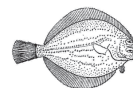


Научная статья / Original article

УДК 597.556.35(265.53)

doi:10.15853/2072-8212.2023.69.27-54



РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ И ПОЛОВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА 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 биологической структуре камбаловых рыб северной части Охотского моря. Показано, что сложившееся в литературе представление о камбалах северной части Охотского моря как о мелких видах, обитающих в экстремальных условиях (Моисеев, 1953; Фадеев, 1987; Борец, 1997), наши данные не подтверждают. В исследуемом районе камбалы достигают максимального размера и возраста, эти размеры сопоставимы или даже превышают таковые у аналогичных видов из сопредельных районов Охотского моря и в целом Северной Пацифики. Приведены данные о темпоральной динамике их биологических показателей.

Ключевые слова: камбаловые, размер, масса, возраст, соотношение полов

Для цитирования: Юсупов Р.Р., Семенов Ю.К. Размерно-возрастная и половозрастная структура камбаловых рыб северной части Охотского моря в 1997–2019 гг. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2023. Вып. 69. С. 27–54.

SIZE-AGE AND SEX-AGE STRUCTURE OF FLOUNDERS 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 biological structure of flounder species in the northern part of the Sea of Okhotsk based on samples collected in 2002–2019 are given. It is shown that the conception developed on literature sources (Моисеев, 1953; Фадеев, 1987; Борец, 1997) that flounders in the northern part of the Sea of Okhotsk are small-sized species living in extreme conditions, does not confirm our data. The maximum size and age of the flounders in examined area are comparable or even exceed those of similar species from the adjacent areas of the Sea of Okhotsk and, in general, the North Pacific. Data on the temporal dynamics of their biological parameters are given.

Keywords: flounders, length, weight, age, sex ratio

For citation: Yusupov R.R., Semenov Yu.K. Size-age and sex-age structure of flounders in the northern part of the Sea of Okhotsk in 1997–2019 // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2023. Vol. 69. P. 27–54. (In Russian)

Размерно-возрастной состав и соотношение полов являются важнейшими элементами структуры популяций рыб. У разных популяций одного и того же вида предельный возраст и максимальные размеры могут быть весьма различными, отражая приспособленность популяции к тем условиям, в которых она существует (Никольский, 1974). Размерно-половая структура прямым образом влияет на динамику популяционной плодовитости, являющейся начальным уровнем формирования численности поколений. Оптимальное соотношение полов в попу-

ляции относится к необходимым условиям успешного оплодотворения выметанной икры, что также относится к основам формирования численности рыб (Дьяков, 2014б). Наряду с этим возрастной состав рыб в уловах является важным показателем, используемым при расчетах темпов естественной, промысловой и общей смертности, которые, наряду с данными о росте рыб и биомассе запаса, являются базовыми входными данными в формализованных моделях динамики численности рыб и расчета допустимого промыслового изъятия.

По мере расширения промышленного освоения запасов камбаловых рыб в северной части Тихого океана возрастал интерес ученых к изучению биологии этой группы рыб. География исследований постепенно охватывала все основные районы дальневосточных морей — от Японского до Чукотского моря и арктического побережья Канады.

До начала XXI века сведений по камбаловым рыбам северной части Охотского моря было немного. Первая публикация по желтоперой камбале вышла лишь в середине XX века (Петрова-Тычкова, 1952). В конце 90-х — начале 2000-х гг. опубликованы сведения по белокорому палтусу, палтусовидной и сахалинской камбалам (Лачугин, 1998; Вышегородцев, Панфилов, 2001; Гудков, Хованский, 2002). Основное число работ посвящено изучению биологии черного палтуса (Николенко, 1993, 1998а, б; Николенко, Катугин, 1998; Смирнов и др., 2004; Семенов, 2004, 2009, 2012, 2014; Асеева, Левицкая, 2015; Vatulina, 1994; Nikolenko, 1998а, б, в).

В этой связи поставленная цель настоящей работы заключалась в исследовании накопленного за 1997–2019 гг. представительного материала по биологической структуре камбаловых рыб северной части Охотского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по камбалам и палтусам северной части Охотского моря собран авторами в 1997–2019 гг. Полному биологическому анализу и массовым промерам подвергнуто 34830 особей, из которых у 15 939 определен возраст. В качестве регистрирующих возраст структур у камбал и белокорого палтуса использовали отоиды, у черного палтуса — чешую. Материал обработан общепринятыми методами (Правдин, 1966; Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Тихоокеанский белокорый палтус *Hippoglossus stenolepis* Schmidt, 1904 — самый крупный представитель семейства Pleuronectidae и всего отряда Pleuronectiformes. В водах северо-восточной части Тихого океана у побережья США и Канады он достигает размеров 267 см и массы 227 кг, причем были сообщения о поимке палтусов 274 см и 318 кг (Clemens, Wilby, 1961; Kramer et al., 1995). Н.С. Фадеев (1987) сообщает о случае поимки одного экземпляра этого палтуса в Беринговом море длиной 470 см и массой 337 кг. В работе И.Н. Мухаметова (2014) приводятся сведения по биологическим показателям

палтусов, обитающим на шельфе и свале глубин Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки. Автор отмечает, что за период исследований 1992–2011 гг. самый крупный из отловленных палтусов достигал длины 240 см. В траловых уловах у Западной Камчатки в 1995–2007 гг. максимальный размер белокорого палтуса равнялся 186 см, но наиболее широко представленной в уловах была размерная группа 32–50 см (Новиков, 2009).

На юге ареала белокорый палтус тоже достигает крупных размеров. В Японском море максимальная зафиксированная длина особей этого вида составила 239 см и 230 кг, а у северного побережья Японии — 250 см и 250 кг (Моисеев, 1955; Amaoka et al., 1995).

Размерно-возрастной состав палтусов, в том числе и *H. stenolepis*, подвержен существенным географическим и сезонным изменениям, а также зависит от глубины и орудий лова (Новиков, 1964, 1974; Чикилев, Пальм, 1999; Мухаметов и др., 2000; Мухаметов, 2001, 2014; Датский, Андронов, 2007; Hardman, 1970). Для северной части Охотского моря П.Л. Гудковым и И.Е. Хованским (2002) также отмечалось, что в летних скоплениях белокорого палтуса у побережья п-ова Кони северной части Охотского моря размеры палтусов в уловах увеличивались с глубиной лова.

По материалам 2006 и 2008 гг., в ноябре–мае на северном шельфе уловы палтуса слагали особи длиной от 41–42,5 до 138–149 см возрастом 4–18 лет (рис. 1). Постановки яруса на глубинах менее 300 м показали, что здесь зимуют преимущественно (87,1%) молодые особи возрастом 5–7 лет. У верхней кромки материкового склона на участках с глубинами более 300 м яркого доминирования рыб каких-либо воз-

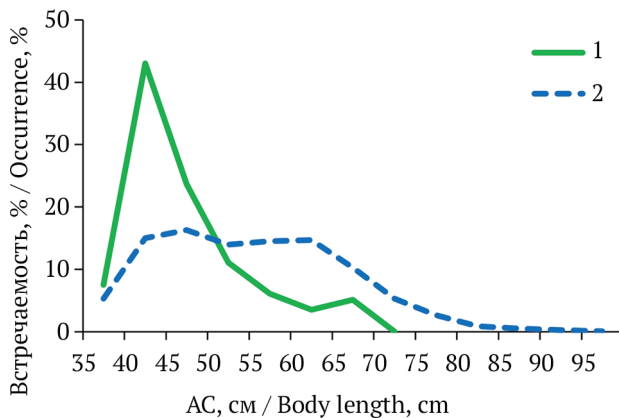


Рис. 1. Размерный состав белокорого палтуса на разных глубинах лова: 1 — <300 м; 2 — >300 м.
Fig. 1. Size composition of Pacific halibut at different fishing depths: 1 — <300 m; 2 — >300 m

растных групп не выявлено. Здесь около 55% отловленных рыб имели возраст 10–18 лет, в то время как на мелководных участках таких особей оказалось 7,7%.

В целом по объединенным материалам 2003–2017 гг. в северной части Охотского моря белокорый палтус был представлен в уловах особями длиной от 33,5 до 160,5 см, массой тела 0,4–55,8 кг, возрастом от 3 до 25 лет. Большинство рыб (63,4%) в уловах относились к размерному классу 55–70 см и имели массу 1,07–5,18 кг.

Длина, масса и возраст самцов в уловах колебались в пределах 48,1–120 см, 0,796–23,3 кг и 3–14 лет, при средних значениях 63,5 см, 3,13 кг и 7,2 лет (рис. 2). Среди них численно доминировали (79,4%) особи длиной 50–65 см и массой 1,1–3,8 кг в возрасте 5–8 лет.

У самок средние показатели массы тела и возраста больше, чем у самцов, и составили 67,7 см, 4,21 кг и 8 полных лет. При максимальных показателях 160,5 см, 55,8 кг и 25 лет, большинство из отловленных и измеренных особей пола (72,6%) имели длину 55–70 см, массу от 1,1 до 3,8 кг и возраст 6–8 полных лет.

Литературные данные по половому соотношению у белокорого палтуса характеризуются значительной пространственной и межгодовой изменчивостью. По данным американских исследователей, в зал. Аляска среди половозрелых рыб существенно преобладали самки (71,5%), а среди половозрелых — самцы (60,6%) (Thompson, Herrington, 1930, цит. по Дьяков, 2014а). В 1960-х – начале 1970-х гг. в водах Британской Колумбии доля самцов составляла более 50% ярусных уловов, но менее 25% — в северной части зал. Аляска. В то же время в траловых уловах в проливе Геката доля самцов была около 70%. Во всех указанных районах установлена четкая зависимость соотношения

полов от размера рыб в уловах. Данлоп с соавторами (Dunlop et al., 1964) приводят результаты наблюдений этого показателя с 1930 по 1963 гг., согласно которым в юго-восточной части Берингова моря самки всегда преобладали в исследовательских и коммерческих уловах, составляя от 54 (в 1959 г.) до 90% (в 1962–1963 гг.) численности выловленных палтусов. Причем в одном и том же районе соотношение между самцами и самками меняется. Так, в 1963 г. в локации Westworld Grounds сентябрьские уловы на 90% состояли из самок, а в ноябре их доля в улове снизилась до 58%.

Н.П. Новиков (1974) приводит сходные данные о сезонной динамике соотношения полов у белокорого палтуса, согласно которым в Беринговом море самцы и самки в целом представлены в уловах в равном соотношении, а зимой, в период нереста, доля самцов увеличивается. В северо-западной части этого водоема самцы в целом в 4,4–7,6 раза уступали самкам по численности (Чикилев, Пальм, 1999; Датский, Андронов, 2007). Однако исследователями уточнялось, что особи длиной более 115 см были представлены практически только самками, а в размерной группе 40–80 см доля самцов была в полтора раза больше.

У обитающих в водах Юго-Восточной Камчатки и Северных Курильских островов белокорых палтусов с тихоокеанской стороны соотношение самцов и самок было примерно равным, а с охотоморской — самки в уловах попадались в полтора раз чаще (Орлов, 2000; Тупоногов, 2003). И.Н. Мухаметов (2014) для этого района дает сходные соотношения. Судя по объему использованного автором материала для анализа роста, в общей выборке этого палтуса объемом 674 экз. самки составляли 54,6%.

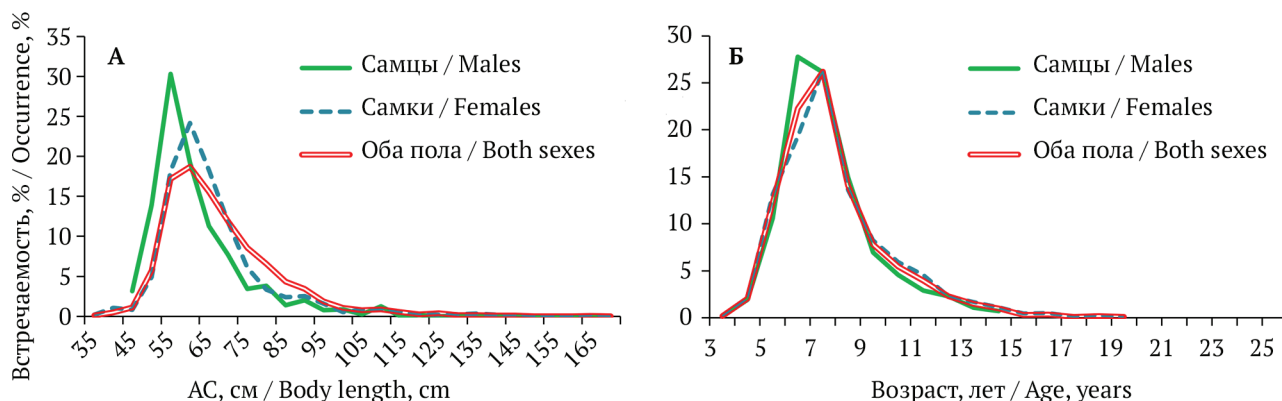


Рис. 2. Размерный (А), возрастной (Б) состав белокорого палтуса
Fig. 2. Size (A), age (B) composition of Pacific halibut

По нашим данным, в течение всего периода наблюдений в летних скоплениях у побережья п-ова Кони самки белокорого палтуса в уловах были более многочисленны, чем самцы. Минимальное их относительное количество (55,6%) было в 2008 г., а максимальное (78,3%) — в 2012 г., при средней многолетней доле 64,6%. В исследованном диапазоне размерно-возрастных групп соотношение самцов и самок существенно менялось. Среди мелких

рыб младшего возраста количество самцов было относительно велико и в некоторых группах достигало до 59,8–67,6%. С возрастом встречаемость самцов снижается, а все особи крупнее 120 см и старше 14 лет представлены только самками.

Следует отметить, что размерно-возрастной состав белокорого палтуса в уловах 2001–2017 гг. существенно отличался от такового в 1997 г. (рис. 3, табл. 1).

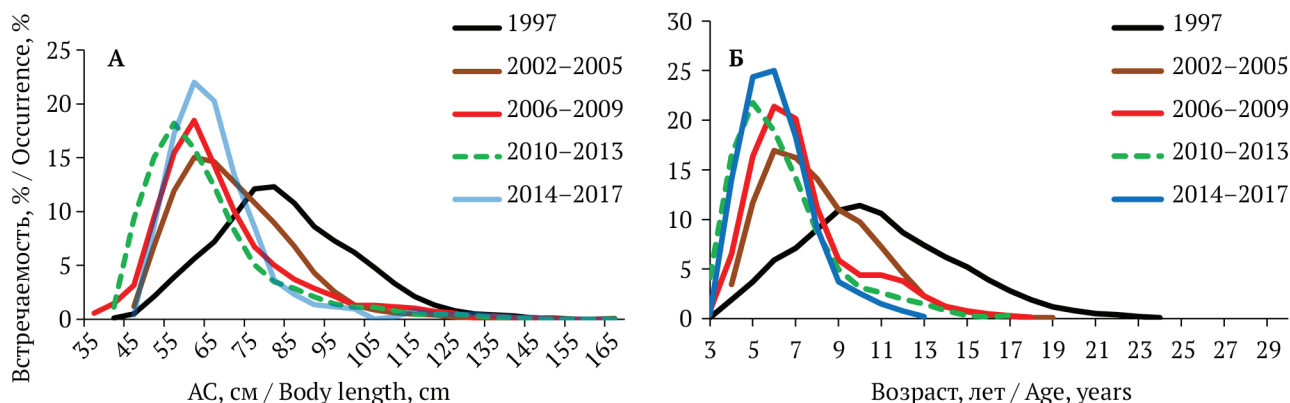


Рис. 3. Размерный (А) и возрастной (Б) состав уловов белокорого палтуса в разные периоды наблюдений
Fig. 3. Size (A) and age (B) composition of the catches of Pacific halibut in different observation periods

Таблица 1. Динамика биологических показателей камбаловых северной части Охотского моря
Table 1. Dynamics of biological indicators of flounder species in the northern part of the Sea of Okhotsk

Показатель Indicator	Периоды наблюдений, годы / Observation periods, years				
	1997	2002–2005	2006–2009	2010–2013	2014–2017
Белокорый палтус / Pacific halibut					
АС, см (cm)	80,1	67,4	64,8	65,4	61,9
W, г (g)	7400*	4010	3900	3900	2900
Возраст, лет / Age, years	10,9*	8,0	7,3	7,2	7,0
Доля самок / Part of females	Преобладали Dominated	66,3	62,6	70,8	62,9
Черный палтус** / Greenland turbot**					
АС, см (cm)	72,7	69,2	67,0	69,5	70,3
W, г (g)	3700	3530	3232	3503	3760
Возраст, лет / Age, years	10,0	9,6	9,1	9,7	9,8
Доля самок / Part of females	36,0	50,2	64,6	50,7	67,9
Желтоперая камбала / Yellowfin sole					
АС, см (cm)	–	33,6	32,1	30	30,2
W, г (g)	–	457	419	348	334
Возраст, лет / Age, years	–	11,0	10,7	9,4	9,6
Доля самок / Part of females	–	80,6	70,8	59,4	53,6
Желтобрюхая камбала / Alaska place					
АС, см (cm)	–	39,4	33,8	34,5	33,0
W, г (g)	–	862	635	685	540
Возраст, лет / Age, years	–	10,4	8,2	8,1	7,7
Доля самок / Part of females	–	89,9	80,3	71,8	67,0
Звездчатая камбала / Starry flounder					
АС, см (cm)	–	36,6	34,4	37,6	37,5
W, г (g)	–	690	599	753	713
Возраст, лет / Age, years	–	7,5	7,8	10,1	9,3
Доля самок / Part of females	–	59,3	60,0	80,4	52,9
Северная палтусовидная камбала / Bering flathead sole					
АС, см (cm)	–	27,4	21,6	22,1	25,5
W, г (g)	–	191	131	163	177
Возраст, лет / Age, years	–	9,0	5,2	7,0	8,0
Доля самок / Part of females	–	65,1	53,4	57,7	61,9

Примечание. * — теоретически рассчитаны по неопубликованным данным А.С. Лачугина, ** — данные из сетных и ярусных уловов
Note. * — theoretically calculated according to the unpublished data of A.S. Lachugin, ** — data from net and longline catches

По неопубликованным данным А.С. Лачугина, в начале промыслового освоения запаса белокорого палтуса в Северо-Охотоморском промысловом районе (1996 г.) его размерный состав в уловах колебался от 35 до 150 см. Основу уловов (71,1%) формировали рыбы длиной 65–100 см, а их средние значения составили 80,1 см и 10,9 года. Кроме того, в 1997 г. был отловлен рекордный экземпляр этого палтуса длиной 178 см (Лачугин, 1998). При этом автор отмечал, что поимки рыб подобных размеров регулярно отмечались в течение всего промыслового сезона, но поднять их на борт, как правило, не удавалось.

