УДК 597.587.9-116 (265.51) DOI 10.15853/2072-8212.2015.39.5-69

ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ КАМБАЛООБРАЗНЫХ РЫБ (PLEURONECTIFORMES)

Ю.П. Дьяков

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

КАМБАЛЫ, ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЕ МОРЯ, ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ, СКОРОСТЬ СОЗРЕВАНИЯ, ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

В статье дана характеристика полового созревания около 40 видов камбалообразных рыб, обитающих в морях северной части Тихого океана. Приведены значения длины тела и возраста созревающих рыб. Выполнен сравнительный анализ особенностей созревания разных камбал. Выявлены географические тенденции в половом созревании широко распространенных видов этой группы рыб. Исследована связь географической изменчивости созревания с зоогеографической характеристикой и биотопом.

MATURATION OF FAR EASTERN FLOUNDERS (PLEURONECTIFORMES)

Yu.P. Diakov

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

FLOUNDERS, FAR EASTERN SEAS, MATURATION PROCESS, MATURATION RATE, GEOGRAPHICAL VARIABILITY

The article provides characterization of the process of maturation for almost 40 flounder species, inhabiting the seas of the North Pacific. Body length and age at maturation are demonstrated. Comparative analysis to reveal specifics of maturation by flounder species is made. Geographical trends of maturation are revealed for majority of widespread flounder species in the analyzed group. Dependences between geographical variability of maturation, zoogeographical characteristics and biotops are studied.

Половое созревание является важнейшим этапом онтогенеза рыб. «Период… полового созревания характеризуется дальнейшим ослаблением напряженности отношений хищник – жертва и снижением интенсивности естественной смертности» (Никольский, 1974, с. 115). Возраст и темп полового созревания относятся к числу главных факторов, определяющих структуру половозрелой части, скорость воспроизводства и, в целом, особенности динамики численности популяций рыб.

Половому созреванию камбал дальневосточных морей посвящены многие десятки публикаций отечественных и зарубежных исследователей. В них обсуждаются различные особенности достижения половозрелости рыбами по мере их роста и изменения возраста, проводятся межвидовые и географические сравнения, анализируется темп полового созревания разных полов, его изменения во времени, связь с численностью рыб. Для этих публикаций характерна различная степень изученности вопроса, особенно применительно к некоторым видам и районам исследований.

Основной целью настоящей работы является обобщенная характеристика полового созревания камбал, в зависимости от размеров и возраста особей их различных видов. Хорошо известно, что созревание зависит, главным образом, от достижения определенной длины, а не возраста (Никольский, 1974). Таким образом, быстро растущие рыбы одного вида будут и быстрее созревать, по сравнению с медленно растущими. Однако возраст, по всей видимости, может играть и самостоятельную роль в процессе полового созревания. Отмечена закономерность, когда наиболее медленно растущие рыбы созревают при меньших размерах, по сравнению с рыбами, растущими со средней скоростью (Alm, 1959, цит. по Никольскому, 1974).

Для исследования скорости созревания необходимо рассмотреть степень изменения доли половозрелых рыб во времени, т. е. в различных возрастных группах. Оценка скорости полового созревания необходима и для установления такого важного показателя, как тип нерестовой популяции, в зависимости от которого можно судить об особенностях воспроизводства и динамики численности вида и конкретной популяции. Такая информация может, в свою очередь, быть положена в основу стратегии эксплуатации промысловой

единицы и разработок различных промысловых рекомендаций.

В настоящей статье сделана попытка решить следующие задачи:

– дать характеристику созревания камбалообразных рыб, обитающих в различных районах северной части Тихого океана, по имеющимся в нашем распоряжении литературным источникам и архивным материалам;

– рассмотреть видовые особенности полового созревания камбал;

– выявить географические тенденции в половом созревании отдельных видов этой группы рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований послужили различные отечественные и зарубежные литературные источники, а также архивные данные Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО) и Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра (ТИНРО-Центр). В общей сложности использованы данные более чем 90 публикаций. Общий объем данных (как архивных, так и из литературных источников) по числу рыб, использованных для исследования, показан в таблице 1.

Кроме того, отрывочные сведения о длине тела при созревании некоторых редких видов сем. Pleuronectidae, а также обитающих у берегов Японии видов сем. Soleidae и Cynoglossidae, нам удалось обнаружить только в монографии Г.У. Линдберга и В.В. Федорова (1993). Таким образом, сформирована информационная база о созревании 40 видов камбалообразных рыб северной части Тихого океана.

Во многих публикациях не приводятся объемы выборок для исследований, поэтому указанное в табл. 1 число рыб ниже фактически использованного в целом.

Для географических сравнений использована информация по половому созреванию камбал из различных районов северной части Тихого океана, в перечень которых входят (в скобках дается аббревиатура):

1. Тихоокеанские воды Северной Америки (ТВСА)
2. Чукотское море (ЧМ)
3. Восточная часть Берингова моря (ВЧБМ)
4. Центральная часть Берингова моря (ЦЧБМ)
5. Западная часть Берингова моря (ЗЧБМ)

Таблица 1. Объем архивных и опубликованных данных, использованных для исследования (прочерк означает, что число рыб в выборках неизвестно)
Table 1. The size of the archive and published data samples, used in the research (the dash was used in case of unknown sample size)

Вид камбалы	Период публикаций или сбора материала, гг.	Число измерений длины рыбы, экз.	Число определений возраста рыбы, экз.
Hippoglossus stenolepis	1930–2014	3301	–
Reinhardtius hippoglossoides matsuurae	1962–2014	3620	–
Atheresthes evermanni	1955–2014	593	–
Atheresthes stomias	1962–2010	–	–
Limanda aspera	1937–2014	38 335	19 713
Pleuronectes quadrituberculatus	1952–2013	10 676	3669
Limanda sakhalinensis	1959–2013	9680	2743
Myzopsetta proboscidea	1937–2011	8924	1714
Limanda punctatissima	1953–2001	–	–
Hippoglossoides elassodon	1953–2013	13 976	3554
Hippoglossoides dubius	1953–2002	1653	–
Hippoglossoides robustus	1962–2010	–	–
Lepidopsetta polyxystra	1953–2013	18 178	4758
Lepidopsetta mochigarei	1953–1993	–	–
Platichthys stellatus	1961–2012	5054	2153
Acanthopsetta nadeshnyi	1953–2001	–	–
Cleisthenes herzensteini	1947–2002	–	–
Glyptocephalus stelleri	1953–2009	–	–
Glyptocephalus zachirus	1974–2011	86	–
Microstomus pacificus	1974–2003	–	–
Microstomus achne	2011	5	
Pseudopleuronectes yokohamae	1953–2002	–	–
Pseudopleuronectes herzensteini	1953–2004	–	–
Clidoderma asperrimum	1984–2001	8	–
Pleuronectes glacialis	2001	–	–
Parophrys vetula	1984–1995	–	–
Eopsetta jordani	1984–1995		
Итого, по всем видам	1930–2014	114 089	38 304

6. Алеутские острова (АО)
7. Берингово море (БМ)
8. Тихоокеанские воды Камчатки и Северных Курил (ТВКСК)
9. Воды Камчатки (ВК)
10. Южные Курилы (ЮК)
11. Восточная часть Охотского моря (ВЧОМ)
12. Северная часть Охотского моря (СЧОМ)
13. Западная часть Охотского моря (ЗЧОМ)
14. Южная часть Охотского моря (ЮЧОМ)
15. Охотское море (ОМ)
16. Охотское и Берингово моря (ОИБМ)
17. Северная часть Японского моря (СЧЯМ)
18. Западная часть Японского моря (ЗЧЯМ)
19. Японское море (ЯМ)
20. Тихоокеанские воды о. Хоккайдо (ТВХ)
21. Южная Япония (ЮЯ)
22. Все районы (ВР)

Как видно из списка, в некоторых случаях одни районы являются частью других. Это является вынужденным обстоятельством, т. к. не во всех литературных источниках дается достаточно подробная информация о конкретном местообитании описываемого объекта. Иногда приводится характеристика созревания рыб какого-либо вида по всему водоему в целом, например для Берингова моря, Охотского моря и т. п.

Для межвидовых сравнений все имеющиеся в нашем распоряжении данные обобщали как средние величины по всем районам.

Математическую обработку материала вели с помощью таких методов, как регрессионный и кластерный анализ, построение 3D XYZ графиков. Теоретические параметры созревания, в зависимости от длины и возраста рыб, находили, применяя аналитическое уравнение Ферхюльста:

$Y=N/(1+10^{a+bx})+C$ (Лакин, 1980),

где Y — доля созревших рыб (%); N — верхний предел созревания (100%); x — размерный (см) или возрастной (лет) класс рыб; C — величина признака, с которой начато измерение (в нашем случае — 0); a и b — параметры уравнения.

Теоретические значения длины и возраста рыб в начале созревания, а также при массовом и полном созревании, определяли, преобразовав данное уравнение в обратное:

$X_i=\{lg[(N–Y_i+C)/(Y_i–C)]–a\}/b$.

Полученные значения использовали для межвидовых сравнений и анализа географических особенностей созревания камбал.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика полового созревания камбал

Большое разнообразие и многочисленность видов камбал, значительно различающиеся особенности их распространения и экологии определяют широкий диапазон размеров и возраста рыб, достигающих половой зрелости. Длина, при которой созревают особи разных видов, может изменяться от нескольких сантиметров (сахалинская камбала *Limanda sakhalinensis*, некоторые представители семейств Soleidae и Cynoglossidae), до более полуметра (белокорый палтус *Hippoglossus stenolepis*). Данное обстоятельство делает целесообразным дать характеристику созревания конкретных видов обособленно.

БЕЛОКОРЫЙ ПАЛТУС

Hippoglossus stenolepis

Белокорый палтус является наиболее крупным представителем камбалообразных рыб. В уловах нередко встречаются особи длиной около двух и более метров. Для него характерно очень широкое распространение: ареал простирается от берегов Японии до Калифорнии, включая Японское, Охотское и Берингово моря (Новиков, 1974).

Самцы белокорого палтуса **у берегов Северной Америки (в заливе Аляска и у Британской Колумбии)**, по свидетельству разных авторов, начинают созревать при длине 50–55 см в возрасте 5 лет, и все рыбы достигают половой зрелости после 95 см, в среднем возрасте 11 лет. Массовое созревание отмечается у них после достижения длины 60 см и возраста 8 лет. Начало созревания самок палтуса в этих водах также происходит при длине около 55 см, но в более старшем возрасте, 7–8 лет. В массе самки становятся половозрелыми по достижении длины 90 см и возраста 12 лет, а полностью все рыбы становятся созревшими, достигнув длины 160 см и возраста 16–22 лет (Thompson and Herrington, 1930; Allen et al., 1948; Новиков, 1964; Полутов и др., 1980; Castillo, 1995; Clark et al., 1999; Impacts.., 2008). В этом районе отмечаются значительные изменения длины тела при массовом (50%-м) созревании рыб. В.Г. Кларк с соавторами (Clark et al., 1999) наблюдали уменьшение длины самок белокорого палтуса в заливе Аляска и водах Британской Колумбии со 110–125 см в 1970-е годы до 90–100 см в 1990-е. Исследователи связывают это со снижением темпа

роста рыб, вызванным, в свою очередь, климатическими изменениями.

В **восточной части Берингова моря** белокорый палтус становится половозрелым, достигая длины 55–70 см и возраста 7 лет, а самки, соответственно, 60–90 см и 10 лет (Castillo, 1995). Другой источник указывает возраст начала созревания палтуса в этом районе — 8 лет (Impacts.., 2008).

В водах Алеутских островов самцы этого вида созревают в возрасте 6–9, а самки — 7–11 лет (Новиков, 1974).

Для палтуса **западной части Берингова моря** указываются меньшие размеры начала полового созревания: 40–50 см, как для самцов, так и для самок, и возраст 4 года для первых и 6 лет для вторых. Массовое созревание самцов (50%) в этом районе происходит при длине 70–80 см и возрасте 7 лет, а полностью все рыбы становятся зрелыми, достигая длины 110–135 см и возраста 10–13 лет. Самки в массе созревают, вырастая до 90–100 см, в возрасте 9 лет, а 100%-я зрелость наступает при длине 135–140 см и возрасте 14–15 лет (Проект «Моря», 2001; Балыкин, 2006; Современное состояние.., 2010).

Таким образом, по данным различных источников, **в целом по Берингову морю**, диапазоны размеров и возраста, по достижении которых начинается созревание самцов, составляет 40–70 см и 4–7 лет. Для самок эти значения равны 40–90 см и 6–10 лет. Массовая половая зрелость (50% зрелых особей) наступает у самцов при длине 70–80 см, в возрасте 7–12 лет, а у самок, соответственно, 90–100 см и 9–14 лет. Полностью все самцы палтуса становятся половозрелыми, достигая 110–135 см и возраста 10–14 лет, а самки — 135–140 см в возрасте 13–16 лет (Новиков, 1962, 1964, 1974; Фадеев, 1971; Castillo, 1995; Проект «Моря», 2001; Балыкин, 2006; Impacts.., 2008; Современное состояние.., 2010).

В тихоокеанских водах Камчатки и Северных Курил, по архивным данным КамчатНИРО, самцы и самки белокорого палтуса начинают созревать при длине 30–35 см. Однако такие размеры представляются сильно заниженными, вследствие ошибочного определения стадии зрелости у единичных особей. Возраст начала созревания соответствует 6 годам у самцов и 7 годам у самок. Массовое созревание самцов палтуса в данном районе происходит по достижении длины 68 см и возраста 6–10 лет, а самок — соответственно 105 см и 8–12 лет. Полностью становятся зрелыми все самцы, достигшие размеров 85–90 см, в возрасте 12–13 лет, и самки длиной 145–150 см, в возрасте 14–15 лет (Новиков, 1974; Состояние биологических ресурсов.., 2003; Богданов и др., 2005; архивные данные КамчатНИРО).

В водах **Южных Курильских островов** самцы в большинстве созревают к 8 годам, а самки — к 12 (Ким Сен Ток, Бирюков, 2009).

В **северной части Охотского моря** большинство самцов созревает в 8, а самок — в 12 лет (Черешнев и др., 2001).

Как следует из архивных материалов КамчатНИРО, оба пола белокорого палтуса в **восточной части Охотского моря** начинают созревать при длине 30–35 см, что представляется нам сильно заниженными значениями. Доля зрелых самцов, составляющая 50% и более, отмечается в этом районе при длине свыше 60 см, а самок — свыше 90 см. Полностью все самцы становятся созревшими по достижении длины 80 см, а самки — 120 см.

По данным М.А. Петровой-Тычковой (1955), в **западной части Японского моря** самки белокорого палтуса достигают половозрелости на 8–10 году жизни, а самцы несколько раньше.

Имеющиеся в нашем распоряжении обобщенные литературные и архивные данные, показывающие изменение доли зрелых рыб в зависимости от размеров тела и возраста рыб из некоторых районов, приведены в табл. 2–3.

Анализируя архивные материалы и информацию из перечисленных выше литературных источников, дополнив их некоторыми другими публикациями (Географическое распространение.., 1955; Перцева-Остроумова, 1961; Bell, St'Pierre, 1970; Антонов, 2011), можно получить представление о диапазоне размеров и возрасте полового созревания белокорого палтуса в целом, по всему ареалу. Так, интервал длины, по достижении которой могут появляться первые созревшие самцы, колеблется от 30 до 70 см, а возраст — от 4 до 10 лет. Самки начинают созревать в пределах длины тела 35–90 см в возрасте 6–10 лет. Приведенные минимальные значения размеров зрелых рыб весьма сомнительны и нуждаются в проверке. Массовое созревание самцов палтуса происходит при длине 60–80 см в 7–12 лет. Аналогичные значения для самок составляют, соответственно, 90–105 см и

8–14 лет. Полное созревание всех самцов происходит после достижения ими длины 80–135 см и возраста 9–14 лет. Все самки становятся зрелыми в диапазоне размеров их тела 75–165 см в возрасте 13–22 лет. Таким образом, половое созревание белокорого палтуса можно охарактеризовать как позднее и очень растянутое.

ЧЕРНЫЙ ПАЛТУС

Reinhardtius hippoglossoides matsuurae

Черный палтус, так же, как и белокорый, относится к наиболее географически широко распространенным камбалам. Его ареал простирается вдоль материкового склона от берегов Японии до залива Аляска включительно. Обнаружен он даже у Калифорнии. Наибольшие концентрации черный палтус образует в Беринговом и Охотском морях (Шунтов, 1971; Новиков, 1974). Данный вид является крупной камбалой, самки которой могут достигать длины 90 см (Шунтов, 1971).

По нашим данным, в **западной части Берингова моря** зрелые самцы встречаются в возрасте 5, а самки — 6 лет. До 6–7 лет у обоих полов наблюдается высокая скорость созревания, затем она замедляется. Снижение темпа созревания приходится на возраст массового созревания, когда доля зрелых рыб превышает 50% (Дьяков, 1987). В целом по **Берингову морю**, диапазон размеров начала созревания самцов составляет 30–60 см и возраста — 3–6 лет. Длина тела начинающих созревать самок изменяется от 30 до 61 см, в возрасте 5–7 лет. Половина особей самцов достигает зрелости при длине 51 см и возрасте 4–6 лет, а самок — 61 см и 6–7 лет соответственно. По достижении размеров 55–70 см и возраста 10–11 лет все самцы становятся половозрелыми. Для самок

Таблица 2. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от длины тела белокорого палтуса. Обобщенные данные (Thompson, Herrington, 1930; Clark et al., 1999; архивные данные КамчатНИРО)
Table 2. The dynamics of the number of the Pacific halibut mature individuals (%) depending on the body length of the fish. Generalized data (Thompson, Herrington, 1930; Clark et al., 1999; archive KamchatNIRO)

Пол	Середина размерного интервала, см													
	27,5	**32,5**	**37,5**	**42,5**	**47,5**	**52,5**	**57,5**	**62,5**	**67,5**	**72,5**	**77,5**	**82,5**	**87,5**	**92,5**
Тихоокеанские воды Северной Америки														
Самцы	–	–	–	–	–	22,2	43,2	78,8	93,2	95,8	97,9	99,3	99,6	99,7
Самки	–	–	–	–	–	1,0	3,1	3,9	9,0	7,3	19,2	31,8	49,3	60,5
Западная часть Берингова моря														
Самцы	–	–	–	55,6	78,6	16,7	20,0	11,1	2,2	9,0	16,7	40,5	60,0	77,8
Самки	–	–	–	9,4	10,9	5,3	7,8	17,9	43,3	46,3	65,7	44,0	19,0	22,2
Тихоокеанские воды Камчатки и Сев. Курил														
Самцы	5,9	6,3	9,2	9,9	15,4	8,7	23,4	25,0	78,9	64,7	75,0	90,9	100,0	100,0
Самки	21,4	11,1	12,5	10,8	20,6	18,5	11,4	40,5	22,2	21,4	71,4	20,0	50,0	33,3
Восточная часть Охотского моря														
Самцы	–	4,8	9,5	11,8	14,8	17,6	21,2	64,3	87,5	75,0	66,7	100,0	100,0	40,0
Самки	–	3,8	15,2	17,2	39,1	39,3	31,3	60,7	46,7	75,0	33,3	37,5	85,7	50,0
По всем районам														
Самцы	1,5	2,8	4,7	19,3	27,2	16,3	27,0	44,8	65,5	61,1	64,1	82,7	89,9	79,4
Самки	30,4	21,6	31,9	9,3	17,7	16,0	13,4	30,7	30,3	37,5	47,4	33,3	51,0	41,5

Пол	Середина размерного интервала, см													
	97,5	**102,5**	**107,5**	**112,5**	**117,5**	**122,5**	**127,5**	**132,5**	**137,5**	**142,5**	**147,5**	**152,5**	**157,5**	**162,5**
Тихоокеанские воды Северной Америки														
Самцы	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	–	–	–	–	–	–	–	–
Самки	62,7	67,1	73,6	75,1	81,3	84,1	89,9	94,0	96,0	97,6	98,0	97,3	99,8	100,0
Западная часть Берингова моря														
Самцы	72,7	71,4	50,0	–	–	–	–	100,0	–	–	–	–	–	–
Самки	50,0	20,0	50,0	71,4	75,0	50,0	80,0	66,7	100,0	100,0	100,0			
Тихоокеанские воды Камчатки и Сев. Курил														
Самцы		100,0	–	–	100,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Самки	42,9	50,0	60,0	14,3	0,0	50,0	100,0	66,7	83,3	50,0	100,0	100,0	100,0	–
Восточная часть Охотского моря														
Самцы	50,0	100,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Самки	54,5	20,0	60,0	50,0	0,0	100,0	33,3	100,0	50,0	0,0	–	–	–	–
По всем районам														
Самцы	74,2	92,9	75,0	100,0	100,0	100,0	–	100,0	–	–	–	–	–	–
Самки	52,5	39,3	60,9	52,7	39,1	71,0	75,8	81,8	82,3	61,9	99,3	98,6	99,9	100,0

Таблица 3. Изменение доли половозрелых самок (%) в зависимости от возраста белокорого палтуса в тихоокеанских водах Северной Америки. Обобщенные данные Clark et al., 1999
Table 3. The dynamics of the number of the Pacific halibut mature femaleas (%) depending on the age of the fish in the North American Pacific Ocean waters. Generalized data (Clark et al., 1999)

Возраст, лет	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**	**20**	**21**	**22**
Доля, %	0,5	4,3	5,3	9,8	19,5	29,5	41,5	55,0	68,3	80,5	91,5	95,5	97,0	97,3	95,3	96,7	100,0

эти величины составляют 60–90 см и 10–15 лет соответственно (Новиков, 1962, 1974; Фадеев, 1971, 1984, 1986, 1987; Шунтов, 1971; Дьяков, 1987; Проект «Моря», 2001; Балыкин, 2006; Современное состояние.., 2010). Указанные минимальные размеры начала созревания рыб, как и в случае с белокорым палтусом, нам представляются заниженными.

В **тихоокеанских водах Камчатки и Северных Курильских островов**, по архивным данным КамчатНИРО, половозрелые самцы и самки начинают встречаться после достижения ими длины 30–35 см, в возрасте для самцов 4, а самок — 5 лет. Доля 50% зрелых самцов отмечается у рыб размером около 40 см, а самок — 40–45 см. Полностью становятся зрелыми оба пола, достигая длины 60–65 см и возраста 7 лет у самцов и 8 лет у самок. Н.П. Новиков (1974) указывает размеры созревания черного палтуса в этом районе 50–65 см и возраст 4–6 лет у самцов и 5–7 лет у самок.

По данным И.А. Черешнева и др. (2001), в **северной части Охотского моря** самцы этого вида начинают созревать при длине 43 см, в возрасте 6 лет, а заканчивают, достигнув размеров 75 см и возраста 8 лет. Для самок эти значения равны 52 см и 7 лет, 85 см и 9 лет соответственно.

В **восточной части Охотского моря**, по данным разных источников, самцы черного палтуса начинают созревать в диапазоне длины тела 35–49 см, в возрасте 5 лет, а самки — при длине 30–61 см, в 6-летнем возрасте. Массовое созревание (доля зрелых 50%) происходит у самцов длиной 60 см, в возрасте 7 лет, у самок — по достижении длины 65 см и возраста 9 лет. Полностью все самцы становятся зрелыми, достигнув длины более 65 см и возраста 11 лет, а самки — более 80 см в возрасте 12 лет (Дьяков, 1987; Результаты.., 2001; Состояние биологических ресурсов.., 2003; Тупоногов, 2003; Антонов, 2011; архивные данные КамчатНИРО).

Таким образом, в целом по ареалу, в зависимости от конкретного района обитания, диапазон размеров тела и возраста начала созревания черного палтуса составляет от 30 до 60 см и 3–6 лет у самцов, 30–61 см и 5–9 лет у самок. Массовое созревание самцов происходит при достижении ими длины от 40 до 61 см и возраста от 4 до 7 лет. У самок соответствующие значения равны: 40–72 см и 6–9 лет. Все самцы становятся зрелыми при длине от 55 до 90 см, в возрасте 9–11 лет, а самки — при длине 60–95 см, в возрасте 8–15 лет. Изменение доли зрелых особей черного палтуса некоторых районов в зависимости от размеров тела и возраста показано в табл. 4–5.

Таблица 4. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от длины тела черного палтуса. Обобщенные данные (Шунтов, 1966а, 1971; Тупоногов, 2003; Антонов, 2011; архивные данные КамчатНИРО)
Table 4. The dynamics of the number of the Pacific black halibut mature individuals (%) depending on the body lemgth of the fish. Generalized data (Shuntov, 1966a, 1971; Tuponogov, 2003; Antonov, 2011; archive KamchatNIRO)

Пол	Середина размерного интервала, см													
	27,5	**32,5**	**37,5**	**42,5**	**47,5**	**52,5**	**57,5**	**62,5**	**67,5**	**72,5**	**77,5**	**82,5**	**87,5**	**92,5**
Западная часть Берингова моря														
Самцы	–	14,3	63,8	85,2	78,3	83,8	100,0	100,0	100,0	100,0	–	–	–	–
Самки	–	30,0	41,9	27,5	48,5	70,4	81,8	100,0	100,0	100,0	100,0	–	–	–
Тихоокеанские воды Камчатки и Сев. Курил														
Самцы	–	–	51,0	72,7	92,3	90,9	92,3	91,7	100,0	–	–	–	–	–
Самки	–	–	36,7	60,5	65,4	100,0	84,2	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	
Восточная часть Охотского моря														
Самцы	–	–	3,6	4,6	21,7	72,0	89,0	94,4	94,7	97,1	79,2	66,7	100,0	–
Самки	–	7,1	3,0	2,3	12,5	12,2	21,4	49,2	69,9	83,9	94,7	98,6	97,7	100,0
По всем районам														
Самцы	–	4,8	39,5	54,2	64,1	82,2	93,8	95,4	98,2	98,5	79,2	66,7	100,0	–
Самки	–	45,7	27,2	30,1	42,1	60,9	62,5	83,1	90,0	94,6	98,2	99,3	98,8	100,0

Таблица 5. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от возраста черного палтуса (Дьяков, 1987)
Table 5. The dynamics of the number of the Pacific black halibut mature individuals (%) depending on the age of the fish (Dyakov, 1987)

Пол	Возраст, лет										
	4	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**
Западная часть Берингова моря											
Самцы	–	32,3	55,7	65,4	69,0	74,1	88,1	–	–	–	–
Самки	–	6,5	25,5	46,8	64,1	76,8	84,5	74,7	78,8	83,8	91,1
Восточная часть Охотского моря											
Самцы	–	14,6	38,4	63,6	85,0	97,5	95,8	–	–	–	–
Самки	–	–	12,7	33,7	54,1	72,2	86,0	93,8	–	–	–
По всем районам											
Самцы	–	23,4	47,0	64,5	77,0	85,8	91,9	–	–	–	–
Самки	–	3,3	19,1	40,3	59,1	74,5	85,3	84,3	78,8	83,8	91,1

АЗИАТСКИЙ СТРЕЛОЗУБЫЙ ПАЛТУС

Atheresthes evermanni

Азиатский стрелозубый палтус, как белокорый и черный палтусы, относится к широко распространенным видам. Основные его концентрации располагаются вдоль материкового склона Берингова моря, он часто встречается в водах Восточной Камчатки и в меньшей степени — у Западной Камчатки. На юг у азиатского побережья этот вид встречается до берегов Японии и Сахалина, а на восток — до залива Аляска (Шунтов, 1971; Новиков, 1974).

У **Алеутских островов** самцы азиатского стрелозубого палтуса начинают созревать при длине тела 45 см, в возрасте 7 лет, и полностью становятся половозрелыми, достигнув 60 см и 13 лет. Период созревания самок продолжается также с 7 до 13 лет в диапазоне размеров 48–60 см (Новиков, 1974).

В **западной части Берингова моря** длина начинающих созревать самцов может составлять 31 см, а возраст — 4 года. Массовое созревание (50% зрелых) происходит при длине 46 см в возрасте от 4 до 5 лет и полностью заканчивается по достижении 60 см. Соответствующие показатели для самок составляют: размеры тела в начале созревания — 33 см, возраст — 7 лет; период массового созревания наступает при длине 46 см и возрасте 5–6 лет, а заканчивается созревание у всех рыб, достигших размеров 60 см (Балыкин, 2006, архивные данные КамчатНИРО).

