)* [North Pacific flounders (distribution and biology)]. Moscow: Agropromizdat, 1987, 175 p.
- Fadeev N.S. *Spravochnik po biologii i promyslu ryb severnoy chasti Tikhogo okeana* [Guide to biology and fisheries of fishes of the North Pacific Ocean]. Vladivostok: TINRO-Center, 2005, 366 p.
- Fedorov K.Ye. Oogenesis and sexual cycle of black halibut. *Trudy PINRO*, 1968, vol. 23, pp. 425–452.
- Fedorov K.Ye. The state of the gonads of the black halibut *Reinhardtius hippoglossoides* of the Barents Sea in connection with the skipping of the spawning season. *Journal of Ichthyology*, 1971, vol. 11, issue 5 (70), pp. 787–793.
- Chereshnev I.A., Volobuev V.V., Khovansky I.E., Shestakov A.V. *Pribrezhnyye ryby severnoy chasti Okhotskogo morya* [Coastal fishes of the northern part of the Sea of Okhotsk]. Vladivostok: Dalnauka, 2001, 197 p.
- Chetvergova A.V. Puberty of Western Kamchatka flounders. *Izvestiya TINRO*, 2002, vol. 130, pp. 940–953. (In Russian)
- Chuchukalo V.I., Radchenko V.I., Koblikov V.N., Nadtochiy V.A., Slabinskiy A.M. Feeding and some ecology features of flounders off the coast of West-

- ern Kamchatka in summer. *Izvestiya TINRO*, 1998, vol. 124, pp. 635–650. (In Russian)
- Shershenkov S.Yu. On the minimum fishing limit for halibut in the Sea of Okhotsk. *Trudy VNIRO*, 2006, vol. 146, pp. 244–247. (In Russian)
- Shuntov V.P. Seasonal distribution of black and arrow-toothed halibut in the Bering Sea. *Izvestiya TINRO*, 1970, vol. 72, pp. 391–401. (In Russian)
- Yusupov R.R. Fecundity of yellowfin flounder *Limanda aspera* (Pleuronectidae) in the northern part of the Sea of Okhotsk. *Problems of fisheries*, 2009, vol. 10, no. 2 (38), pp. 284–291. (In Russian)
- Yusupov R.R. 2011. Reproduction and development of the star flounder *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae) in the Tau Bay (northern part of the Sea of Okhotsk). *Izvestiya TINRO*, 2011, vol. 166, pp. 38–58. (In Russian)
- Yusupov R.R. Embryonic and larval development of the northern halibut flounder *Hippoglossoides robustus* (Pleuronectidae) in the northern part of the Sea of Okhotsk. *Izvestiya TINRO*, 2018, vol. 194, pp. 42–53. (In Russian)
- Beamish R.J., King J.R., McFarlane G.A. Impacts of climate and climate change on the key species in the fisheries in the North Pacific. *PICES Sci. Rep.*, 2008, no. 35, pp. 15–56.
- Bell F.H., St'Pierre G.S. The Pacific halibut: Intern. Pacif. Halibut Comm.: *Techn. Rep.*, 1970, no. 6, 24 p.
- Castillo G.C. Latitudinal patterns in reproductive life history traits of Northeast Pacific flatfish. *Proceedings of the Intern. Symp. on North Pacific Flatfish*. (Anchorage, Alaska, October 26–28, 1994), 1995, pp. 51–72.
- Conley R.L. Distribution, relative abundance, and feeding habits of marine and anadromous juvenile fishes of Everett Bay. Washington. M.S. Thesis. University of Washington, Seattle. 1977, 64 p.
- Hart J.L. Pacific Fishes of Canada. *Fish. Res. Bd. Can. Bull.*, 1973, no. 180, 730 p.
- Hognestad P.T. Notes on Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* Walbaum) in the Eastern Norwegian Sea. *Fiskeridirektoratets Havundersøkelser*, 1969, no. 15, pp. 139–144.
- IPHC. The Pacific Halibut: Biology, Fishery, and Management. *IPHC. Tec. Rep.*, 1987, no. 22 (Revision of № 6 and 16), 59 p.
- Garrison K.J., Miller B.S. Review of the early life history of Puget Sound fishes. *University of Washington Fish. Res. Inst. Seattle*, 1982, UW 8216, 729 p.
- Junquera S., Zamorro J. Sexual maturity and spawning of the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) from Flemish Pass Area. *NAFO SCR Doc.*, 1992, 92/41, Serial № 2092, 10 p.
- Loher T.L., Seitz A.C. Seasonal migration and environmental conditions experienced by Pacific halibut *Hippoglossus stenolepis* in the Gulf of Alaska, elucidated from pop-up archival transmitting (PAT) tags. *Mar. Ecol. Prog.*, 2006, Ser. 317, pp. 259–271.
- Loher T.L., Seitz A.C. Characterization of active spawning season and depth for eastern Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*), and evidence of probable skipped spawning. *J. Northwest Atl. Fish Sci* 2008, no. 41, pp. 23–36.
- Love M.S. Probably more than you want to know about the fishes of the Pacific coast. *Really Big Press*, 1996, Santa Barbara, California, 215 p.
- Matarese A.C., Kendall A.W. jr., Blood D.M., Vinter B.M. Laboratory guide to early life history stages of northeast Pacific fishes: U.S. Dep. Commer. *NOAA Tech. Rep.*, 1989, NMFS 80, Seattle, 652 p.
- Morgan M.J., Bowering W.R. Maturity at size and age of Greenland halibut in NAFO Sub-area 2 and Divisions 3KLM. *NAFO SCR Doc.*, 1997, 95/54, 19 p.
- Nichol D.G., Acuna E.G. Annual and batch fecundities of yellowfin sole *Limanda aspera* in the Eastern Bering Sea. *Fish. Bull.*, 2001, vol. 99, no. 1, pp. 108–122.
- NPFMC. Groundfish Species Profiles. *NPFMC under NOAA Award. Anchorage*, 2015, 60 p.
- Orcutt H.G. The life history of the starry flounder *Platichthys stellatus* (Pallas). *Calif. Det. Fish Game. Fish Bull.*, 1950, no. 78, 64 p.
- Report of the ICES. INAFO Workshop on Greenland halibut Age determination. *Demersal Fish Comm.*, 1996, Reykjavik, Iceland. 53 p.
- Seitz A.C., Loher T., Norcross B.L., Nielsen J.L. Dispersal and behavior of Pacific halibut *Hippoglossus stenolepis* in the Bering Sea and Aleutian Islands Region. *Aquatic Biology*, 2011, vol. 12, pp. 225–229.
- Seitz A.C., Norcross B.L., Wilson D., Nielsen J.L. Identifying spawning behavior in Pacific halibut *Hippoglossus stenolepis* using electronic tags. *Environmental Biology of Fishes*, 2005, vol. 73, pp. 445–451.
- Skud B.E. Drift, migration, and intermingling of pacific halibut stocks. *International Pacific Halibut Commission. Sci. Rep.*, 1977, no. 63, 42 p.
- Smidt E.L.B. The Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walb.), biology and exploitation in greenland waters. *Medd. Dan. Fisk.-Havunders.*, 1969, vol. 6 (4), pp. 79–147.
- St'Pierre G. Spawning location and season for Pacific halibut. *IPHC. Sci. Rep.*, 1984, no. 70, 46 p.
- TenBrink T.T., Wilderbuer K. Updated Maturity Estimates for Flatfishes (Pleuronectidae) in the Eastern Bering Sea, with Implications for Fisheries Manage-