Несмотря на то, что в 1997 г. сбор материала по *H. stenolepis* ограничивался его размерной структурой, установленная нами для белокорого палтуса исследуемого района зависимость между размером и возрастом позволила ретроспективно оценивать возрастной состав особей из массовых промеров. Расчеты показали, что в уловах 1997 г. белокорый палтус был представлен непрерывным рядом из 22 поколений, возрастом от 3 до 20 полных лет. Наиболее часто (51,8%) встречались особи возрастных категорий 8–12 полных лет, а возраст самого крупного экземпляра теоретически мог соответствовать 30 годам.

В 2002–2005 гг. в уловах продолжали встречаться крупные особи палтуса длиной 141–160,5 см массой 40–55,8 кг. Однако качественный состав палтусов сильно изменился в сторону увеличения числа рыб младших поколений. В этот отрезок времени в уловах начали преобладать палтусы размерных групп 55–75 см возрастных категорий 5–9 полных лет, доля которых составила 67,2–71,4% соответственно. Значительную часть улова (61,9%) составляли рыбы непромысловых размеров. В течение последующих 12 лет наблюдений размерно-возрастной состав палтусов продолжал оставаться на стабильно низком уровне.

Тихоокеанский черный палтус *Reihardtius hippoglossoides matsuurae* Jordan et Snyder, 1901 — один из самых крупных представителей семейства. По литературным данным, в Беринговом море он достигает длины 130 см и массы 12–13,2 кг. В западной части моря размеры черного палтуса при лове донными сетями варьировали от 52 до 105 см, а масса — от 1,8 до 13,3 кг. Более 80% рыб в уловах составляли особи длиной 65–85 см (Новиков, 1974; Фадеев, 1987; Новиков и др., 1992). В целом, в 60-е годы XX века

средняя длина черного палтуса в Беринговом море и в районе Алеутских островов была 58,4 и 62,3 см соответственно (Новиков, 1974). Максимальный возраст самцов черного палтуса в западной части Берингова моря в начале 1960-х годов составлял 15, а самок — 20 лет (Alton et al., 1988). У побережья Северной Америки самая крупная зарегистрированная в уловах особь этого палтуса имела длину 120 см, массу 11,3 кг и возраст более 23 лет (Dunn, Sample, 1976; Kramer et al., 1995). У южной границы ареала в водах северного побережья Японии максимальные длина и масса палтусов равнялись 100 см (Amaoka et al., 1995).

В 1990-е годы XX века у Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в уловах донного трала отмечался палтус длиной от 26 до 95 см, доминировали (79,2–89,5%) размерные группы 45–70 см (Мухаметов и др., 2000).

В Охотском море особи вида длиной более 100 см и массой свыше 10 кг встречаются крайне редко (Фадеев, 1971, 1987; Новиков, 1974; Николенко, 1998б). По данным Н.П. Новикова (1974), в этом водоеме основу уловов составляет палтус длиной 45–65 см (средняя 62,3 см) массой 0,5–2,0 кг (средняя 2,4 кг); по данным Н.С. Фадеева (1987) — 45–79 см и 0,7–5,9 кг соответственно.

Относительно предельного возраста черного палтуса имеются расхождения. По данным М.Ф. Вернидуб и К.И. Панина (1937) и П.А. Моисеева (1953), черный палтус живет до 24 лет, а Н.П. Новиков (1974) оценивал предельный возраст вида в 15 лет.

В северной части Охотского моря наиболее часто в траловых уловах встречались палтусы 8–12 лет длиной от 65 до 80 см. При этом среди самцов ярко доминировали (96,1%) особи размерных групп 60–75 см, а большая часть самок (82%) имела размеры от 70 до 85 см. Длина самого крупного экземпляра составила 102 см, масса — 14,8 кг (рис. 4).

В течение лета и осени размерный состав черного палтуса в уловах меняется. В летних уловах на шельфе и верхних отделах материкового склона размерный ряд рыб характеризовался наиболее широким размахом размерных классов, от 30 до 95 см; в численном выражении доминировали (70,8%) палтусы длиной 50–65 см. В сентябре их размеры в уловах уменьшались вследствие миграции половозрелых особей на большие глубины к местам размножения. В это время среди остающихся на

мелководье палтусов преобладали (80%) неполовозрелые особи размерного класса 35–45 см, а особи крупнее 65 см в уловах отсутствовали. Соотношение полов в нагульных скоплениях близко 1:1.

Исследуемый вид является типичным представителем рыб, у которых самки живут дольше самцов, поэтому в первые годы жизни соотношение полов сдвинуто в пользу самцов, к 8 годам оно выравнивается, а в старшем возрасте доминируют самки, и 16–17-летние особи представлены только этим полом (Nikolenko, 1998a).

В среднем по Охотскому морю соотношение полов у черного палтуса близко 1:1 (Новиков, 1974). В то же время на материковом склоне юго-западного побережья Камчатки обитают преимущественно самки (Дьяков, 1987), количество которых может превышать количество самцов более чем в два раза. Причиной являются различия в распределении черного палтуса разных размеров. У юго-западного побережья Камчатки обитает наиболее крупный, палтус старших возрастных групп. Поскольку с увеличением размеров и возраста рыб доля самцов снижается, то в этих скоплениях доминируют долгоживущие самки. Самцы, составляющие большую часть пополнения и доминирующие в молодом возрасте, имеют преимущество в северных районах моря. С конца 70-х до начала 80-х гг. в водах Западной Камчатки отмечался постепенный рост доли самок в уловах, что, по мнению Ю.П. Дьякова (1985), было вызвано усилением промыслового пресса и носит приспособительный характер для увеличения эффективности воспроизводства.

По данным Л.П. Николенко (Nikolenko, 1998b), в юго-западно-камчатских скоплениях рост доли самок в уловах был характерен только до 1983 г., а к концу 80-х – началу 90-х гг. со-

отношение полов начало постепенно изменяться в пользу самцов, и к 1988–1990 гг. оно составляло 0,7:1. По мнению автора, причиной изменения половой структуры уловов может быть нерегламентированный промысел в 1976–1978 гг., приведший к резкому снижению биомассы и численности скоплений у Юго-Западной Камчатки, из-за чего был даже на время остановлен промысел. Однако к 1983 г. запасы этого палтуса полностью восстановились и прежде всего за счет подхода сюда крупных особей старших возрастов. Судя по изменению половой структуры, скопления пополнялись главным образом самками, что и изменило соотношение полов. Снижение доли самок в уловах в 1985–1988 гг. также вполне объяснимо. В эти годы скопления пополнялись урожайными поколениями 1976–1981 гг., в основном особями 6–9 лет, среди которых доминировали самцы. В последующие годы приток молодежи в половозрелую часть популяции начал снижаться, и доля долгоживущих самок, казалось, должна была вновь возрасти, но этого не случилось. Автор полагает, что причина заключается во введении в промысел новых орудий лова — донных жаберных сетей, которыми отлавливаются особи длиной более 65 см, состоящие в основном из самок. Поставленные на путях миграций созревших особей, они препятствовали притоку самок в район нагула и изменяли естественный ход динамики половой структуры.

За последние годы размерно-возрастная структура черного палтуса в траловых уловах при проведении учетных съемок претерпевала значительные изменения. В 2006–2009 гг. у черного палтуса наблюдалось интенсивное пополнение стада рекрутами, что проявилось в снижении средних размеров особей в промысловых скоплениях. Быстрое омоложение популя-

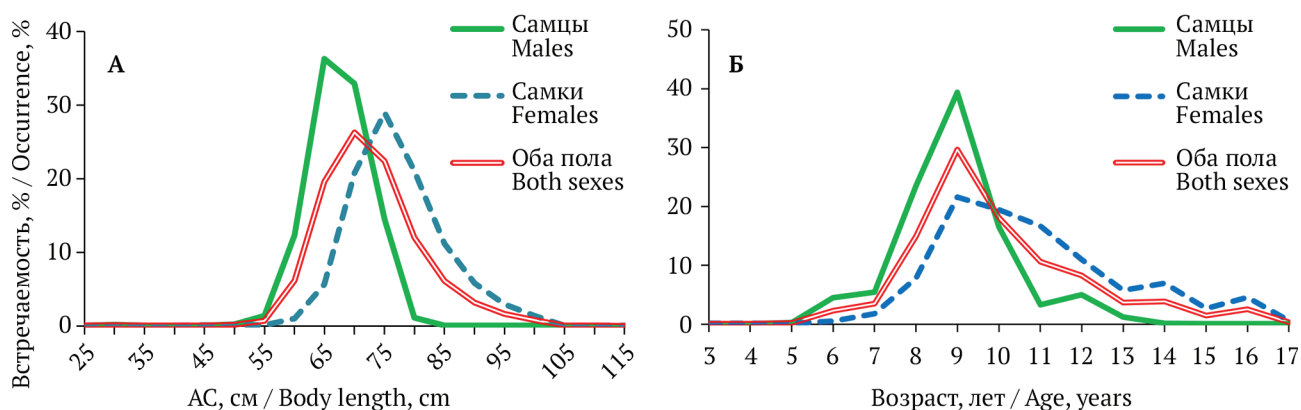


Рис. 4. Размерный (А) и возрастной (Б) состав черного палтуса
Fig. 4. Size (A) and age (B) composition of Greenland turbot

ции привело к увеличению количества рыб длиной меньше промысловой меры в уловах (рис. 5).

В дальнейшем доля рыб менее промысловой меры в траловых уловах начала снижаться. В 2010 и 2013 гг. средняя длина черного палтуса находилась практически на одном уровне (64–65 см). В последующие годы отмечалось постепенное сокращение доли молоди (менее 50 см) и увеличение доли особей размерами более 80 см (с 7% — в 2009 г., до 18% — в 2018 г.).

В промысловых сетных и ярусных уловах из-за селективности орудий лова межгодовая изменчивость структуры уловов менее выражена, чем в траловых (Семенов, 2014) (рис. 5). В 2005–2014 гг. черный палтус был представлен особями длиной от 40 до 112 см. В течение всего периода наблюдений в уловах преобладали особи, имевшие длину 65–80 см.

Желтоперая камбала *Limanda aspera* Pallas, [1984] — один из самых распространенных и многочисленных в северной части Охотского моря видов камбал. Подходя с мест зимовки на

шельфе в прибрежье на нерест и нагул в массе во второй декаде июня, желтоперая камбала плотно заселяет участки на глубинах 10–40 м (чаще — 10–20 м), где обитает до конца сентября. Здесь в течение лета и осени желтоперая камбала доминирует по численности и биомассе среди донных видов рыб.

По нашим многолетним данным, желтоперая камбала в исследуемом районе была представлена в уловах длиной тела от 8,5 до 47,5 см (в среднем 32,2 см) и полной массой 6–1900 г (в среднем 413 г). Наиболее многочисленными (75,3%) были особи размерных классов 33–39 см (рис. 6).

Размерный состав желтоперой камбалы в исследовательских уловах и присутствие в них 18-годовалых самок длиной 47,5 см, а также самцов этого возраста длиной 43 см характеризуют эту камбалу как одну из самых крупных по ареалу вида. По максимальному показателю она уступает лишь особям вида из Берингова моря, восточной части Охотского моря и зал. Петра Великого Японского моря, где она достигает длины от 48,5–49 до 50 см и предель-

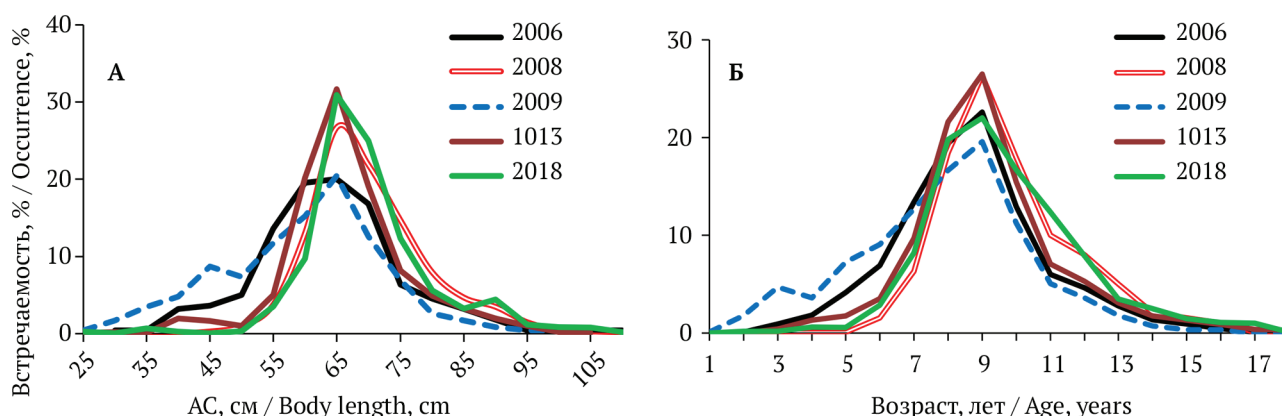


Рис. 5. Размерный (А) и возрастной (Б) состав уловов черного палтуса в разные периоды наблюдений
Fig. 5. Size (A) and age (B) composition of the catches of Greenland turbot in different observation periods

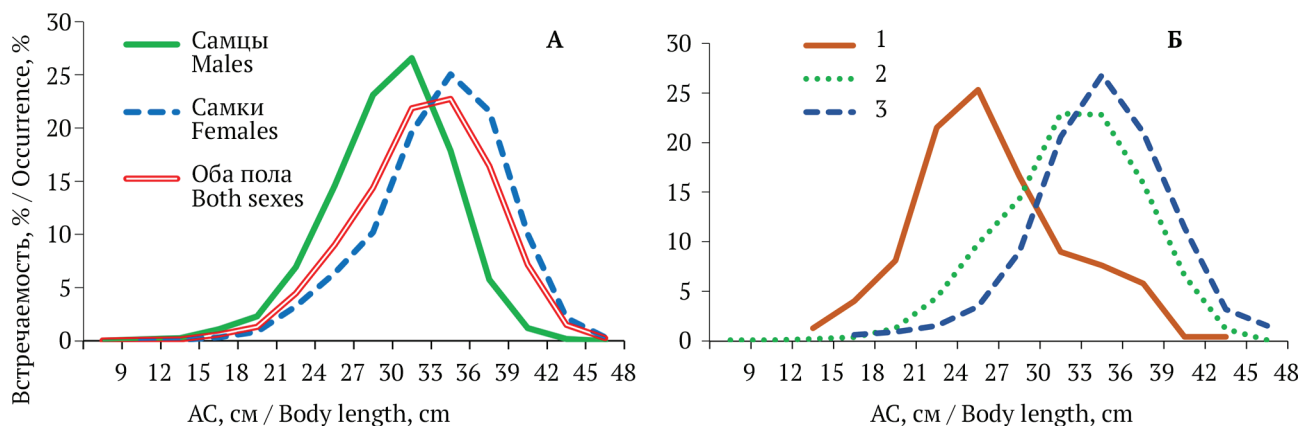


Рис. 6. Общий (А) и по районам лова (Б) размерный состав желтоперой камбалы: 1 — бух. Нагаева; 2 — Тауйская губа; 3 — Притауйский район
Fig. 6. General (A) and by fishing areas (B) size composition of Yellowfin sole: 1 — Nagaeva Bay; 2 — Tauy Bay; 3 — Prytauysky district

ного возраста 20–23 года (Золотов, 2010; Иванова, 2000; Дьяков, 2014а). Следует отметить, что такой возраст желтоперой камбалы не является предельным для вида. В Беринговом море возраст желтоперой камбалы достигает 25 лет (Matta, Kimura, 2012). На сегодня из имеющихся в коллекции AFSC (Alaska Fisheries Science Center) рыб в морских водах Аляски самой возрастной особью желтоперой камбалы была самка 39 лет (Matta et al., 2010). К сожалению, авторы не приводят сведений о длине этой особи. Тем не менее приводимые в работе на основе материалов 2006–2008 гг. параметры уравнения роста Берталанфи показывают, что в этом районе обитания теоретически предельная длина желтоперой камбалы составляет 35,2 и 39,8 см у самцов и самок соответственно. Соотнеся рассчитанные предельные размеры этой камбалы с установленным авторами на основе прямых наблюдений предельным возрастом, можно сделать вывод о самом медленном росте по ареалу вида.