В других литературных источниках можно встретить и несколько отличающиеся данные.

Обобщая имеющиеся в нашем распоряжении материалы по азиатскому стрелозубому палтусу **Берингова моря**, можно заключить, что этот вид в данном водоеме начинает созревать при длине тела 31–40 см, в возрасте 5 лет (самцы), и 33–48 см, в возрасте 4–5 лет (самки). Массовое созревание происходит при 41 см у самцов и 46 см у самок, в возрасте 5 и 5–10 лет соответственно. Полностью созревают 8–11-летние самцы, длиной 60 см, и 11–13-летние самки, размерами 60–76 см (Географическое распространение.., 1955; Новиков, 1962, 1974; Фадеев, 1971, 1986; Шунтов, 1971).

В **тихоокеанских водах Камчатки и Северных Курил** этот вид начинает созревать при несколько меньших размерах (31 см у обоих полов, архивные данные КамчатНИРО), но темп полового созревания у него ниже, по сравнению с беринговоморским. Так, Н.П. Новиков (1974) указывает возраст начала созревания азиатского стрелозубого палтуса этих районов равным 8 годам для обоих полов. Массовое созревание (50% зрелых рыб) наблюдается при длине 46 см у самцов и 58 см у самок. Длина полностью созревших самцов в 12–13-летнем возрасте и выше составляет 60–72 см, а одновозрастных самок — 64–78 см (Новиков, 1974; Мухаметов, 2001; Орлов, Мухаметов, 2001).

У **Южных Курил** этот вид созревает значительно быстрее. Этот процесс начинается у 32–36-сантиметровых рыб в возрасте 4 года и заканчивается по достижении ими 60 см и 7-летнего возраста (Ким Сен Ток, Бирюков, 2009). Практически те же самые значения указаны и для палтуса **северной части Охотского моря** (Черешнев и др., 2001). К сожалению, в обоих последних случаях не указаны размеры и возраст созревания у разных полов.

В **восточной части Охотского моря** первые зрелые самцы и самки азиатского стрелозубого палтуса начинают появляться при длине 31 см. Массовое созревание происходит у самцов длиной 36 см и самок длиной 46 см, а полностью все рыбы становятся зрелыми при 56–60 см длины тела у самцов и 60–64 см у самок (архивные данные КамчатНИРО). Возраст наступления половозрелости **охотоморского** палтуса соответствует 7–13 годам (Новиков, 1974).

Таким образом, в целом по ареалу размах колебаний размеров тела азиатского стрелозубого палтуса в начале созревания составляет 31–45 см у самцов и 31–48 см у самок. Массовое созревание самцов происходит в диапазоне их размеров от 41 до 46 см, а самок — 46–58 см. Полностью заканчивается созревание у самцов длиной 56–72 см и у самок 60–76 см. Возраст начала созревания самцов и самок колеблется от 4 до 8 лет. В массе достигают половозрелости, в зависимости от района обитания, 4–5-летние самцы и 4–8-летние самки, а полностью становятся зрелыми и те, и другие в возрасте 7–14 лет (Географическое распространение.., 1955; Перцева-Остроумова, 1961; Новиков, 1962, 1974; Фадеев, 1971, 1986; Шунтов, 1971; Полутов и др., 1980; Линдберг, Федоров, 1993; Мухаметов, 2001; Орлов, Мухаметов, 2001; Черешнев и др., 2001; Богданов и др., 2005; Балыкин, 2006; Ким Сен Ток, Бирюков, 2009; архивные данные КамчатНИРО).

Наблюдаемая зависимость доли зрелых рыб от длины тела азиатского стрелозубого палтуса некоторых районов показана в табл. 6.

Таблица 6. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от длины тела азиатского стрелозубого палтуса. Обобщенные данные (Мухаметов, 2001; архивные данные КамчатНИРО)
Table 6. The dynamics of the number of the arrowtooth flounder mature individuals (%) depending on the body length of the fish. Generalized data (Mukhametov, 2001; archive KamchatNIRO)

Пол	Середина размерного интервала, см											
	26,0	**30,0**	**34,0**	**38,0**	**42,0**	**46,0**	**50,0**	**54,0**	**58,0**	**62,0**	**66,0**	**70,0**
Тихоокеанские воды Камчатки и Сев. Курил												
Самцы	–	50,0	31,4	74,0	43,5	36,0	69,6	91,0	87,5	100,0	95,0	–
Самки	–	25,0	33,3	50,0	25,0	26,9	17,1	28,8	65,5	89,1	100,0	100,0
Восточная часть Охотского моря												
Самцы	–	33,3	52,8	53,8	70,6	33,3	100,0	50,0	100,0	–	–	–
Самки	–	19,2	60,0	45,2	40,9	37,5	37,5	30,0	25,0	100,0	–	–
По всем районам												
Самцы	–	41,7	42,1	63,9	57,0	34,7	84,8	70,5	93,8	100,0	95,0	–
Самки	–	22,1	46,7	47,6	33,0	32,2	27,3	29,4	45,3	94,5	50,0	100,0

АМЕРИКАНСКИЙ СТРЕЛОЗУБЫЙ ПАЛТУС *Atheresthes stomias*

Ареал американского стрелозубого палтуса тяготеет к северо-восточной части Тихого океана. Наибольшие его концентрации встречаются в заливе Аляска и вдоль восточной части материкового склона Берингова моря. В незначительном количестве он встречается у восточного побережья Камчатки и Северных Курильских островов, обнаружен в Чукотском море (Полутов, Тихонов, 1957; Pruter, Alverson, 1962; Шунтов, 1965, 1966б; Новиков, 1974; Фадеев, 1984).

У **тихоокеанского побережья Америки** самцы этого вида начинают созревать при длине тела 27 см, а самки — 33 см. Массовое созревание (50% зрелых рыб) самцов происходит по достижении ими длины 34 см и возраста 5–6 лет, а самок — 39 см и 6–7 лет. Все самцы размерами более 45 см и самки более 51 см становятся зрелыми (Фадеев, 1984).

Такие же значения длины и возраста созревания палтуса в **западной части Берингова моря** указаны П.А. Балыкиным (2006). По свидетельству этого автора, полностью зрелыми становятся в этом районе самцы в 7, а самки в 8 лет.

Н.П. Новиков (1962) указывает, что в **Беринговом море** самки американского стрелозубого палтуса в массе созревают при длине тела 60–64 см.

По данным А.В. Четвергова (2002а), самцы довольно редко встречающегося в **восточной части Охотского моря** американского стрелозубого палтуса начинают созревать при длине 29 см, а полностью заканчивают, достигнув размеров 42 см. Соответствующие размеры самок в данном районе равны 44 и 47 см.

В целом по ареалу самцы начинают созревать, в зависимости от района обитания, при длине тела 27–29 см и возрасте 5 лет, а самки — при длине тела 33–45 см и возрасте 6 лет. Массовое созревание самцов происходит по достижении ими размеров 34 см и возраста 5–6 лет, самок — длины более 39 см и возраста 6–7 лет. Все самцы длиной 42–50 см в возрасте 7 лет и самки длиной 47–55 см в возрасте 9 лет становятся зрелыми (Новиков, 1974; Фадеев, 1984; Орлов, Мухаметов, 2001; Четвергов, 2002а; Балыкин, 2006).

ЖЕЛТОПЕРАЯ КАМБАЛА *Limanda aspera*

Желтоперая камбала относится к наиболее широко распространенным видам камбал в северной части Тихого океана. Ее ареал простирается от западных и северных берегов Японского моря до тихоокеанских вод Северной Америки. Наиболее плотные концентрации вида существуют в северной части Японского моря, в северной и восточной частях Охотского моря, в западных и юго-восточных районах Берингова моря (Фадеев, 1987; Дьяков, 2011).

По сообщению Pruter and Alverson (1962), в **Чукотском море** обитает мелкоразмерная желтоперая камбала. В их материалах длина особей этого вида изменялась от 7 до 19 см, составляя, в среднем, 13,5 см. Выборка была представлена, в основном, самками. Большинство особей того и другого пола были зрелыми.

В **восточной части Берингова моря** самцы желтоперой камбалы начинают созревать очень рано. Н.С. Фадеев (1986, 1987) указывает начало их созревания при длине уже 12 см, а для самок это значение равно 19 см (Фадеев, 1963а). По другому источнику, размеры начинающих созревать самок в этом районе составляют не менее 26 см, в возрасте 5 лет (Nichol, 1995). Длина и возраст массового (50%-го) созревания желтоперой камбалы этого района в разных источниках довольно сильно различается. Самцы в массе становятся половозрелыми при 17 см в возрасте 3 года, а соответствующая длина тела самок колеблется от 26 до

32 см в пределах возраста 8–11 лет. Все самцы становятся зрелыми по достижении длины 26–28 см и возраста 8 лет, а самки — 35–40 см и возраста 12–16 лет (Фадеев, 1963а, 1970, 1971, 1986, 1987; Nichol, 1995; Четвергов, 2002б; TenBrink, Wilderbuer, 2014).

Д.Г. Ничол (Nichol, 1995) установила межгодовую изменчивость зависимости доли зрелых самок желтоперой камбалы от длины тела и возраста в восточной части Берингова моря. Так, длина тела при 50%-й доле половозрелых рыб изменилась с 30,7 см в 1992 г. до 29,3 см в 1993 г., а их возраст — с 10,5 до 10,6 лет соответственно.

Желтоперая камбала, обитающая в **западной части Берингова моря**, по данным разных авторов, начинает созревать при длине тела 12–18 см (самцы) и 17–22 см (самки). Соответствующий возраст начала созревания составляет 3 и 4,5 года. Массовое созревание самцов (50% зрелых) происходит по достижении ими длины 17–26 см и возраста 3–6 лет, а самок — 25–29 см и 6–8 лет соответственно. Самцы длиной 28–36 см в возрасте 10–12 лет и самки длиной 31–42 см в возрасте 8–15 лет все становятся половозрелыми (Полутов, 1991а; Четвергов, 2002б; Состояние биологических ресурсов.., 2003; Богданов и др., 2005; Балыкин, 2006; Золотов, 2008, 2010; Современное состояние.., 2010; Антонов, 2011).

Опубликованных сведений о половом созревании желтоперой камбалы в **тихоокеанских водах Камчатки и Северных Курильских островов** найти практически не удалось. Отмечается лишь, что в водах Камчатки половая зрелость у нее наступает на 4–5 году жизни, по достижении 22–26 см длины (Географическое распространение.., 1955). В.Д. Богданов с соавторами (2005) указывают, что восточнокамчатская желтоперая камбала созревает в 5–7-летнем возрасте (24–26 см). Однако последние значения, по всей видимости, относятся к камбале Карагинского залива, т. е. западной части Берингова моря (Состояние биологических ресурсов.., 2003).

Сведения о созревании этого вида из **северной части Охотского моря** также весьма скудны. Из некоторых публикаций следует, что самцы обитающей здесь желтоперой камбалы начинают созревать при длине 13–15 см, в возрасте 3 года, а полностью становятся зрелыми, достигнув длины 29 см и возраста 6 лет. Начало созревания самок происходит при длине их тела 17,5–18 см в 5 лет, а полное созревание всех особей — при 26 см в 10 лет (Петрова-Тычкова, 1952; Черешнев и др., 2001).

Воспроизводство желтоперой камбалы **восточной части Охотского моря** изучено довольно хорошо. В ряде публикаций содержатся данные, характеризующие зависимости доли зрелых рыб от длины их тела и возраста. Существует и соответствующий обширный архивный материал. Вместе с тем, указанные в различных публикациях показатели созревания камбалы могут различаться.

В соответствии с опубликованными и архивными материалами, самцы этого вида начинают созревать при длине 13 см, в возрасте 3 года, а самки — при длине 14–24 см, в возрасте 4 года. Массовое созревание (50% зрелых особей) происходит у самцов, достигнувших размеров 15–20 см и возраста 3–4 лет. Для самок соответствующие величины равны 25–30 см и 7–8 лет. Все 12–14-летние самцы длиной 36–44 см и 13–15-летние самки длиной 34–48 см становятся половозрелыми (Суворов и др., 1937; Географическое распространение.., 1955; Тихонов, 1966, 1968, 1977; Фадеев, 1986, 1987; Борец, 1997; Чучукало и др., 1998; Четвергов, 2002б; Состояние биологических ресурсов.., 2003; Антонов, 2011; Дьяков, 2011; архивные данные КамчатНИРО).

В.И. Тихонов (1977) установил, что в течение 1960-х годов последовательно уменьшались размеры и возраст массового созревания желтоперой камбалы, обитающей у Западной Камчатки. Если в начале этого периода самки созревали при длине 29,9 см, в возрасте 8,5 лет, то в его конце соответствующие размеры уменьшились до 27,2 см, а возраст — до 7,2 лет. Таким образом, по мнению автора, происходило ускорение созревания камбалы в связи с уменьшением ее численности под воздействием промысла.

В **западной части Охотского моря** желтоперая камбала начинает созревать несколько позже, чем в восточной части этого водоема. Так, в заливе Терпения (Восточный Сахалин) первые половозрелые самцы этого вида начинают встречаться по достижении ими длины 13–18 см и возраста 4 года, а самки — при 18–24 см, в возрасте 6–7 лет. Массовое созревание самцов происходит при длине тела 20 см, в возрасте 4–5 лет, а аналогичные размеры и возраст самок составляют 26–28 см и 6–7 лет. Полностью самцы становятся зрелыми, достигнув длины 26 см и возраста 7 лет, а самки, соответственно, 33–36 см и 11 лет (Фадеев, 1956,

1963б, 1971, 1986, 1987; Сафронов, Тарасюк, 1989; Борец, 1997; Четвергов, 2002б).

Так же, как и у Западной Камчатки, в заливе Терпения отмечено снижение длины массового полового созревания самок в условиях интенсивного промысла с 28–30 см в 1953–1954 гг. до 26–28 см в 1957 г. (Фадеев, 1987). По данным С.Н. Сафронова и С.Н. Тарасюка (1989), желтоперая камбала из залива Анива (Южный Сахалин) в массе (50% зрелых рыб) созревает при длине тела 26–28 см, в возрасте 7–8 лет.

В **северной части Японского моря (Татарский пролив)** самцы желтоперой камбалы начинают созревать по достижении длины 14–20 см, а самки 18–23 см. Возраст начала созревания обоих полов здесь составляет 4–5 лет. Массовое созревание отмечается у самцов размером 21 см и самок 27 см, возраст массового созревания самок составляет, по всей видимости, 5–6 лет. Все самцы длиной 24–26 см и самки длиной 30 см в возрасте 8 лет (для обоих полов) являются половозрелыми (Моисеев, 1953; Географическое распространение.., 1955; Фадеев, 1956, 1963б, 1971).

Начало созревания желтоперой камбалы западной части Японского моря (залив Петра Великого) происходит при достижении самцами размеров 13 см и самками 19–23 см. Возраст, соответствующий этим размерам, составляет 3 года для самцов и 5 лет для самок. В массе созревают 3–4-летние самцы, достигшие 22 см, и 5–6-летние самки длиной 25 см. Все самцы длиной 29 см и более, а также самки длиной от 34 см, становятся половозрелыми (Тычкова, 1947; Моисеев, 1953; Географическое распространение.., 1955; Фадеев, 1971, 1986, 1987, 2005; Борец, 1997; Четвергов, 2002б; Новиков и др., 2002; Иванкова, Ким, 2004).

Обобщая перечисленные опубликованные и архивные материалы, можно заключить, что диапазон размеров и возраста начала полового созревания самцов желтоперой камбалы в различных частях ее ареала изменяется от 12 до 20 см и 3–4 лет. У самок пределы этих значений более широки и равны, соответственно, 14–26 см и 3–7 лет. Массовое созревание наблюдается у самцов размерами 15–26 см, в возрасте 3–6 лет, и у самок размерами 25–32 см, в возрасте 5–11 лет. Половозрелыми становятся, в зависимости от района обитания, все самцы, достигшие 26–44 см и возраста 6–14 лет, и самки длиной 31–48 см, в возрасте 8–16 лет.

Доля половозрелых рыб в различных размерных и возрастных группах желтоперой камбалы показана в таблицах 7–8.

ЧЕТЫРЕХБУГОРЧАТАЯ КАМБАЛА

Pleuronectes quadrituberculatus

Четырехбугорчатая камбала — широко распространенный вид в северной части Тихого океана. Эта камбала встречается от зал. Петра Великого до зал. Аляска. Отмечена в южной части Чукотского моря. Наиболее плотные концентрации этот вид образует в северной части Японского моря, восточной части Охотского моря, юго-восточной части Берингова моря (Фадеев, 1987; Дьяков, 2011).

На **востоке Берингова моря** первые половозрелые самцы четырехбугорчатой камбалы имеют длину тела 20–22 см, а самки — 22–24 см. Полностью заканчивается созревание у самцов, достигших 30 см, и у самок — 39 см. Массовое созревание (50% зрелых особей) происходит у самцов размерами 23,4 см, в возрасте 3–4 года, и у самок размерами 28,4 см, в возрасте 5–7 лет (Фадеев, 1984, 1986, 1987; Балыкин, 2006; Датский, Андронов, 2007).

Т. Тенбринк и Т. Вильдербуер (TenBrink, Wilderbuer, 2014) указывают возраст 50%-го созревания самок этого вида из восточной части Берингова моря и **вод Алеутских островов** равным 9 годам.

В **западной части Берингова моря** самцы четырехбугорчатой камбалы начинают созревать при длине 19–22 см, а самки — 21–24 см. Соответствующий этим размерам возраст составляет 3 года у самцов и 5 лет у самок. Половина самцов становятся зрелыми при длине 26 см, в возрасте 4,2 года, а самок — 36 см, в возрасте 9 лет. Все самцы длиной более 28 см и старше 7–10 лет (в разных источниках эти значения различаются) и самки длиной свыше 36–38 см, возрастом 10–18 лет, являются половозрелыми (Датский, Андронов, 2007; Золотов, 2010; Современное состояние.., 2010). А.О. Золотов (2010) свидетельствует, что в данном районе к 13 году созревает 90% самок, а полностью половозрелым поколение становится к 18 годам.

Четырехбугорчатая камбала, обитающая в **тихоокеанских водах Камчатки**, начинает созревать при длине 24–26 см. Массовое созревание происходит у нее по достижении размеров 26–30 см, а полностью все рыбы становятся зрелыми

Таблица 7. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от длины тела желтоперой камбалы. Обобщенные данные (Фадеев, 1963б, 1970, 1987; Полутов, 1991а; Nichol, 1995; Золотов, 2008; Тихонов, 1966, 1968, 1977; Четвергов, 2002б; Антонов, 2011; Сафронов, Тарасюк, 1989; архивные данные КамчатНИРО)
Table 7. The dynamics of the number of the yellowfin sole mature individuals (%) depending on the body length of the fish. Generalized data (Fadeev, 1963b, 1970, 1987; Polutov, 1991a; Nichol, 1995; Zolotov, 2008; Tikhonov, 1966, 1968, 1977; Chetvergov, 2002b; Antonov, 2011; Safonov, Tarasyuk, 1989; archive KamchatNIRO)

Пол	Середина размерного интервала, см									
	11,0	**13,0**	**15,0**	**17,0**	**19,0**	**21,0**	**23,0**	**25,0**	**27,0**	**29,0**
Восточная часть Берингова моря										
Самцы	–	5,0	20,0	59,0	77,5	95,0	90,0	100,0	100,0	100,0
Самки	–				1,5	2,8	2,5	9,0	13,9	35,2
Западная часть Берингова моря										
Самцы	–	–	0,0	3,0	15,0	70,0	86,0	95,0	96,0	98,0
Самки	–	–	–	0,0	3,9	6,9	13,8	34,0	57,6	78,4
Восточная часть Охотского моря										
Самцы	0,0	10,8	41,8	61,9	75,6	85,2	89,8	90,1	91,1	93,6
Самки	–	0,0	1,3	3,4	6,1	7,6	13,5	23,0	45,4	63,8
Западная часть Охотского моря										
Самцы	–	–	8,0	23,0	42,0	56,0	77,0	100,0	100,0	100,0
Самки	–	–			9,0	11,0	16,1	30,9	66,8	85,2
Северная часть Японского моря										
Самцы	–	–	9,0	23,0	40,0	51,2	76,1	100,0	100,0	100,0
Западная часть Японского моря										
Самцы	–	–	–	–	–	32,0	81,0	82,0	98,0	100,0
Самки	–	–	–	–	–	15,0	22,0	40,0	81,0	89,0
По всем районам										
Самцы	0,0	2,6	13,1	28,3	41,7	64,9	83,3	94,5	97,5	98,6
Самки	–	0,0	0,3	0,7	4,1	8,7	13,6	27,4	52,9	70,3

Пол	Середина размерного интервала, см									
	31,0	**33,0**	**35,0**	**37,0**	**39,0**	**41,0**	**43,0**	**45,0**	**47,0**	**49,0**
Восточная часть Берингова моря										
Самцы	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Самки	65,9	88,9	98,7	99,7	99,9	100,0	–	–	–	–
Западная часть Берингова моря										
Самцы	99,0	99,0	99,0	100,0	100,0	–	–	–	––	–
Самки	95,3	97,0	98,3	98,3	98,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Восточная часть Охотского моря										
Самцы	95,1	92,8	91,4	91,0	87,7	91,7	–	–	–	–
Самки	83,1	91,4	93,8	93,4	93,4	92,6	94,8	94,4	90,0	100,0
Западная часть Охотского моря										
Самцы	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Самки	94,4	98,7	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	–	–	–
Северная часть Японского моря										
Самцы	100,0	100,0	100,0	100,0	–	–	–	–	–	–
Западная часть Японского моря										
Самцы	100,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Самки	98,0	99,0	100,0	100,0	–	–	–	–	–	–
По всем районам										
Самцы	99,0	98,6	98,4	98,5	97,9	98,6	–	–	–	–
Самки	87,4	95,0	98,2	98,3	98,3	98,5	99,0	98,9	98,0	100,0

Таблица 8. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от возраста желтоперой камбалы. Обобщенные данные (Тихонов, 1966, 1968, 1977; Фадеев, 1970, 1971; Полутов, 1991а; Nichol, 1995; Золотов, 2008; Дьяков, 2011; неопубл. данные А.В. Четвергова, архивные данные КамчатНИРО)
Table 8. The dynamics of the number of the yellowfin sole mature individuals (%) depending on the age of the fish. Generalized data (Tikhonov, 1966, 1968, 1977; Fadeev, 1970, 1971; Polutov, 1991a; Nichol, 1995; Zolotov, 2008; Dyakov, 2011; unpublished data by A.V. Chetvergov, archive KamchatNIRO)

Пол	Возраст, лет																	
	2	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**
Восточная часть Берингова моря																		
Самцы	–	–	43,6	78	90,3	96,6	100	100	100	100	100	–	–	–	–	–	–	–
Самки	0,0	0,2	0,4	1,6	4,2	13,7	28,5	54,6	74,4	86,0	91,4	96,9	99,0	99,6		100	100	
Западная часть Берингова моря																		
Самцы	0,0	2,0	37,0	68,0	81,0	92,0	92,0	98,0	99,0	99,0	100	100	100	–	–	–	–	–
Самки	–	0,0	10,9	12,5	29,9	65,2	79,0	90,7	94,7	97,0	98,3	99,3	99,7	100	100	100	100	100
Восточная часть Охотского моря																		
Самцы	0,0	34,3	67,4	77,2	87,7	87,9	91,2	95,2	94,8	93,0	98,9	91,9	100	100	100	100	100	100
Самки	0,0	0,0	4,1	10,3	20,7	38,0	62,8	83,7	90,5	95,3	95,4	98,0	97,2	100	100	100	95,2	100
По всем районам																		
Самцы	0,0	12,1	49,3	74,4	86,3	92,2	94,4	97,7	97,9	97,3	99,6	97,3	100	100	100	100	100	100
Самки	0,0	0,1	5,1	8,1	18,3	39,0	56,8	76,3	86,5	92,8	95,1	98,1	98,6	99,9	100	100	98,4	100

при длине 42–44 см. Зрелые рыбы начинают встречаться в возрасте 5 лет, а в 8 лет все особи являются половозрелыми (Антонов, 2011). К сожалению, у автора приведены значения созревания четырехбугорчатой камбалы без разделения по полу.

По данным И.А. Черешнева и др. (2001), первые зрелые самцы четырехбугорчатой камбалы **северной части Охотского моря** встречаются при достижении ими длины 20 см и возраста 3 года и заканчивают созревать, достигнув размеров 30 см и 5 лет. Самки этого вида начинают созревать здесь при длине 22 см в 5 лет, а заканчивается процесс созревания у особей размерами 39 см в 8 лет.

В **восточной части Охотского моря** четырехбугорчатая камбала начинает созревать раньше, чем в других районах. По данным литературных источников и архивным материалам КамчатНИРО, половозрелые самцы этой камбалы начинают встречаться при их длине уже 16–18 см, в возрасте 3 года. Аналогичные значения для самок составляют 18–23,5 см и 3–4 года. У разных авторов существуют различающиеся указания на размеры и возраст массового созревания (50% зрелых особей) этого вида. Так, диапазон размеров самцов в период их массового созревания изменяется, по разным данным, от 26 до 30 см, а возраст — от 6 до 9 лет. Для самок соответствующие значения составляют 30–36,2 см и 8–10 лет. Длина, при которой все особи становятся половозрелыми, может изменяться, по разным источникам, от 38 до 54 см, и возраст от 13 до 21 года, — у самцов, а также от 47 до 60 см и от 15 до 22 лет — у самок (Токранов, Заварина, 1992; Борец, 1997; Чучукало и др., 1998; Дьяков, 2002, 2011 и неопубл. данные; Четвергов, 2002б и неопубл. данные; Антонов, 2011; архивные данные КамчатНИРО).

Таким образом, четырехбугорчатая камбала восточной части Охотского моря относится к видам с наиболее растянутым периодом созревания.

В **северной части Японского моря (Татарский пролив)** четырехбугорчатя камбала созревает по достижении длины 20–21 см (Моисеев, 1953).

Обобщив материалы различных источников, касающиеся созревания четырехбугорчатой камбалы, можно установить диапазоны основных показателей этого процесса в пределах ареала данного вида. В зависимости от района обитания, начало половой зрелости самцов может наступать при длине их тела 16–22 см, в возрасте 3 года. Самки начинают созревать по достижении ими длины 18–24 см и 3–5 лет. Массовое созревание происходит у 3–9-летних самцов, размерами 23–30 см, и 5–10-летних самок длиной 28–36 см. Размеры самцов, когда все они становятся половозрелыми, могут изменяться в разных районах от 26 до 54 см, а самок — от 36 до 60 см, при соответствующем возрасте 5–21 и 8–22 года.

Зависимость доли зрелых особей обитающей в водах Камчатки четырехбугорчатой камбалы от длины тела и возраста показана в таблицах 9–10.

САХАЛИНСКАЯ КАМБАЛА

Limanda sakhalinensis

Ареал сахалинской камбалы распространяется от Приморья до Анадырского залива. Эта камбала часто встречается в Татарском проливе. Наиболее плотные концентрации образует на севере и востоке Охотского моря. В водах Западной Камчатки этот вид часто выходит на первое место по численности среди других камбал (Фадеев, 1987; Новиков и др., 2002; Дьяков, 2011).