- ment. *Mar. and Coast. Fish.: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*, 2015, vol. 7, is. 1, pp. 474–482.
- Trumble R.J., Neilson J.D., Bowering W.R., McCaughran D.A. Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) and Pacific halibut (*H. stenolepis*) and their North American fisheries. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 1993, no. 227, pp. 1–84.
- Wilderbuer T., Wolters G.T., Bakkala R.G. Yellowfin Sole *Pleuronectes asper*, of the Eastern Bering Sea: Biological Characteristics, History of Exploitation, and Management. *Mar. Fish. Rev.*, 1992, vol. 54 (4), 18 p.
- Yusupov R.R., Metelev E.A., Sergeev A.S., Danilov V.S. Age, growth and maturation of the Sakhalin flounder *Limanda sakhalinensis* of the Northern Sea of Okhotsk. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*, 2020, vol. 548, pp. 1–6.
- Zhang C., Wilderbuer T.K., Walter G.E. Biological characteristics and fishery assessment of Alaska Plaice *Pleuronectes quadrituberculatus*, in the Eastern Bering Sea. *Mar. Fish. Rev.*, 1998, vol. 60 (4), pp. 16–27.

Информация об авторах

Р.Р. Юсупов — канд. биол. наук,
ст. н. с. Института биологических проблем
Севера Дальневосточного отделения РАН
(ИБПС), ryusupov_mag@mail.ru
Ю.К. Семенов — ст. н. с. Магаданского филиала
ВНИРО (МагаданНИРО), yks2000@mail.ru

Information about the authors

Ravil R. Yusupov – Ph. D. (Biology) of Institute
of biological problems of the North, Far Eastern
Branch of the Russian Academy of Sciences
(IBPS), ryusupov_mag@mail.ru
Yury K. Semenov — Senior Researcher of
Magadan Branch of Russian Federal Research
Institute of Fisheries and Oceanography
(MagadanNIRO), yks2000@mail.ru

Статья поступила в редакцию: 27.04.2023
Одобрена после рецензирования: 11.05.2023
Статья принята к публикации: 19.05.2023