В восточной части Берингова моря в уловах желтоперой камбалы преобладают особи размером 19–35 см и массой 80–500 г (Фадеев, 1987) или 33 см и 227–334 г (Kramer et al., 1995). В западной части этого водоема вид был представлен в уловах особями размером от 12–48,5 см, возрастом 2–20 лет и массой 25–1650 г. Основу составляли рыбы длиной 24–34 см, на долю которых в разные годы приходилось от 50 до 90% общей численности в уловах. Средняя длина и масса тела у самок и самцов составила 28,1 см и 299 г и 26 см и 212 г соответственно. Основной вклад в уловы самцов и самок обеспечивали 6–9-летние особи (71,4 и 70%) (Золотов, 2010). В водах Западной Камчатки наблюдается межгодовая изменчивость средних значений длины тела, которая варьировала от 26,7 см в 1997 г. до 22 см в 2000 г. (Четвергов и др., 2000). На севере Татарского пролива, в заливах Терпения и Петра Великого в уловах преобладают камбалы размерных классов 25–33, 25–35 и 22–31 см соответственно (Фадеев, 1987).

В северной части Охотского моря коммерческие и исследовательские уловы желтоперой камбалы слагали особи длиной от 8,5 до 47,5 см возрастом 2–18 лет. Самцы имели длину 8,5–43 см и возраст 2–18 лет (в среднем 29,6 см и 10 лет). В то же время длина самок колебалась от 11,7 до 47,5 см возрастом 2–18 лет (в среднем 33,4 см и 11,1 лет). У первых модальными были группы 27–36 см возрастом 8–12 лет, у вторых — 30–39 см и 10–14 лет.

В процессе весенне-летней миграции заселение прибрежных участков особями желтоперой камбалы разного размера и возраста имеет свои особенности. Акваторию глубоко вдающихся в материк заливов, в частности бухты Нагаева, заселяют преимущественно молодые камбалы. Несмотря на широкое представительство крупных рыб размером до 42,6 см, массой 880 г и возрастом 16 лет включительно, значительная часть камбал (38,5%) не достигают промысловых размеров 21 см по длине АД. Доминируют в уловах рыбы размерных классов 24–30 см (63,4%), имеющие возраст 4–6 лет. В целом на акватории бухты Нагаева средние размер, масса и возраст рыб имеют самые низкие показатели: 26,6 см, 240 г и 6,8 лет.

На остальной акватории Тауйской губы размерно-возрастной состав камбал имеет наиболее широкий размах колебаний: от 8,5 до 47,3 см, массой 6–1288 г, возрастом 2–18 лет. Среди общего числа рыб в уловах на этих участках длина 75,9% особей укладывается в размерные классы 30–39 см возрастом 9–13 лет, а доля рыб непромысловых размеров не превышает 5,9%. Здесь впервые начинают отмечаться особи, достигшие возраста 18 лет.

На периферийных участках Тауйской губы и Притауйского района уловы желтоперой камбалы слагали преимущественно крупные особи. Самая крупная самка имела длину 47,5 см, массу 1900 г и возраст 18 лет. Среди обитающих здесь камбал относительное число рыб непромысловых размеров было самым низким (2,7%), и основную часть уловов (79,8%) формировали особи размерного класса 33–42 см. Средние промыслово-биологические показатели этих камбал в уловах были тоже самыми высокими и составили 34,3 см, 463 г и 12 лет.

Соотношение самцов и самок желтоперой камбалы среди особей разного размера и возраста характеризовалось определенной динамикой. Среди молодых особей размером до 30 см доминируют самцы. Их доля в этих группах составила в среднем 54,4% и варьировала от 50 до 63,5%. С увеличением размеров рыб доля самцов постепенно снижалась с 38,4% до 1,1%, а все особи крупнее 43 см состояли только из самок.

Несмотря на одинаковую продолжительность жизни самцов и самок 18 лет, их соотношение в течение жизни развивается примерно в той же динамике, что и в размерных группах. Отличие проявляется в том, что до 8-годовалого возраста стабильного преобладания самцов

над самками не наблюдается. В течение этого времени доля особей обоего пола была примерно равновеликой (50,1% самцов и 49,9% самок). С возрастом доля самок увеличивалась, и в предельном возрасте 18 лет возрастала до 94,7%.

Многолетняя динамика размерно-возрастного состава желтоперой камбалы в целом отражает интенсивность промыслового освоения ее запаса. По объективным причинам участки сбора материала по желтоперой камбале в каждом конкретном году не всегда совпадали. Чтобы нивелировать разницу в размерно-возрастном составе желтоперой камбалы в материалах, собранных на разных участках, аналогично выполненной градации для белокорого палтуса, мы разделили период наших наблюдений с 2002 по 2017 гг. на четыре темпоральных отрезка: 2002–2005, 2006–2009, 2010–2013 и 2014–2017 гг. (рис. 7).

Материалы 2002–2005 гг. охватывали по времени двухлетний период, предшествующий началу промысла, и два последующих года промысла. В это время уловы формировали камбалы с самым широким размахом размерного ряда, в котором были представлены как особи с минимальной длиной 8,5 см, так и с максимальной — 47,5 см.

В эти годы основу уловов составляли 8–14-летние особи длиной 30–39 см, на долю которых приходилось 79,9%. Средний размер, масса и возраст рыб были равны 33,6 см, 456 г и 11 полных лет. В соотношении полов наблюдалось яркое численное доминирование самок, чей вклад составлял 80,6%. Интересно отметить сходство размерно-возрастных показателей желтоперой камбалы наших сборов в северной части Охотского моря с таковой из Олюторского залива юго-западной части Берингова моря до начала широкомасштабного промысла. По данным М.А. Петровой-Тычковой (1954), в этом

районе в первой половине 50-х годов XX века средняя длина желтоперой камбалы составляла 32,2 см, а основу уловов формировали особи длиной 30–38 см и возрастом 7–11 лет, на долю которых приходилось 74%.

В 2006–2009 гг. полигон распределения особей желтоперой камбалы по размерным классам в целом был сходен с предыдущим периодом. В эти годы доминирующими по численности группами продолжали оставаться камбалы размером 30–39 см, но частота их встреч сократилась до 69,4%. Это отразилось на снижении средних показателей, составивших 32,1 см, 419 г и 10,6 полных лет. Снизилась до 70,8% встречаемость самок. В противоположность этому прилов особей непромыслового размера, который в 2002–2005 гг. составлял 5%, в 2006–2009 гг. увеличился до 11,3%.

Несмотря на то, что в 2010–2013 гг. продолжали встречаться крупные 18-годовалые особи длиной 43,7–43,8 см, в уловах стали доминировать (73,2%) 8–12-летние особи размером 27–36 см.

Наряду с этим продолжилось снижение доли самок до 59,4% и увеличение прилова рыб непромыслового размера до 17%. Соответственно произошедшим изменениям средние показатели рыб в уловах снизились до 30 см, 348 г и 9,4 лет.

Дальнейшие наблюдения показали, что при сложившемся уровне промышленной эксплуатации запаса желтоперой камбалы в Северо-Охотоморском промысловом районе ее биологическая структура в целом стабилизировалась. Несмотря на продолжившееся в 2014–2017 гг. снижение доли самок до 53,6%, доминирующие размерно-возрастные группы сохраняли свои прежние значения. Соответственно этому средний размер, масса и возраст рыб в уловах равнялись 30,2 см, 334 г и 9,4 лет.

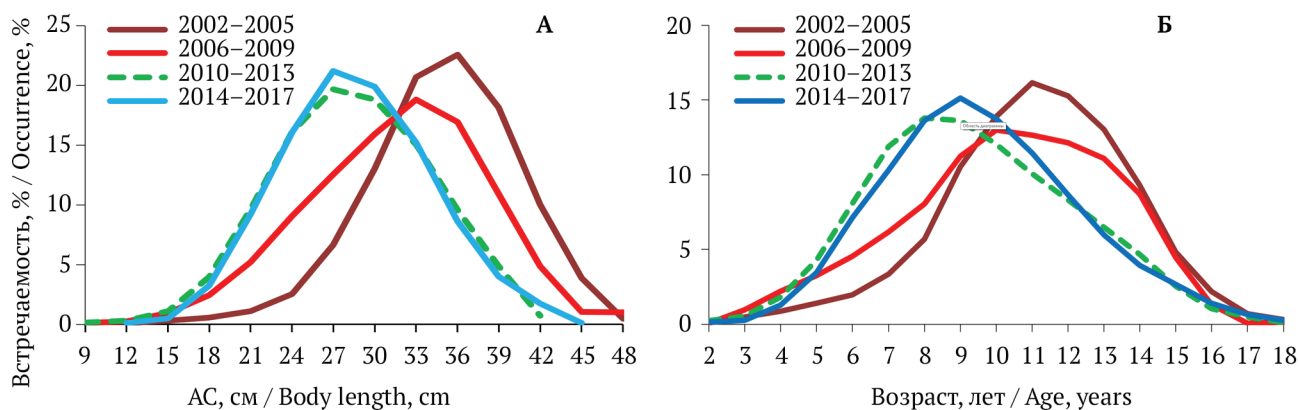


Рис. 7. Размерный (А) и возрастной (Б) состав уловов желтоперой камбалы в разные периоды наблюдений
Fig. 7. Size (A) and age (B) composition of the catches of Yellowfin sole in different observation periods

Северная палтусовидная камбала *Hippoglossoides robustus* Jill et Townsend, 1897. Информация по биологии северной палтусовидной камбалы в литературе фрагментарна и крайне ограничена. Большинство опубликованных отечественными и зарубежными исследователями работ, где упоминается этот вид, имеют фаунистическую направленность, а их содержание, как правило, ограничено сведениями о его наличии или отсутствии в аннотированных списках видов рыб того или иного региона. Лишь в небольшом числе публикаций приводятся данные по некоторым биологическим показателям северной палтусовидной камбалы в азиатских и североамериканских водах (Фадеев, 1987, 2005; Черешнев и др., 2001; Золотов, 2007; Дьяков, 2014а; Pruter, Alverson, 1962; Amaoka et al., 1995; Kramer et al., 1995).

В северной части Охотского моря северная палтусовидная камбала является единственным представителем рода *Hippoglossoides* (Фадеев, 1987, 2005; Черешнев и др., 2001; Федоров и др., 2003). В свою очередь, «чистые» в таксономическом отношении выборки северной палтусовидной камбалы исследуемого района позволяют нам объективно оценить видовые особенности ее биологической структуры.

В разных районах обитания ареала предельные и преобладающие размеры северной палтусовидной камбалы значительно варьируют. В водах северного побережья Японии и северо-востока Тихого океана самые крупные особи этой камбалы имеют длину 30 см (Амаока et al., 1995; Kramer et al., 1995). Наиболее быстро камбалы этого вида растут в западной части Берингова моря, где в 20-летнем возрасте ее длина составляет 50 см (Золотов, 2010) и даже 58 см, и масса — 1,8 кг (Фадеев, 2005). По данным Н.С. Фадеева (1987), на севере, западе и востоке

Берингова моря основу уловов палтусовидных камбал (без разделения на виды) составляли особи размерных классов 29–39, 33–45 и 29–41, а в Японском море — 28–42 см соответственно. У побережья Западной Камчатки в зависимости от года сбора материала средняя длина северной палтусовидной камбалы колебалась от 31,2 см в 1997 г. до 27,3 см в 2000 г. (Четвергов и др., 2000).

По нашим данным траловых съемок на шельфе и снюрреводного лова в глубоководной зоне сублиторали северной части Охотского моря, на глубинах 60–70 м северная палтусовидная камбала была представлена в уловах 2–17-летними особями размером от 10,5 до 40 см, массой от 18 до 580 г (рис. 8). При общих средних показателях 22,7 см и 131 г в уловах численно доминировали (54,9%) рыбы длиной 22–28 см.

В соответствии с размерами в уловах северной палтусовидной камбалы, общий возрастной состав был представлен особями от 2 до 17 полных лет. Самцы имели возраст 2–15 полных лет при среднем показателе 5,4 года. В уловах доминировали (67,6%) 4–6-годовики.

Самки были представлены особями 16 поколений возрастом 2–17 полных лет, из них 54,1% имели возраст 6–9 лет, а их средний показатель составлял 7,3 года.

Самцы и самки существенно отличались по размерному составу. В общей выборке самцов при средней их длине 21,5 см наиболее крупный экземпляр достигал 34 см и массы 400 г, а большинство особей пола (64,7%) относились к размерному классу 20–26 см. Самки в целом были крупнее. Их средний размер составил 25,4 см, а максимальный 40 см. По численности в уловах преобладали (56,9%) особи размером 24–30 см.

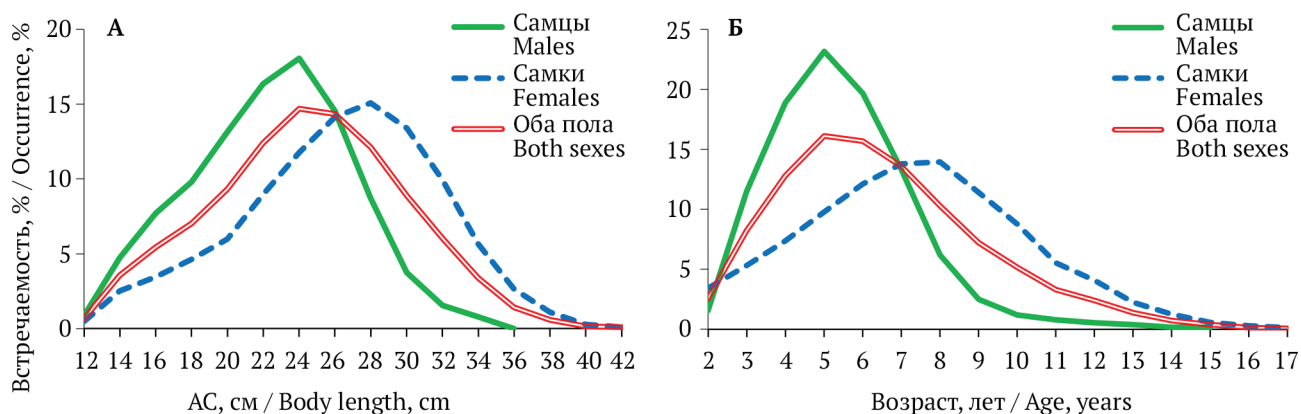


Рис. 8. Размерный (А) и возрастной (Б) состав северной палтусовидной камбалы
Fig. 8. Size (A) and age (B) composition of Bering flathead sole

По продолжительности жизни северная палтусовидная камбала в исследуемом районе более всего сходна с таковой из Наваринского района и Корякского шельфа, где, по данным А.О. Золотова (2007, 2010), предельный возраст этой камбалы составляет 13 лет для самцов и 18 для самок. В Карагинском и Олюторском заливах соответствующие показатели самцов и самок составляли 13 и 20 лет. Автор отмечает, что в целом в водах берингоморского побережья Камчатки северная палтусовидная камбала была представлена особями длиной от 10 до 50 см, возрастом от 2 до 20 лет, а основной вклад обеспечивали рыбы длиной 28–36 см (51,8%). Среди самок *H. robustus* доминировали особи размером 30–38 см (53,8%), массой 300–450 г (46,3%) и возрастом 8–12 лет (42,9%). Среди самцов преобладали особи длиной 24–32 см (61,2%), массой 100–250 г (70%) в возрасте 6–9 лет (54,8%).

В отличие от северной палтусовидной камбалы Чукотского моря, где в половом соотношении наблюдается значительное численное преобладание самок (Pruter, Alverson, 1962), в северной части Охотского моря преобладание самок *H. robustus* незначительно (53,1%). Однако в общем распределении по размерно-возрастным группам наблюдается четко выраженная динамика в соотношении полов. У рыб размером до 24 см численно доминируют самцы, их доля по отношению к самкам составляет от 58,1 до 71,8%, в среднем 63,3%. В размерном интервале 24–26 см соотношение самцов и самок примерно равное, 49,9 и 50,1% соответственно. У рыб старшего размера встречаемость самцов быстро снижается, и рыбы крупнее 34 см представлены только самками.

В наиболее представительных в численном отношении возрастных группах динамика соотношения самцов и самок у северной палтусовидной камбалы развивается сходным образом с таковой среди рыб разного размера. Среди 3–6-годовиков доля самцов варьирует в пределах 62,1–73,7%, в среднем 67%. Среди рыб старшего возраста встречаемость самцов в уловах прогрессирующе снижается, и до возраста 16–17 лет доживают только самки.

В целом сравнительный анализ наших и литературных данных показывает, что в условиях северной части Охотского моря *H. robustus* достигает сравнительно крупных размеров и характеризуется длительным жизненным циклом, уступая в этом отношении лишь пред-

ставителям вида, обитающим в западной части Берингова моря. Особенности распределения северной палтусовидной камбалы на шельфе исследуемого района, основные концентрации которой находятся за пределами участков промыслового лова камбал, ограниченного прибрежной зоной, практически исключают воздействие промысла на структуру ее запаса. В этой связи можно заключить, что размерно-возрастная и половозрастная структура северной палтусовидной камбалы в исследовательских уловах достаточно объективно отражает естественное состояние североохотоморской популяции вида.