Таблица 9. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от длины тела четырехбугорчатой камбалы. Обобщенные данные (Четвергов, 2002б; Дьяков, неопубл. данные; Антонов, 2011; архивные данные КамчатНИРО)
Table 9. The dynamics of the number of the Alaska plaice mature individuals (%) depending on the body length of the fish. Generalized data (Chetvergov, 2002b; Dyakov, unpublished data; Antonov, 2011; archive KamchatNIRO)

Пол	Середина размерного интервала, см										
	15	**17**	**19**	**21**	**23**	**25**	**27**	**29**	**31**	**33**	**35**
Тихоокеанские воды Камчатки и Сев. Курил											
Оба пола	–	–	–	–	–	10,0	32,0	64,0	64,0	97,0	89,0
Восточная часть Охотского моря											
Самцы	0,0	2,3	1,5	2,8	9,4	9,6	37,7	56,5	68,7	81,2	85,4
Самки	0,0	0,0	0,6	1,1	3,3	3,3	8,0	11,7	10,3	16,8	42,0

Пол	Середина размерного интервала, см											
	37	**39**	**41**	**43**	**45**	**47**	**49**	**51**	**53**	**55**	**57**	**59**
Тихоокеанские воды Камчатки и Сев. Курил												
Оба пола	100	94,0	90,0	100	100	100	100	100	–	–	–	
Восточная часть Охотского моря												
Самцы	86,6	86,6	87,1	84,6	80,6	86,1	93,3	78,3	100	100	100	100
Самки	64,7	79,7	85,5	90,7	95,7	96,6	95,7	95,3	97,3	95,8	99,0	100

Таблица 10. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от возраста четырехбугорчатой камбалы восточной части Охотского моря. Обобщенные данные (Дьяков, 2002, 2011; Антонов, 2011; Четвергов, неопубл. данные; архивные данные КамчатНИРО)
Table 10. The dynamics of the number of the Alaska plaice mature individuals (%) depending on the age of the fish in the Eastern Okhotsk Sea. Generalized data (Dyakov, 2002, 2011; Antonov, 2011; Chetvergov, unpublished data; archive KamchatNIRO)

Пол	Возраст, лет										
	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**
Самцы	–	0,0	0,5	3,9	3,9	15,9	32,4	50,4	60,1	74,4	86,5
Самки	–	–	0,2	3,3	2,7	3,5	7,8	24,7	43,8	66,3	81,4
Пол	**Возраст, лет**										
	12	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**	**20**	**21**	**22**
Самцы	88,9	97,4	96,2	97,5	98,0	98,5	96,7	97,6	98,6	100,0	100,0
Самки	91,5	96,4	93,2	99,0	98,9	98,3	97,5	94,6	94,8	98,1	100,0

По данным из некоторых литературных источников, в **западной части Берингова моря** сахалинская камбала начинает созревать при длине 12,5 см, в возрасте 3 года (самцы), и 16 см и 4 года (самки). По достижении размеров 16 см и возраста 5,13 лет половина самцов становятся половозрелыми. Для самок соответствующие значения равны 19,4 см и 7,4 года. Все 11-летние самцы и 14-летние самки сахалинской камбалы в этом районе становятся половозрелыми. Длина полного созревания особей обоих полов равна 20–26 см (Балыкин, 2006; Золотов, 2010; Современное состояние.., 2010; Антонов, 2011).

В **северной части Охотского моря** первые особи этого вида (без указания пола) начинают встречаться при длине тела 13 см, в возрасте 3 года, а все становятся половозрелыми, достигнув размеров 25 см и возраста 7 лет (Черешнев и др., 2001).

Самцы сахалинской камбалы **восточной части Охотского моря** становятся половозрелыми, начиная с длины тела 12,5 см и возраста 3 года. Очень редко встречаются двухлетние созревающие самки. Обычно начало половой зрелости последних наступает в трехлетнем возрасте, при размерах 13,5 см. Половина самцов становятся зрелыми по достижении ими 15 см и 3,2 лет, а самок — 19 см и 4,2 лет. Созревание всех самцов, по разным источникам, происходит при их длине 26,5–30 см и возрасте 9–12 лет, а самок — 31,5–36 см и 10–12 лет (Борец, 1997; Чучукало и др., 1998; Четвергов, 2002б и неопубл. данные; Дьяков, 2002, 2011 и неопубл. данные; архивные данные КамчатНИРО).

Сахалинская камбала **западной части Охотского моря (заливы Анива и Терпения, о. Сахалин)** начинает созревать при длине 12–14 см, массовой половозрелости (50% зрелых особей) достигает при 14–16 см, в возрасте 3–4 года, и вся становится зрелой, вырастая до 20–24 см (Сафронов, Тарасюк, 1989). К сожалению, авторы не привели данных о созревании разных полов.

Таким образом, в целом по ареалу длина начинающих созревать самцов составляет 12,5 см, а самок — колеблется от 13,5 до 16 см. Возраст самцов при этом составляет 3 года, а самок — 2–4 года. Половина самцов становятся зрелыми при длине тела 15–16,7 см, в возрасте 3,2–5,13 лет, а размеры и возраст самок составляют, соответственно, 19–19,4 см и 3,7–7,4 года. Зрелыми все самцы становятся по достижении ими размеров 26,5–30 см и возраста 9–12 лет, а самки — 31,5–36 см и 10–14 лет соответственно.

Зависимость доли зрелых особей от длины тела и возраста у сахалинской камбалы Охотского моря показана в таблицах 11 и 12.

КОЛЮЧАЯ КАМБАЛА

Acanthopsetta nadeshnyi

Эта камбала распространена от Кореи и о. Хонсю, в Японском море, на север, в Охотское и западную часть Берингова моря. Наиболее плотные концентрации колючая камбала образует в водах Приморья и в Татарском проливе. В Охотском

Таблица 11. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от длины тела сахалинской камбалы. Обобщенные данные (Сафронов, Тарасюк, 1989; Четвергов, 2002б; архивные данные КамчатНИРО)
Table 11. The dynamics of the number of the Sakhaline sole mature individuals (%) depending on the body length of the fish. Generalized data (Safronov, Tarasyuk, 1989; Chetvergov, 2002б; archive KamchatNIRO)

Пол	Середина размерного интервала, см												
	11	**13**	**15**	**17**	**19**	**21**	**23**	**25**	**27**	**29**	**31**	**33**	**35**
Восточная часть Охотского моря													
Самцы	0,0	40,0	62,8	84,1	84,4	87,7	93,5	93,3	96,5	100,0	100,0	100,0	–
Самки	0,0	14,6	17,8	39,5	48,4	77,9	93,9	96,2	97,0	96,9	96,7	91,7	100
Западная часть Охотского моря													
Оба пола	–	21,5	62,8	60,9	83,7	94,4	100	100	100	100	–	–	–

Таблица 12. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от возраста сахалинской камбалы восточной части Охотского моря. Обобщенные данные (Дьяков, 2002, 2011; неопубл. данные А.В. Четвергова, архивные данные КамчатНИРО)
Table 12. The dynamics of the number of the Sakhaline sole mature individuals (%) depending on the age of the fish in the Eastern Okhotsk Sea. Generalized data (Dyakov, 2002, 2011; unpublished data by A.V. Chetvergov, archive KamchatNIRO)

Пол	Возраст, лет											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Самцы	0,0	0,0	53,7	77,4	87,5	91,4	92,5	95,0	97,2	90,9	99,7	100
Самки	0,0	0,5	21,1	42,8	70,1	87,7	93,4	95,4	97,5	99,6	99,8	100

море, у берегов Камчатки и в западных районах Берингова моря вид очень редок (Фадеев, 1987; Новиков и др., 2002).

В **северной части Охотского моря** колючая камбала начинает созревать при длине 16 см, на седьмом году жизни. Массовое созревание происходит при длине 25–26 см (Черешнев и др., 2001).

П.А. Моисеев (1953) принимает 16 см за размер достижения половой зрелости особей этого вида в **северной части Японского моря**. По данным А.Н. Вдовина и др. (2001), в данном районе среди рыб более 16 см длиной уже 88,4% становятся зрелыми, а 100-процентное созревание наблюдается при длине более 24 см. Н.С. Фадеев (1984) указывает, что массовое созревание (50% зрелых особей) колючей камбалы этого же района происходит у рыб размерами 25–26 см, в возрасте 7 лет.

В **западной части Японского моря (залив Петра Великого)** эта камбала начинает созревать по достижении длины 22,1–23,6 см, в возрасте 4 года (Минева, 1972).

Таким образом, по сообщениям указанных авторов, а также Г.У. Линдберга и В.В. Федорова (1993), в целом по ареалу колючая камбала начинает созревать при длине 16 см, в возрасте 4 года. Ее массовое созревание происходит, по всей видимости, у рыб размерами 22–26 см и возрастом 7 лет. Все рыбы крупнее 26 см становятся половозрелыми.

ХОБОТНАЯ КАМБАЛА

Myzopsetta proboscidea

Хоботная камбала относится к широко распространенным видам. Встречается у северной стороны о. Хоккайдо, в водах о. Сахалин, на севере Охотского моря, в водах Камчатки, в Беринговом море. Наиболее многочисленна у Западной Камчатки и в юго-восточной части Берингова моря, в заливе Бристоль (Фадеев, 1987; Дьяков, 2011).

Эта камбала является мелкоразмерным видом. В **западной части Берингова моря** ее самцы становятся половозрелыми при длине тела 16–18 см, в возрасте 3 года, а самки — размерами 18–20 см, в 4 года. Массовое созревание (50% зрелых особей) происходит у самцов, достигших длины 18,7 см и возраста 3,4 года, и у самок длиной 23,5 см, в возрасте 6,3 года. Все самцы крупнее 22 см и самки размерами 26–34 см становятся половозрелыми. Возраст таких особей соответствует 8 годам у самцов и 10 годам у самок (Балыкин, 2006; Золотов, 2010; Антонов, 2011).

Хоботная камбала из **северной части Охотского моря** (без указания пола) созревает при длине от 22 до 25 см, в возрасте 6–7 лет (Черешнев и др., 2001).

В **восточной части Охотского моря** этот вид начинает созревать при меньшей длине, но затем скорость этого процесса замедляется. Первые половозрелые самцы имеют длину 14–16 см и возраст 3 года, а самки, соответственно, 14–19,5 см и 4 года. В массе самцы становятся половозрелыми, достигнув размера 19,7 см и возраста 3,6 года. Для самок соответствующие значения равны 26,8 см и 4,8–6,9 лет. По достижении самцами и самками длины 31,5–40 и 37,5–40 см и возраста 9–15 и 10–17 лет соответственно, все особи становятся половозрелыми (Борец, 1997; Четвергов, 2002б и его неопубл. данные; Дьяков, 2002, 2011; архивные данные КамчатНИРО).

Обобщая данные всех указанных источников, можно заключить, что самцы хоботной камбалы начинают созревать, в зависимости от района обитания, достигнув длины 14–18 см и возраста трех лет. Размеры впервые встречающихся половозрелых самок колеблются от 14 до 20–22 см, а их возраст соответствует четырем годам. Массовое созревание наблюдается у самцов с длиной тела 18,7–19,7 см, в возрасте 3,4–4,6 лет, и у самок длиной 23,5–26,8 см, возрастом 4,8–6,9 лет. Самцы, достигшие, по разным данным, размеров от 22 до 40 см и возраста от 8 до 15 лет, а также самки, имеющие длину 26–40 см и возраст 10–17 лет, все становятся половозрелыми.

В таблицах 13 и 14 приведена доля зрелых особей хоботной камбалы разных размеров и возраста.

Таблица 13. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от длины тела хоботной камбалы. Обобщенные данные (Четвергов, 2002б; Антонов, 2011; архивные данные КамчатНИРО)
Table 13. The dynamics of the number of the longhead dab mature individuals (%) depending on the body length of the fish. Generalized data (Chetvergov, 2002б; Antonov, 2011; archive KamchatNIRO)

Пол	Середина размерного интервала, см													
	13	15	17	19	21	23	25	27	29	31	33	35	37	39
Западная часть Берингова моря														
Оба пола	–	–	30,0	45,0	66,0	64,0	75,0	74,0	78,0	68,0	100	100	–	–
Восточная часть Охотского моря														
Самцы	0,0	10,0	6,0	36,1	71,4	87,9	93,3	95,5	96,7	95,7	97,3	90,0	83,3	100
Самки	0,0	12,5	0,0	8,1	12,7	16,7	29,5	65,9	81,9	91,1	93,7	96,3	96,9	100

Таблица 14. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от возраста хоботной камбалы восточной части Охотского моря. Обобщенные данные (Дьяков, 2002, 2011; неопубл. данные А.В. Четвергова; архивные данные КамчатНИРО)
Table 14. The dynamics of the number of the longhead dab mature fish (%) depending on the age of the fish in the Eastern Okhotsk Sea. Generalized data (Dyakov, 2002, 2011; unpublished data by A.V. Chetvergov; archive KamchatNIRO)

Пол	Возраст, лет								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Самцы		0,0	21,8	67,3	85,5	91,4	95,5	94,9	95,6
Самки	–	–	0,0	13,3	42,6	63,4	75,6	86,8	91,3
Пол	**Возраст, лет**								
	10	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**
Самцы	97,9	99,1	100	96,9	93,8	100	100	100	100	100
Самки	92,0	92,5	95,4	92,3	93,8	94,3	95,5	100	83,3	100

ДЛИННОРЫЛАЯ КАМБАЛА

Limanda punctatissima

Основными районами обитания этого вида являются Японское море, южная часть Охотского моря, воды Хоккайдо и Южного Сахалина. Наиболее плотные концентрации камбалы отмечаются в заливе Петра Великого и в Татарском проливе (Фадеев, 1987; Новиков и др., 2002; Дьяков, 2011). Редко встречается в северной части Охотского моря (Черешнев и др., 2001).

В **Охотском море** достигает половой зрелости при длине 19–21 см (Черешнев и др., 2001).

В **северной части Японского моря** длиннорылая камбала начинает созревать при длине 20–22 см, в возрасте 4–5 лет (Моисеев, 1953; Фадеев, 1956; Линдберг, Федоров, 1993). Все особи становятся зрелыми, по-видимому, в возрасте 6 лет.

На **западе Японского моря** начало созревания этого вида наблюдается при длине 19–21 см и также в возрасте 4 года. К половозрелым относятся все рыбы длиной 25–30 см и более (Моисеев, 1953; Географическое распространение.., 1955; Фадеев, 1956; Линдберг, Федоров, 1993).

Диапазоном размеров тела в начале созревания длиннорылой камбалы разных районов следует считать, таким образом, 19–21 см, а в его завершении — 25–30 см. Соответствующие значения возраста составляют 4 и 6 лет. По данным Н.С. Фадеева (1984), массовое созревание этого вида наступает при длине 22–23 см, в возрасте 4 года.

СЕВЕРНАЯ ПАЛТУСОВИДНАЯ КАМБАЛА

Hippoglossoides robustus

Ареал северной палтусовидной камбалы занимает довольно обширные акватории в Охотском и Беринговом морях. Этот вид встречается в южной части Чукотского моря. Наиболее плотные концентрации образует у Юго-Восточного Сахалина, в северной части Охотского моря, в Анадырском заливе Берингова моря. Часто, совместно с узкозубой палтусовидной камбалой, встречается в центрально-восточных районах Берингова моря (Фадеев, 1987).

В **Чукотском море** большинство особей размерами от 14 до 26 см, со средней длиной 19,9 см, среди которых подавляющую долю занимали самки, являются половозрелыми. Возраст этих рыб колеблется от 6 до 13 лет, 90% из которых занимают 7–9-годовики (Pruter, Alverson, 1962).

В **восточной части Берингова моря** самцы северной палтусовидной камбалы начинают созревать при длине 16–18 см, в возрасте 5 лет, а самки — 18 см, в 6 лет. Массовое созревание камбалы в этом районе происходит у самцов, достигших длины 18–20 см и возраста 6 лет, и у самок длиной 20–22 см, в возрасте 7 лет. Заканчивается созревание у самцов размерами 37 см и самок 39 см в возрасте 8–9 лет (Минева, 1964; Датский, Андронов, 2007).

Самцы этого вида, обитающие в **западной части Берингова моря**, начинают созревать по достижении размеров 14 см и возраста 3 лет, в то

время как первые половозрелые самки встречаются при длине тела 16–21 см, в возрасте 5–7 лет. В массе (50% зрелых особей) самцы в этом районе созревают, достигнув длины 15,5 см и возраста 3,4 года, а самки — 24,4 см и возраста 6,3 года. Все самцы размерами 16–20 см, в возрасте 9 лет, и самки размерами 34–38 см, в возрасте 10 лет, становятся половозрелыми (Золотов, 2005, 2010; Датский, Андронов, 2007; Современное состояние.., 2010).

По данным И.А. Черешнева и др. (2001), северная палтусовидная камбала из **северной части Охотского моря** созревает при длине 18–24 см.

Таким образом, диапазон размеров тела в начале созревания самцов северной палтусовидной камбалы из различных районов составляет 14–18 см, возраста — 3–6 лет. Для самок соответствующие значения равны 16–21 см и 5–7 лет. Массовое созревание происходит у 15,5–20-сантиметровых самцов в возрасте 3,4 года и у 20–24,4-сантиметровых самок в возрасте 6,3 года. Все самцы становятся половозрелыми, в зависимости от района обитания, при длине от 16 до 37 см и возрасте 9–10 лет, самки — длиной 24–39 см, в таком же возрасте.

Зависимость доли половозрелых самок от длины тела показана в таблице 15.

Таблица 15. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от длины тела северной палтусовидной камбалы западной части Берингова моря (по данным А.О. Золотова, 2005)
Table 15. The dynamics of the number of the Bering flounder mature individuals (%) depending on teh body length of the fish in the Western Bering Sea (on the data by A.O. Zolotov, 2005)

Пол	Середина размерного интервала, см				
	17	23	27	33	37
Самцы	100	100	100	100	100
Самки	20,0	27,0	77,0	95,0	100

УЗКОЗУБАЯ ПАЛТУСОВИДНАЯ КАМБАЛА

Hippoglossoides elassodon

Этот вид обитает у Курильских островов, в северной части Охотского моря, в водах Камчатки, в Беринговом море, распространяясь в залив Аляска и воды Британской Колумбии. Наиболее плотные скопления образует у Западной Камчатки, Северных Курил, в заливах Восточной Камчатки и в восточной части Берингова моря (Фадеев, 1987; Дьяков, 2011).

На **востоке Берингова моря** самцы и самки узкозубой палтусовидной камбалы начинают созревать при длине 18 см в 5 лет у самцов и в 6 лет у самок. Половина самцов размерами 24,4 см, в возрасте 6–9 лет, и самок размерами 24,6–29 см, в возрасте 7–8 лет становятся половозрелыми. Созревание всех особей в этом районе происходит при длине 37 см у самцов и 39 см у самок. Соответствующий возраст рыб разного пола составляет 7–10 и 8–9 лет (Фадеев, 1984, 1986, 1987; Балыкин, 2006; Датский, Андронов, 2007).

Камбала **западной части Берингова моря** начинает созревать по достижении длины тела 21–24 см и возраста 5 лет у самцов и 7 лет у самок. Массовое созревание (50% зрелых особей) происходит у самцов, достигших размеров 28,4 см и возраста 5–9 лет, а у самок — при длине 35,3 см и возрасте 7–11 лет. Половозрелыми становятся все самцы длиной 32–34 см, в 10-летнем возрасте, и самки 10–12 лет длиной 42–44 см (Золотов, 2005, 2010; Датский, Андронов, 2007; Современное состояние.., 2010; Антонов, 2011).

В **тихоокеанских водах Камчатки и Северных Курил** половозрелые самцы узкозубой палтусовидной камбалы встречаются впервые при длине тела 18–22 см, в возрасте 4 года, а самки — размером 22–26 см и возрастом 6 лет. В массе созревают самцы, достигшие длины 23–25 см и возраста 6–7 лет, и самки размером 28–30 см, в возрасте 8–9 лет. Полностью поколение самцов становится половозрелым в 10 лет, по достижении длины тела особей 32–34 см, а самок — в 11 лет и 34–36 см длиной (Полутов, 1991б; Антонов, 2011).

Диапазон размеров и возраста процесса созревания этой камбалы в **северной части Охотского моря** (без указания пола), приведенный И.А. Черешневым с соавторами (2001), составляет 18–39 см и 6–9 лет.

Размеры впервые созревших самцов узкозубой палтусовидной камбалы из **восточной части Охотского моря** колеблются от 14 до 20,5 см, а самок — от 16 до 22,5 см. Возраст таких рыб того и другого пола равен 4 годам. Массовое созревание (50% зрелых особей) самцов происходит при длине тела 23,2 см, в возрасте 5,2 года. Для самок аналогичные величины равны, соответственно, 30,5 см и 7,7–9 лет. Половозрелыми становятся все самцы, начиная с длины 38,5–42 см, в возрасте 12–15 лет, и все самки длиной, по разным данным, 41,5–50 см, в возрасте 14–17 лет (Борец, 1997; Чучукало и др., 1998; Четвергов, 2002б и его неопубл. данные; Дьяков, 2002, 2011; Антонов, 2011; архивные данные КамчатНИРО).

Границы диапазона размеров тела и возраста полового созревания узкозубой палтусовидной камбалы в пределах всего ее ареала довольно широки. Так, начало созревания самцов этого вида, по сообщениям перечисленных выше авторов, а также И.А. Полутова и др. (1980), Г.У. Линдберга и В.В. Федорова (1993), В.Д. Богданова и др. (2005), в зависимости от района обитания, происходит при длине от 14 до 24 см, в возрасте от 3 до 7 лет. Для самок эти значения равны, соответственно, 16–26 см и 4–7 лет. Половина самцов становится половозрелыми, достигнув размеров 23–28,4 см и возраста 5,2–9 лет, а самок — 24,6–35,3 см и 7–9 лет. Созревают все самцы, выросшие до 32–42 см, прожившие от 7 до 15 лет и более, и самки, длина тела которых достигла 39–50 см, а возраст — 8–17 лет.

Зависимость доли зрелых особей от длины тела и возраста особей узкозубой палтусовидной камбалы в разных районах показана в таблицах 16–17.

ЮЖНАЯ ПАЛТУСОВИДНАЯ КАМБАЛА

Hippoglossoides dubius

Южная или япономорская палтусовидная камбала обитает в Японском море и на юге Охотского моря. Встречается как у материкового побережья, так и в водах Японских островов. Наиболее плот-

Таблица 16. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от длины тела узкозубой палтусовидной камбалы. Обобщенные данные (Полутов, 1991б; Четвергов, 2002б; Золотов, 2005; Антонов, 2011; архивные данные КамчатНИРО)
Table 16. The dynamics of the number of the flathead sole mature individuals (%) depending on teh body length of the fish. Generalized data (Polutov, 1991b; Chetvergov, 2002b; Zolotov, 2005; Antonov, 2011; archive KamchatNIRO)

Пол	Середина размерного интервала, см										
	11	13	15	17	19	21	23	25	27	29	31
Западная часть Берингова моря											
Самцы	–	–	–	–	–	–	25,0	–	60,0	–	–
Самки	–	–	–	–	–	–	–	–	50,0	–	–
Тихоокеанские воды Камчатки и Северных Курил											
Самцы	–	–	–	–	2,0	10,0	60,0	80,0	85,0	93,0	95,0
Самки	–	–	–	–	–	–	2,0	10,0	40,0	60,0	78,0
Восточная часть Охотского моря											
Самцы	0,0	0,0	9,5	17,3	10,3	24,5	44,9	55,3	73,5	79,2	86,9
Самки	0,0	2,6	0,0	1,8	4,3	16,6	25,6	25,0	24,6	35,4	60,3
По всем районам											
Самцы	0,0	0,0	3,2	5,8	4,1	11,5	43,3	67,7	72,8	86,1	90,9
Самки	0,0	0,9	0,0	0,6	1,4	5,5	9,2	11,7	38,2	47,7	69,2

Пол	Середина размерного интервала, см									
	33	35	37	39	41	43	45	47	49	51
Западная часть Берингова моря										
Самцы	100	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Самки	50,0	–	67,0	–	–	100	–	–	–	–
Тихоокеанские воды Камчатки и Северных Курил										
Самцы	100	100	100	–	–	–	–	–	–	–
Самки	85,0	100	100	–	–	–	–	–	–	–
Восточная часть Охотского моря										
Самцы	85,9	89,5	88,4	86,1	100,0	100,0	–	–	–	–
Самки	76,5	78,7	80,7	81,7	88,3	93,1	92,9	94,4	100,0	77,8
По всем районам										
Самцы	95,3	96,5	96,1	95,4	100,0	100,0	–	–	–	–
Самки	70,5	89,3	82,6	90,9	94,2	97,7	97,6	98,1	100,0	92,6

Таблица 17. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от возраста узкозубой палтусовидной камбалы. Обобщенные данные (Полутов, 1991б; Дьяков, 2002, 2011; Антонов, 2011; неопубл. данные А.В. Четвергова; архивные данные КамчатНИРО)
Table 17. The dynamics of the number of the flathead sole mature individuals (%) depending on the age of the fish. Generalized data (Polutov, 1991b; Dyakov, 2002, 2011; Antonov, 2011; unpublished data by A.V. Chetvergov; archive KamchatNIRO)

Пол	Возраст, лет																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Тихоокеанские воды Камчатки и Северных Курил																	
Самцы	–	–	–	–	9,0	30,0	50,0	80	90,0	100	100	–	–	–	–	–	–
Самки	–	–	–	–	–	2,0	12,0	35,0	75,0	85,0	100	–	–	–	–	–	–
Восточная часть Охотского моря																	
Самцы	–	–	0,0	4,0	39,5	51,6	64,0	74,8	76,1	81,9	82,6	88,0	90,0	88,2	100	100	–
Самки	–	–	0,0	1,2	15,7	25,4	35,0	51,7	70,5	76,1	79,3	84,8	91,7	86,7	93,3	95,6	100
По всем районам																	
Самцы	–	–	0,0	2,0	24,2	40,8	57,0	77,4	83,1	90,9	91,3	94,0	95,0	94,1	100	100	–
Самки	–	–	0,0	0,6	7,8	13,7	23,5	43,3	72,8	80,5	89,7	92,4	95,8	93,4	96,7	97,8	100

ные концентрации образует в заливе Петра Великого, на севере Татарского пролива и у Юго-Западного Сахалина (Фадеев, 1987).

На **севере Японского моря** этот вид созревает при длине 22–25 см (Моисеев, (1953).

В **западной части Японского моря** первые половозрелые самцы камбалы появляются, достигнув размеров 19 см и возраста 3 года. Длина и возраст первых созревающих самок равны, соответственно, 20 см и 4 лет. Половина половозрелых самцов наблюдается среди особей длиной 23,6 см, в возрасте 3–4 года, а самок — среди рыб размерами 25,6 см, в возрасте 4–5 лет. Все самцы длиной 32 см и более, начиная с 5 лет, и самки от 37 см и 6 лет являются половозрелыми (Географическое распространение.., 1955; Минева, 1972; Фадеев, 1984, 1986, 1987; Линдберг, Федоров, 1993; Новиков и др., 2002).

Изменение доли половозрелых рыб южной палтусовидной камбалы западной части Японского моря в связи с длиной тела показано в таблице 18.

Таблица 18. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от длины тела южной палтусовидной камбалы в западной части Японского моря (по данным Н.С. Фадеева, 1987)
Table 18. The dynamics of the number of the flathead flounder mature individuals (%) depending on teh body length of the fish in the west part of the Sea of Japan (on the data by N.S. Fadeev, 1987)

Пол	Середина размерного интервала, см									
	19	21	23	25	27	29	31	33	35	37
Самцы	–	33,0	33,0	65,0	79,0	97,0	100	100	100	–
Самки	–	–	30,0	42,0	67,0	86,0	84,0	95,0	97,0	100

ЗВЕЗДЧАТАЯ КАМБАЛА

Platichthys stellatus

Звездчатая камбала относится к наиболее широко распространенным камбалам в северной части Тихого океана. Она встречается во всех дальневосточных морях, омывающих Россию, включая Чукотское море, обычна в заливе Аляска, водах Британской Колумбии. Несмотря на повсеместную встречаемость, вид не является многочисленным. Наибольшая плотность популяций звездчатой камбалы наблюдается в северной части Японского моря, у Восточного Сахалина и Западной Камчатки, в западной части Берингова моря (Фадеев, 1987; Дьяков, 2011).

В **тихоокеанских водах Северной Америки** длина первых созревающих самцов звездчатой камбалы составляет 22 см, а самок — колеблется от 24 см в более южных районах (Калифорния) до 30 см в северных (Орегон). Соответствующий возраст начала созревания самцов равен 2–3 годам, а самок — 3–4 годам. Возраст массового созревания (50% зрелых особей) самцов в этом районе составил 3 года, а самок — 4 года. Половозрелыми становятся все рыбы, достигшие 35 см (Фадеев, 1984; Castillo, 1995). Последний автор свидетельствует, что для звездчатой камбалы, обитающей у Орегона, характерен более старший возраст созревания, чем у рыб у Калифорнии.

Самцы этой камбалы из **западной части Берингова моря** начинают созревать при длине 22 см, на четвертом году жизни, а самки — при длине 23–25 см, на пятом году. Половина самцов размером 25,3 см, в возрасте 5,1 года, и самок размером 28,9 см, в возрасте 7,1 года, становятся половозрелыми. Все рыбы становятся половозрелыми по достижении длины тела 50–52 см. Самцы полностью созревают, по всей видимости, к 10, а самки — к 12 годам (Балыкин, 2006; Золотов, 2010; Современное состояние.., 2010; Антонов, 2011).

В **северной части Охотского моря** начинают созревать самцы звездчатой камбалы, размерами 14–16 см, в возрасте 3 года, и самки, достигшие длины 18–20 см в 4 года. Массовое наступление половой зрелости происходит у 4–5-летних самцов с длиной тела 24–26 см и 6-летних самок размерами более 29 см. Завершается созревание у самцов, достигших 30–32 см длины и возраста 7 лет, и у 11-летних самок размером 38–40 см (Черешнев и др., 2001; Юсупов, 2011).

Звездчатая камбала, обитающая в **восточной части Охотского моря**, начинает созревать при длине 20–24,5 см (самцы) и 20–29,5 см (самки). Соответствующий возраст таких особей равен 4 и 5 годам. У самцов размерами 26,5 см, в возрасте 5,6 лет, а также у самок размерами 33,9 см, в возрасте 8 лет, 50% особей становятся зрелыми. Стопроцентного созревания достигают, по разным данным, самцы от 40,5 до 48 см длиной, в 14–18 лет, и самки размером от 40,5 до 60 см, в 12–24 года (Четвергов, 2002б и его неопубл. данные; архивные данные КамчатНИРО).

В **западной части Охотского моря** (у Северо-Восточного Сахалина) звездчатая камбала начинает созревать при длине 26 см и возрасте 4 года, а завершается этот процесс у 6-летних рыб, длиной более 30 см (Линдберг, Федоров, 1993).

Таким образом, диапазон размеров тела звездчатой камбалы в начале ее созревания довольно широк и составляет, в зависимости от района оби-

тания, 14–24,5 см у самцов, возрастом 2–4 года, и 18–30 см у самок, возрастом 3–5 лет. Половина самцов созревают при длине тела от 24 до 26,5 см, в возрасте 5,1–5,6 лет, а самок — при длине тела 28,9–33,9 см, в возрасте 7,1–8 лет. Самцы от 7 до 12 лет и самки от 11 до 24 лет, длиной 30–48 и 38–60 см соответственно, завершают процесс созревания.

Доля зрелых особей звездчатой камбалы разных размеров и возраста показана в таблицах 19–20.

СЕВЕРНАЯ ДВУХЛИНЕЙНАЯ КАМБАЛА

Lepidopsetta polyxystra

Северная двухлинейная камбала распространена от Курильских островов на север, в район Юго-Западной Камчатки и заливы Восточной

Таблица 19. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от длины тела звездчатой камбалы. Обобщенные данные (Четвергов, 2002б; Антонов, 2011; Юсупов, 2011; архивные данные КамчатНИРО)
Table 19. The dynamics of the number of the starry flounder mature individuals (%) depending on the body length of the fish. Generalized data (Chetvergov, 2002b; Antonov, 2011; Yusupov, 2011; archive KamchatNIRO)

Пол	Середина размерного интервала, см											
	13	15	17	19	21	23	25	27	29	31	33	35
Западная часть Берингова моря												
Оба пола	–	–	–	–	–	18,0	18,0	50,0	51,0	64,0	60,0	62,0
Северная часть Охотского моря												
Самцы	–	12,0	–	18,0	20,0	–	50,0	87,0	–	100	100	100
Самки	–	–	–	7,0	10,0	–	12,0	20,0	–	68,0	98,0	–
Восточная часть Охотского моря												
Самцы	–	0,0	0,0	0,0	2,4	12,8	34,6	61,7	77,0	83,8	85,7	84,7
Самки	0,0	0,0	0,0	0,0	2,4	6,5	6,9	9,3	13,9	18,0	37,1	64,8
По всем районам												
Самцы		6,0	0,0	9,0	11,2	12,8	42,3	74,3	77,0	91,9	92,9	92,4
Самки	0,0	0,0	0,0	3,5	6,2	6,5	9,4	14,7	13,9	43,0	67,6	64,8

Пол	Середина размерного интервала, см											
	37	39	41	43	45	47	49	51	53	55	57	59
Западная часть Берингова моря												
Оба пола	70,0	85,0	95,0	90,0	97,0	90,0	95,0	100	100	–	–	–
Северная часть Охотского моря												
Самцы	100	100	100	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Самки	99,0	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	–
Восточная часть Охотского моря												
Самцы	86,6	87,3	91,7	94,0	92,9	100	100	100	–	–	–	–
Самки	85,3	89,0	92,4	94,9	92,6	90,6	95,0	94,8	88,0	91,4	90,6	100
По всем районам												
Самцы	93,3	93,6	95,8	97,0	96,4	100	100	100	–	–	–	–
Самки	92,1	94,5	96,2	97,4	96,3	95,3	97,5	97,4	94,0	95,7	95,3	100

Таблица 20. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от возраста звездчатой камбалы. Обобщенные данные (Юсупов, 2011; неопубл. данные А.В. Четвергова; архивные данные КамчатНИРО)
Table 20. The dynamics of the number of the starry flounder mature individuals (%) depending on the age if the fish. Generalized data (Yusupov, 2011; unpublished data by A.V. Chetvergov; archive KamchatNIRO)

Пол	Возраст, лет											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Северная часть Охотского моря												
Самцы	–	–	10,0	22,0	73,0	90,0	100	100	100	100	100	–
Самки	–	–	–	2,0	23,0	62,0	79,0	92,0	100	99,0	100	100
Восточная часть Охотского моря												
Самцы	–	–	–	50,0	17,7	50,8	67,2	73,6	76,4	80,3	86,4	86,9
Самки	–	–	–	0,0	12,5	11,2	16,3	42,8	64,1	81,8	88,5	91,4
По всем районам												
Самцы	–	–	5,0	36,0	45,3	70,4	83,6	86,8	88,2	90,1	93,2	93,5
Самки	–	–	–	1,0	17,8	36,6	47,7	67,4	82,1	90,4	94,2	95,7

Пол	Возраст, лет											
	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Северная часть Охотского моря												
Самцы	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Самки	100	100	100	100	100	100	–	–	–	–	–	–
Восточная часть Охотского моря												
Самцы	89,6	98,1	90,0	83,3	87,5	100	100	100	100	100	100	100
Самки	93,1	91,7	90,7	93,4	91,5	95,7	91,7	90,9	94,4	100,0	83,3	100
По всем районам												
Самцы	94,8	99,1	95,0	91,7	93,8	100	100	100	100	100	100	100
Самки	96,6	95,8	95,4	96,7	95,7	97,9	95,8	95,5	97,2	100,0	91,7	100

Камчатки, Берингова моря, Анадырский залив. Далее районы ее обитания продолжаются в юго-восточном направлении: в восточную часть Берингова моря, залив Аляска, вдоль берегов Северной Америки, вплоть до Южной Калифорнии. Наиболее многочисленным этот вид является в водах Северных Курильских островов, у Юго-Западной и Восточной Камчатки, в западных и юго-восточных районах Берингова моря, в заливе Аляска и водах Британской Колумбии (Фадеев, 1987).

Начало созревания самцов этого вида в **тихоокеанских водах Северной Америки** происходит при длине 28 см, а самок, по разным данным — при длине 22–31 см, в возрасте 4 года. Половина самок становятся зрелыми по достижении длины тела 34–36 см и возраста 5 лет. К сожалению, не удалось найти информации о размерах самцов во время их массового созревания. Зрелыми становятся все особи мужского пола длиной от 36 см и 9-летние самки длиной 43–48 см (Фадеев, 1986; Fargo, Wilderbuer, 2000).

Двухлинейная камбала из **восточной части Берингова моря** созревает медленнее, чем в водах Британской Колумбии, хотя и при меньших размерах тела. Подобное противоречие вызвано существенно замедленным ростом беринговоморской камбалы, по сравнению с камбалой из пролива Гекаты (Fargo, Wilderbuer, 2000). Самцы этого вида на востоке Берингова моря начинают созревать при длине 17 см, а самки — 19–30 см. Возраст особей обоего пола составляет при этом 4–5 лет. Массовое созревание самцов (50% зрелых особей) происходит по достижении ими длины 22,4 см, в возрасте 6–9 лет, а самок, по разным источникам, — от 24,6 до 35 см, в возрасте 7–8 лет. Все самцы длиной от 31 см и возрастом 10 лет, а также самки длиной 37–50 см и возрастом 15 лет, достигают половой зрелости (Шубников, Лисовенко, 1964; Фадеев, 1986; Fargo, Wilderbuer, 2000).

В **западной части Берингова моря** самцы этого вида начинают созревать при длине тела 17 см, в возрасте 4 лет, а самки, соответственно, 23–24 см, в 5 лет. Достигают половозрелости половина самцов размерами 24–27,3 см и возрастом 5,1–6 лет, а также половина самок размерами 29–31,4 см, возрастом 6,6–8 лет. Полностью все самцы завершают созревание в 11–14-летнем возрасте по достижении 38–40 см длины, самки — в возрасте 13–18 лет размерами 40–42 см (Состояние биологических ресурсов.., 2003; Датский, Андронов, 2007; Современное состояние.., 2010; Золотов, 2010; Антонов, 2011; Золотов, Дубинина, 2012; Дубинина, Золотов, 2013).

Камбала, обитающая у **тихоокеанских берегов Камчатки и Северных Курил**, созревает быстрее, чем в предшествующем районе. Первые самцы становятся половозрелыми уже при 14–22 см, самки — при 16–25 см, в соответствующем возрасте 3–4 и 4–6 лет. Массовое созревание (50% половозрелых особей) самцов происходит по достижении ими длины 23 см, в возрасте 6 лет, а самок — 29,5 см, в возрасте 8 лет. Самцы, достигшие по разным данным и в зависимости от района обитания размеров от 30 до 42 см и возраста от 9 до 14 лет, а также самки, достигшие размеров от 32 до 48 см и возраста от 9 до 17 лет, все становятся половозрелыми (Полутов, 1975; Четвергов, 2002б и его неопубл. данные; Бирюков, 1995; Антонов, 2011; Дубинина, Золотов, 2013).

По данным И.А. Черешнева и др. (2001), в **северной части Охотского моря** самцы этого вида становятся половозрелыми при длине 17–31 см, самки — 19–37 см, в возрасте, соответственно, 6–9 и 7–8 лет.

Длина тела самцов в начале их созревания колеблется в **восточной части Охотского моря**, по разным данным, от 17 до 21 см, а самок — от 21 до 25 см, при соответствующем возрасте 3–4 и 3–5 лет. Половина самцов становятся половозрелыми, достигнув длины 25,8–26 см и возраста 5–7 лет, а самок, соответственно, 27,8–31 см и возраста 6–8 лет. Завершается созревание у самцов длиной от 27 до 42 см (по данным разных источников), в возрасте 10–11 лет, а у самок — от 30 до 54 см, в возрасте 11–19 лет (Швецов, 1979; Фадеев, 1986, 1987; Бирюков, 1995; Чучукало и др., 1998; Четвергов, 2002б и его неопубл. данные; Богданов и др., 2005; Дубинина, Золотов, 2013; архивные данные КамчатНИРО). Такой большой разброс данных по окончанию созревания вызван, по всей вероятности, различием особенностей созревания двухлинейной камбалы из разных районов и в разные годы.

Обобщая данные по всем описанным районам обитания двухлинейной камбалы, за диапазон длины тела в начале созревания самцов этого вида можно принять 14–22 см, а самок — 16–31 см. Возраст начала наступления половой зрелости колеблется у самцов от 3 до 6, а у самок — от 3 до 7 лет. Массовое созревание происходит у самцов

размерами 22,4–27,3 см, в возрасте 5–9 лет, и у самок длиной 24,6–36 см, в возрасте 6–8 лет. У 7–14-летних самцов размерами от 27 до 42 см и 9–19-летних самок, от 30 до 54 см длиной, созревание завершается.

Зависимость доли зрелых особей двухлинейной камбалы от длины тела и возраста показана в таблицах 21–22.

БЕЛОБРЮХАЯ КАМБАЛА

Lepidopsetta mochigarei

Белобрюхая камбала встречается в Японском море, в южной части Охотского моря, в водах Южных Курильских островов. Наиболее многочисленна у Юго-Западного Сахалина, в западной и южной частях Охотского моря (в заливе Анива — о. Сахалин, к северу от Хоккайдо), с обеих сторон Южных Курильских островов (Фадеев, 1987).

На **западе Охотского моря** белобрюхая камбала созревает, начиная с 4 лет (Фадеев, 1956).

В **южной части Охотского моря** самцы этого вида начинают созревать при длине тела 24–26 см, а самки — 27 см. Возраст начала созревания белобрюхой камбалы у Южных Курил и в водах Хоккайдо составляет 6 лет у самцов и 12 лет у самок. Завершается половое созревание самцов по достижении ими длины 28–30 см и возраста 10 лет. Для самок соответствующие значения составляют 37 см и 15 лет (Промысловые рыбы.., 1993).

По данным П.А. Моисеева (1953), в **северной части Японского моря** (Татарский пролив) камбала (без указания пола) начинает созревать при длине тела 21–22 см.

Таким образом, по данным некоторых источников, в целом по исследованной части ареала созревание белобрюхой камбалы начинается по достижении длины от 21 до 27 см, в возрасте от 4 до 12 лет, а заканчивается у рыб 28–37 см, возрастом 10–15 лет.

Таблица 21. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от длины тела северной двухлинейной камбалы. Обобщенные данные (Полутов, 1975; Швецов, 1979; Бирюков, 1995; Fargo, Wilderbuer, 2000; Четвергов, 2002б и его неопубл. данные; Антонов, 2011; Дубинина, Золотов, 2013; архивные данные КамчатНИРО)
Table 21. The dynamics of the number of the northern rock sole mature individuals (%) depending on the body length of the fish. Generalized data (Polutov, 1975; Shvetsov, 1979; Biryukov, 1995; Fargo, Wilderbuer, 2000; Chetvergov, 2002b and his unpublished data; Antonov, 2011; Dubinina, Zolotov, 2013; archive KamchatNIRO)

Пол	Середина размерного интервала, см										
	13	15	17	19	21	23	25	27	29	31	33
Тихоокеанские воды Северной Америки											
Самки	–	–	–	–	0,0	4,0	5,0	13,0	17,0	23,0	28,0
Восточная часть Берингова моря											
Самки	–	–	–	–	–	–	–	0,0	8,0	12,0	30,0
Западная часть Берингова моря											
Самцы	–	–	0,0	2,0	5,0	10,0	22,5	44,0	68,0	87,0	95,5
Самки	–	–	0,0	0,0	0,5	1,5	4,5	9,5	21,5	43,0	68,0
Тихоокеанские воды Камчатки и Северных Курил											
Самцы	0,0	1,0	2,2	5,7	13,7	43,0	68,4	80,2	86,8	95,3	94,9
Самки	–	0,0	0,1	0,3	1,3	4,1	9,7	21,6	52,4	71,7	87,2
Восточная часть Охотского моря											
Самцы	0,0	0,0	2,2	0,0	7,8	24,2	49,8	80,5	92,5	95,5	98,0
Самки	0,0	0,0	0,0	0,0	1,7	6,1	15,4	37,8	59,5	77,9	92,5
По всем районам											
Самцы	0,0	0,5	2,2	2,9	10,7	33,6	59,1	80,3	89,6	95,4	96,5
Самки	0,0	0,0	0,0	0,1	0,7	3,6	7,5	18,1	34,2	46,2	59,4

Пол	Середина размерного интервала, см									
	35	37	39	42	43	45	47	49	51	53
Тихоокеанские воды Северной Америки										
Самки	50,0	67,0	74,0	89,0	96,0	99,0	100	100	100	–
Восточная часть Берингова моря										
Самки	50,0	65,0	70,0	84,0	85,0	92,0	94,0	100	100	–
Западная часть Берингова моря										
Самцы	98,0	99,0	100	100	100	100	–	–	–	–
Самки	85,0	92,5	97,0	100	100	100	–	–	–	–
Тихоокеанские воды Камчатки и Северных Курил										
Самцы	97,4	96,0	93,8	100	100	100	100	100	100	–
Самки	93,9	96,6	95,7	95,2	96,3	95,3	100	100	100	100
Восточная часть Охотского моря										
Самцы	95,6	92,9	95,6	100	100	–	–	–	–	–
Самки	95,5	97,3	97,4	97,0	98,2	99,3	97,8	95,8	88,9	100
По всем районам										
Самцы	96,5	94,4	94,7	100	100	100	100	100	100	–
Самки	72,4	81,5	84,3	91,3	93,9	96,4	97,9	99,0	97,2	100

Таблица 22. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от возраста северной двухлинейной камбалы. Обобщенные данные (Полутов, 1975; Швецов, 1979; Fargo, Wilderbuer, 2000; Антонов, 2011; Дубинина, Золотов, 2013; неопубл. данные А.В. Четвергова; архивные данные КамчатНИРО)
Table 22. The dynamics of the number of the northern rock sole mature individuals (%) depending on the age of the fish. Generalized data (Polutov, 1975; Shvetsov, 1979; Fargo, Wilderbuer, 2000; Antonov, 2011; Dubinina, Zolotov, 2013; unpublished data by A.V. Chetvergov; archive KamchatNIRO)

Пол	Возраст, лет									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Тихоокеанские воды Северной Америки										
Самки	–	–	–	3,4	47,4	91,0	99,1	99,8	100	100
Восточная часть Берингова моря										
Самки	–	–	–	1,2	3,9	9,8	19,8	51,0	63,1	71,0
Западная часть Берингова моря										
Самцы	–	–	–	–	35,2	65,2	86,7	91,0	95,5	97,1
Самки	–	–	–	–	5,6	12,5	29,4	60,6	80,4	84,4
Тихоокеанские воды Камчатки и Северных Курил										
Самцы	–	–	1,3	4,8	19,5	47,3	75,1	84,8	90,4	92,7
Самки	–	–	–	3,3	6,1	8,6	18,3	54,7	77,3	87,1
Восточная часть Охотского моря										
Самцы	–	–	3,0	14,8	36,2	63,2	81,9	89,1	88,4	92,7
Самки	–	0,0	8,3	49,1	32,4	55,3	71,0	82,6	83,8	86,3
По всем районам										
Самцы	–	0,0	1,4	6,5	30,3	58,6	81,2	88,3	91,4	94,1
Самки	–	0,0	1,7	11,4	19,1	35,4	47,5	69,7	80,9	85,8

Пол	Возраст, лет								
	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Тихоокеанские воды Северной Америки									
Самки	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Восточная часть Берингова моря									
Самки	80,1	97,1	99,1	99,9	100	–	–	–	–
Западная часть Берингова моря									
Самцы	98,9	100	100	100	100	100			
Самки	90,8	95,0	97,5	100	100	100	–	–	–
Тихоокеанские воды Камчатки и Северных Курил									
Самцы	95,7	96,7	95,0	100	100	100	100	100	100
Самки	94,3	95,3	96,3	98,3	96,7	95,3	100	100	100
Восточная часть Охотского моря									
Самцы	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Самки	92,7	87,1	87,5	81,8	100	80,0	100	83,3	100
По всем районам									
Самцы	98,2	98,9	98,3	100	100	100	100	100	100
Самки	91,6	94,9	96,1	96,0	99,3	95,1	100	96,7	100

ОСТРОГОЛОВАЯ КАМБАЛА

Cleisthenes herzensteini

Распространена в Японском море, в южной части Охотского моря, в водах Южных Курил, в тихоокеанских водах Японии, проникает в Желтое море. Наибольшей численности достигает в заливе Петра Великого (западная часть Японского моря) и в Южно-Курильском проливе (Фадеев, 1987).

В **западной части Японского моря** начинает созревать при длине 22–25 см, в возрасте 4 года. Массовое созревание происходит у рыб размером 25–26 см, в 5–6 лет (Тычкова, 1947; Моисеев, 1953; Фадеев, 1984; Линдберг, Федоров, 1993; Новиков и др., 2002).

ЯПОНСКАЯ КАМБАЛА

Pseudopleuronectes yokohamae

Японская камбала встречается в Японском море, у материкового и островного побережий, в южной части Охотского моря (в заливе Анива и с северной стороны о. Хоккайдо), в водах Южных Курил, вдоль тихоокеанского побережья Японии, в Желтом море. Относится к немногочисленным видам. Повышенная численность отмечается в Приморье, у Юго-Западного Сахалина и Южных Курил (Фадеев, 1987).

В **северной и западной части Японского, а также на юге Охотского моря и у Южных Курильских островов** размеры начинающих созревать самцов составляют 20–23 см, а самок — 24 см. Возраст начала созревания особей обоих полов, по-видимому, 3–5 лет. Массовое созревание японской камбалы происходит по достижении размеров тела 32–33 см, в возрасте 6–7 лет. Все самцы возрастом 10 лет крупнее 30 см и самки возрастом 11 лет с длиной тела более 33 см становятся половозрелыми (Моисеев, 1953; Фадеев, 1971, 1984; Линдберг, Федоров, 1993; Промысловые рыбы.., 1993; Борец, 1997; Ким, 2002; Новиков и др., 2002).

ЖЕЛТОПОЛОСАЯ КАМБАЛА

Pseudopleuronectes herzensteini

Желтополосая камбала обитает вдоль материкового и япономорского побережий Японского моря, в Охотском море (залив Анива, охотоморские воды о. Хоккайдо), у Южных Курильских островов. Наиболее многочисленна в Южно-Курильском проливе, в заливе Петра Великого, на севере Татарского пролива (Фадеев, 1987).

В **южной части Охотского моря** начинает созревать при длине 16 см (самцы) и 20 см (самки). По достижении, соответственно, 19 и 23 см все рыбы становятся половозрелыми (Промысловые рыбы.., 1993).

На **севере и западе Японского моря** созревание желтополосой камбалы начинается по достижении длины тела 22–23 см, в возрасте 4–5 лет (Демидова, 1939; Моисеев, 1953; Иванкова, Ким, 2004).

Н.С. Фадеев (1984) приводит несколько иные характеристики созревания этого вида, без указания конкретного района обитания. По его данным, самцы камбалы начинают созревать при длине 17 см, в возрасте 3 лет, а 50% зрелыми из них становятся, достигая размеров 18–19 см. Половина самок становятся половозрелыми в возрасте 3 лет.

Обобщая данные разных источников, можно сделать вывод, что самцы желтополосой камбалы в указанных районах начинают созревать при длине тела 16–17 см, в возрасте 3 года, а самки — 20 см, в 3–5 лет. Массовое созревание (50% половозрелых особей) происходит у трехлетних самцов размерами 18–19 см, и у 3–5-летних самок размерами 23–24 см. Все самцы длиной более 19 см, старше 5 лет, и самки длиной более 24 см, в возрасте 6–7 лет, становятся половозрелыми.

МАЛОРОТ СТЕЛЛЕРА

Glyptocephalus stelleri

Широко распространен в Японском море вдоль материкового и островного побережий, включая Татарский пролив, встречается в Охотском море, в том числе в его северных и восточных районах, в водах Курильских островов, в заливах Восточной Камчатки. Наибольшие концентрации эта камбала образует в заливе Петра Великого, в водах Приморья, у Южных Курильских островов (Фадеев, 1987).

По данным разных авторов, в водах **Южных Курил, на востоке у о. Хоккайдо, и в северной части Охотского моря** малорот Стеллера начинает созревать при длине тела 23 см, а полностью становится зрелым, достигнув размеров 28 см. Начало созревания у **Южных Курил и в северной части Охотского моря** происходит у 4-летних рыб, а его завершение — у 9-летних (Черешнев и др., 2001; Линдберг, Федоров, 1993; Ким Сен Ток, Бирюков, 2009).

Малорот, обитающий с **тихоокеанской стороны о. Хоккайдо**, созревает, начиная с 5 лет и заканчивая в 7 (Линдберг, Федоров, 1993).

В **северной части Японского моря** эта камбала начинает становиться зрелой при длине 23 см, в возрасте 7 лет. Созревание всех особей заканчивается по достижении длины 27–28 см, в 9 лет (Моисеев, 1953; Линдберг, Федоров, 1993; Швыдкий, Вдовин, 2001).

Раньше, в 4–6 лет, при длине 23–24 см, начинает созревать малорот Стеллера из **западной части Японского моря**. Массовое созревание у этой камбалы происходит здесь по достижении ею длины 27 см и возраста 7 лет, а завершение этого процесса — после 8 лет у самок и, по-видимому, после 7 лет у самцов (Моисеев, 1953; Фадеев, 1984; Линдберг, Федоров, 1993; Новиков и др., 2002; Иванкова, Ким, 2004).

Таким образом, в целом по перечисленным районам, первые половозрелые особи малорота Стеллера появляются по достижении ими длины 23–24 см и возраста от 4 до 7 лет. В возрасте 7 лет у рыб длиной 27 см происходит массовое созревание. Половозрелыми становятся все рыбы размерами 27–28 см, в возрасте 7 лет у самцов и 9 лет у самок.

ТИХООКЕАНСКИЙ МАЛОРОТ

Microstomus pacificus

Этот вид камбалы распространен вдоль берегов Северной Америки, от Калифорнии до залива Аляска включительно. Встречается в восточной и центральной частях Берингова моря, вдоль Алеутских островов на запад до подводного хребта Бауэрса. Многочисленным является в южных частях ареала: у берегов Калифорнии, Орегона и Вашингтона (Новиков, 1974; Фадеев, 1987).

Разные авторы приводят существенно различающиеся характеристики полового созревания этого вида в **тихоокеанских водах Северной Америки**. Н.П. Новиков (1974) указывает, что в Ванкуверо-Орегонском районе тихоокеанский мало-

рот впервые нерестится в возрасте 8–11 лет при длине 35–45 см (самцы) и в 9–12 лет при длине 40–50 см (самки). Г. Кастильо (Cactillo, 1995) приводит другие данные, согласно которым первые половозрелые самцы в **водах штата Орегон** имеют длину 30 см и возраст 6 лет, а самки — 24–33 см и возраст 6 лет. **У Калифорнии** самцы начинают созревать при длине 32 см, в возрасте 4 года, а самки — при длине 29–35 см, в возрасте 5–6 лет. По данным других авторов (Abookire, Macewicz, 2002, 2003), в южных частях ареалы самки тихоокеанского малорота созревают при значительно меньших размерах, чем в северных. Так, в **водах Калифорнии** они начинают созревать, имея размеры около 25 см, при длине тела 29,8 см зрелыми становится половина самок, а полностью завершается этот процесс у рыб длиной 44 см. У самок малорота, обитающих у **берегов Орегона**, эти же показатели равны: 20–25, 33,6 и 50 см, а у самок из **залива Аляска** — около 40, 44 и более 50 см. Возраст начала созревания самок этого вида в **заливе Аляска** соответствует 5 годам. Массовое созревание (50% зрелых самок) происходит в этом районе в возрасте 6,7 лет, а все они становятся зрелыми, по-видимому, в 9 лет (Abookire, Macewicz, 2002, 2003). Указанные авторы приводят возраст созревания 95% рыб, равный 5,1–8,3 года.

Общий для камбалы диапазон размеров начала созревания в **тихоокеанских водах Северной Америки** составляет, таким образом, 30–35 см для самцов и 24–40 см для самок. Массовое созревание самок происходит по достижении ими длины 29,8–44 см и возраста от 6 до 7 лет. Аналогичных данных для самцов, к сожалению, найти не удалось. Завершается процесс созревания, по всей видимости, у самцов длиной 45–50 см, в возрасте 11–12 лет, и у самок длиной 50–55 см, в возрасте 9–13 лет.

Изменение доли половозрелых самок тихоокеанского малорота у побережья Северной Америки, в зависимости от длины тела и возраста рыб, отражено в таблицах 23–24.

Таблица 23. Изменение доли половозрелых самок (%) в зависимости от длины тела тихоокеанского малорота в водах Северной Америки. Обобщенные данные Abookire, Macewicz, 2003
Table 23. The dynamics of the number of the Dover sole mature females (%) depending on the body length of the fish in the waters of North America. Generalized data (Abookire, Macewicz, 2003)

Длина тела, см	**22,5**	**27,5**	**32,5**	**37,5**	**42,5**	**47,5**	**52,5**	**57,5**
Доля зрелых рыб	3,3	16,0	37,3	53,7	77,8	94,6	100	100

ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ (БЕЗЗУБЫЙ) МАЛОРОТ

Microstomus achne

Основными районами распространения являются север Восточно-Китайского моря, Желтое и Японское моря, тихоокеанские воды островов Хоккайдо и Хонсю, южная часть Охотского моря, район Южных Курильских островов. Наиболее часто встречается у о. Хонсю (Фадеев, 1987; Новиков и др., 2002).