Звездчатая камбала *Platichthys stellatus* (Pallas, 1788) — одна из наиболее крупных из группы малоротых тихоокеанских камбал и уступает по своим размерам лишь палтусам. Самые крупные особи вида отмечены в водах северо-восточной части Тихого океана. В этой части ареала звездчатая камбала достигает длины 91 см и массы 9,1 кг, при максимальной продолжительности жизни самок 24 года, а самцов — 17 полных лет, хотя в уловах обычно встречаются более молодые особи размером 30,4–35,6 см (Orcutt, 1950; Clemens, Wilby, 1961; Kramer et al., 1995, 2008; Coad, Reist, 2004).

По данным А.О. Золотова (2010), в западной части Берингова моря длина звездчатой камбалы в уловах изменялась от 12 до 46 см, масса — от 20 до 1970 г, возраст — от 2 до 38 лет. Основу уловов составляли рыбы длиной 28–38 см (65% по численности). Средняя длина и масса самцов составили 29,6 см и 217 г, самок — 34,3 см и 436 г. Среди самцов звездчатой камбалы преобладали 4–7-годовики (40,2%), тогда как у самок наибольшим был вклад 10–13-летних рыб (43%).

В приазиатских водах северной части Тихого океана самые крупные особи вида зарегистрированы в Охотском море (Дьяков, 2014а). По данным автора, в западной части этого водоема максимальная зарегистрированная длина звездчатой камбалы составила 61 см, а в восточной — 64 см в возрасте 36 полных лет. В Японском море особи вида крупнее 51 см и 3,1 кг не отмечены, в уловах обычно преобладают камбалы размерами 30–43 см и массой 0,4–1,5 кг (Фадеев, 1987).

В наших сборах из уловов ставных и закидных неводов размеры и масса тела звездчатой камбалы колебались в пределах 6,7–63 см и 4–2994 г (рис. 9).

Основная часть камбал в уловах (67,5%) имела размеры 34–46 см. За период наших наблюдений максимальные размеры самца и самки были зафиксированы нами в июне 2017 г. в уловах закидного невода. Поимка крупных особей звездчатой камбалы показывает, что в условиях северной части Охотского моря максимальные размеры особей вида сходны или даже превышают таковые у аналогичных видов, обитающих как на сопредельных акваториях Охотского моря, так и в целом в азиатской части Северной Пацифики.

В размерно-весовой структуре самцов и самок хорошо проявляется половой диморфизм. Первые в уловах были представлены особями длиной от 6,7 до 46 см (в среднем 32,7 см и 436 г). Из них 75,6% имели размеры 31–40 см.

Самки в общем составе уловов были крупнее, их длина тела колебалась в пределах 11,1–63 см (в среднем 39,3 см и 867 г), 70,3% которых имели размеры от 34–46 см. Благодаря своей относительно высокой численности, самки этого размерного класса определяют положение

доминирующих групп в общей размерной структуре.

Возрастной состав звездчатой камбалы в объединенной выборке 2002–2017 гг. был сформирован особями 20 поколений. Минимальный возраст 1 год отмечен только у самцов, а максимальный, 20 лет — у особей обоего пола. При этом 20-летний самец имел длину 46 см, а самка этого возраста достигала 56,3 см. Кроме того, отловленная в июне 2017 г. самая крупная за весь период наших наблюдений самка звездчатой камбалы длиной 63 см имела возраст 35 лет (рис. 10). Несмотря на одинаковую продолжительность жизни большинства самцов и самок, соотношение численности рыб разных поколений в их возрастной структуре отличается. Если у первых доминировали по численности (68,5%) 5–9-годовики, то у вторых примерно такую же долю (68,2%) занимали 7–13-летние особи.

Распределение самцов и самок по размерным классам и возрастным категориям отражается на их соотношении. Среди мелких рыб

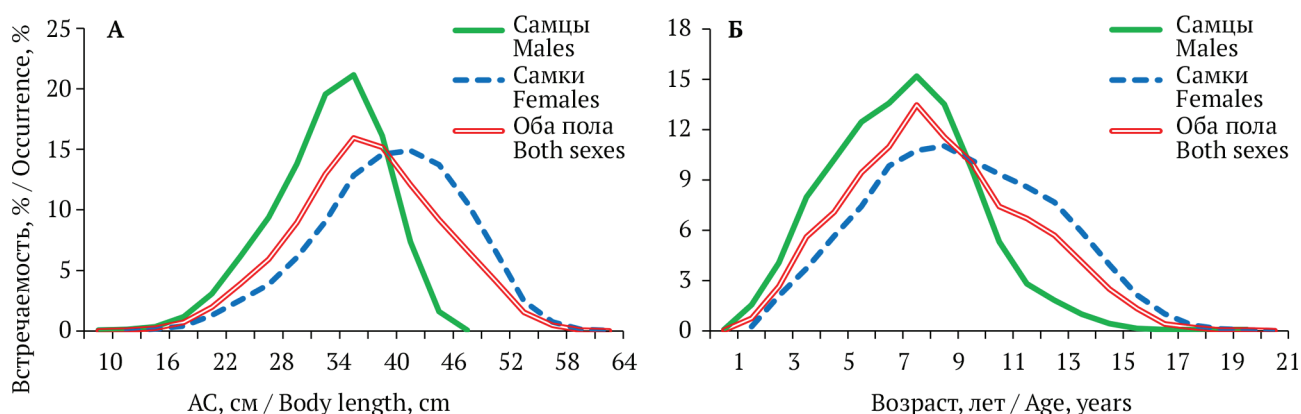


Рис. 9. Размерный (А) и возрастной (Б) состав звездчатой камбалы
Fig. 9. Size (A) and age (B) composition of starry flounder

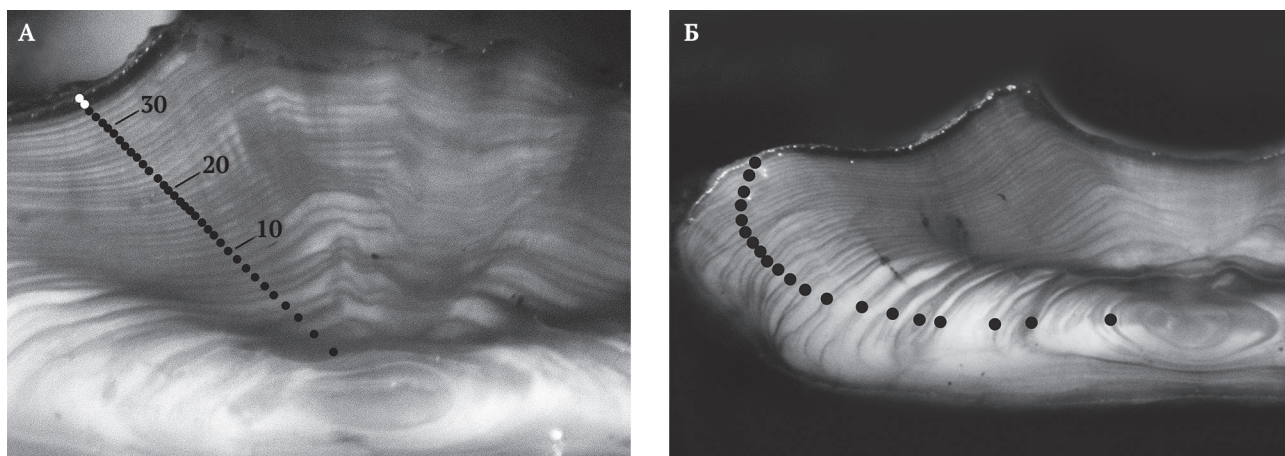


Рис. 10. Фото отолитов *Platihthys stellatus*: А — самка: AC 63 см, масса 2760 г, возраст 35 лет; Б — самец: AC 46 см, масса 910 г, возраст 20 лет
Fig. 10. Photo of *Platihthys stellatus* otoliths: A – female, body length 63 cm, weight 2760 g, age 35 years; B – male, body length 46 cm, weight 910 g, age 20 years

возрастом до пяти лет самцы более многочисленны, чем самки, их относительная доля в среднем стабильно высокая и составляет от 50,3 до 58,5%. С возрастом численность самцов быстро снижается, что можно связать с их повышенной смертностью. Тем не менее небольшое их число доживают до 20-летнего возраста.

В течение всего периода наблюдений биологическая структура звездчатой камбалы изменялась незначительно (рис. 11). В эти годы модальные группы стабильно формировали особи размерного класса 34–40 см, доля которых варьировала от 46,6% в 2002–2005 гг. до 50,7% в 2006–2009 гг. Монотонного уменьшения или увеличения значений в осредненных биологических показателях за 16-летний период (2002–2017 гг.) не прослеживается. Это, в свою очередь, может свидетельствовать о стабильном биологическом состоянии запаса звездчатой камбалы в северной части Охотского моря.

Желтобрюхая (четырёхбугорчатая) камбала *Pleuronectes quadrituberculatus* Pallas, [1814] на североохотоморском шельфе не достигает высокой численности. Из общей учтенной биомассы обитающих здесь восьми видов камбал (без учета палтусов) эта камбала составляет 2,6%. Несмотря на небольшую долю в общем запасе камбал, желтобрюхая камбала благодаря своим высоким товарным качествам является традиционным объектом промышленного и желанным трофеем спортивно-любительского рыболовства.

В Беринговом море наиболее крупные самцы вида достигают длины 50 см, а самки 62 см, и массы 3,5 кг. При этом 75–85% уловов состоят из особей длиной 26–46 см и массой 300–1400 г (Фадеев, 2005). На акватории верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря встречается желтобрюхая камбала длиной до 66 см,

массой 3,75 кг в возрасте 30 лет (Датский, Андронов, 2007). В зал. Аляска северо-восточной части Тихого океана предельный размер особей вида характеризуется значительной межгодовой изменчивостью (Matta, 2012). По данным этого автора, проводившего исследования в 1992–2007 гг., в большинстве случаев из 16 лет наблюдений максимальные размеры желтобрюхой камбалы укладывались в пределы 52–61 см. Здесь же в 2006 г. был отловлен рекордный экземпляр размером 87 см в возрасте 33 лет. В водах Аляски и Британской Колумбии предельный возраст вида установлен Мунком (Munk, 2001) в 31 год, а другими авторами (Zhang et al., 1998) отмечено, что до предельного возраста доживают особи обоего пола.

По опубликованным Ю.П. Дьяковым (2014а) материалам о размерно-половой и половозрастной структуре в популяциях дальневосточных камбал, в Охотском море наиболее крупные особи желтобрюхой камбалы населяют воды его восточной части, где 27-летние самцы этого вида достигают 56 см, а 29-летние самки — 66 см.

Проведенные А.М. Токрановым и С.В. Завазиной (1992) в 1971–1988 гг. исследования желтобрюхой камбалы на западнокамчатском шельфе показали, что в 1961–1971 гг. самые крупные самцы имели размеры 48 см, массу 2000 г и возраст 18 лет, а самки — 58 см, 3200 г и 23 лет. Среди самцов доминировали (75–80%) особи размера 24–42 см, возраста 6–15 лет с массой тела 200–700 г, среди самок наиболее многочисленными были особи 26–48 см, возраста 7–16 лет с массой тела 200–1500 г.

По данным А.М. Орлова и А.М. Токранова (2014), в тихоокеанских водах Юго-Восточной Камчатки и Северных Курильских островов длина желтобрюхой камбалы варьировала от 24 до 58 см (в среднем 38,6), масса — от 150 до

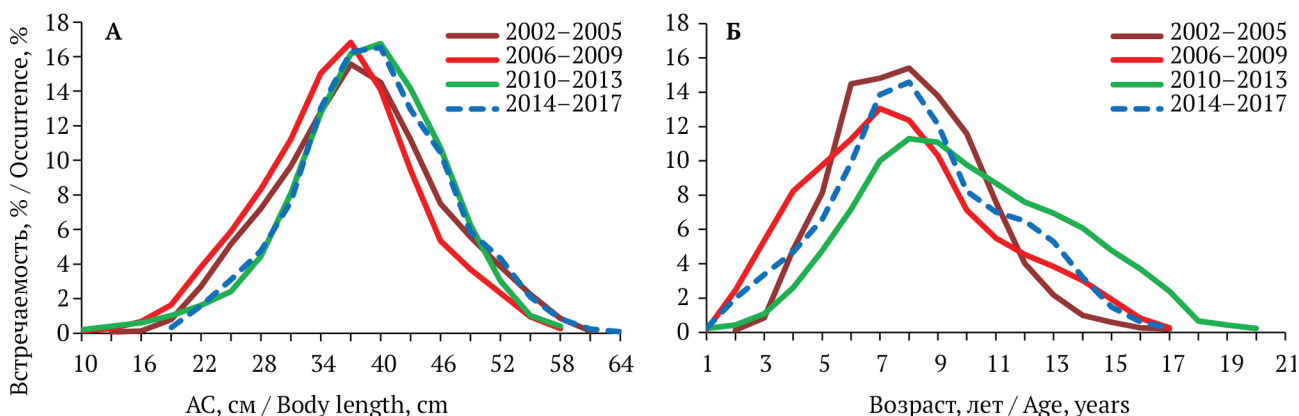


Рис. 11. Размерный (А) и возрастной (Б) состав уловов звездчатой камбалы в разные периоды наблюдений
Fig. 11. Size (A) and age (B) composition of the catches of starry flounder in different observation periods

2620 г (в среднем 607 г). Самыми многочисленными в уловах были особи двух размерных групп — 28–32 см и 36–46 см, численная доля которых составляла 23 и 49,7% соответственно.

Л.А. Борец (1997) приводит значения предельной длины и возраста у четырехбугорчатой камбалы вод Западной Камчатки для самцов 46 см и 12 лет, для самок 48 см и 16 лет. При этом Четвергов с соавторами (2000) показали, что в этой части Охотского моря средние размеры вида в уловах подвержены межгодовой изменчивости от 33,4 см в 1997 г. до 29,2 см в 2000 г.

В северной части Японского моря и Татарском проливе максимальные и средние значения длины тела желтобрюхой камбалы, установленные П.А. Моисеевым (1953) и Н.С. Фадеевым (1971), сходны с таковыми из большинства районов Северной Пацифики.

По имеющимся в нашем распоряжении материалам, желтобрюхая камбала в северной части Охотского моря была представлена в уловах особями длиной 7,6–62,5 см и полной массой тела 5–3504 г. Модальные группы, составившие в общей выборке 73,7%, формировали особи размерно-весовых классов 28–43 см и 300–1100 г (рис. 12).

В общем количестве проанализированных самцов длиной тела 7,6–56,6 см (в среднем 28,9 см) и массой 5–2016 г (в среднем 351 г) наиболее часто были отмечены особи размером 26–35 см и массой 300–500 г. Самки в уловах были крупнее. Их размерно-весовые показатели характеризовались широким представительством старших классов 19–62,5 см (в среднем 38 см) и 76–3504 г при среднем показателе 826 г соответственно.

В соответствии с размерно-весовыми характеристиками, желтобрюхая камбала была представлена в наших сборах непрерывным рядом 20 поколений, возрастом 1–20 лет. Наряду с этим два самых крупных самца длиной 56 и 56,6 см имели возраст 20 и 22 года, а две самки, достигшие размеров 60 и 62,5 см, находились в возрасте 22 и 24 лет.

В численном отношении доминировали (81,3%) генерации 6–12-летних особей. Возраст самцов колебался от 1 до 16 полных лет, составив в среднем 6,6 лет. Модальные группы рыб этого пола (82,1% общего числа самцов) формировали особи, достигшие 4–7 полных лет. С возрастом частота встреч самцов прогрессирующе снижается, и особи старше 16 полных лет в уло-

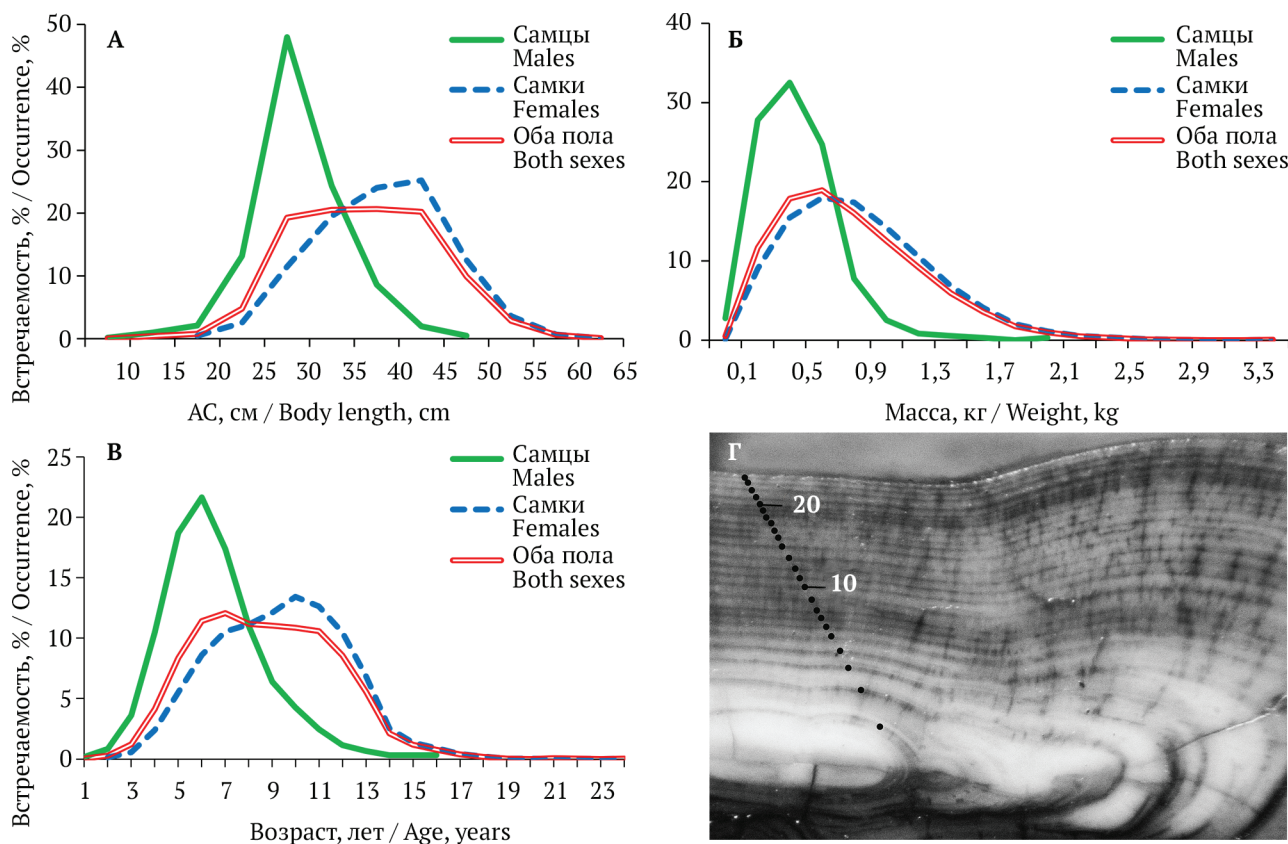


Рис. 12. Размерный (А), весовой (Б), возрастной (В) состав желтобрюхой камбалы. Г — фото отолита самки: АС 62,5 см, масса 3504 г, возраст 24 года
 Fig. 12. Size (A), weight (Б), age (В) composition of Alaska place. Г — photo of the otolith of a female: body length 62,5 cm, weight 3504 g, age 24 years

вах крайне редки. Самки, напротив, характеризовались максимальным числом непрерывных возрастных классов, от 2 до 20 полных лет. Самая возрастная, 24-летняя самка была отловлена в августе 2014 г. на траверсе зал. Забияка, при проводке снюрревода на глубинах 50–60 м. В отличие от самцов, в возрастном составе самок, доминирующих по численности, отдельных возрастных групп не отмечено. Рассчитанные графы частоты встречаемости самок разного возраста в диапазоне возрастных категорий характеризовалась постепенным нарастанием и последующим снижением. Если у самцов доминировали лишь три возрастные группы, то у самок примерно сходную долю (83,6%) формировали особи шести возрастных групп 6–12 полных лет.