Сведений о половом созревании дальневосточного малорота найти не удалось. В архивных материалах КамчатНИРО зафиксирована поимка в **тихоокеанских водах Северных Курильских островов** одного неполовозрелого самца длиной 35 см, двух зрелых самок длиной 26–38 см и двух зрелых самок длиной 42–44 см.

ДЛИННОПЕРЫЙ МАЛОРОТ

Glyptocephalus zachirus

Эта камбала обитает у берегов Северной Америки, от Калифорнии до залива Аляска включительно. Встречается в Беринговом море, в том числе в его западной части. Наибольшей численности достигает в заливе Аляска и у Калифорнии (Фадеев, 1987).

В **тихоокеанских водах Северной Америки (Северный Орегон)** самцы длиннопероого малорота начинают созревать при длине 13 см, в возрасте 3 года, а самки — при длине 19 см, в возрасте 4 года. В более южном районе (Калифорния) созревание этой камбалы происходит быстрее. В возрасте 3 лет встречаются первые половозрелые самки, а 4 года все особи обоих полов становятся зрелыми. У Северного Орегона процесс созревания завершается лишь у 5-летних самцов и 9-летних самок (Cactillo, 1995).

По данным Н.П. Новикова (1974), в **Ванкувер-Орегонском районе** эта камбала в массовом количестве созревает в возрасте 7–9 лет, по достижении длины 30–40 см, а **в Беринговом море** — при длине 40–55 см, в возрасте 7–9 лет.

Таблица 24. Изменение доли половозрелых самок (%) в зависимости от возраста тихоокеанского малорота в водах Северной Америки (Abookire, Macewicz, 2003)
Table 24. The dynamics of the number of the Dover sole mature females (%) depending on the age of the fish in the waters of North America (Abookire, Macewicz, 2003)

Возраст, лет	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**
Доля зрелых рыб	–	–	0,0	0,0	8,0	35,0	85,0	43,0	100,0	100,0

В **западной части Берингова моря** половозрелые самцы начинают встречаться по достижении ими длины 20–22 см, а самки — 30–32 см. Завершается процесс созревания у самцов размерами 34–36 см и у самок размерами 36–38 см (архивные данные КамчатНИРО).

Таким образом, размерно-возрастной диапазон характеристик полового созревания длинноперого малорота в северной части Тихого океана довольно широк. В зависимости от района обитания, первые половозрелые самцы начинают встречаться, имея размеры 13–22 см и возраст 3 года, а самки — 19–32 см и 3–4 года. Массовое созревание рыб обоих полов происходит, судя по всему, при длине от 30 до 45 см, в возрасте 4–7 лет. Диапазон созревания всех особей составляет 34–36 см, а возраст — 4–7 лет. Для самок соответствующие значения будут равны 36–38 см и 4–9 лет.

Зависимость доли созревших особей длинноперого малорота от длины тела в западной части Берингова моря показана в таблице 25. 100%-е значения этой доли у наиболее мелких особей, очевидно, связаны с малой выборкой таких рыб, когда в нее попадали лишь единичные созревающие особи. Разумеется, эти данные требуют проверки и уточнения.

БОРОДАВЧАТАЯ КАМБАЛА

Clidoderma asperrimum

Бородавчатая камбала относится к широко распространенным видам. Ее ареал захватывает Желтое, Японское, Охотское и Берингово моря, тихоокеанские воды Японии, Курильских островов, Камчатки. Вдоль американского побережья распространяется от залива Аляска до Британской Колумбии. Является немногочисленным видом. Наибольшая численность отмечается у западного побережья о. Хонсю, о. Хоккайдо и у Южных Курильских островов (Фадеев, 1987; Новиков и др., 2002).

Половое созревание этого вида практически не изучено. В уловах у **Юго-Восточной Камчатки и с тихоокеанской стороны Северных Курил**, по данным из архива КамчатНИРО, встречены незрелые самцы размером от 30 до 42 см и зрелые самки длиной от 42 до 60 см. Э.В. Носов (1972) сообщает о поимке у **восточного побережья о. Хоккайдо** половозрелых особей бородавчатой камбалы размером от 30 до 57 см.

Массовое созревание (50% половозрелых особей) этого вида, происходит, по всей видимости, при длине 29–31 см (Фадеев, 1984; Линдберг, Федоров, 2003; Черешнев и др., 2001).

АНГЛИЙСКАЯ КАМБАЛА

Parophrys vetula

Вид распространен вдоль тихоокеанских берегов Северной Америки. Обитает в водах Калифорнии, Орегона – Вашингтона, Британской Колумбии, залива Аляска. Проникает в юго-восточную часть Берингова моря, воды Алеутских островов. Наибольшая численность камбалы отмечается у побережья штатов Орегон и Вашингтон (Фадеев, 1984, 1987; Cactillo, 1995).

Самцы английской камбалы в **тихоокеанских водах Северной Америки** начинают созревать при длине 18–25 см, в возрасте 2–3 года, а самки — при длине тела 25–30 см, в 3–4 года. В массе (50% особей) самцы становятся половозрелыми, достигнув длины 23 см и возраста 3–4 года. Длина тела самок в период их массового созревания составляет 31 см, а возраст — 5–6 лет. Все самцы, достигшие размеров 29 см и более и возраста 4–5 лет, а также самки длиной от 39 см, старше 5–6 лет, по всей видимости, становятся половозрелыми (Фадеев, 1984, 1986, 1987; Cactillo, 1995).

По данным, приведенным Г. Кастильо (Cactillo, 1995), у самок английской камбалы, обитающих в более северных районах, в период их массового созревания (50% половозрелых рыб) длина тела выше, чем у самок из южных частей ареала.

КАМБАЛА ДЖОРДАНА

Eopsetta jordani

Камбала Джордана обитает вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки от Калифорнии до залива Аляска. Проникает в Берингово море и воды Алеутских островов. Наиболее много-

Таблица 25. Изменение доли половозрелых рыб (%) в зависимости от длины тела длинноперого малорота в западной части Берингова моря (архивные данные КамчатНИРО)
Table 25. The dynamics of the number of the rex sole mature individuals (%) depending on teh body length of the fish in the Western Bering Sea (archive KamchatNIRO)

Пол	Середина размерного интервала, см																
	21	23	25	27	29	31	33	35	37	39	41	43	45	47	49	51	53
Самцы	100	–	–	100	100	75,0	93,3	100	100	100	100	100	100	100	100	–	–
Самки	–	–	–	–	–	100	66,7	80,0	100	100	100	100	100	100	–	100	100

численна в водах Британской Колумбии и штата Орегон (Фадеев, 1987; Kramer et al., 1995).

В тихоокеанских водах Северной Америки самцы камбалы Джордана начинают созревать при длине 29–32 см, в возрасте 2–4 года, а самки — при длине 31–37 см, в возрасте 4–5 лет. Массовое созревание самцов (50% зрелых особей) происходит по достижении ими длины 29–32 см и возраста 5–7 лет. У самок 50%-я доля половозрелых рыб достигается при длине тела 40–44 см в 5–8 лет. Зрелыми становятся все самцы размерами 38–43 см и самки размерами 45–47 см (Фадеев, 1986, 1987; Cactillo, 1995).

Н.С. Фадеев (1986, 1987) показал, что в направлении районов с юга на север у обитающей там камбалы Джордана повышаются размеры тела и возраст при 50%-й доле созревания рыб. Так, у самцов из района Британской Колумбии длина рыб при массовом созревании увеличилась до 38 см, по сравнению 35 см, а возраст — до 6–7 лет, по сравнению с 5–6 годами у самцов из района штата Орегон. У самок камбалы, обитающих в водах Британской Колумбии, размер тела, при котором происходит массовое созревание, составляет 44 см, а возраст 7–8 лет, в то время как аналогичные значения у рыб из вод Калифорнии были равны, соответственно, 41 см и 5–6 лет.

Г. Кастильо (Cactillo, 1995) также приводит данные, свидетельствующие, что с юга на север у особей обоих полов камбалы Джордана, особенно у самок, повышаются размеры тела при массовом, 50%-м созревании рыб.

ПОЛЯРНАЯ КАМБАЛА

Pleuronectes glacialis

Широко распространена в арктических водах, а также в Беринговом и Охотском морях. Является прибрежным видом, заходит в устья и низовья рек (Фадеев, 1987; Черешнев и др., 2001).

В северной части Охотского моря становится зрелой на 4–5 году жизни (Черешнев и др., 2001).

Субтропические и тропическо-субтропические камбалообразные

Ниже приводятся имеющиеся в нашем распоряжении сведения о длине тела при наступлении половой зрелости некоторых камбал, обитающих на юге Дальневосточного региона. Они встречаются в водах Японского, Желтого, Восточно-Китайского морей, у побережья Кореи, с обеих сторон Японских островов. Эти камбалы относятся к разным семействам отряда камбалообразных. Сведения взяты из книги Г.У. Линдберга и В.В. Федорова «Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей» (часть 6, 1993 г.).

Кроме того, по данным этих же авторов, половое созревание самок *Engyprosopon grandisquama*, сем. Bothidae, в водах Южной Японии происходит в возрасте 1 год.

Семейство, вид	Длина тела при созревании, см
Сем. Pleuronectidae	
Tanakius kitaharae	20
Сем. Samaridae	
Samariscus latus	7
Сем. Soleidae	
Heteromycteris japonicus	7
Aseraggodes kobensis	5,5–6,3
Pseudaesopia japonica	10,5
Zebrias zebra	15
Zebrias fasciatus	20,8
Aesopia cornuta	14,5
Сем. Cynoglossidae	
Cynoglossus abbreviatus	25
Cynoglossus robustus	25
Cynoglossus joyneri	15
Paraplagusia japonica	20

Сравнительный межвидовой анализ полового созревания камбал

Многообразие размерно-возрастных характеристик большого числа видов в группе камбал северной части Тихого океана определяет значительно различающиеся особенности их полового созревания, либо вызвано ими. Известно, что, как правило, чем раньше наступает зрелость рыбы, тем короче ее жизненный цикл (Дементьева, 1976).

В отечественной и зарубежной литературе приводятся установленные связи между предельными размерами рыб того или иного вида и некоторыми показателями созревания. Н.С. Фадеев (1986, 1987) вывел эмпирическую формулу зависимости длины камбал при 50%-й доле созревания от предельной длины рыб разных видов: $Y=0,361+0,545x$, где Y — длина тела при 50%-й доле созревания, x — предельная длина рыбы. Х.В. Ван дер Веер и др. (Van der Veer et al., 2003) исследовали зависимость между размерами самок при 50%-м созревании и предельной их длиной, а также предельным объемом тела у представителей пяти семейств камбалообразных. Они установили отсутствие различий по этим показателям у камбал разных семейств, но хорошо выраженную линейную зависимость данной характеристики

созревания от предельной длины рыб разных видов. В среднем, самки камбалообразных становятся зрелыми при достижении 40% их максимальной длины и около 6,5% максимального объема тела.

Половые различия в изменениях доли зрелых рыб, в зависимости от длины тела и возраста, у камбал хорошо выражены. В этой связи все исследованные нами характеристики их созревания приводятся для самцов и самок отдельно.

Многочисленные исследования полового созревания свидетельствуют, что наступление половозрелости связано, главным образом, с достижением рыбой определенных размеров. Ее возраст при этом играет второстепенную роль. Такая же особенность свойственна и дальневосточным камбалам, что хорошо отражено на рисунке 1. На диаграммах, построенных в форме 3D XYZ графиков (Боровиков, 2003), показано расположение видов в трехмерном пространстве, координатами которого являются размеры и возраст начала, массового и полного созревания рыб разных видов.

В координатах длины тела размеры особей при начальном, массовом и полном созревании всех рыб жестко связаны между собой; все виды строго определенно ориентированы в направлении от мелкоразмерных камбал к крупноразмерным. В координатах возраста рыб такой картины не наблюдается. Все виды камбал образуют в такой

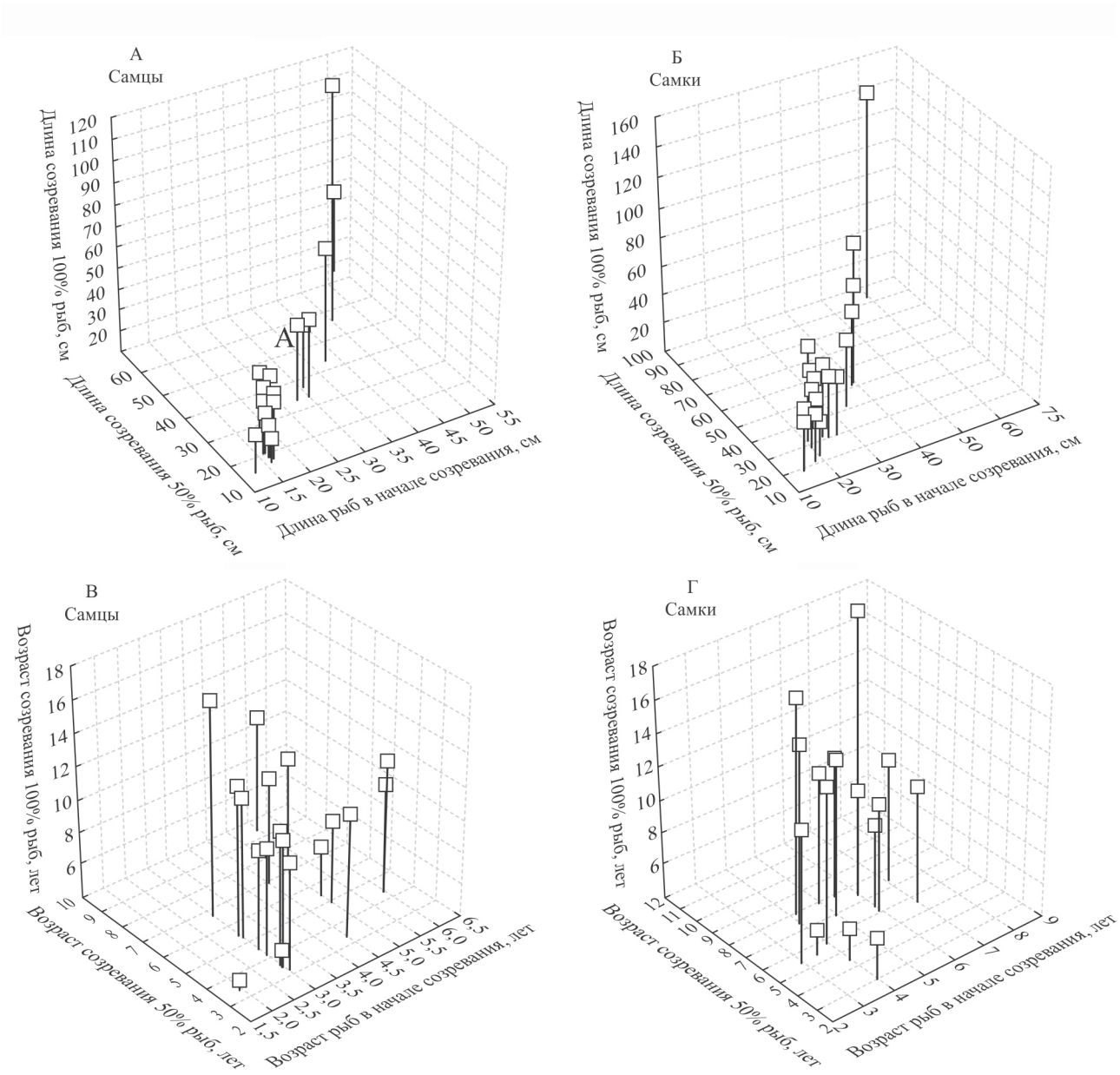


Рис. 1. Расположение видов камбал в трехмерных координатах длины тела (А, Б) и возраста (В, Г) в начале созревания, при массовом созревании и полном созревании всех рыб
Fig. 1. The 3D-dispersion of the flounder species in the coordinates of the body length (A, B) and the age (C, D) at early, mass and total maturation of fishes

системе облако точек без строго определенной ориентации. Учитывая такую особенность, в первую очередь рассмотрели связь полового созревания камбал с размерами их тела.

Для межвидовых сравнений взяты осредненные по исследованной части ареала количественные значения. К ним относятся размеры тела (АС, в см) в начале созревания, в период массового созревания, когда зрелыми становится 50% рыб, и в конце созревания, при 100%-й доле созревших рыб. При сравнении видов по теоретическим значениям, за начало созревания приняты размеры тела или возраст, при которых созревает 10% рыб, а аналогичные показатели для полного созревания соответствовали 90%-й доле созревших особей. Вызвано это особенностями используемой нами для анализа процесса логистической кривой уравнения Ферхюльста, которая не достигает, а лишь приближается к предельному значению — 100%. Для расчета логистических уравнений использованы данные по изменению доли зрелых особей в зависимости от размеров тела из соответствующих таблиц предшествующего раздела.

Кроме того, необходимые числовые значения, относящиеся к размерным характеристикам созревания, приведены в таблицах 26–27.

Таблица 26. Размерные показатели созревания самцов дальневосточных камбал
Table 26. The size of the males of the Far Eastern flounders at maturation

Виды камбал	Эмпирические значения длины тела (см)			Параметры логистич. уравнения		Теоретические значения длины тела (см)		
	Начало созр.	50% зрел.	100% зрел.	*a*	*b*	10% зрел.	50% зрел.	90% зрел.
H. stenolepis	50	67,8	107,5	2,8462	–0,0420	45,1	67,8	90,5
R. h. matsuurae	45	56	72,5	2,9506	–0,0689	29,0	42,8	56,7
A. evermanni	38	43,5	64	1,9910	–0,0544	19,1	36,6	54,1
A. stomias	28	34	46	–	–	–	–	–
L. aspera	16	20,5	35	4,1548	–0,2110	15,2	19,7	24,2
P. quadrituberculatus	18	26,7	40	4,2354	–0,1476	22,2	28,7	35,2
L. sakhalinensis	12,5	15,8	28,2	4,2013	–0,2953	11,0	14,2	17,5
M. proboscidea	16	19,2	31	5,5101	–0,2770	16,4	19,9	23,3
H. elassodon	19	25,7	37	4,0566	–0,1672	18,6	24,3	30,0
H. dubius	19	23,6	32	6,9359	–0,2882	20,8	24,1	27,4
H. robustus	16	17,7	26,5	–	–	–	–	–
P. stellatus	19,2	25,2	39	4,9063	–0,1909	20,7	25,7	30,7
L. polyxystra	18	24,8	34,5	5,5144	–0,2269	20,1	24,3	28,5
L. mochigarei	25	–	29	–	–	–	–	–
Ps. yokohamae	23	–	30	–	–	–	–	–
Ps. herzensteini	16,5	18,5	19	–	–	–	–	–
M. pacificus	30	33	47,5	–	–	–	–	–
G. zachirus	17,5	–	35	–	–	–	–	–
C. asperrimum	30	–		–	–	–	–	–
P. vetula	19	23	29	–	–	–	–	–
E. jordani	30,5	36,5	40,5	–	–	–	–	–

Таблица 27. Размерные показатели созревания самок дальневосточных камбал
Table 27. The size of the females of the Far Eastern flounders at maturation

Виды камбал	Эмпирические значения длины тела (см)			Параметры логистич. уравнения		Теоретические значения длины тела (см)		
	Начало созр.	50% зрел.	100% зрел.	*a*	*b*	10% зрел.	50% зрел.	90% зрел.
H. stenolepis	60	94,1	142,5	1,3506	–0,0144	27,6	94,1	160,6
R. h. matsuurae	45,5	66,5	77,5	2,6103	–0,0528	31,4	49,4	67,5
A. evermanni	39,5	51,9	68	3,4510	–0,0605	41,3	57,1	72,9
A. stomias	39	51,5	51	–	–	–	–	–
L. aspera	20	28,5	39,5	5,5295	–0,2054	22,3	26,9	31,6
P. quadrituberculatus	21	32,3	48	5,1070	–0,1433	29,0	35,6	42,3
L. sakhalinensis	14,7	19,2	33,7	3,6878	–0,2017	13,6	18,3	23,0
M. proboscidea	17	25,1	33	5,8891	–0,2257	21,9	26,1	30,3
H. elassodon	21	29,9	44,5	4,6567	–0,1592	23,3	29,2	35,2
H. dubius	20	25,6	37	5,6601	–0,2210	21,3	25,6	29,9
H. robustus	18,5	22,2	31,5	3,5372	–0,1457	17,7	24,3	30,8
P. stellatus	24	31,4	49	5,0967	–0,1604	25,8	31,8	37,7
L. polyxystra	25	30,3	42	4,0028	–0,1263	24,1	31,7	39,2
L. mochigarei	27	–	37	–	–	–	–	–
Ps. yokohamae	24	–	33	–	–	–	–	–
Ps. herzensteini	20	23,5	23	–	–	–	–	–
G. stelleri	–	27	–	–	–	–	–	–
M. pacificus	24	41	52,5	3,0374	–0,0843	24,7	36,0	47,4
G. zachirus	25,5	–	37	–	–	–	–	–
C. asperrimum	43	–	43	–	–	–	–	–
P. vetula	27	31	39	–	–	–	–	–
E. jordani	34	42	46	–	–	–	–	–

В качестве одного из методов межвидовых сравнений особенностей полового созревания использован кластерный анализ. На рисунке 2 построены дендрограммы сходства видов камбал по размерам тела в начале созревания, в период массового и при полном созревании особей разных видов. В данном случае для сравнений взяты эмпирические данные из архивных материалов и приведенные в литературных источниках. Дендрограммы на рисунке 3 построены на основе теоретических значений этих же показателей, рассчитанных по обратной функции уравнения Ферхюльста (см. раздел «Материал и методика»). В качестве индекса дивергенции видов (I) использована средняя величина модулей разности размеров тела (в см) или возраста (в годах) особей, соответственно, при наступлении половозрелости:

$I = (\Sigma |X_i - X_j|)/3$;

где I — индекс дивергенции двух сравниваемых видов (см или лет);

X_i и X_j — размеры тела или возраст рыб этих видов в начале созревания, по достижении 50%-й доли созревших особей и полного созревания всех рыб (см или лет).

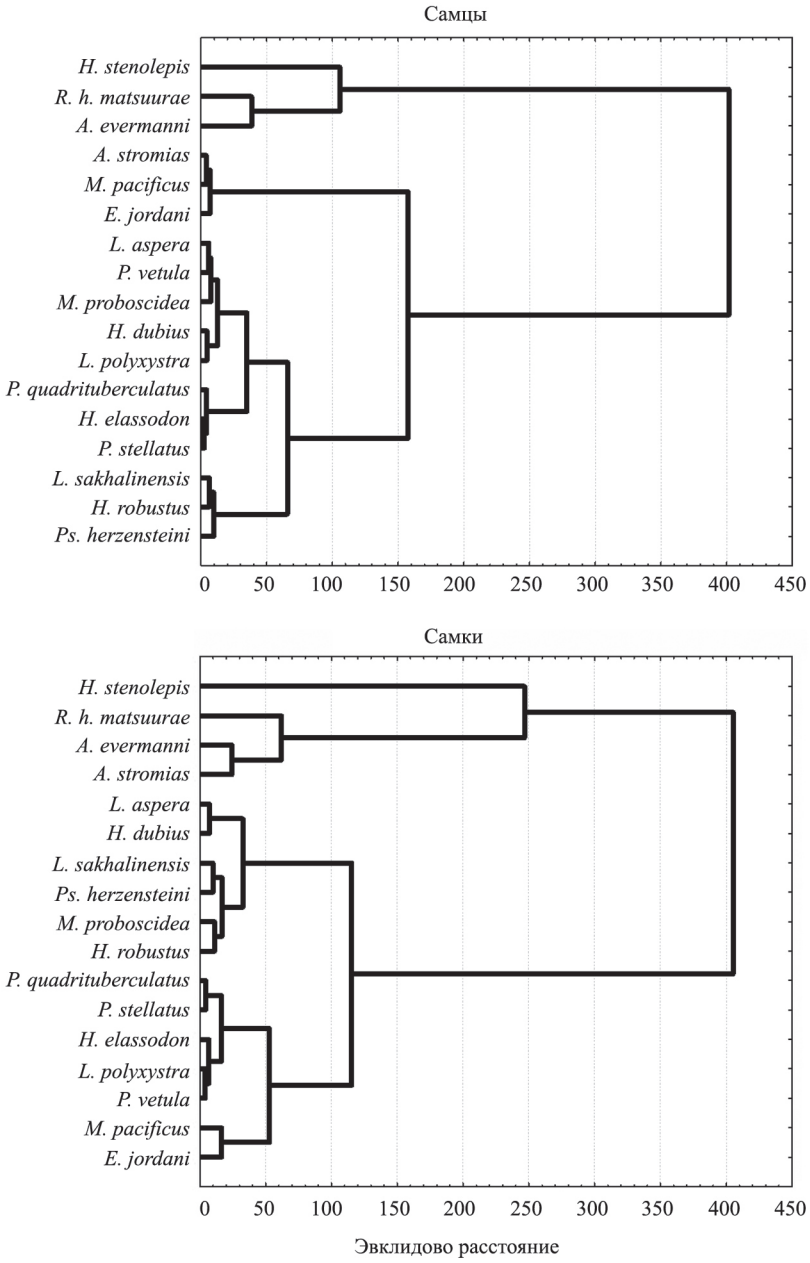


Рис. 2. Дендрограммы сходства видов камбал по изменению доли созревших особей в зависимости от длины тела (AC). По эмпирическим данным
Fig. 2. The dendrogram of simiarity between the flounder species in the dynamics of the percent of mature individuals depending on the body length (AC). On the empirical data

Неодинаковое число видов камбал, использованных для анализа эмпирических и теоретических данных, вызвано меньшим количеством информации для расчетов теоретических зависимостей.

Как можно видеть, кластеризация комплекса видов по наиболее полным, эмпирическим данным показала, что самцы камбал образуют шесть обособленных групп на пяти иерархических уровнях, а самки — семь групп на четырех уровнях. Таким образом, дифференциация самцов по исследуемому признаку более дробная по иерархии. Средний в комплексе видов камбал уровень различий по характеристикам созревания у самок выше, чем у самцов. Соответствующие средние значения индексов дивергенции равны 14,2 и 12,7.

Наиболее отличающимися от других камбал по связи полового созревания с размерами тела являются палтусы (у самцов три вида, кроме американского стрелозубого, а у самок — все четыре).

Рассмотрев изменение среднего уровня дивергенции по размерным характеристикам созревания у различных видов с неодинаковой длиной тела особей при массовом созревании (рис. 4), можно заключить следующее. Индексы различий по доле созревших особей, в зависимости от длины тела рыб, наибольшие

у крупноразмерных видов и наименьшие — у видов с особями средних размеров. У самых мелкоразмерных камбал они несколько выше, чем у последних. Следовательно, дивергенция по зависимости созревания от размеров тела рыб у дальневосточных камбал направлена в две противоположные стороны: резко усиливается у наиболее крупноразмерных видов и слабо возрастает у наиболее мелкоразмерных. Камбалы, имеющие промежуточную длину тела при массовом созревании, в наименьшей степени отличаются от других.

Кластерный анализ, основанный на теоретических значениях, когда размеры рыб в начале созревания, при массовом и полном созревании рассчитаны по обратному уравнению Ферхюльста, показал, что самцы камбал образуют шесть групп, дифференцирующихся на пяти иерархических уровнях, а самки — четыре группы на трех уровнях. Здесь также по процессу созревания в наибольшей степени от других видов отличаются палтусы, причем у самцов белокорый палтус выходит за пределы кластера, образованного двумя другими палтусами: черным и азиатским стрелозубым. Различия по исследуемому признаку также несколько выше у самок, по сравнению с самцами. Соответствующие средние величины индекса равны 13,8 и 10,4.

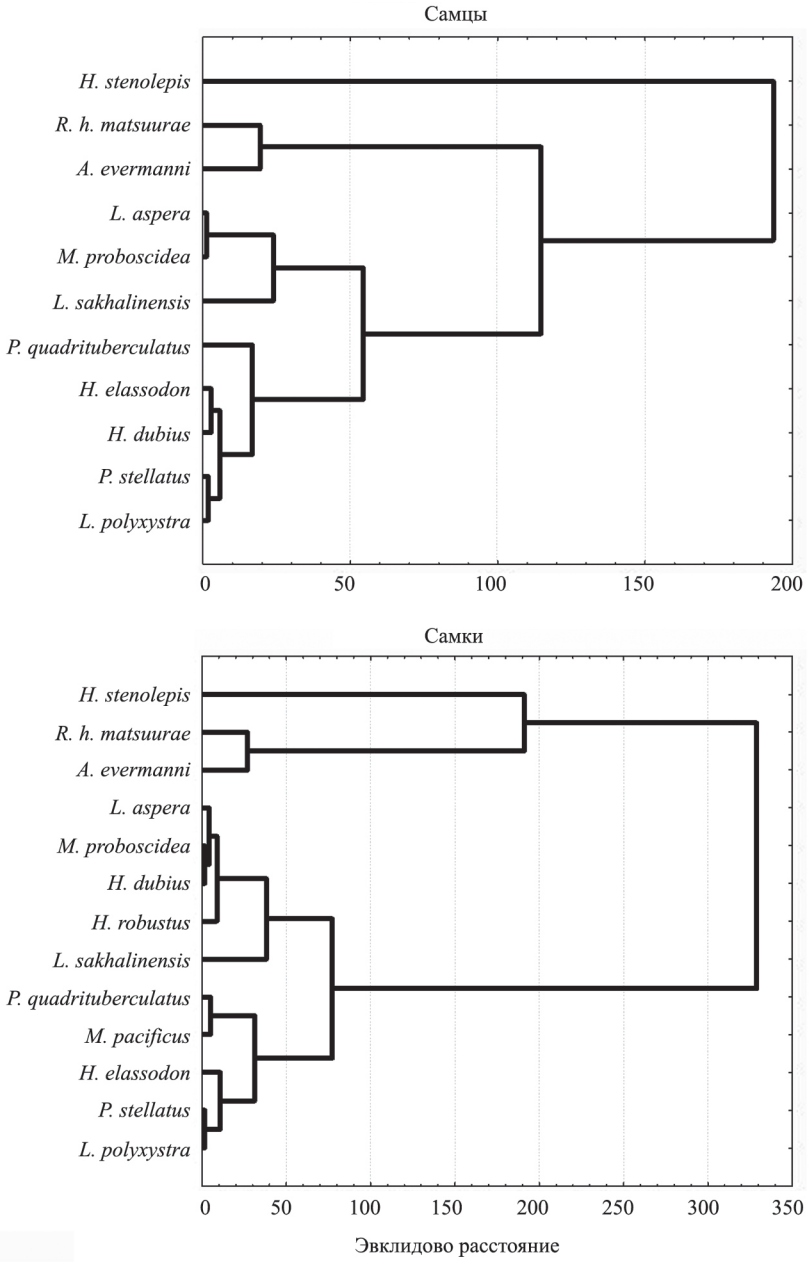


Рис. 3. Дендрограммы сходства видов камбал по изменению доли созревших особей в зависимости от длины тела (AC). По теоретическим значениям
Fig. 3. The dendrogram of similarity between the flounder species in the dynamics of the percent of mature fishes depending on the body length (AC). On the empirical data

Наглядную картину межвидовых различий процесса созревания можно получить при его графической интерпретации (рис. 5). На рисунке приведены кривые зависимости доли созревших рыб от длины их тела для разных групп камбал, выделенных путем кластерного анализа на основе теоретических значений. Параметры соответствующих уравнений Ферхюльста (см. раздел «Материал и методика») приведены в таблицах 26–27. В качестве представителей этих групп выбраны виды, индекс дивергенции которых внутри своего кластера оказался самым низким. В том случае, если кластер образован всего двумя видами, предпочтение отдавалось наиболее информационно обеспеченному.

Довольно хорошо видно, что, как у самцов, так и у самок, наиболее сходным образом изменяется созревание в зависимости от длины тела у северной двухлинейной, узкозубой палтусовидной и четырехбугорчатой камбал — видов, особи которых не относятся ни к самыми крупным, ни к мелким среди других камбал.

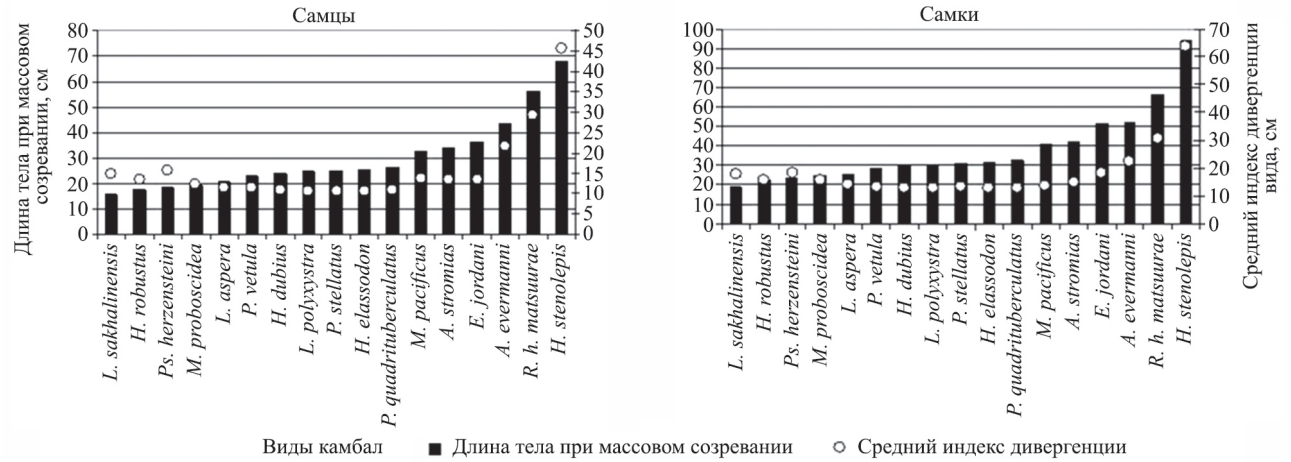


Рис. 4. Изменение среднего индекса дивергенции дальневосточных камбал по размерным характеристикам созревания
Fig. 4. The dynamics of the average index of divergence for the Far Eastern flounders based on body size characteristics at maturation

Хотя созревание рыб в значительно большей степени определяется размерами их тела, непосредственно судить о скорости этого процесса можно лишь рассмотрев изменение доли созревших рыб во времени, т. е. применительно к нашему анализу — в разных возрастных группах.

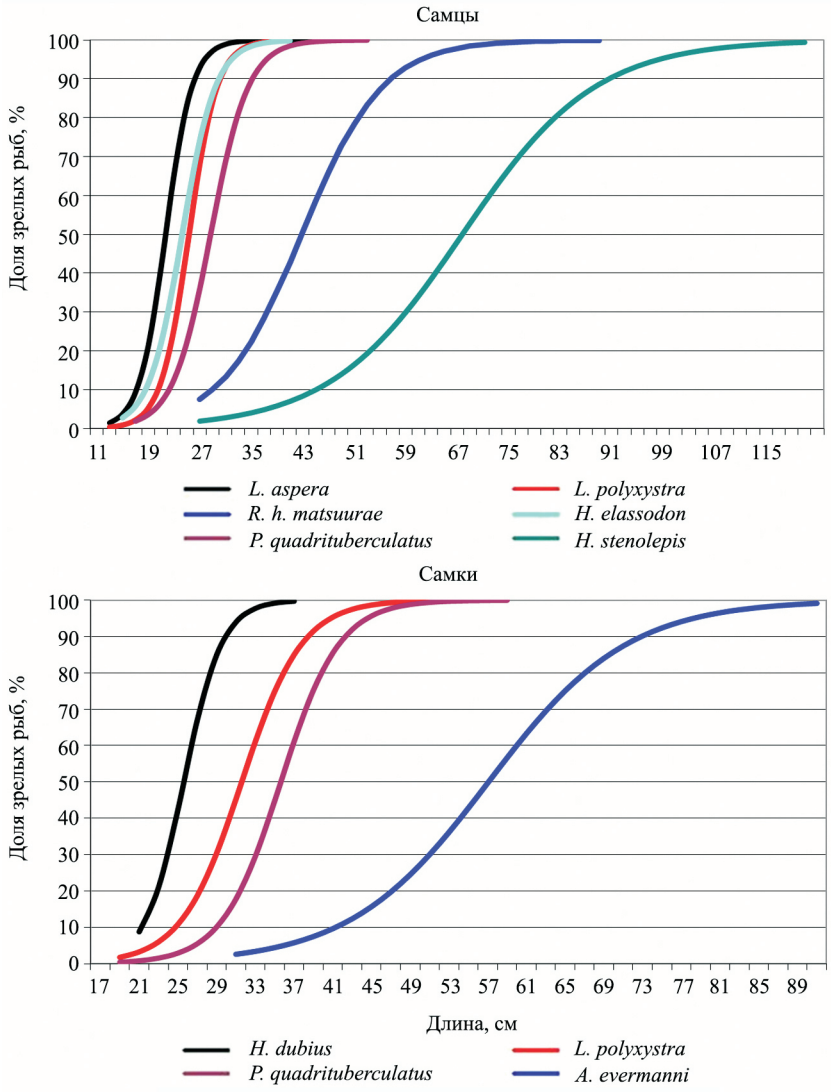


Рис. 5. Зависимость доли половозрелых особей (%) от размеров тела у камбал из разных кластеров
Fig. 5. The dependence of the percent of mature individuals (%) on the body size of flounders from different clusters

Количественные данные, на основе которых исследована скорость созревания камбал, помещены в таблицах 28–29, а также в соответствующих таблицах предшествующего раздела.

Кластерный анализ на основе эмпирических данных (рис. 6) показал, что самцы камбал образуют восемь групп на пяти иерархических уровнях, в которые объединились виды, наиболее сходные по темпу полового созревания. Самки дифференцируются на шесть таких же групп, также на пяти уровнях.

Так же, как и по размерным характеристикам созревания, различия в возрасте наступления зрелости у самок разных видов несколько выше, чем у самцов. Соответствующие средние индексы дивергенции в исследуемой совокупности камбал равны 2,6 и 2,2.

Самцы объединяются на 1–2-м иерархических уровнях в три существенно различающихся между собой комплекса видов с разным возрастом наступления половой зрелости. В один из таких комплексов входят поздно созревающие виды*: H. stenolepis, A. evermanni, M. pacificus, H. elassodon, L. po-*

lyxystra, R. h. matsuurae, A. stomias. Средний возраст массового созревания особей этих видов изменяется от 4,5 лет у азиатского стрелозубого палтуса (*A. evermanni*) до 9,5 у белокорого палтуса (*H. stenolepis*). Другой комплекс образован камбалами, созревающими раньше: *L. aspera, L. sakhalinensis, M. proboscidea, H. robustus, P. quadrituberculatus, P. quadrituberculatus, P. stellatus.* Половина этих камбал становятся зрелыми в возрасте от 3,4 (северная палтусовидная камбала *H. robustus*) до 5,5 лет (четырехбугорчатая камбала *P. quadrituberculatus*). Третий комплекс состоит из двух наиболее быстро созревающих видов: южной палтусовидной (*H. dubius*) и английской (*P. vetula*). Возраст их массового созревания не превышает 3,5 лет.

Самки также образуют на 1–3-м иерархических уровнях три относительно крупных комплекса видов, объединенных близкими темпами созревания особей, от которых довольно сильно отличается белокорый палтус. Массовое созревание самок этого вида происходит, в среднем, в 11 лет. Как и у самцов, в комплекс поздно созревающих видов входят: *R. h. matsuurae, A. evermanni,*

Таблица 28. Возрастные показатели созревания самцов дальневосточных камбал
Table 28. The age of the males of the Far Eastern flounders at maturation

Виды камбал	Эмпирические значения возраста (лет)			Параметры логистич. уравнения		Теоретические значения возраста (лет)		
	Начало созр.	50% зрел.	100% зрел.	*a*	*b*	10% зрел.	50% зрел.	90% зрел.
H. stenolepis	5,5	9,5	11	–	–	–	–	–
R. h. matsuurae	5	5	9	2,4040	–0,3779	3,8	6,4	8,9
A. evermanni	6	4,5	10,5	–	–	–	–	–
A. stomias	5	5,5	7	–	–	–	–	–
L. aspera	3	4,6	10	2,5573	–0,6042	2,7	4,2	5,8
P. quadrituberculatus	3	5,5	13	2,5284	–0,3007	5,2	8,4	11,6
L. sakhalinensis	3	4,2	10,5	3,5031	–1,1891	2,1	2,9	3,7
M. proboscidea	3	3,5	11,5	3,1599	–0,8684	2,5	3,6	4,7
H. elassodon	5	7,1	11	2,0369	–0,3084	3,5	6,6	9,7
H. dubius	3	3,5	5	–	–	–	–	–
H. robustus	4,5	3,4	11,5	–	–	–	–	–
P. stellatus	3	5,3	12,5	2,0532	–0,3944	2,8	5,2	7,6
L. polyxystra	4,5	7	10,5	2,8598	–0,4996	3,8	5,7	7,6
L. mochigarei	6	–	10	–	–	–	–	–
Ps. yokohamae	5	–	10	–	–	–	–	–
Ps. herzensteini	3	–	6	–	–	–	–	–
M. pacificus	6	4,5	12	–	–	–	–	–
G. zachirus	3	–	4,5	–	–	–	–	–
P. vetula	2	3,5	4,5	–	–	–	–	–
E. jordani	3	6	–	–	–	–	–	–

Таблица 29. Возрастные показатели созревания самок дальневосточных камбал
Table 29. The age of the females of the Far Eastern flounders at maturation

Виды камбал	Эмпирические значения возраста (лет)			Параметры логистич. уравнения		Теоретические значения возраста (лет)		
	Начало созр.	50% зрел.	100% зрел.	*a*	*b*	10% зрел.	50% зрел.	90% зрел.
H. stenolepis	8	11	17,5	3,2092	–0,2550	8,8	12,6	16,3
R. h. matsuurae	7	7,5	11,5	2,6868	–0,3503	4,9	7,7	10,4
A. evermanni	6	7,5	10,5	–	–	–	–	–
A. stomias	6	6,5	9	–	–	–	–	–
L. aspera	5	8	12	2,9543	–0,3840	5,2	7,7	10,2
P. quadrituberculatus	4	7,3	15	3,5307	–0,3803	6,8	9,3	11,8
L. sakhalinensis	3	5,5	12	2,0786	–0,4883	2,3	4,3	6,2
M. proboscidea	4	5,8	13,5	1,7922	–0,3261	2,6	5,5	8,4
H. elassodon	5,5	8	12,5	2,9290	–0,3516	5,6	8,3	11,0
H. dubius	4	4,5	6	–	–	–	–	–
H. robustus	6	6,3	10,5	–	–	–	–	–
P. stellatus	4	7,5	17,5	2,3019	–0,3272	4,1	7,0	10,0
L. polyxystra	5	7	13,5	2,0205	–0,2825	3,8	7,2	10,5
L. mochigarei	12	–	15	–	–	–	–	–
Ps. yokohamae	5	–	11	–	–	–	–	–
Ps. herzensteini	4	3	6,5	–	–	–	–	–
G. stelleri	–	7	9	–	–	–	–	–
M. pacificus	7	5,8	11	6,4016	–1,0221	5,3	6,3	7,2
G. zachirus	3,5	–	4	–	–	–	–	–
P. vetula	3,5	5,5	5,5	–	–	–	–	–
E. jordani	4,5	6,5	–	–	–	–	–	–
E. grandisquama	1	–	–	–	–	–	–	–

M. pacificus, A. stomias. Возраст массового созревания особей этих видов колеблется от 5,8 у тихоокеанского малорота (*M. pacificus*) до 7,5 лет у азиатского стрелозубого (*A. evermanni*) и черного (*R. h. matsuurae*) палтусов.

Относительно большая группа сформирована такими видами, как *L. aspera*, *H. elassodon, L. polyxystra, L. sakhalinensis, M. proboscidea, P. quadrituberculatus, P. stellatus*. Возраст наступления массовой половозрелости у перечисленных видов колеблется от 5,5 лет у сахалинской камбалы (*L. sakhalinensis*) до 8 лет у желтоперой (*L. aspera*) и узкозубой палтусовидной камбал (*H. elassodon*), т. е. изменяется практически в тех же границах, что и в предшествующем комплексе. Однако последним видам свойственно более раннее начало созревания, что, по всей видимости, сыграло роль в особенностях их группирования.

Самки, созревающие наиболее рано, относятся к видам: *H. dubius, P. vetula и Ps. herzensteini*. В массе они становятся зрелыми, соответственно, в 4,5, 5,5 и 3 года.

Как можно видеть, в формировании комплексов камбал по исследуемому признаку есть и некоторые половые различия. Так, к поздно созревающим камбалам отнесена северная палтусовидная (*H. robustus*), самцы которой объединялись с видами, для которых характерен средний темп полового созревания. Напротив, самки *H. elassodon*, *L. polyxystra* объединились с камбалами, созревающими в среднем возрасте, тогда как их самцы относились к комплексу поздно созревающих камбал.

Дендрограммы сходства видов камбал по возрастным показателям созревания, построенные на основе теоретических значений, показаны на рисунке 7.

Как видно из полученных результатов, самцы образуют четыре кластера на трех иерархических уровнях, а самки — пять кластеров на четырех уровнях. У самцов резко отличается от других видов группа рано созревающих камбал: *L. aspera, M. proboscidea* и *L. sakhalinensis*, а у самок — с одной стороны *H. stenolepis*, самая поздно созревающая камбала, а с другой — рано созревающие *L. sakhalinensis*, *M. proboscidea* и *M. pacificus*. К сожалению, необходимым материалом для расчета теоретической зависимости созревания от возраста самцов белокорого палтуса мы не располагаем.

Чтобы охарактеризовать скорость полового созревания различных групп видов, образовавших отдельные кластеры, в первую очередь сопоставили теоретические зависимости доли зрелых рыб от возраста у отдельных их представителей, принцип отбора которых был такой же, как при сравнительном анализе видов по размерным характеристикам созревания. Параметры соответствующих уравнений Ферхюльста приведены в табл. 28–29.

Аппроксимированная графическая интерпретация зависимостей представлена на рис. 8.

Понятно, что неодинаковая доля зрелых рыб у разных камбал в одном и том же возрасте вызвана различной скоростью созревания особей разных видов. Поэтому дальнейшее исследование видоспецифичности процесса созревания требует сравнительного анализа его скорости.

Скорость созревания особей разных видов можно смоделировать в виде дифференциальных уравнений — производных логистического уравнения Ферхюльста:

$dN/dt = (abt/1000)*[100/(1+10^{a-bt})]*\{100-[100/(1+10^{a-bt})]\}$;

где N — доля зрелых особей, %; t — время (возраст); a и b — параметры.

Применительно к исследуемым видам, модели скорости созревания рыб выглядят следующим образом.

Для самцов камбал:

четырехбугорчатая:

$dN/dt = (0,7984t/1000)*[100/(1+10^{2,5951-0,3077t})]*\{100-[100/(1+10^{2,5951-0,3077t})]\}$;

черный палтус:

$dN/dt = (1,2422t/1000)*[100/(1+10^{2,8901-0,4298t})]*\{100-[100/(1+10^{2,8901-0,4298t})]\}$;

северная двухлинейная:

$dN/dt = (1,8429t/1000)*[100/(1+10^{3,3480-0,5505t})]*\{100-[100/(1+10^{3,3480-0,5505t})]\}$;

хоботная:

$dN/dt = (4,8710t/1000)*[100/(1+10^{4,5295-1,0754t})]*\{100-[100/(1+10^{4,5295-1,0754t})]\}$.

Для самок камбал:

белокорый палтус:

$dN/dt = (0,4409t/1000)*[100/(1+10^{2,2886-0,1926t})]*\{100-[100/(1+10^{2,2886-0,1926t})]\}$;

четырехбугорчатая:

$dN/dt = (0,8741t/1000)*[100/(1+10^{2,8405-0,3077t})]*\{100-[100/(1+10^{2,8405-0,3077t})]\}$;

желтоперая:

$dN/dt = (1,0934t/1000)*[100/(1+10^{2,9100-0,3757t})]*\{100-[100/(1+10^{2,9100-0,3757t})]\}$;

северная двухлинейная:

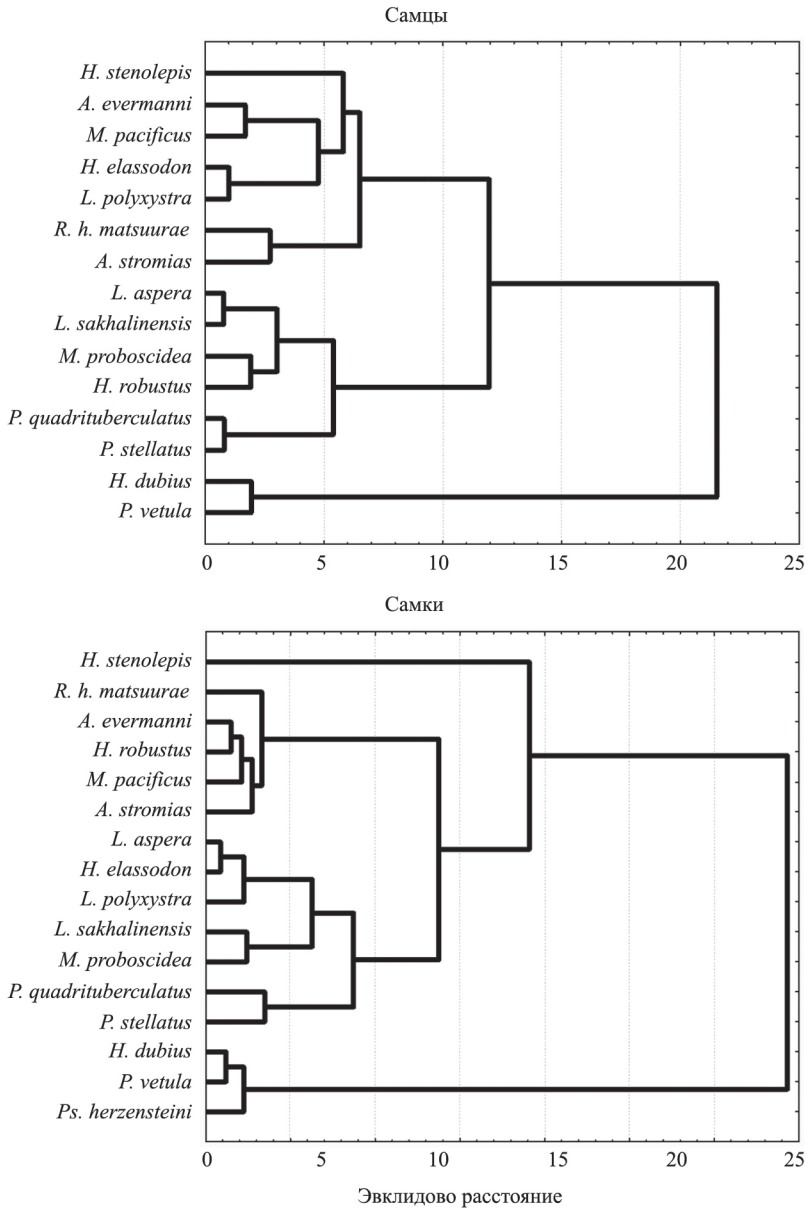


Рис. 6. Дендрограммы сходства видов камбал по изменению доли созревших особей в зависимости от возраста. По эмпирическим данным
Fig. 6. The dendrogram of similarity between the flounder species in the dynamics of the percent of mature fish depending on the age. On the empirical data

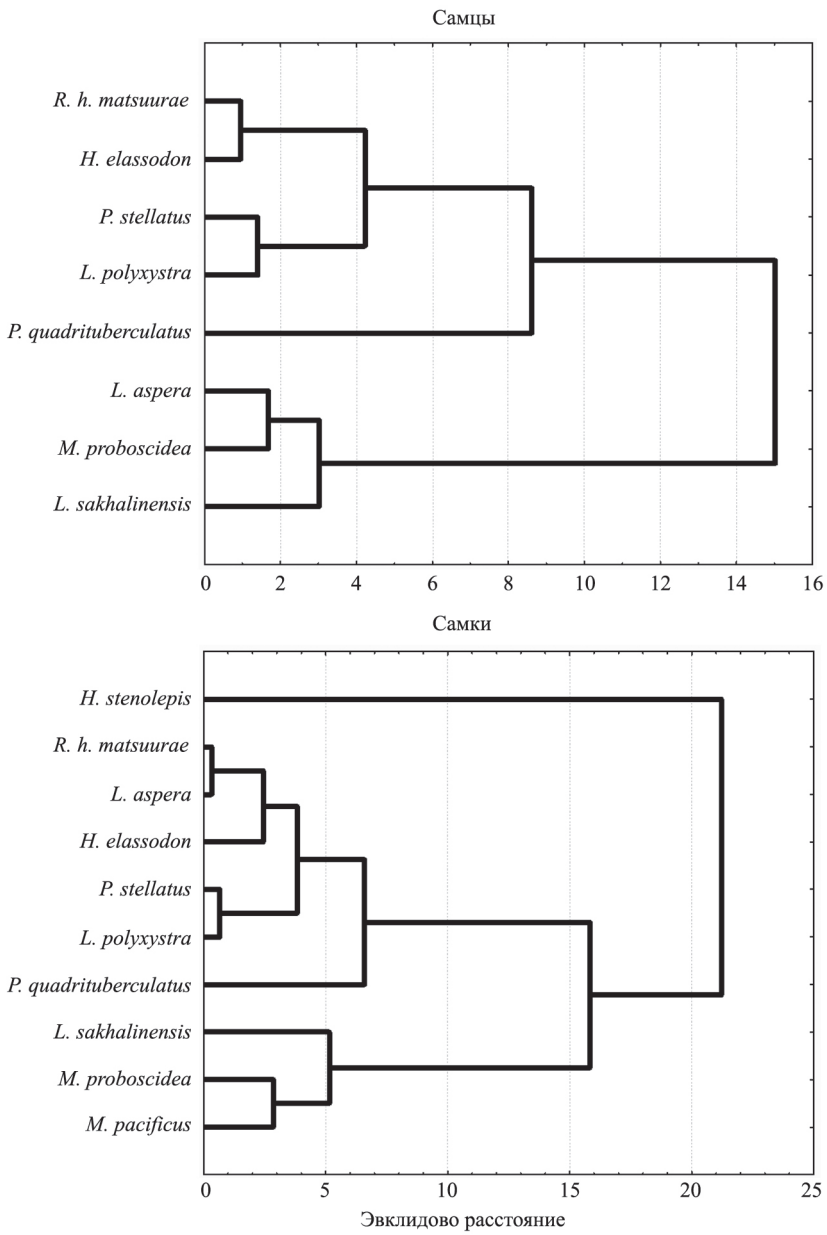


Рис. 7. Дендрограммы сходства видов камбал по изменению доли созревших особей в зависимости от возраста. По теоретическим значениям
Fig. 7. The dendrogram of similarity between the flounder species on the dynamics of the percent of mature fish depending on the age. On the theoretical data

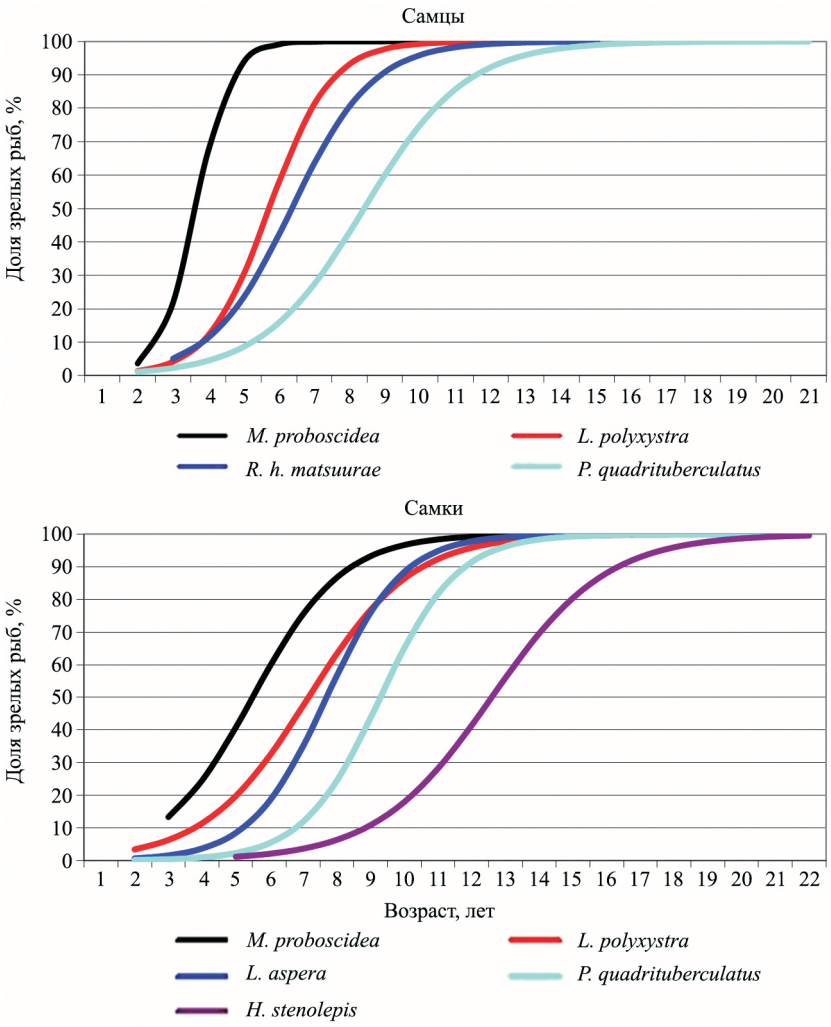


Рис. 8. Зависимость доли половозрелых особей (%) от возраста у камбал из разных кластеров
Fig. 8. The dependence of the percent of mature fish (%) on the age of flounders from different clusters

$dN/dt = (0{,}8195t/1000)*[100/(1+ +10^{2{,}4873-0{,}3295t})]*\{100-[100/(1+10^{2{,}4873-0{,}3295t})]\};$

хоботная:

$dN/dt = (1{,}245lt/1000)*[100/(1+ +10^{2{,}7684-0{,}4498t})]*\{100-[100/(1+10^{2{,}7684-0{,}4498})]\}.$

Графическая интерпретация перечисленных моделей представлена на рисунке 9.