Соотношение полов желтобрюхой камбалы значительно изменялось как в географическом плане, так и в одном районе, по данным разных авторов, проводивших исследования в разные годы. Так, по данным Е.В. Харитоновой (1999), в Анадырском заливе северо-западной части Берингова моря наблюдалось почти двукратное численное преобладание самок, а южнее мыса Наварин имела место противоположная картина. Проводившие в этом районе Берингова моря свои исследования А.В. Датский и П.Ю. Андронов (2007) не обнаружили превышения числа самцов над самками ни на одном участке. Во всех выборках стабильно в 1,5–2 раза численно преобладали самки.

В восточной части Охотского моря было установлено изменение соотношения полов у этой камбалы в зависимости от района, сезона и глубины обитания. Например, в водах Северо-Западной Камчатки доля самцов в июне составляла 21,5%, а в августе — 43,4% (Моисеев, 1953).

По нашим данным, в течение всех лет наблюдений самки желтобрюхой камбалы в районе исследований составляли основную часть уловов. В разные годы их доля варьировала от 71,2 до 94,4% от числа проанализированных рыб, составляя в среднемноголетнем плане 78,5%, а среди половозрелых рыб — 82,4%. Однако численное доминирование самок наблюдалось не во всех размерно-возрастных группах. Первые 6 лет жизни у особей желтобрюхой камбалы длиной до 28 см основную часть общей численности уловов вида составляли самцы. В этом размерно-возрастном интервале их доля достигала 66,7–72,3%. С возрастом частота встреч самцов прогрессирующе снижалась, и, без учета единичных поимок 20- и 22-летних самцов, можно принять, что все особи желтобрюхой камбалы крупнее 49 см и старше 16 полных лет были самками.

В течение 16 лет наблюдений за биологическим состоянием запаса желтобрюхой камбалы в ее размерно-возрастной структуре произошли определенные изменения (рис. 13). В период с 2002 по 2006 гг., охватывающий по времени не только начало промысла камбал, но и два предшествующих ему года, желтобрюхая камбала в уловах была представлена преимущественно (80,8%) рыбами длиной от 37 до 49 см, массой 520–1648 г и возрастом 6–16 лет. Максимальный размер, масса и возраст особей достигали 57,7 см, 2274 г и 17 лет. В целом около 90% улова составляли самки, а качественный состав камбал в уловах характеризовался самыми высокими средними показателями.

Период 2005–2009 гг. характеризовался наиболее сильным омоложением размерно-возрастного состава уловов этой камбалы. Несмотря на то, что среди отлавливаемых рыб продолжали присутствовать крупные особи дли-

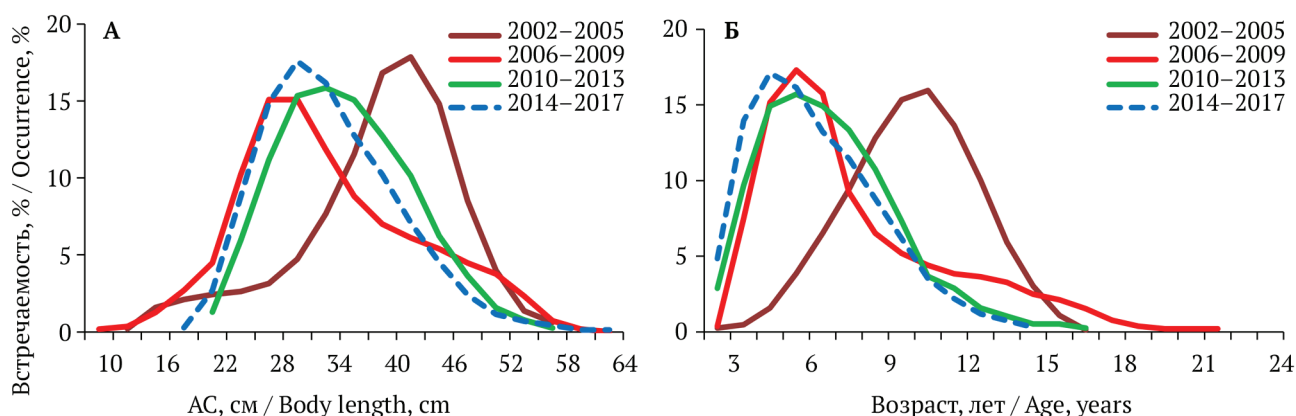


Рис. 13. Размерный (А) и возрастной (Б) состав уловов желтобрюхой камбалы в разные периоды наблюдений
Fig. 13. Size (A) and age (B) composition of the catches of Alaska place in different observation periods

ной 59,2–60,2 см и массой 2595–2946 г, стали доминировать по численности (74,2%) особи размерного класса 25–40 см. Наряду с этим снизились и средние промыслово-биологические показатели.

В последние 8 лет наблюдений (2010–2013 и 2014–2017 гг.) существенных изменений в биологической структуре желтобрюхой камбалы не происходило. В это время стабильно (83,1%) доминировали особи размером 28–43 см. Тем не менее продолжала сокращаться в уловах доля самок, а средние значения биологических показателей в 2004–2017 гг. были самыми низкими. Поскольку существенных гидроклиматических изменений, способных повлиять на условия обитания камбал в северной части Охотского моря, в анализируемый период не происходило, то результаты исследований темпоральной динамики биологических показателей дают основание полагать, что произошедшие изменения могут быть следствием интенсивного промысла.

Сахалинская камбала (сахалинская лиманда) *Limanda sakhalinensis* (Hubbs, 1915) в северной части Охотского моря не достигает крупных размеров, существенно уступая по максимальным показателям большинству камбаловых, обитающих в этом районе. В северо-западной и северной части Берингова моря максимальные размеры сахалинской камбалы варьируют в пределах 28–30 см (Питрук, 1988; Балыкин, 2006), а в американских водах — 35 см (Kramer et al., 1995). В.П. Шунтов (1985) отмечал в Охотском море преобладание в уловах этой камбалы особей длиной 18–26 см. Результаты проведенных Ю.П. Дьяковым (2002) промеров 2588 *L. sakhalinensis* из Западной Камчатки показали, что в этом районе самцы и самки достигают 28,5 и 31 см, при средних показателях 21,3 см в 2007 г. и 23,7 см в 2012 г.

Самые крупные особи вида отмечены в восточной части Охотского моря, где максимальный размер самцов составил 34 см, самок — 36 см (Дьяков, 2002). На шельфе Восточного Сахалина и в Татарском проливе максимальная длина тела *L. sakhalinensis* в уловах составила 28–30 см при средней величине 16,8–17,7 см (Сафронов, Тарасюк, 1989). Сходными размерами характеризуется сахалинская камбала из зал. Петра Великого Японского моря (Соколовский и др., 2009). В водах Западной Камчатки средние размеры этой камбалы варьировали от 23,3 см в 1997 г. до 16,9 см в 2000 г. (Четвергов и др., 2000).

По данным В.А. Вышегородцева и А.М. Панфилова (2001), проводивших в 2000 г. донную съемку в северной части Охотского моря, размеры сахалинской камбалы в уловах (без разделения по полу) колебались в пределах 10–30 см, составив в среднем 17,5 см (см. табл. 1). В наших сборах 2013 и 2019 гг. сахалинская камбала была представлена в уловах более крупными особями. В совокупной выборке их средняя длина и полная масса тела составили 21,1 см и 91 г. Самая крупная из отловленных особей (самка) достигала 35 см и 408 г, что является одним из самых высоких показателей для вида по ареалу.

По нашему мнению, причина различий в размерном составе сахалинской камбалы в уловах разных лет не связана с изменением условий обитания или существенным антропогенным воздействием. Даже с учетом батипелагической особенности ее обитания на шельфе не только у дна, но в толще воды, и ее прилова при траловом промысле минтая, наблюдаемого на Западной Камчатке (устное сообщение Ю.П. Дьякова), в северной части Охотского моря не имеет массового характера в силу сравнительно небольших объемов вылова основного объекта. В этой связи различие размерного состава сахалинской камбалы в уловах разных лет может быть обусловлено особенностями батиметрического распределения особей разного размера и участками сбора материала в разные годы исследований.

Полученные данные о распределении сахалинской камбалы на исследованной акватории подтверждают высказанное раньше В.А. Вышегородцевым и А.М. Панфиловым (2001) предположение о предпочтении крупными особями сахалинской камбалы для обитания более мористых и глубоких участков. Наши исследования подтвердили это предположение.

Проведенное нами группирование частных средних показателей длины сахалинской камбалы в отдельных уловах и итоговый расчет взвешенной средней величины по батиметрическим горизонтам показали тесную положительную сопряженность размеров этой камбалы с глубиной обитания (рис. 14).

Было установлено, что участки элиторали глубиной 51–80 м населяли преимущественно мелкие особи вида, средняя длина которых составила 16,1 см. На глубине 171–200 м средний размер сахалинской камбалы возрастал до 22,1 см, а самые крупные особи длиной 30,5–35 см и массой 267–408 г вылавливались только в глубинах свыше 200 м.

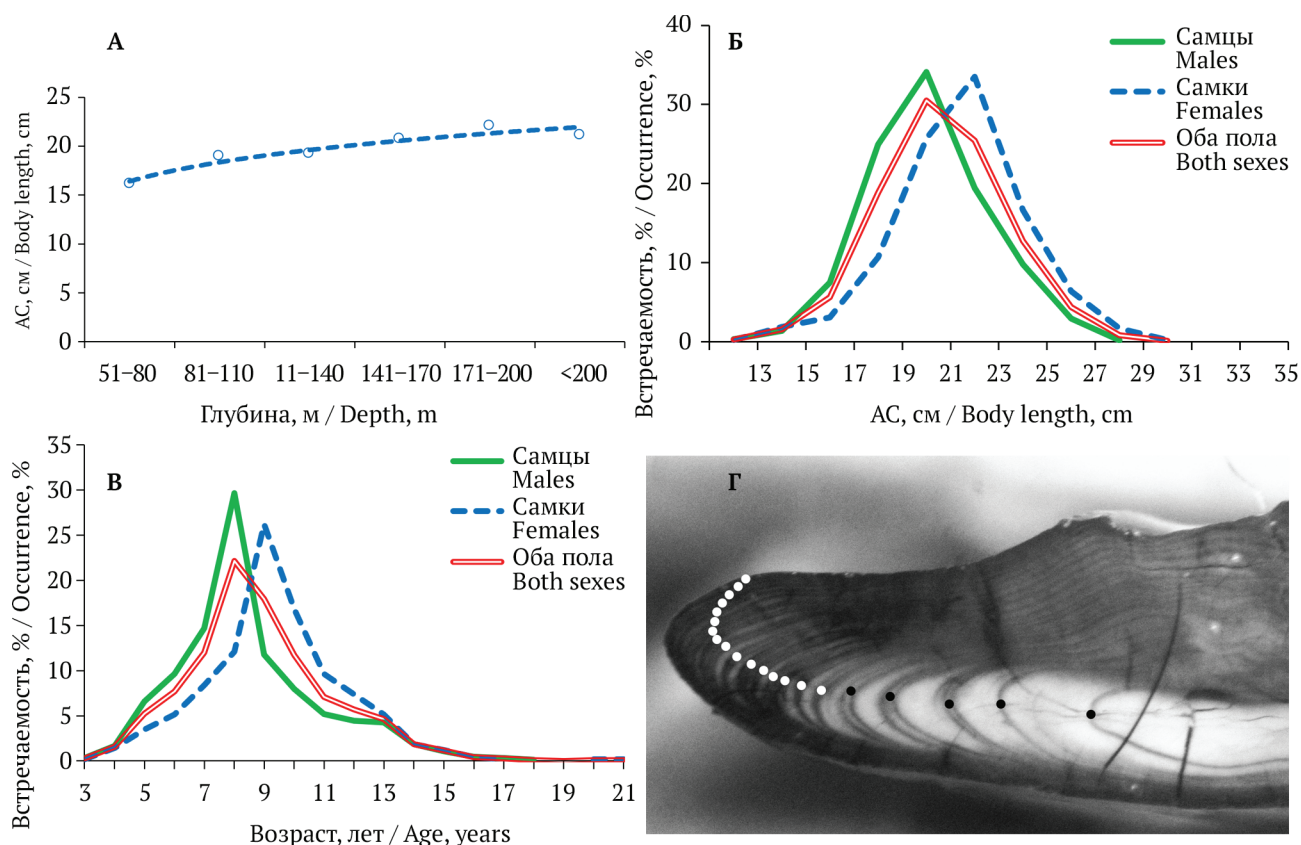


Рис. 14. Изменение средней длины тела в зависимости от глубины лова (А), размерный (Б) и возрастной (В) состав сахалинской камбалы. Г — фото отолита самки: AC 35 см, масса 408 г, возраст 21 год
 Fig. 14. Changes in the average body length depending on the fishing depth (А), size (Б) and age (В) composition of Sakhalin flounder. Г — photo of female otolith: body length 35 cm, weight 408 g, age 21 years

У подавляющего числа видов северотихоокеанских камбаловых рыб по предельному размеру и максимальному возрасту наблюдается половой диморфизм. Вне зависимости от географической изменчивости этих признаков, во всех исследованных районах самки достигают значительно большей предельной длины и возраста, чем самцы (Моисеев, 1953; Фадеев, 1987; Дьяков, 2014а).

В наших сборах самцы сахалинской камбалы были заметно мельче, чем самки, и имели длину 12,5–28 см и вес 17–206 г (в среднем 20,5 см и 82 г). Из них наиболее часто в уловах (78%) встречались особи длиной 19–23 см. В общей выборке самок аналогичные величины характеризовались большей вариабельностью. Значения длины тела колебались в пределах 13–35 см, а массы — 19–408 г, при средних показателях 21,9 см и 103 г. В уловах численно доминировали (75,8%) рыбы длиной 21–25 см.

В диапазоне выявленных размерно-весовых классов изменение полной массы тела W (г) с длиной AC (см) тесно коррелирует ($r = 0,98–0,99$) и описывается степенными уравнениями: $W = 0,0084AC^{3,0254}$ (для самцов), $W = 0,0066AC^{3,1118}$ (для самок), $W = 0,0071^{3,0864}$ (для рыб обоего

пола). Показатель степени, превышающий 3, свидетельствует об увеличении упитанности особей с линейным ростом. Этот параметр также показывает, что нарастание полной массы тела на единицу длины у самок происходит с большей скоростью, чем у самцов. По мнению Ю.П. Дьякова (2002), по всей вероятности, у камбал это происходит за счет более высокой массы яичников самок, в сравнении с семенниками самцов, что влияет на показатели общей массы тела.

Данных по размерно-весовым зависимостям для сахалинской камбалы других районов немного. В водах Сахалина линейный и степенной коэффициенты уравнения рассматриваемого вида соответственно составляют 0,0172 и 2,8066 (Сафронов, Тарасюк, 1989), а на Западной Камчатке у самцов они имеют значения 0,0175 и 2,7686, у самок — 0,0077 и 3,0544 (Дьяков, 2002).