Сопоставляя изменение скорости созревания в зависимости от возраста особей разных видов у самцов и у самок, можно отметить одно немаловажное обстоятельство.

Хорошо видно, что возраст при максимальной скорости созревания и величина этой скорости у самцов тесно связаны между собой. Очевидно, чем в более старшем возрасте скорость созревания рыб становится самой высокой для особей данного вида, тем ниже ее величина. Дивергенция по этому показателю у самцов идет в двух направлениях: как возраста достижения наивысшего темпа созревания, так и величины этого темпа. У самок камбал такая связь выражена в гораздо меньшей степени. Например, близки между собой значения максимальной скорости созревания у хоботной (*M. proboscidea*), желтоперой (*L. aspera*) и четырехбугорчатой (*P. quadrituberculatus*) камбал в различном возрасте: 6, 8 и 10 лет соответственно, а также у северной двухлинейной (*L. polyxystra*) и белокорого палтуса (*H. stenolepis*), в соответствующем возрасте 8 и 13 лет. Таким образом, самки камбал в большей степени различаются между собой возрастом созревания, чем его скоростью.

Более наглядно эта особенность отражена на рисунке 10, где представлены все виды камбал, по которым в нашем распоряжении имелись необходимые данные.

Углы наклона трендов, а также коэффициенты аппроксимации подчеркивают более выраженные у самцов камбал межвидовые различия по максимальной величине скорости созревания при наличии и возрастной дифференциации. Для самок различия в скорости характерны в меньшей степени, а выражаются, главным образом, в разнице между возрастом, когда скорость созревания становится наивысшей.

Каковы же вероятные причины половых различий скорости созревания камбал? Для возможного объяснения их специфики может быть предложена следующая гипотеза.

Механизмы, вызывающие такие различия, очевидно, связаны с большей продолжительностью жизни и растянутостью периода созревания у самок, по сравнению с самцами. Вследствие растянутости созревания, у самок разных видов имеет место более широкая трансгрессия его периодов, а также пониженная, по сравнению с самцами, средняя скорость этого процесса. С другой стороны, продолжительность жизни и широта периода наступления половой зрелости у самок создают условия для большего расхождения их видов именно по возрасту, в котором

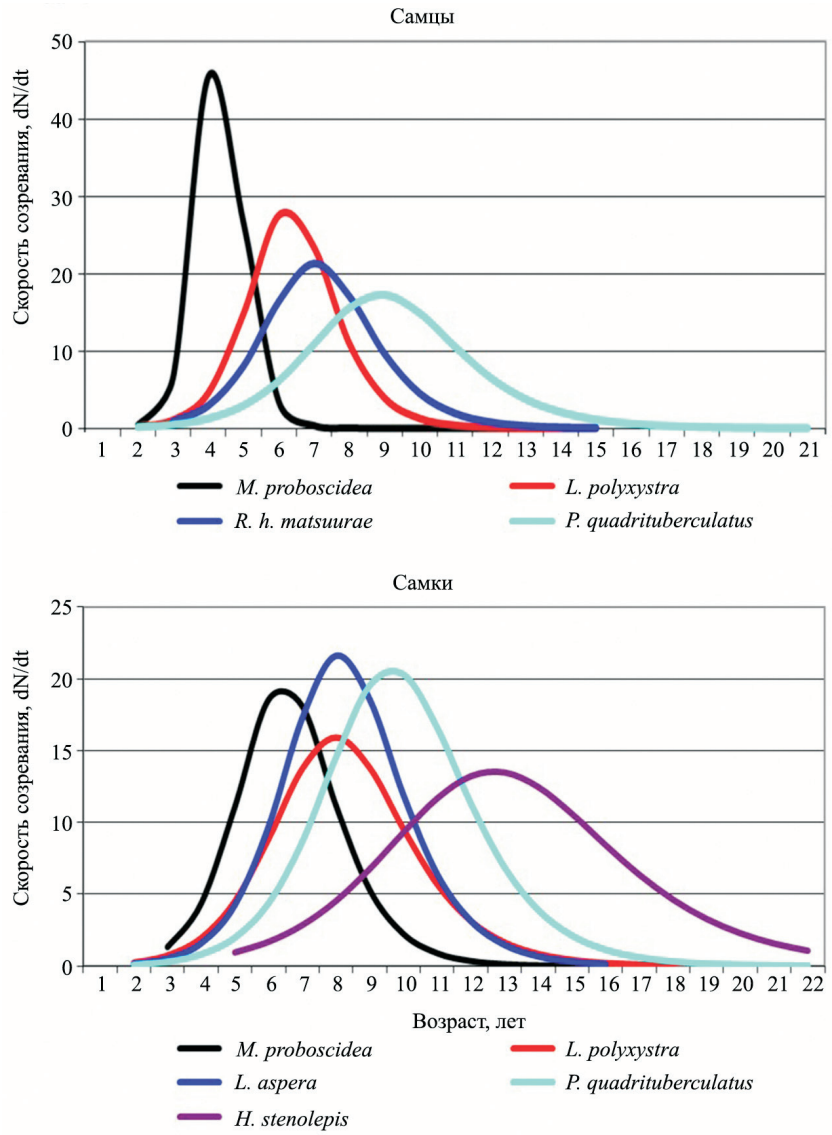


Рис. 9. Скорости созревания особей из различающихся по данному показателю групп камбал
Fig. 9. The rate of maturation in different groups of flounders

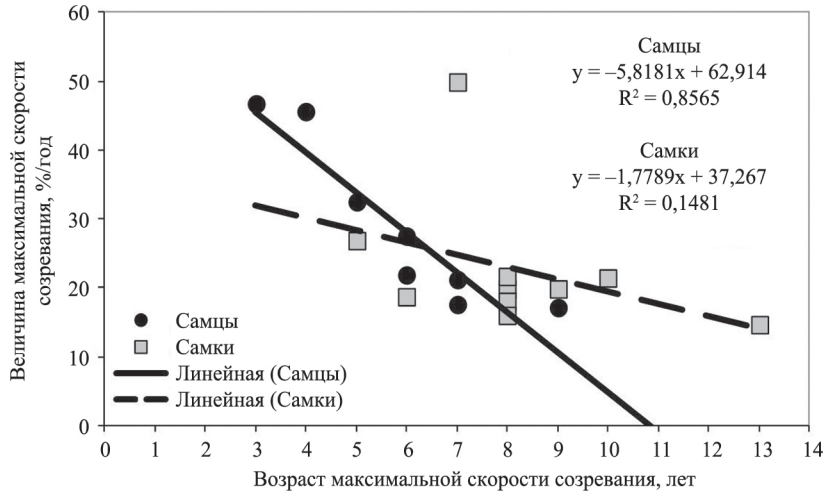


Рис. 10. Величины максимальной скорости созревания и возраст ее достижения у различных видов камбал
Fig. 10. The maximal rates of maturation and the age at maturation in different flounder species

наблюдаются максимальные скорости этого процесса.

Можно предположить, что среди факторов, влияющих на созревание самок камбал, доля экологической составляющей выше, чем у самцов, так как самки обеспечивают уровень популяционной плодовитости — количество подверженной воздействию среды выметанной икры. Созревание самцов, возможно, в большей доле обусловлено генетически. В таком случае экологическое сходство близких видов, к которым относятся камбалы, в первую очередь отражается на сходстве особенностей созревания самок, нивелируя различия в скорости этого процесса у видов с разной продолжительностью жизни.

Географические тенденции полового созревания дальневосточных камбал

Как можно заключить из характеристики полового созревания рыб, изложенной в разделе «Общая характеристика полового созревания камбал», различия в особенностях этого процесса — зависимости созревания от длины и возраста — свойственны не только разным видам, но и популяциям одного вида из различных частей его ареала. В отечественной и зарубежной литературе в той или иной степени отмечается и обсуждается географическая изменчивость размерно-возрастных показателей полового созревания камбал (Фадеев, 1986, 1987; Castillo, 1995; Fargo, Wilderbuer, 2000; Abookire and Macewicz, 2003; и др.). Тщательное исследование географической изменчивости сроков нереста и полового созревания камбал, обитающих у тихоокеанских берегов Северной Америки, выполнил Г. Кастильо (Castillo, 1995). У пяти из шести исследованных

видов камбал этот автор установил тенденцию повышения возраста и длины массового созревания, соответствующих 50%-й доле зрелых рыб, с юга на север. Наличие такого широтного градиента Г. Кастильо связывает с изменением температуры воды и тем обстоятельством, что в холодных водах увеличиваются предельная длина и продолжительность жизни рыб. Данное обстоятельство, в свою очередь, вызывает увеличение репродуктивного периода.

В наших исследованиях мы попытались установить географические тенденции в характеристиках созревания камбал, обитающих в дальневосточных морях. Речь может идти о широко распространенных видах, ареалы которых включают в себя несколько районов с существенно различающимися условиями среды. Как правило, такие ареалы довольно протяженны как в широтном, так и в меридиональном направлении. Поэтому анализ изменчивости показателей полового созревания проводился в двух направлениях: широтном (с севера на юг) и меридиональном (с востока на запад). Учитывая, что наступление половой зрелости связано, в первую очередь, с достижением особью определенных размеров, главным образом анализировались линейные характеристики созревания, т. е. зависимость доли зрелых рыб от длины тела.

С целью более наглядного представления о географических особенностях созревания, используя эмпирические количественные данные публикаций, перечисленных в первом разделе статьи, а также архива, построили XYZ-диаграммы трех показателей созревания. К ним относятся размеры рыб в начале, при массовом и при полном созревании всех особей у широко распространенных видов, имеющаяся информация по которым достаточна для такого анализа (рис. 11–19). На этих

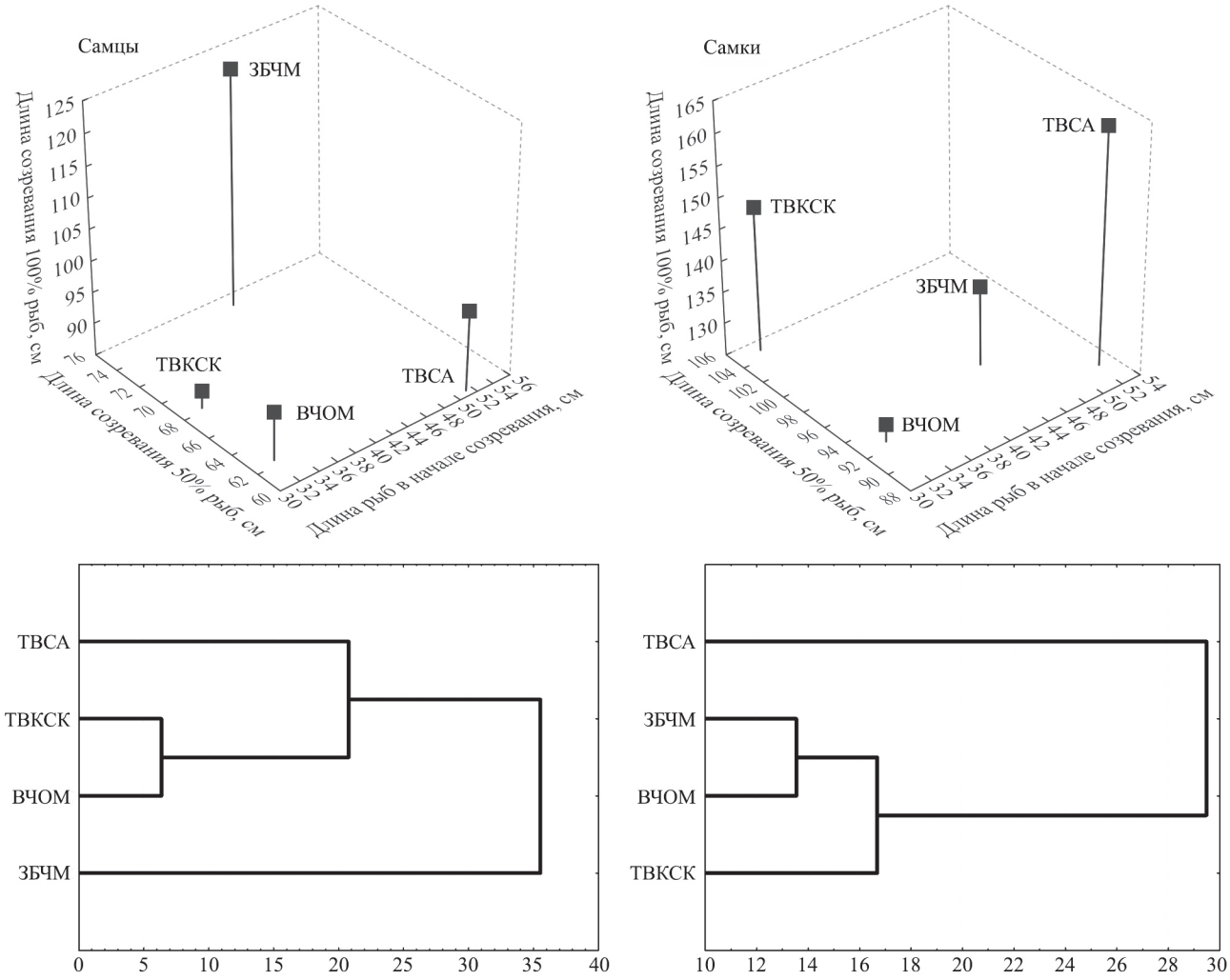


Рис. 11. Размеры созревших особей и дендрограммы сходства показателей созревания у белокорого палтуса *H. stenolepis* из разных районов. Здесь и далее: на нижней оси дендрограмм — Эвклидово расстояние
Fig. 11. The body size of mature individuals and the trees of similarity of maturation indexes of Pacific halibut *H. stenolepis* from different districts. Hereinafter the Euclidean distance is on the lower axe of the trees

же рисунках приведены дендрограммы сходства популяций таких видов из разных районов.

Сравнивая показатели созревания **белокорого палтуса** из разных районов (рис. 11), можно видеть, что наименьшая длина тела самцов в начале созревания характерна для популяций из восточной части Охотского моря (ВЧОМ) и тихоокеанских вод Камчатки и Северных Курил (ТВКСК). Массовое созревание происходит у самых мелких, по сравнению с другими, самцов этого вида из тихоокеанских вод Северной Америки (ТВСА). Самая малая длина тела у всех созревших самцов наблюдается у палтуса, обитающего у Восточной Камчатки и Северных Курил, а самая большая — у палтуса из западной части Берингова моря (ЗЧБМ). Самцы из последнего района в массе созревают также при наиболее крупных размерах среди других.

При наименьшей длине тела начинают созревать и самки из восточной части Охотского моря, Восточной Камчатки и Северных Курил (с тихоокеанской стороны). Однако для северокурильского и восточнокамчатского палтусов свойственны наибольшие размеры при массовом созревании. Восточноохотоморский палтус полностью завершает свое созревание, будучи самым мелким, а североамериканский — самым крупным из рыб этого вида. Вместе с тем, у берегов Америки у наиболее мелких самок, среди других, наступает период массового созревания.

На всех последующих рисунках можно хорошо идентифицировать размеры тела камбал в начальный период созревания, а также в периоды массового созревания и его полного завершения. В связи с этим дальнейшее подробное описание, аналогичное предшествующему, считаем нецелесообразным и остановимся на сходстве средней величины показателей размеров при созревании рыб из разных районов. Еще раз следует уточнить, что для оценки такого сходства использованы эмпирические данные по размерам тела в начале созревания, а также в периоды, когда 50% и 100% особей становятся половозрелыми, т. е. значения, использованные для построения XYZ-графиков. Необходимые данные взяты из литературных источников и архива.

Из дендрограмм на рис. 11 видно, что наиболее сходным образом, в зависимости от длины тела, происходит половое созревание самцов белокорого палтуса, обитающего с обеих сторон Камчатки — в ее охотоморских и тихоокеанских водах, включая восточные воды Северных Курильских островов. Самцы палтуса из западной части Берингова моря сильнее всего отличаются от других по рассматриваемому признаку.

У самок же наиболее специфичен процесс созревания палтуса тихоокеанских вод Северной Америки, а наиболее сходен — у рыб западной части Берингова и восточной части Охотского моря.

Различия в размерных характеристиках созревания беринговоморского и охотоморского **черного палтуса** выражены очень хорошо (рис. 12). И самцы, и самки этого вида из Охотского моря становятся зрелыми при значительно более крупных размерах, чем беринговоморские рыбы.

Самки **азиатского стрелозубого палтуса** из восточной части Охотского моря ближе, чем самцы, к беринговоморским рыбам по размерным показателям созревания. В наибольшей степени по этому признаку отличается от других палтус из тихоокеанских вод Камчатки и Северных Курил. Для него, как у самцов, так и у самок, характерна наибольшая среди других длина тела в период массового и окончательного созревания (рис. 13).

Беринговоморские самцы **желтоперой камбалы** показывают наибольшее сходство по размерным показателям созревания с камбалой западной части Японского моря (рис. 14). Западно-япономорская камбала сходна с восточноберинговоморской по длине тела в начале созревания, а с западноберинговоморской — по размерам в период массового созревания. У близких по характеру созревания самцов желтоперой камбалы из западной части Охотского и северной части Японского моря полностью все особи становятся зрелыми при наименьшей длине тела, по сравнению с камбалой из других районов. В значительной степени по размерным характеристикам созревания отличаются от других самцы камбалы восточной части Охотского моря, являющиеся самыми крупными в период завершения этого процесса.

У самок желтоперой камбалы сходство по размерным показателям созревания в большей степени, чем у самцов, обусловлено географическим положением популяций. Наиболее близкими между собой являются беринговоморские и восточноохотоморские рыбы, полное созревание которых происходит у более крупных особей, чем у западноохотоморской и япономорских камбал, образующих по данному показателю другую группу.

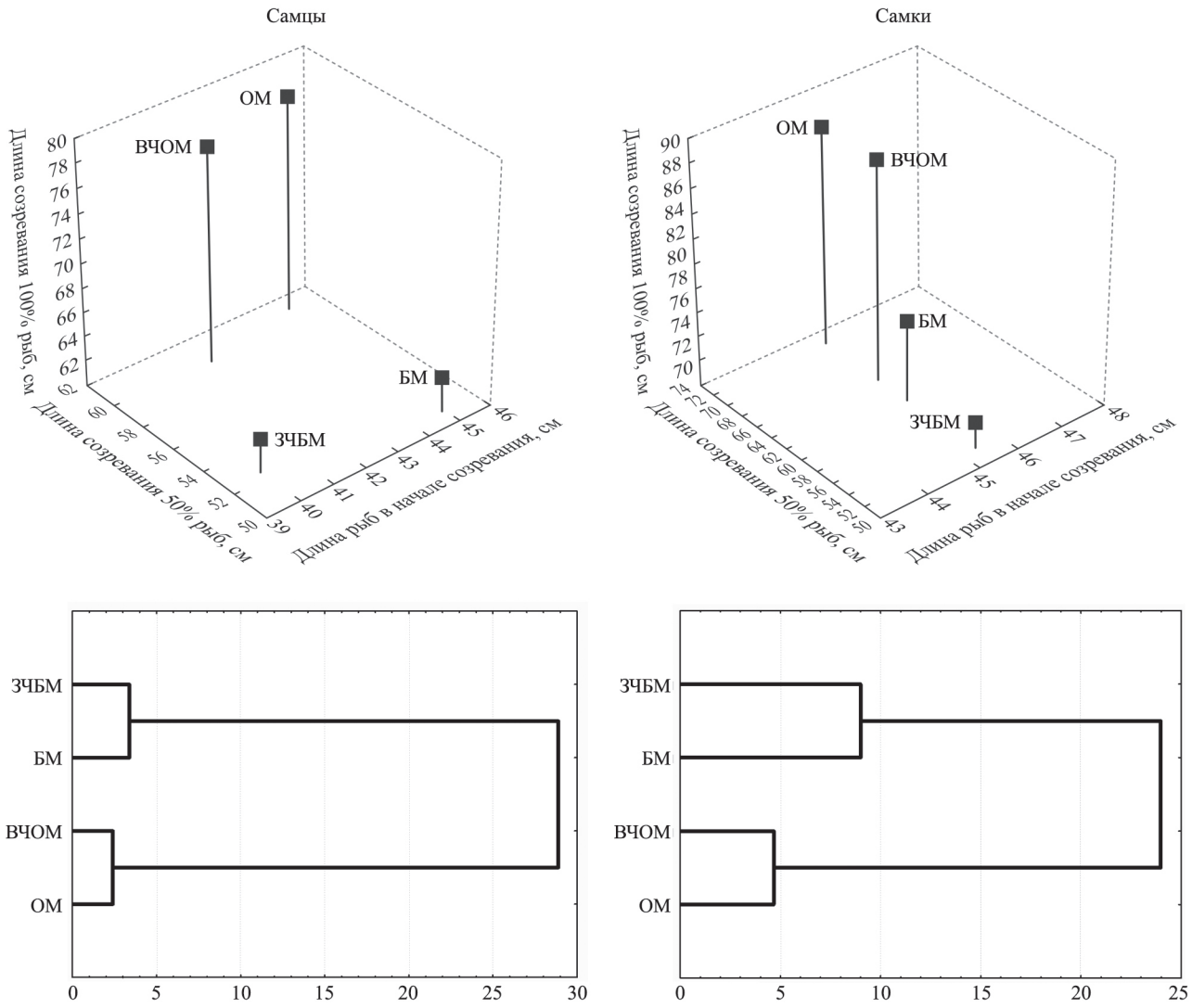


Рис. 12. Размеры созревших особей и дендрограммы сходства показателей созревания у черного палтуса *R. h. matsuurae* из разных районов
Fig. 12. The body size of mature fishes and the dendrogram of similarity of maturation indexes of Pacific black halibut *R. h. matsuurae* from different districts

Восточноохотоморская **четырехбугорчатая камбала** обоих полов сильно отличается от ее беринговоморских популяций по размерам созревших рыб (рис. 15). В Охотском море этот вид начинает созревать при длине тела меньшей, чем в Беринговом, однако массовое и полное созревание самцов, а также полное созревание всех самок камбалы из восточной части Охотского моря, происходит у рыб, которые значительно крупнее аналогичных особей в Беринговом. Вместе с тем массовое созревание самок из Охотского моря происходит при меньшей длине тела, по сравнению с западноберинговоморскими, но при большей, чем у восточноберинговоморских рыб.

Начало созревания **хоботной камбалы** в восточной части Охотского моря происходит у более мелких рыб, чем в западной части Берингова, однако размеры самцов и самок этого вида в период массового и полного созревания у камбалы западно-беринговоморской популяции заметно ниже (рис. 16).

У самцов **узкозубой палтусовидной камбалы**, обитающей в западной части Берингова моря и у Восточной Камчатки, половое созревание завершается полностью при значительно меньшей длине тела, чем в восточной части Берингова и восточной части Охотского морей (рис. 17). Сравнение доли зрелых рыб в зависимости от длины тела самок показало, что наименьшие размеры имеют рыбы из тихоокеанских вод Камчатки и Северных Курил, а также из восточной части Берингова моря. В соответствии с этим, в одну из групп с близкими размерными характеристиками созревания объединились самцы из западной части

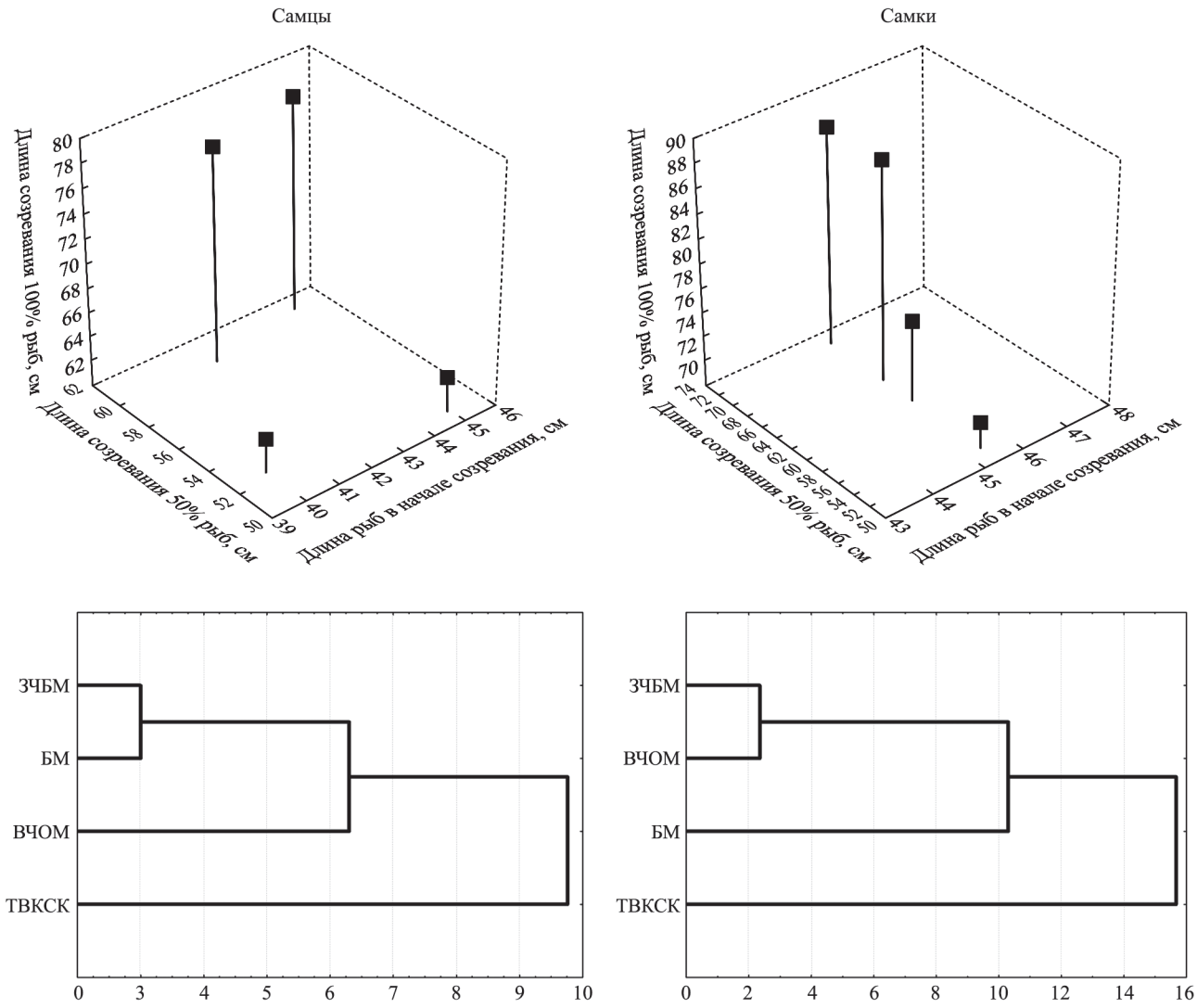


Рис. 13. Размеры созревших особей и дендрограммы сходства показателей созревания у азиатского стрелозубого палтуса *A. evermanni* из разных районов
Fig. 13. The body size of mature fishes and the dendrogram of similarity of maturation indexes of Kamchatka flounder *A. evermanni* from different districts

Берингова моря и восточнокамчатских вод, а в другую — из восточной части Берингова и восточной части Охотского морей. У самок по динамике созревания к палтусовидной камбале восточной части Берингова моря наиболее близки восточнокамчатские и северокурильские рыбы, а к камбале из западной части этого водоема — восточноохотоморская камбала.