В северной части Охотского моря самки сахалинской камбалы при длине 35 см (максимальная отмеченная нами длина в уловах) достигают массы соответственно 408 г (по данным прямых наблюдений) и 414 г (теоретически рассчитанная). На Сахалине рассчитанная по

формуле масса тела при соответствующей длине теоретически составляет 371 г, а на Западной Камчатке — 330 г (самцы) и 401 г (самки). По этому соотношению признаков сахалинская камбала исследуемого района существенно отличается от таковой, обитающей в водах Сахалина, и близка к западнокамчатской популяции вида.

В наших сборах возраст особей *L. sakhalinensis*, от которых были собраны отоиды, колебался от 3 до 21 лет. Максимальный возраст самцов составил 17 лет, самок — 21. Связь между размером и возрастом у самцов и самок описывается уравнениями степенного вида, в том числе у первых — $AC = 9,1754t^{0,3891}$ ($r = 0,93$), у вторых — $AC = 8,8296t^{0,408}$ ($r = 0,88$), где: AC — длина, см; t — возраст, лет. Показатели степени в уравнениях связи длины с возрастом показывают, что скорость нарастания длины тела у самок выше, чем у самцов. По этим уравнениям был рассчитан возраст рыб из массовых промеров отдельно по полу. В частности, было установлено, что возраст самого крупного отловленного самца длиной 28 см и массой 206 г теоретически составляет 18 лет. С учетом проведенной реконструкции, общий возрастной состав сахалинской камбалы в уловах был представлен непрерывным рядом 16 поколений возрастом 3–18 лет. Наряду с ними самая крупная самка имела возраст 21 лет. У самцов доминировали (73,7%) рыбы возрастных классов 6–10 лет, у самок численно преобладали (77,3%) особи возрастом 8–13 лет. Соответственно средний возраст первых составил 8,5, вторых — 9 лет.

Согласно классификации Д.Ф. Замахаева (1959), сахалинская камбала, как и другие виды камбал исследуемого района, характеризуется вторым типом размерно-половых соотношений. В таких популяциях среди мелких половозрелых особей преобладают самцы, а среди крупных — самки. По данным Ю.П. Дьякова (2014), на востоке Охотского моря самцы и самки сахалинской камбалы в целом встречаются в уловах примерно в равном соотношении, с небольшим преимуществом последних. Причем в его северной части доля самок у мелких рыб ниже, а начиная с особей длиной более 21 см — выше, чем у камбалы из восточной части водоема. У камбалы размером около 21 см и в этих районах соотношение полов равно. В первом районе размерная группа рыб 28–30 см полностью представлена самками, а во втором — отсутствие самцов отмечается у особей длиной 34–36 см в возрасте 14 лет.

В наших сборах сахалинской камбалы отмечено общее численное преобладание самцов, доля которых составила 58,4%. Наиболее часто они встречались среди рыб длиной до 21 см и 8-летнего возраста. В этой группе их относительное количество колебалось от 64,1 до 76,6% при среднем показателе 73,4% по размерным классам и от 61,1 до 76,7% (в среднем 69,6%) по возрастным категориям.

Среди более крупных рыб старшего возраста относительное количество самцов снижалось. Наиболее монотонно такие изменения проявились в размерных группах. В то же время среди особей 9–17-летнего возраста устойчивого численного доминирования особей одного пола над другим не наблюдалось, хотя в целом среди рыб этих поколений самки несколько превосходили (53,3%) самцов по численности. Самцы не отмечены лишь среди самых крупных особей возрастом 20 и 21 год.

Учитывая особенности обитания сахалинской камбалы на участках шельфа за пределами прибрежного лова камбал, можно полагать, что собранный материал вполне отражает естественную биологическую структуру ее запаса.

Хоботная камбала *Mizopsetta proboscidea* (Gilbert, 1896) в северной части Охотского моря присутствует в уловах часто, но в небольшом количестве (Черешнев и др., 2001). Это подтверждается и нашими наблюдениями. В процессе сбора основной части материала по хоботной камбале в 2008 г., выборка из 314 особей вида была получена в ходе тотального повидового учета уловов более 100 т камбал.

Хоботная камбала относится к группе мелких камбал. По ареалу самые крупные особи вида отмечены в северо-западной части Берингова и восточной части Охотского морей, где они могут достигать 42 см (Золотов, 2010; Дьяков, 2014а). Однако в первом районе хоботная камбала достигает такой длины в 13 лет (средняя длина самцов 21,9 см и масса 140 г, самок — 27,3 см и 258 г), а во втором — в 20 лет, при средних показателях для первых 31 см, для вторых — 34 см).

На севере и северо-востоке Тихого океана максимальные размеры хоботной камбалы составляют 40–41 см, где чаще всего в уловах встречаются особи длиной 15–20 см, массой 60–100 г (Андряшев, 1954; Фадеев, 2005; Kramer et al., 1995). У северного побережья Японии обычно встречаются в уловах особи этой камбалы длиной 21,7 см (Amaoka et al., 1995).

Снюрреводные съемки позволили установить, что в северной части Охотского моря хоботная камбала представлена в уловах особями размером от 9,9 до 36,7 см, массой (без внутренностей) от 6 до 523 г, при средних показателях 23,6 см и 129 г.

Самыми многочисленными в уловах были особи хоботной камбалы размерной группы 22–28 см (73,2%), массой 110–190 г (81,3%) (рис. 15).

Как и у других видов камбаловых рыб, у хоботной камбалы самцы были в среднем мельче самок. Их размеры и полная масса варьировали в пределах 16,5–32,3 см и 35–347 г при средних показателях 21 см и 97 г соответственно. При более высоких средних значениях длины и массы тела самок 23,9 см и 155 г, размах их размерно-весового ряда также был шире: первый показатель колебался от 9,9 до 36,7 см; второй — от 7 до 672 г.

У хоботной камбалы северной части Охотского моря между длиной и массой тела имеется тесная связь. После приведения соотношения признаков в паре «масса–длина» к линейному виду путем логарифмирования, коэффициент корреляции Пирсона составил $r = 0,97$.

Выявленная связь наилучшим образом аппроксимируется степенной функцией: $W = 0,0052L^{3,1697}$ для самцов; $W = 0,0106L^{2,9477}$ для самок; $W = 0,074AC^{3,0668}$ для рыб обоего пола, где: W — масса тела без внутренностей, г; AC — длина, см. Аналогичный характер связи приводит Ю.П. Дьяков (2002) для особей вида на шельфе Западной Камчатки, имеющей вид: $W = 0,0108L^{2,9689}$.

Несмотря на разницу в значениях константы и степенной части уравнений в формулах зависимости между длиной и массой тела у хоботной камбалы сравниваемых районов Охотского моря, оба уравнения, характеризующие прирост массы на единицу длины, показывают близкие характеристики.

Возрастной состав хоботной камбалы в наших сборах из снюрреводных и неводных уловов был представлен 20 поколениями рыб возрастом 3–15 (самцы) и 2–21 лет (самки). Среди первых доминировали особи возрастом 4–6 лет (83,9%); у вторых — рыбы в возрасте 5–10 лет (84%).

Высокая продолжительность жизни хоботной камбалы в северной части Охотского моря отмечена по ареалу впервые. По этому при-

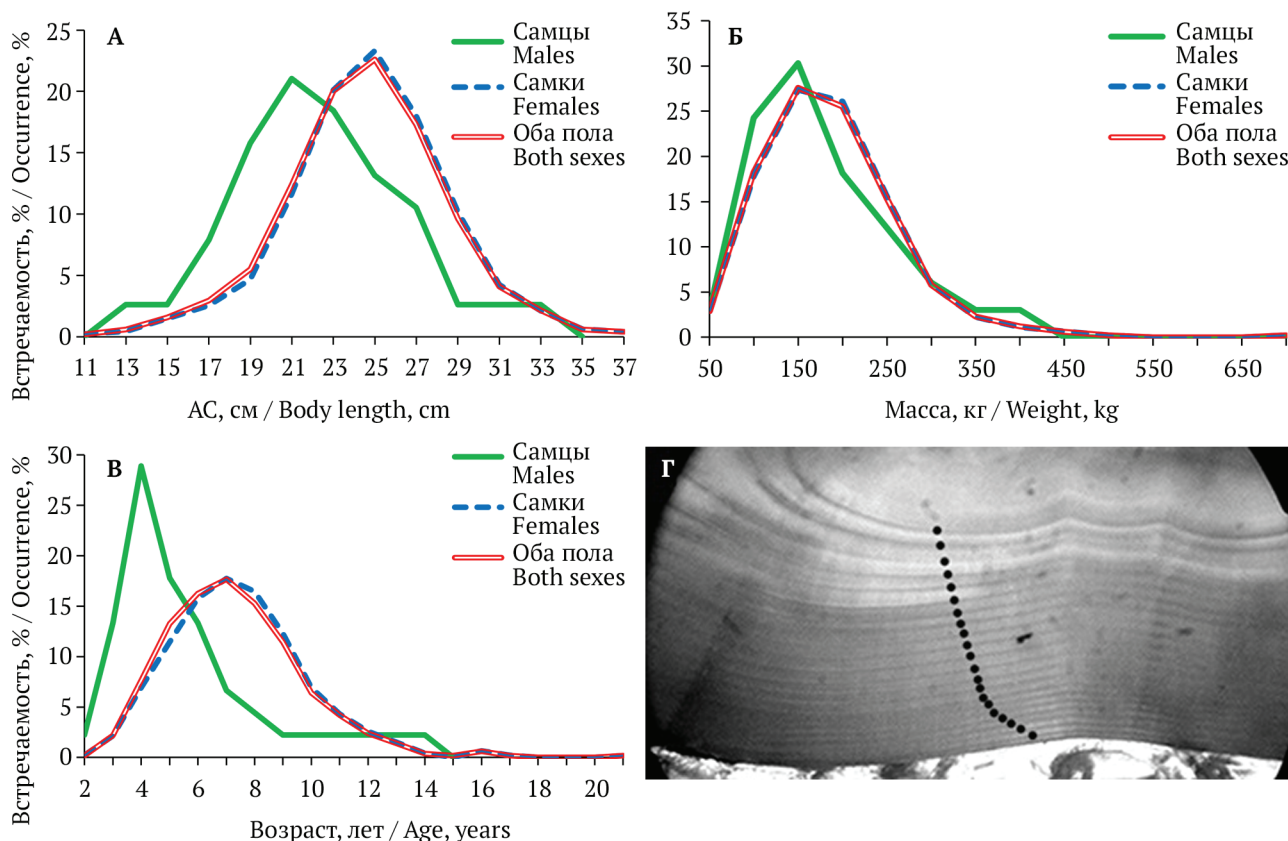


Рис. 15. Размерный (А), весовой (Б) и возрастной (В) состав хоботной камбалы. Г — фото отолита самки: AC 36,7 см, масса 742 г, возраст 21 год
Fig. 15. Size (A), weight (B) and age (B) composition of longhead dab. Г — photo of the otolith of female: body length 36.7 cm, weight 742 g, age 21 years

знаку хоботная камбала исследуемого района сходна с таковой из восточной части Охотского моря, где, по данным Ю.П. Дьякова (2014а), максимальный возраст особей этого вида составляет 20 полных лет, причем в этой возрастной группе присутствуют не только самки, но и определенная доля самцов. В западной части Берингова моря предельный возраст этой камбалы не превышает 13 лет (Золотов, 2010).

Выявленный у хоботной камбалы северной части Охотского моря половой диморфизм по длине, массе и возрасту характерен и для популяций вида из района Западной Камчатки, а также для других видов камбаловых рыб. По мнению ряда исследователей (Моисеев, 1953; Фадеев, 1987; Токранов, 1995; Дьяков, 2002), такой тип диморфизма обусловлен разной продолжительностью жизни самцов и самок и особенностями их роста в онтогенезе.

Соотношение самцов и самок у хоботной камбалы подвержено изменению как по районам, так и в межгодовом плане. Так, в водах Западной Камчатки в начале 30-х гг. XX века самки в уловах численно несколько доминировали (55,3%) над самцами (Суворов и др., 1937, цит. по Дьякову, 2014а).

Судя по имеющимся в работе Ю.П. Дьякова (2002) данным по индивидуальной продукции массовых видов камбал западнокамчатского шельфа, с указанием объема выборок отдельно для самцов и самок, численность особей разного пола хоботной камбалы близкая к равному соотношению, с небольшим доминированием самцов. Проведенный автором анализ многолетних архивных материалов КамчатНИРО за период с 1963 по 1989 гг. показал, что доля самок за этот период изменялась от 29,4 до 62,9% и была в среднем ниже относительно числа самцов — 38,6%.

У хоботной камбалы исследуемого района наблюдается сильное численное преобладание самок над самцами. Низкая численность самцов наблюдалась на большинстве исследованных участков, на остальных они отсутствовали в уловах. Этим объясняется факт, что общий размерно-весовой и возрастной состав хоботной камбалы фактически повторяет таковой самок.

Полярная камбала *Liopsetta glacialis* Pallas, 1776 относится к числу тех видов камбал, биология которых в азиатской части ареала до настоящего времени изучена слабо. Большинство

таких исследований проведено в Белом и Баренцевом морях, где первые сведения о биологии вида датируются 1929 г. (Суворов, 1929, цит. по Николаеву, 1955). В дальнейшем появляется ряд работ, посвященных биологическим особенностям популяций вида, обитающих в западной части Арктического бассейна (Есипов, 1949; Николаев, 1955; Семушин и др., 2015; Фукс, Семушин, 2017; Фукс, 2020; Aronovich et al., 1975). По данным авторов, в Белом море полярная камбала достигает 33–35 см в возрасте 12–13 лет. В Мезенском заливе этого моря и Воронке предельный возраст особей достигает 16–20 лет, а в Онежском заливе максимальная длина, масса и возраст у самок составили 22 см, 231 г и 15 лет, у самцов — 15,5 см, 85 г и 20 лет. В выборке из траловых уловов в Двинском заливе доминировали группы самок размером 16–19 см и самцов 13–15 см; средние размеры самок составили 17 см и 79,6 г, самцов — 14,5 см и 39,4 г. В возрастной структуре преобладали особи 2–4 лет. Соотношение самок и самцов составляло 1:0,8. В Баренцевом море ее максимальный зафиксированный размер и возраст составляют 34,5 см и 12 лет. В юго-восточной части Баренцева моря полярная камбала представлена особями длиной 4–30 см возрастом 1–28 лет. Средний возраст самок составляет 7–9, самцов — 6–7 лет.

Сведений о биологических показателях полярной камбалы из восточной части ареала немного. По нашему мнению, слабый интерес к изучению биологии полярной камбалы специалистами прикладной и академической науки, вероятно, в первую очередь связан с тем, что в северной части Тихого океана эта камбала не достигает высокой численности и как объект рыболовства относится к второстепенным видам, не имеющим в настоящее время промыслового значения. Кроме того, полярная камбала редко присутствует в уловах при промысле камбал в летнее время. Она образует скопления лишь в период нереста, который происходит зимой. Низкие температуры в это время года, удаленность ее нерестилищ и сложная транспортная схема затрудняют проведение работ по сбору первичного материала. В этой связи сведения по биологии полярной камбалы в северной части Тихого океана крайне скудны, и информация о ней обычно ограничена включением данной камбалы в аннотированные списки рыб того или иного района. Среди немногих работ можно отметить публикации Крамера с соавторами и

Морроу (Kramer et al., 1995; Morrow, 1980). По сведениям этих авторов, в северо-восточной части Тихого океана самые крупные особи вида достигают 24 см, а у побережья Аляски — 35 см.

По данным О.А. Золотова (2007), в Карагинском заливе Берингова моря полярная камбала в траловых уловах была представлена самцами длиной 12,5–22 см (масса тела 21–104 г) в возрасте 3–6 лет и самками длиной 6–18 см (масса тела 6–74 г) в возрасте 3–5 лет. Средняя длина и масса самцов и самок составили: 10,9 и 17,6 см и 34–62 г соответственно. Минимальные и максимальные значения длины тела у самцов равнялись соответственно 9,2–22,8 см, массы тела 8–152 г и возраста 2–10 полных лет, а средние значения — 16,4 см, 45 г, 4,9 года. Самки в целом были крупнее и имели большую продолжительность жизни. Их длина, масса и возраст колебались в пределах 9,3–30,2 см, 8–322 г и 2–12 лет, а средние значения этих показателей равнялись соответственно 19,2 см, 80 г и 5 лет. В темпоральном отношении доля самок в уловах сохранялась стабильно высокой и составила в 2003 г. 57,7%, в 2005 г. — 58,9%.

По имеющимся у нас материалам, исследовательские уловы полярной камбалы в северной части Охотского моря были представлены особями длиной от 9,2 до 30,3 см, массой 8–322 г, возрастом 2–12 полных лет. Модальную группу (79,7% от числа исследованных рыб) слагали 3–6-летние особи длиной 14–22 см (рис. 16).

В динамике соотношения полов проявляется та же закономерность, что и у других видов камбал: достаточно высокая доля самцов среди мелких рыб младших возрастных групп, прогрессирующая убыль с возрастом и отсутствие их среди особей предельных возрастных групп 11 и 12 лет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя краткие итоги, можно заключить, что сложившееся в литературе представление о камбалах северной части Охотского моря как о мелких видах, обитающих в экстремальных условиях (Моисеев, 1953; Фадеев, 1987; Борец, 1997), наши данные не подтверждают. В исследуемом районе камбалы достигают максимального размера и возраста, сопоставимых или даже превышающих таковые у аналогичных видов из сопредельных районов Охотского моря и в целом Северной Пацифики.

В ходе многолетних исследований камбаловых в северной части Охотского моря была выявлена долговременная динамика биологической структуры этих видов рыб. Наибольшие изменения произошли у белокорого палтуса. В многолетней динамике размерно-возрастного состава и соотношения полов желтоперой и желтобрюхой камбал тенденция резкого омоложения рыб в уловах в первые годы промыслового освоения их запасов проявилась довольно отчетливо. В дальнейшем, при сложившейся в 2010–2017 гг. интенсивности промысла, промыслово-биологические показатели этих камбал стабилизировались на сравнительно низком уровне хорошо облавливаемых популяций.

Биологическая структура черного палтуса, звездчатой, палтусовидной, сахалинской и полярной камбал характеризовалась стабильностью и изменялась слабо. У одних видов (черный палтус) это связано с высокой численностью и хорошей воспроизводительной способностью, обеспечивающими устойчивость к промысловому воздействию. У других обусловлено образованием скоплений либо зимой в период ледостава (полярная камбала), либо коротким по времени периодом нереста ранним летом (звездчатая камбала). У третьих (северная палтусовид-

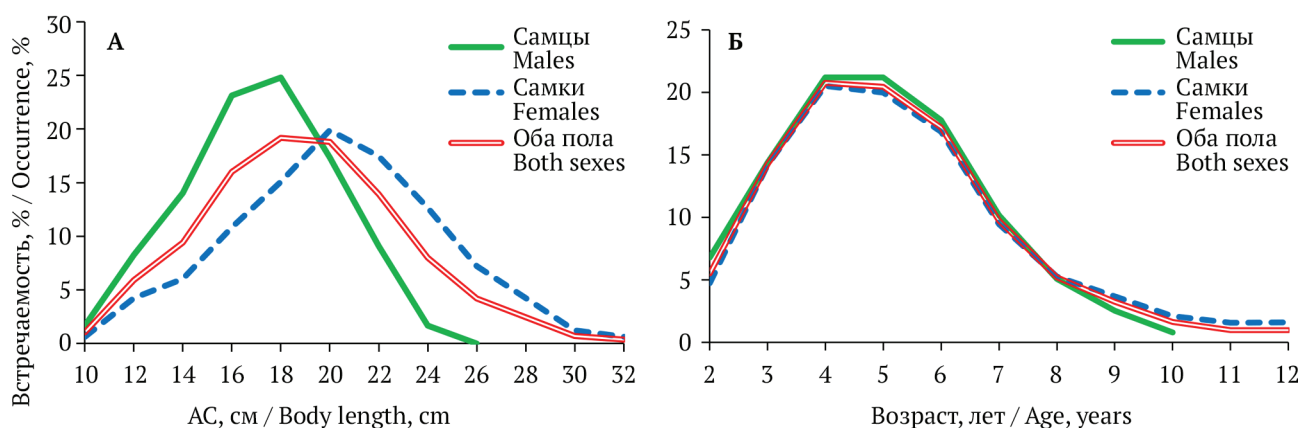


Рис. 16. Размерный (А) и возрастной (Б) состав уловов полярной камбалы
Fig. 16. Size (A) and age (B) composition of the catches of Arctic flounder

ная и сахалинская камбалы) — вследствие особенностей обитания на шельфе и слабой доступности для прибрежного рыболовства.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- Андряшев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР: Моногр. М.; Л.: Изд. Зоол. ин-та АН СССР, 566 с.
- Асеева Н.Л., Левицкая А.В. 2015. Динамика промысла черного палтуса в Охотском море / Матер. VI Всерос. науч.-практ. конф. «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование» (24–26 марта 2015 г. Петропавловск-Камчатский). Ч. II. С. 14–17.
- 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.
- Вернидуб М.Ф., Панин К.И. 1937. Некоторые данные о систематическом положении и биологии тихоокеанского представителя рода *Reinhardtius* // Ученые записки ЛГУ. № 15. С. 44–52.
- Вышегородцев В.А., Панфилов А.М. 2001. О результатах донной траловой съемки в северной части Охотского моря на НИС «Зодиак» в августе–сентябре 2000 г. / Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Вып. 1. Магадан: МагаданНИРО. С. 7–36.
- Гудков П.Л., Хованский И.Е. 2002. Белокорый палтус прибрежных акваторий п-ова Кони (северная часть Охотского моря) // Вопр. рыболовства. Т. 3, № 4. С. 614–621.
- Датский А.В., Андронов П.Ю. 2007. Ихтиоцен верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 261 с.
- Дьяков Ю.П. 1985. Популяционная структура черного палтуса северной части Тихого океана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Ин-т биологии моря ДВНЦ АН СССР. 22 с.
- 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. С. 954–999.
- Дьяков Ю.П. 2014а. Размерно-половая и половозрастная структура популяций дальневосточных камбал (*Pleuronectidae*) // Изв. ТИНРО. Т. 177. С. 77–113.
- Дьяков Ю.П. 2014б. Половозрастная структура и воспроизводство желтоперой камбалы (*Limanda aspera*) восточной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 178. С. 68–86.
- Есипов В.К. 1949. Промысловые рыбы СССР: Моногр. М., Л.: Пищепромиздат. 787 с.
- Замахеев Д.Ф. 1959. О типах размерно-половых соотношений у рыб // Тр. Моск. ин-та рыб. пром. и хоз-ва (Мосрыбвтуз). Вып. 10. С. 183–209.
- Золотов А.О. 2007. О предельном возрасте камбал (*Pleuronectidae*) Охотского и Берингова морей и тихоокеанского побережья Камчатки / Матер. VIII Междунар. науч. конф., посвящ. 275-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732–1733 гг.). Петропавловск-Камчатский. С. 253–255.
- Золотов А.О. 2010. Камбалы западной части Берингова моря: динамика численности и особенности биологии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 20 с.
- Иванкова З.Г. 2000. Биология и состояние запасов камбал залива Петра Великого. 1. Желтоперая и малоротая камбалы // Изв. ТИНРО. Т. 127. С. 188–202.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 352 с.
- Лачугин А.С. 1998. О возможностях промыслового освоения палтусов в северной части Охотского моря / Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения: Тез. докл. Магадан. С. 85–86.
- Моисеев П.А. 1953. Треска и камбалы дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 40. 288 с.
- Моисеев П.А. 1955. Новые данные о распространении белокорого палтуса // Доклады АН СССР. Т. 105. № 2. С. 374–375.
- Мухаметов И.Н. 2001. К изучению воспроизводства азиатского стрелозубого палтуса *Atheresthes evermanni* в тихоокеанских водах Северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 41, № 3. С. 353–357.
- Мухаметов И.Н. 2014. Палтусы прикурильских вод: биология, состояние запасов, перспективы промысла: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ФГУП ВНИРО. 24 с.
- Мухаметов И.Н., Бирюков И.А., Тарасюк С.Н., Полтев Ю.Н. 2000. Сезонное распределение черного *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* и азиатского стрелозубого *Atheresthes evermanni* палтусов в районе тихоокеанской стороны Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки / Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: ВНИРО. С. 96–104.

- Николаев А.П. 1955. Полярная камбала Онежского залива Белого моря // Вопр. ихтиологии. Вып. 5. С. 85–94.
- Николенко Л.П. 1993. Черный палтус / Моря СССР. Т. IX: Охотское море. Вып. 2. СПб.: Гидрометеоздат. С. 115–121.
- Николенко Л.П. 1998а. Распределение икры, личинок и пелагической молоди черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides*) в Охотском море // Биология моря. Т. 24, № 1. С. 16–20.
- Николенко Л.П. 1998б. Биология и промысел черного палтуса Охотского моря : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 23 с.
- Николенко Л.П., Катугин О.Н. 1998. Генетическая дифференциация черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в Охотском море и сопредельных водах // Изв. ТИНРО. Т. 24. С. 251–270.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть. 448 с.
- Новиков Н.П. 1964. Основные черты биологии тихоокеанского белокорого палтуса (*Hippoglossus hippoglossus stenolepis* Schmidt) в Беринговом море // Тр. ВНИРО. Т. 49. Изв. 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., Снытко В.А., Долгих И.П. 1992. Промысловый атлас дальневосточных морей: Моногр. Владивосток: ТИНРО. 120 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.
- Орлов А.М. 2000. Представители оregonской фауны у азиатских берегов / Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: ВНИРО. С. 187–214.
- Орлов А.М., Токранов А.М. 2014. Распределение, некоторые черты биологии и динамика уловов желтоперой, четырехбугорчатой, сахалинской и колючей камбал в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. № 3. С. 29–51.
- Петрова-Тычкова М.А. 1952. Некоторые данные по биологии желтоперой камбалы из бух. Нагаево // Изв. ТИНРО. Т. 37. С. 254.
- Петрова-Тычкова М.А. 1954. К биологии желтоперой камбалы из Олюторского залива // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 341–343.
- Питрук Д.Л. 1988. Новые данные о сахалинской камбале *Limanda sakhalinensis* Hubbs // Вопр. ихтиологии. Т. 28, № 1. С. 147–149.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб : Моногр. М.: Пищ. пром-ть. 376 с.
- Сафронов С.Н., Тарасюк С.Н. 1989. Морфоэкологическая характеристика и таксономический статус сахалинской лиманды *Limanda sakhalinensis* // Вопр. ихтиологии. Т. 29, № 4. С. 539–549.
- Семенов Ю.К. 2004. Черный палтус Северо-Охотоморской подзоны: промысел и биология // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Вып. 2. Магадан: МагаданНИРО. С. 136–148.
- Семенов Ю.К. 2009. Биологические показатели черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* северной части Охотского моря и современное состояние его промысла // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Вып. 3. Магадан: МагаданНИРО. С. 259–267.
- Семенов Ю.К. 2012. Промыслово-биологическая характеристика черного палтуса Северо-Охотоморской подзоны в 2011 г. // Отчетная сессия МагаданНИРО по результатам научных исследований 2011 г. Вып. 4. С. 86–91.
- Семенов Ю.К. 2014. Черный палтус (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*): промысел, биология, состояние запасов по результатам исследований 2013 г., прогноз ОДУ / Обзор науч.-исслед. работы лаборатории морских промысловых рыб МагаданНИРО в 2013 г. / Деп. в ВИНТИ. № 300-В2014. 321 с.
- Семушин А.В., Фукс Г.В., Шилова Н.А. 2015. Камбаловые Белого моря: современные данные о биологии полярной камбалы *Liopsetta glacialis*, речной камбалы *Platichthys flesus* и ершоватки *Limanda limanda* // Вопр. ихтиологии. Т. 55, № 4. С. 413–425.
- Смирнов А.А., Семенов Ю.К., Сырников А.В. 2004. Состав прилова и его биологические характеристики при сетном промысле черного палтуса в сентябре–декабре 2003 г. // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Вып. 2. Магадан: МагаданНИРО. С. 149–164.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2009. Рыбы залива Петра Великого: Моногр. Владивосток: Дальнаука. 376 с.
- Токранов А.М. 1995. Размерно-половая структура рогатковых рыб рода *Triglops* (Cottidae) в прибрежных водах Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 35, № 1. С. 134–136.
- Токранов А.М., Заварина С.В. 1992. Размерно-возрастная структура и соотношение полов желтобрюхой морской камбалы *Pleuronectes quadritu-*

- berculatus* на западнокамчатском шельфе // Вopr. ихтиологии. Т. 32, № 3. С. 27–35.
- 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. 1971. Биология и промысел тихоокеанских камбал: Моногр. Владивосток: Дальиздат. 100 с.
- Фадеев Н.С. 1987. Северотихоокеанские камбалы: распространение и биология: Моногр. М.: Агропромиздат. 175 с.
- Фадеев Н.С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр. 366 с.
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин А.В., Шестаков А.В., Волобуев В.В. 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря: Моногр. Владивосток: Дальнаука. 204 с.
- Фукс Г.В. 2020. Отолитометрия полярной камбалы (*Liopsetta glacialis*) прибрежных районов морей Северного рыбохозяйственного бассейна: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Архангельск. 24 с.
- Фукс Г.В., Семушин А.В. 2017. Максимальный возраст полярной камбалы *Liopsetta glacialis*, речной камбалы *Platichthys flesus* и ершоватки *Limanda limanda* в прибрежных водах Северного рыбохозяйственного бассейна // Изв. КГТУ. № 46. С. 47–59.
- Харитонов Е.В. 1999. Камбалы прибрежной зоны Анадырско-Наваринского района / Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов: Тез. докл. конф. мол. ученых. Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 104–106.
- 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., Архандеев М.В., Ильинский Е.Н. 2000. Состав, распределение и состояние запасов донных рыб у Западной Камчатки в 2000 г. // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. Вып. IV. С. 227–257.
- Чикилев В.Г., Пальм С.А. 1999. Распределение и биологическая характеристика белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis* на шельфе северо-западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 126. С. 262–270.
- Шерстков А.С. 2015. Биологическая характеристика и перспективы промысла камбаловых Онежского залива Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград. 23 с.
- Шунтов В.П. 1985. Биологические ресурсы Охотского моря: Моногр. М.: Агропромиздат. 224 с.
- Alton M.S., Bakkala R.G., Walters G.E., Munro P.T. 1988. Greenland Turbot *Reinhardtius hippoglossoides* of the Eastern Bering Sea and Aleutian Islands Region // Tec. Rep. Nat. Mar. Fish. Serv. № 71. 31 p.
- Amaoka K., Nakaya K., Yabe M. 1995. The Fishes of Northern Japan. Sapporo. 391 p.
- Aronovich T.M., Doroshev S.I., Makhotin V.M. 1975. Egg incubation and larval rearing of Navaga (*Eleginus navaga* Pall.), Polar Cod (*Boreogadus saida* Lepechin) and Arctic Flounder (*Liopsetta glacialis* Pall.) in the laboratory // Aquaculture. Vol. 6. P. 233–242.
- Clements W.A., Wilby G.V. 1961. Fishes of the Pacific Coast of Canada // Bull. Res. Bd. № 68. P. 1–368.
- Coad B.W., Reist J.D. 2004. Annotated List of the Arctic Marine Fishes of Canada // Can. Man. Rep. of Fisheries and Aquatic Sciences 2674. 112 p.
- Dunlop H.A., Bell F.H., Myhre R.J., Hardman W.H., Southward M. 1964. Investigation, utilization and regulation of the Halibut in Southeastern Bering Sea. Seattle, Washington. 72 p.
- Dunn J.R., Sample T.M. 1976. Greenland halibut (family Pleuronectidae) / Demersal fish and shellfish resources of the Eastern Bering Sea in the baseline year 1975. In eds. by Pereya W.T., et al. Proc. Rep., Northwest Alaska Fish. Cent., NOAA, Seattle, WA 98115-0070. P. 475–487.
- Hardman W.H. 1970. The size, age, and sex composition of North American setline catches of halibut (*Hippoglossus hippoglossus stenolepis*) in Bering Sea, 1964–1970 // Ibid. № 8. 31 p.
- Kramer D.E., Barss W.H., Paust B.C., Bracken B.E. 1995. Guide to Northeast Pacific flatfishes // Mar. Adv. Bull. № 47. 104 p.
- Kramer D.E., Barss W.H., Paust B.C., Bracken B.E. 2008. (Second Edition). Guide to Northeast Pacific flatfishes: Families Bothidae, Cynoglossidae and Pleuronectidae // Alaska Sea Grant College Program Mar. Adv. Bull. № 47. 114 p.
- Matta M.E. 2012. Alaska plaice (*Pleuronectes quadrituberculatus*) // Resource Ecology and Fisheries Management Division, Alaska Fisheries Science Center, Seattle. 5 p.
- Matta M.E., Black B.A., Wilderbuer T.K. 2010. Climate-driven synchrony in otolith growth-increment chronologies for three Bering Sea flatfish species // Mar. Ecol. Prog. Ser. 413. P. 137–145.
- Matta M.E., Kimura D.K. 2012. Age determination manual of the Alaska Fisheries Science Center Age and Growth Program. U.S. Dep. of Com. Seattle, Washington. 99 p.
- Morrow J.E. 1980. The freshwater fishes of Alaska // Alaska Northwest Publishing Co., Anchorage, AK. 248 p.

- Munk K.M. 2001. Maximum Ages of Groundfishes in Watters of Alaska and British Columbia and Considerations of Age Determination // Alaska Fish. Res. Bull. Vol. 8, № 1. P. 10–21.
- Nikolenko L.P. 1998a. The drifting migrations of Greenland turbot *Reinhardius hippoglossoides* in Okhotsk Sea // PICES Workshop on the Okhotsk Sea and Adjacent Areas. Vladivostok. 63 p.
- Nikolenko L.P. 1998b. Numerous of juvenile Pacific Halibut (*Hippoglossus Stenolepis*) on the Western Kamchatka shelf in 1982–1992 // PICES Workshop on the Okhotsk Sea and Adjacent Areas. Vladivostok, 64 p.
- Nikolenko L.P. 1998в. Abundance of young halibut along the Western Kamchatka shelf in 1982–1992 // PICES Sci. Rep. № 6. P. 367–371.
- Orcutt H.G. 1950. The life history of the starry flounder *Platichthys stellatus* (Pallas) // Calif. Det. Fish Game. Fish Bull. № 78. 64 p.
- Pruter A.T., Alverson D.L. 1962. Abundance, distribution, and growth of flounders in the South-Eastern Chukchi Sea // J. Cons. Intern. Explor. Mer. Vol. 27, № 1. P. 81–99.
- Vatulina L.P. 1994. Dynamics in the Number of Black Halibut (*Reinhardius hippoglossoides*) from Western Kamchatka in 1976–1990 / Int. Simp. of North Pacific flatfish. Anchorage. P. 32–33.
- 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
- 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.
- Aseeva N.L., Levitskaya A.V. Dynamics of greenland halibut fishery in the Okhotsk Sea. Mater. VI Vseros. nauch.-prakt. konf. "Prirodnyye resursy, ikh sovremennoye sostoyaniye, okhrana, promyslovoye i tekhnicheskoye ispol'zovaniye" (24–26 marta 2015 g. Petropavlovsk-Kamchatsky). Part II. Petropavlovsk-Kamchatsky, 2015, pp. 14–17. (In Russian)
- Balykin P.A. Sostoyanie i resursy rybolovstva v zapadnoi chasti Beringovogo 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 ichthyofaunas of the Russian shelf of the Far Eastern seas: composition, structure, functional elements and commercial significance]. Vladivostok: TINRO-Centre, 1997, 217 p.
- Vernidub M.F., Panin K.I. Some data on the systematic position and biology of the Pacific representative of the genus *Reinhardtius*. *Uchenyye zapiski LGU*, 1937, no. 15, pp. 44–52. (In Russian)
- Gudkov P.L., Khovansky I.E. White halibut in the coastal waters of the Koni Peninsula (northern part of the Sea of Okhotsk). *Problems of fisheries*, 2002, vol. 3, no. 4, pp. 614–621. (In Russian)
- Datsky A.V., Andronov P.Y. *Ikhtiotsen verkhnego shel'fa severo-zapadnoy chasti Beringova morya* [Ichthyofauna of the upper shelf of the northwestern Bering Sea]. Magadan: NESC FEB RAS, 2007, 261 p.
- Dyakov Y.P. *Populyatsionnaya struktura chernogo paltusa severnoy chasti Tikhogo okeana. Avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Population structure of the black halibut of the North Pacific Ocean: Author's abstract. dis. cand. biol. sci.]. Vladivostok: Institute of Marine Biology, Far East Scientific Center, USSR Academy of Sciences, 1985, 22 p.
- 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. Size-sex and sex-age structure in populations of Far-Eastern Flounders (*Pleuronectidae*). *Izvestiya TINRO*, 2014, vol. 177, pp. 77–113. (In Russian)
- Dyakov Y.P. Sex-age structure and reproduction of yellowfin sole (*Limanda aspera*) in the eastern part of the Okhotsk Sea. *Izvestiya TINRO*, 2014, vol. 178, pp. 68–86. (In Russian)
- Yesipov V.K. *Promyslovyye ryby SSSR* [Commercial fish of the USSR]. Moscow, Leningrad: Pishchepromizdat, 1949, 787 p.
- Zamakhayev D.F. On the types of size-sex relationships in fish. *Tr. Mosk. in-ta ryb. prom. i khoz-va*, 1959, issue 10, pp. 183–209. (In Russian)
- Zolotov A.O. Maximum ages of flounders (*Pleuronectidae*) in the Okhotsk and Bering Sea and on the Pacific coast of Kamchatka. *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*. Materials of VIII international scientific conference. Petropavlovsk-Kamchatsky, 2007, pp. 253–255. (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.
- Ivankova Z.G. Biology and stock condition of flounders in Peter the Great Bay. 1. Yellowfin sole and

- korean flounder. *Izvestiya TINRO*, 2000, vol. 127, pp. 188–202. (In Russian)
- Lakin G.F. *Biometriya* [Biometrics]. Moscow: Higher school, 1980, 293 p.
- Lachugin A.S. On the possibilities of commercial development of halibut in the northern part of the Sea of Okhotsk. *Severo-Vostok Rossii: problemy ekonomiki i narodonaseleniya*. Abstracts report. Magadan, 1998, pp. 85–86.
- Moiseev P.A. Cod and flounders of Far-Eastern seas. *Izvestiya TINRO*, 1953, vol. 40, 287 p. (In Russian)
- Moiseev P.A. New data on the distribution of white halibut. *Doklady AN SSSR*, 1955, vol. 105, no. 2, pp. 374–375. (In Russian)
- Mukhametov I.N. To the study of reproduction of the Asian arrow-toothed halibut *Atheresthes evermanni* in the Pacific waters of the Northern Kuril Islands. *Journal of Ichthyology*, 2001, vol. 41, no. 3, pp. 353–357. (In Russian)
- Mukhametov I.N. *Paltusy prikurilskikh 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.
- Mukhametov I.N., Biryukov I.A., Tarasyuk S.N., Poltev Y.N. Seasonal distribution of black *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* and Asian arrow-toothed *Atheresthes evermanni* halibut in the area of the Pacific side of the Northern Kuril Islands and South-Eastern Kamchatka. *Commercial biological studies of fish in the Pacific waters of the Kuril Islands and adjacent areas of the Okhotsk and Bering Seas in 1992–1998*. Moscow: VNIRO, 2000, pp. 96–104. (In Russian)
- 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. Black halibut. *Seas of the USSR*. T. IX: Sea of Okhotsk, vol. 2. S.-Pb.: Gidrometeoizdat, 1993, pp. 115–121.
- 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)
- Nikolenko L.P. *Biologiya i promysel chernogo paltusa Okhotskogo morya : Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Biology and fishing of black halibut in the Sea of Okhotsk: Author's abstract. Dis. ... cand. biol. sci.]. Vladivostok, 1998, 23 p.
- Nikolenko L.P., Katugin O.N. Genetic differentiation of the black halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in the Sea of Okhotsk and adjacent waters. *Izvestiya TINRO*, 1998, vol. 124 (1), pp. 251–270. (In Russian)
- Nikolsky G.V. *Teoriya dinamiki stada ryb* [Theory of fish herd dynamics]. Moscow: Food. prom-st, 1974, 448 p.
- 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., Snytko V.A., Dolgikh I.P. *Promyslovyy atlas dalnevostochnykh morey* [Fishing atlas of the Far Eastern seas]. Vladivostok: TINRO, 1992, 120 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)
- Orlov A.M. Representatives of the Oregon fauna off the Asian coast. *Commercial and biological studies of fish in the Pacific waters of the Kuril Islands and adjacent areas of the Okhotsk and Bering Seas in 1992–1998*. Moscow: VNIRO, 2000, pp. 187–214. (In Russian)
- Orlov A.M., Tokranov A.M. Distribution, some features of biology and dynamics of catches of yellowfin, four-tubercle, Sakhalin and spiny flounder in the Pacific waters of the Northern Kuril Islands and South-Eastern Kamchatka. *Vestnik AGTU*, 2014, series: Fisheries, no. 3, pp. 29–51. (In Russian)
- Petrova-Tychkova M.A. 1952. Some data on the biology of yellowfin flounder from the Bay Nagaev. *Izvestiya TINRO*, 1952, vol. 37, p. 254. (In Russian)
- Petrova-Tychkova M.A. On the biology of yellowfin flounder from Olyutorsky Bay. *Izvestiya TINRO*, 1954, vol. 41, pp. 341–343. (In Russian)
- Pitruk D.L. New data on the Sakhalin flounder *Limanda sakhalinensis* Hubbs. *Journal of Ichthyology*, 1988, vol. 28, pp. 147–149. (In Russian)
- Pravdin I.F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* [Manual of Studies on Fishes]. Moscow: Pishchevaya Promyshlennost, 1966. 376 p.
- 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.
- Semenov Y.K. Black halibut of the North Sea of Okhotsk subzone: fishing and biology. *State of fishery research in the basin of the northern part of the Sea of Okhotsk*, 2004, vol. 2, Magadan: MagadanNIRO, pp. 136–148. (In Russian)
- Semenov Y.K. Biological indicators of the black halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in the northern

- part of the Sea of Okhotsk and the current state of its fishery. *State of fishery research in the basin of the northern part of the Sea of Okhotsk*, 2009, vol. 3, Magadan: MagadanNIRO, pp. 259–267. (In Russian)
- Semenov Y.K. Commercial and biological characteristics of black halibut in the North Sea of Okhotsk subzone in 2011. *Reporting session of Magadan-NIRO on the results of scientific research in 2011*, 2012, vol. 4, Magadan: MagadanNIRO, pp. 86–91. (In Russian)
- Semenov Y.K. 2014. Black halibut (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*): fishing, biology, stock status based on research results in 2013, TAC forecast. *Review of scientific research. work of the laboratory of marine commercial fish MagadanNIRO in 2013*. Dep. in VINITI, no. 300-B2014, 321p.
- Semushin A.V., Fuks G.V., Shilova N.A. Flatfishes of the White Sea: new data on the biology of the arctic flounder *Liopsetta glacialis*, european flounder *Platichthys flesus*, and common dab *Limanda limanda*. *Journal of Ichthyology*, 2015, vol. 55, no. 4, pp. 527–539.
- Smirnov A.A., Semenov YU.K., Syrnikov A.V. Composition of bycatch and its biological characteristics in the net fishery for black halibut in September–December 2003. *State of fishery research in the basin of the northern part of the Sea of Okhotsk*, 2004, vol. 2, Magadan: MagadanNIRO, pp. 149–164. (In Russian)
- Sokolovskiy A.S., Sokolovskaya T.G., Yakovlev Y.M. *Ryby zaliva Petra Velikogo* [Fish of the Peter the Great Bay]. Vladivostok: Dalnauka, 2009, 376 p.
- Tokranov A.M. Size and sex structure of slingshot fishes of the genus *Triglops* (Cottidae) in the coastal waters of Kamchatka. *Journal of Ichthyology*, 1995, vol. 35, no. 1, pp. 134–136.
- Tokranov A.M., Zavarina S.V. Size-age structure and sex ratio of the yellow-bellied sole *Pleuronectes quadrituberculatus* on the Western Kamchatka shelf. *Journal of Ichthyology*, 1992, vol. 32, pp. 27–35.
- 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 tikhookeanskikh kambal* [Biology and fishing of Pacific flounders]. Vladivostok: Dalizdat, 1971, 98 p.
- 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 V.V., Chereshev I.A., Nazarkin M.V., Shestakov A.V., Volobuev V.V. *Katalog morskikh i presnovodnykh ryb severnoy chasti Okhotskogo morya* [Catalog of marine and freshwater fishes of the northern part of the Sea of Okhotsk]. Vladivostok: Dalnauka, 2003, 204 p.
- Fuks G.V. *Otolitometriya polyarnoy kambaly (Liopsetta glacialis) pribrezhnykh rayonov morey Severnogo rybokhozyaystvennogo basseyna: Avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Otolitometry of the polar flounder (*Liopsetta glacialis*) of the coastal areas of the seas of the Northern fishery basin: Author's abstract. dis. cand. biol. sci.]. Arkhangelsk, 2020, 24 p.
- Fuks G.V., Semushin A.V. Maximum age of the polar flounder *Liopsetta glacialis*, river flounder *Platichthys flesus* and ruffed fish *Limanda limanda* in the coastal waters of the Northern fishery basin. *Izvestiya KGTU*, 2017, no. 46, pp. 47–59. (In Russian)
- Kharitonova E.V. Flounder of the coastal zone of the Anadyr-Navarinsky Region. *Tez. dokl. konf. mol. Uchenykh*, Vladivostok: TINRO-Center, 1999, pp. 104–106.
- Chereshev 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., Arkhandeev M.V., Ilyinsky E.N. *Composition, distribution and state of demersal fish stocks near Western Kamchatka in 2000*. Tr. KB TIG FEB RAS, 2000, vol. IV, pp. 227–257. (In Russian)
- Chikilev V.G., Palm S.A. Distribution and biological characteristics of the halibut *Hippoglossus stenolepis* on the shelf of the Northwestern Bering Sea. *Izvestiya TINRO*, 1999, vol. 126, pp. 262–270. (In Russian)
- Sherstkov A.S. *Biologicheskaya kharakteristika i perspektivy promysla kambalovykh Onezhskogo zaliva Belogo morya: Avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Biological characteristics and prospects for flounder fishing in the Onega Bay of the White Sea: Abstract of thesis. dis. cand. biol. sci.]. Kaliningrad, 23 p.
- Shuntov V.P. *Biologicheskiye resursy Okhotskogo morya* [Biological Resources of the Sea of Okhotsk]. Moscow: Agropromizdat, 1985, 224 p.
- Alton M.S., Bakkala R.G., Walters G.E., Munro P.T. Greenland Turbot *Reinhardtius hippoglossoides* of the Eastern Bering Sea and Aleutian Islands Region. *Tec. Rep. Nat. Mar. Fish. Serv.*, 1988, no. 71, 31 p.
- Amaoka K., Nakaya K., Yabe M. *The Fishes of Northern Japan*. Sapporo, 1995, 391 p.
- Aronovich T.M., Doroshev S.I., Makchotin V.M. Egg incubation and larval rearing of Navaga (*Eleginus navaga* Pall.), Polar Cod (*Boreogadus saida* Lepechin)

- and Arctic Flounder (*Liopsetta glacialis* Pall.) in the laboratory. *Aquaculture*, 1975, vol. 6, pp. 233–242.
- Clemens W.A., Wilby G.V. Fishes of the Pacific Coast of Canada. *Bull. Res. Bd.*, 1961, no. 68, pp. 1–368.
- Coad B.W., Reist J.D. Annotated List of the Arctic Marine Fishes of Canada. *Can. Man. Rep. of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2674, 2004, 112 p.
- Dunlop H.A., Bell F.H., Myhre R.J., Hardman W.H., Southward M. Investigation, utilization and regulation of the Halibut in Southeastern Bering Sea. Seattle, Washington, 1964, 72 p.
- Dunn J.R., Sample T.M. Greenland halibut (family Pleuronectidae). *Demersal fish and shellfish resources of the Eastern Bering Sea in the baseline year 1975*. In eds. by Pereya W.T., et al. Proc. Rep., Northwest Alaska Fish. Cent., NOAA, Seattle, 1976. WA 98115-0070, pp. 475–487.
- Hardman W.H. The size, age, and sex composition of North American setline catches of halibut (*Hippoglossus hippoglossus stenolepis*) in Bering Sea, 1964–1970. *Ibid.*, 1970, no. 8, 31 p.
- Kramer D.E., Barss W.H., Paust B.C., Bracken B.E. 1995. Guide to Northeast Pacific flatfishes. *Mar. Adv. Bull.*, no. 47, 104 p.
- Kramer D.E., Barss W.H., Paust B.C., Bracken B.E. Guide to Northeast Pacific flatfishes: Families Bothidae, Cynoglossidae and Pleuronectidae. *Alaska Sea Grant College Program Mar. Adv. Bull.*, 2008 (Second Edition), no. 47, 114 p.
- Matta M.E. Alaska plaice (*Pleuronectes quadrituberculatus*). *Resource Ecology and Fisheries Management Division*, Alaska Fisheries Science Center, Seattle, 2012, 5 p.
- Matta M.E., Black B.A., Wilderbuer T.K. Climate-driven synchrony in otolith growth-increment chronologies for three Bering Sea flatfish species. *Mar. Ecol. Prog.*, 2010, Ser. 413, pp. 137–145.
- Matta M.E., Kimura D.K. Age determination manual of the Alaska Fisheries Science Center Age and Growth Program. U.S. Dep. of Com. Seattle, Washington, 2012, 99 p.
- Morrow J.E. The freshwater fishes of Alaska. Alaska Northwest Publishing Co., Anchorage, AK. 1980, 248 p.
- Munk K.M. Maximum Ages of Groundfishes in Waters of Alaska and British Columbia and Considerations of Age Determination. *Alaska Fish. Res., Bull.* 2001, vol. 8, no. 1, pp. 10–21.
- Nikolenko L.P. The drifting migrations of Greenland turbot *Reinhardrius hippoglossoides* in Okhotsk Sea. *PICES Workshop on the Okhotsk Sea and Adjacent Arias*, Vladivostok, 1998, 63 p.
- Nikolenko L.P. Numerous of juvenile Pacific Halibut (*Hippoglossus Stenolepis*) on the Western Kamchatka shelf in 1982–1992. *PICES Workshop on the Okhotsk Sea and Adjacent Arias*, Vladivostok, 1998, 64 p.
- Nikolenko L.P. Abundance of young halibut along the Western Kamchatka shelf in 1982–1992. *PICES Sci. Rep.*, 1998, no. 6, pp. 367–371.
- Orcutt H.G. The life history of the starry flounder *Platichthys stellatus* (Pallas) // Calif. Det. Fish Game. Fish Bull., 1950, no. 78, 64 p.
- Pruter A.T., Alverson D.L. Abundance, distribution, and growth of flounders in the South-Eastern Chukchi Sea. *J. Cons. Intern. Explor. Mer.*, 1962, vol. 27, no. 1, pp. 81–99.
- Vatulina L.P. Dynamics in the Number of Black Halibut (*Reinhardrius hippoglossoides*) from Western Kamchatka in 1976–1990. *Int. Simp. of North pacific flatfish*, Anchorage, 1994, pp. 32–33.
- 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.*, vol. 60 (4), pp. 16–27.

Информация об авторах

Р.Р. Юсупов — канд. биол. наук, ст. науч.

сотрудник Института биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН

Ю.К. Семенов — рук. группы анализа промысла лаборатории морских, рыбных, прибрежных биоресурсов и мониторинга ВБР Магаданского филиала ВНИРО (МагаданНИРО)

Information about the authors

Ravil R. Yusupov – Ph. D. (Biology), Senior Scientist of Institute of biological problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences

Yury K. Semenov — Head of the Fisheries analysis group of the Lab. of marine, fish, coastal biological resources and monitoring of aquatic biological resources (MagadanNIRO)

Статья поступила в редакцию: 27.04.2023

Одобрена после рецензирования: 19.05.2023

Статья принята к публикации: 04.09.2023