Звездчатая камбала в северной части Охотского моря созревает при гораздо меньших размерах, по сравнению с рыбами на востоке Охотского и на западе Берингова моря (рис. 18). Самки западноберинговоморской звездчатой камбалы в массе становятся половозрелыми при таких же размерах, как и на севере Охотского моря, однако период их последующего созревания значительно растянут, и завершение этого процесса происходит при той же длине тела, что и восточноохотоморской камбалы.

Рассматривая размерные характеристики созревания **северной двухлинейной камбалы**, можно заключить, что рыбы популяций, ареалы которых расположены у азиатских берегов, значительно отличаются по данному показателю от камбалы приамериканских вод (рис. 19). Самцы камбалы из восточной части Берингова моря созревают при гораздо меньшей длине тела, чем приазиатские камбалы. Самки этого вида в период массового созревания на востоке Берингова моря значительно мельче самок из западных районов. Вместе с тем, у камбалы из западной части Берингова моря, тихоокеанских вод Камчатки и Северных Курил, а также из восточной части Охотского моря, процесс созревания полностью завершается при мень-

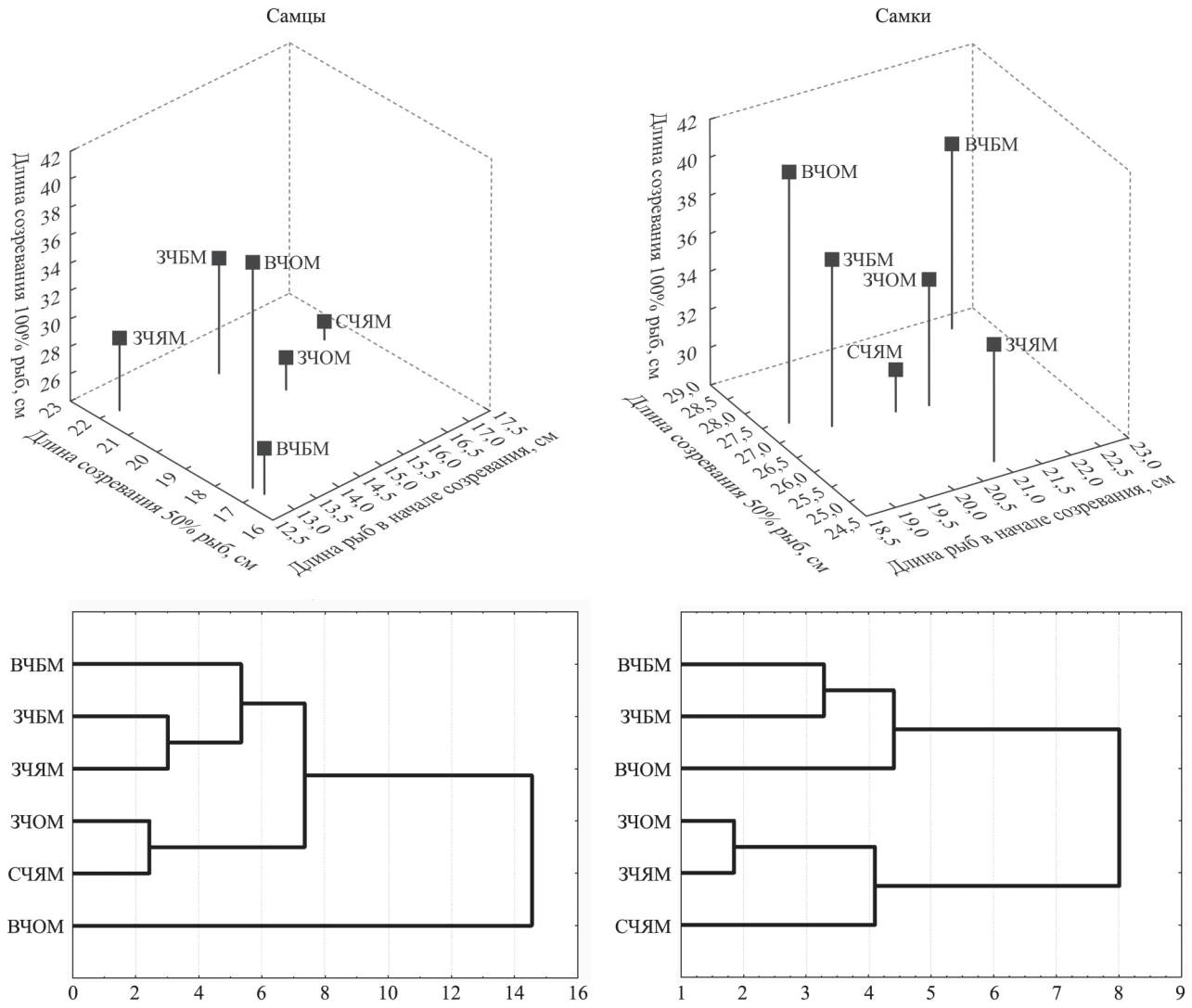


Рис. 14. Размеры созревших особей и дендрограммы сходства показателей созревания у желтоперой камбалы *L. aspera* из разных районов
Fig. 14. The body size of mature fishes and the dendrogram of similarity of maturation indexes of yellowfin sole *L. aspera* from different districts

ших размерах тела, чем на востоке Берингова моря. Сильно отличаются по размерам тела от всех остальных созревающие самки из пролива Гекаты — тихоокеанских вод Северной Америки. Начало и массовое созревание, а также полное его завершение, происходят в этом районе у более крупных рыб, чем в других популяциях.

Изложенный выше материал приводит к заключению, что, несмотря на довольно четкое представление о степени сходства по особенностям полового созревания камбал одного и того же вида из разных районов, прийти к определенным выводам о наличии выраженных географических тенденций у вида на основании только эмпирических данных весьма затруднительно. В данном случае сравниваются размерные (либо возрастные) характеристики трех показателей созревания: начала, массового и полного. Однако простое сопоставление результатов сравнения по каждому из этих показателей зачастую приводит к противоречащим друг другу выводам. Например, особи из одного района могут характеризоваться меньшей длиной тела в начале созревания, по сравнению с рыбами из других районов, но большими размерами при массовом или полном наступлении половой зрелости. Более определенные результаты может дать сравнение теоретических кривых, показывающих интенсивность процесса созревания, в зависимости от размера рыб либо их возраста в течение всего биологического цикла. Однако и в этом случае нередко возникают проблемы. В качестве примера можно привести диаграммы созревания самцов и самок белокорого палтуса из разных районов (рис. 20).

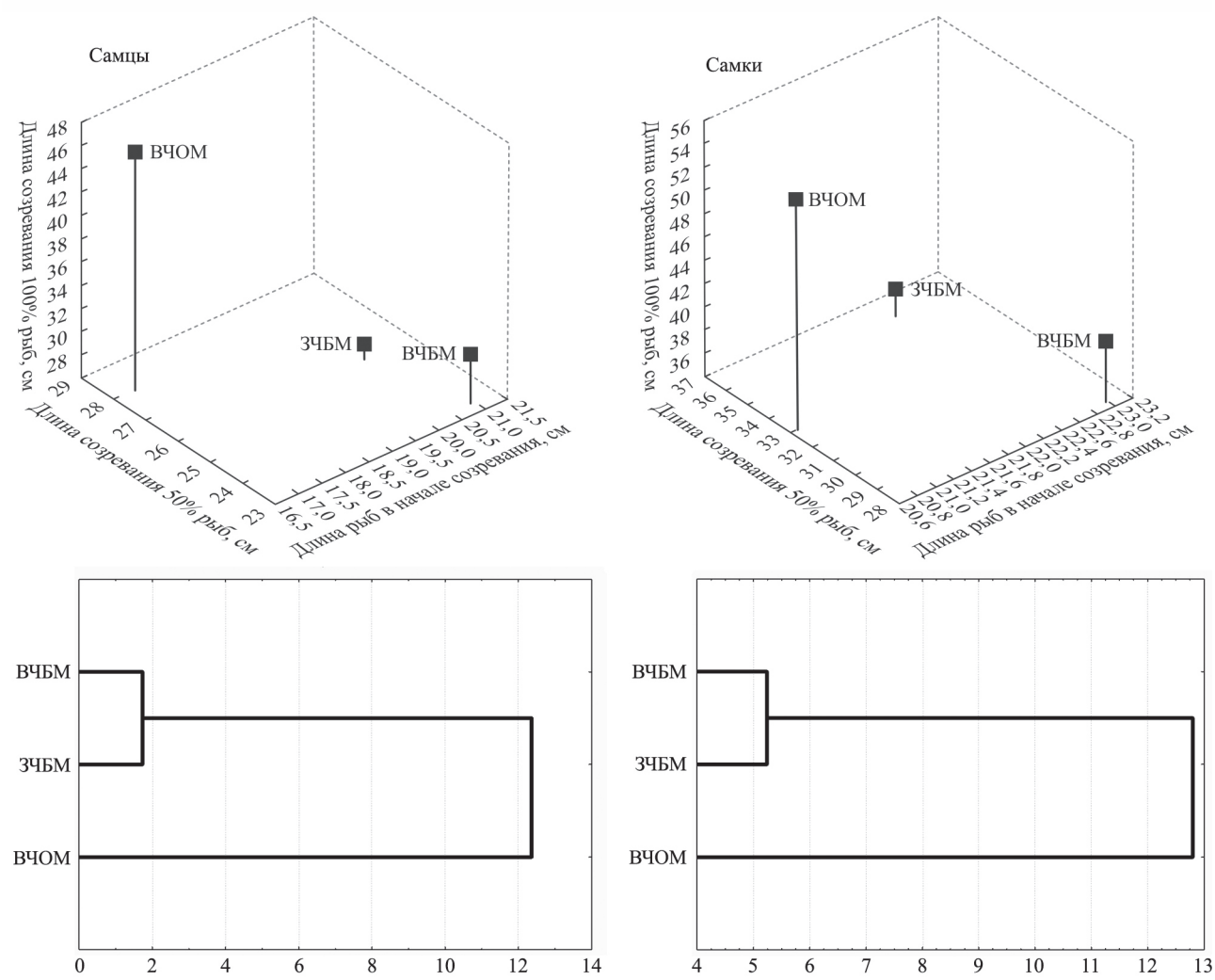


Рис. 15. Размеры созревших особей и дендрограммы сходства показателей созревания у четырехбугорчатой камбалы *P. quadrituberculatus* из разных районов
Fig. 15. The body size of mature fishes and the dendrogram of similarity of maturation indexes of Alaska plaice *P. quadrituberculatus* from different districts

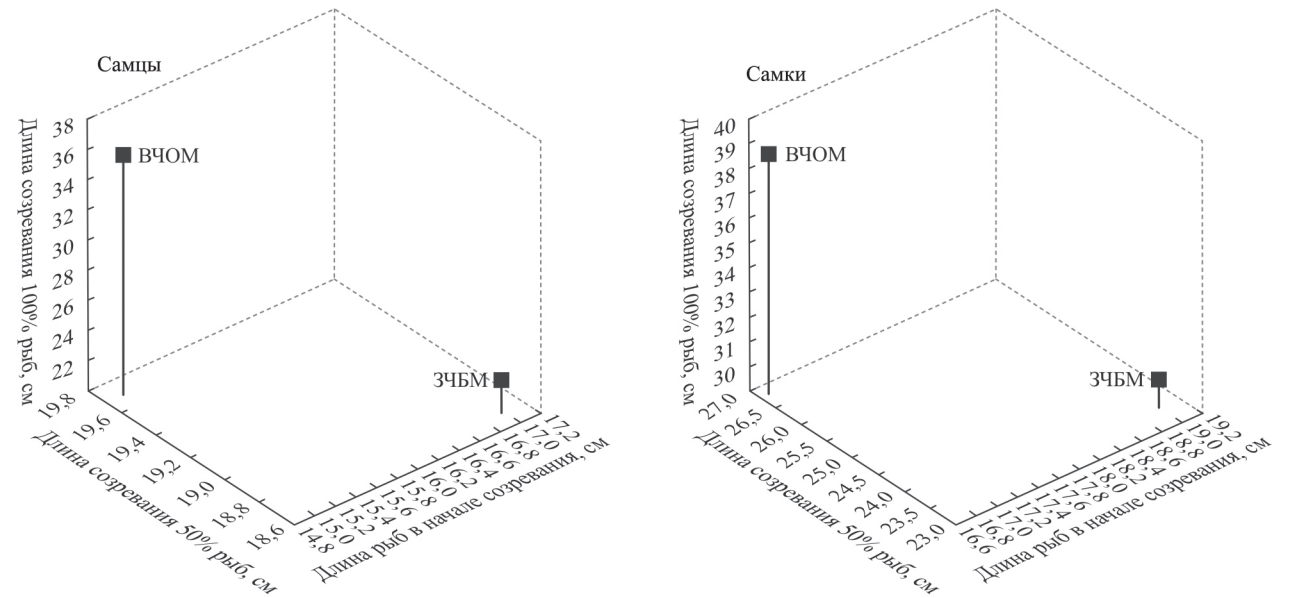


Рис. 16. Размеры созревших особей у хоботной камбалы *M. proboscidea* из разных районов
Fig. 16. The body size of mature individuals and the dendrogram of similarity of longhead dab *M. proboscidea* from different districts

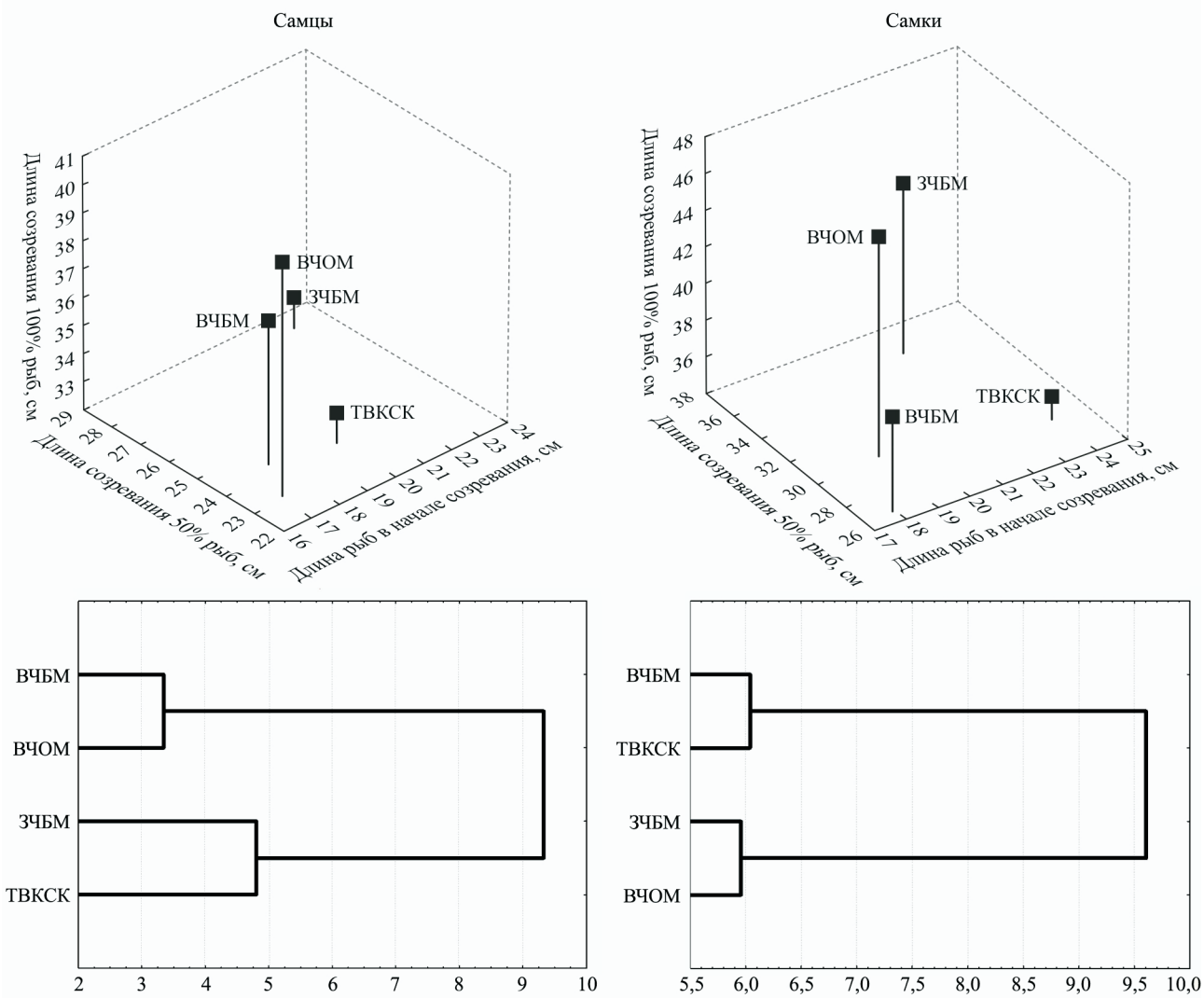


Рис. 17. Размеры созревших особей и дендрограммы сходства показателей созревания у узкозубой палтусовидной камбалы *H. elassodon* из разных районов
Fig. 17. The body size of mature individuals and the dendrogram of similarity of maturation indexes of flathead sole *H. elassodon* from different districts

Хорошо видно, что самцы палтуса довольно отчетливо дифференцируются по интенсивности созревания по мере роста тела. Однако этого нельзя сказать о самках. Мелкие самки из тихоокеанских вод Северной Америки, отставая по доле зрелых особей от одноразмерных рыб из других районов, догоняют их по мере роста, в период массового созревания и опережают в период завершения процесса. То же можно сказать о рыбах других популяций. Однозначного вывода о том, какие рыбы созревают быстрее других по мере роста тела, сделать на основании приведенного графика нельзя.

По этой причине, для анализа географической изменчивости созревания камбал, по нашему мнению, необходимо выбрать более определенный критерий, который может дать более или менее однозначный ответ на поставленный вопрос. Таким критерием, на наш взгляд, может быть отношение параметров *b/a* логистического уравнения Ферхюльста, при помощи которого построены кривые зависимости доли зрелых рыб от длины тела или возраста.

В качестве доказательства правильности такого выбора можно сопоставить рис. 20 с рис. 21, на котором в графической форме показаны значения этих отношений, применительно к белокорому палтусу.

Сравнивая диаграммы, относящиеся к самцам палтуса, можно убедиться, что величина рассматриваемого критерия для наиболее интенсивно созревающего по мере роста тела североамериканского палтуса является самой высокой по модулю, а для самого медленно созревающего по мере роста, западноберинговоморского палтуса — самой низкой. Самцы палтуса из восточной части Охот-

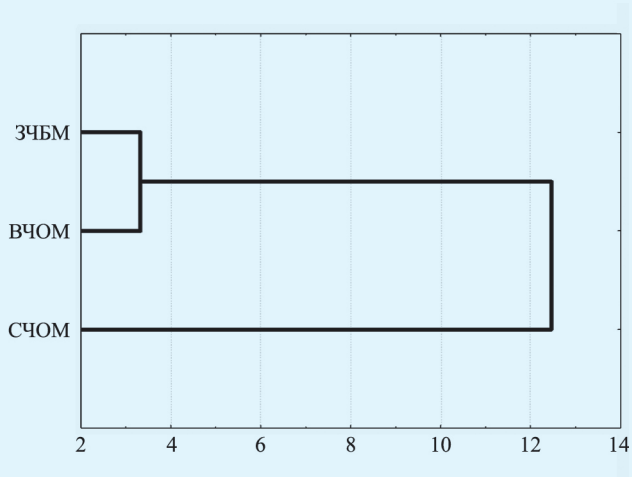


Рис. 18. Размеры созревших особей и дендрограмма сходства показателей созревания у звездчатой камбалы *P. stellatus* из разных районов
Fig. 18. The body size of mature individuals and the dendrogram of similarity of maturation indexes of starry flounder *P. stellatus* from different districts

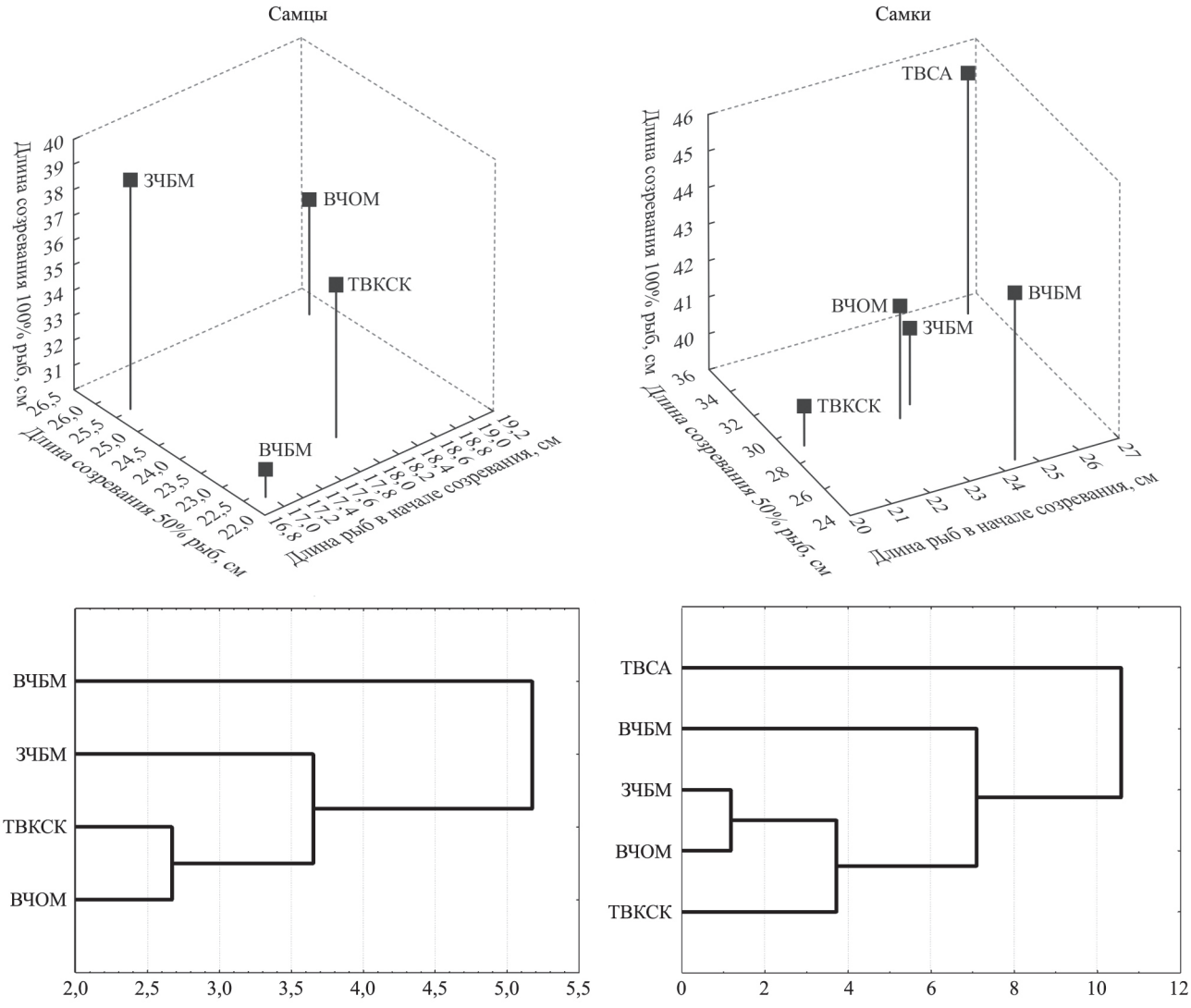
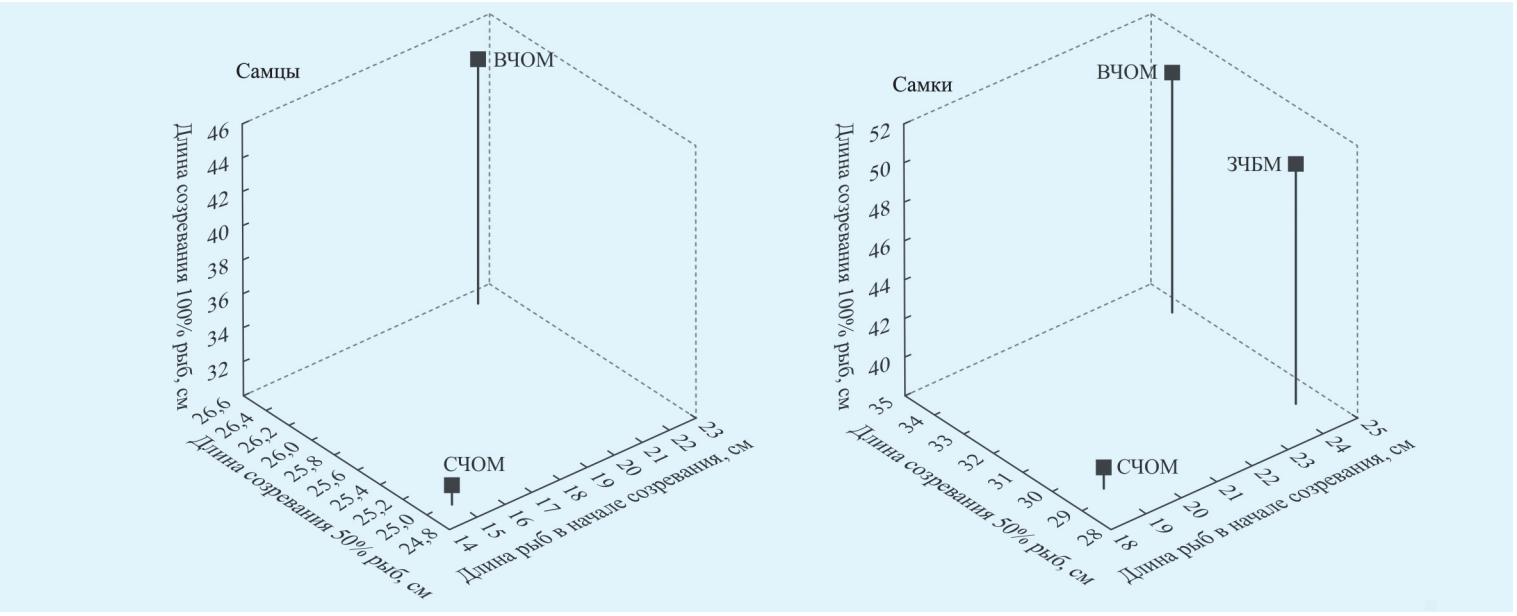


Рис. 19. Размеры созревших особей и дендрограммы сходства показателей созревания у северной двухлинейной камбалы *L. polyxystra* из разных районов
Fig. 19. The body size of mature individuals and the dendrogram of similarity of maturation indexes of northern rock sole *L. polyxystra* from different districts



ского моря, а также тихоокеанских вод Камчатки и Северных Курил, показывающие промежуточную интенсивность созревания в зависимости от длины тела, характеризуются и промежуточными значениями критерия. Если по такому же принципу оценивать созревание самок палтуса, то окажется, что самая высокая интенсивность созревания свойственна восточноохотоморскому палтусу, на втором месте стоит северо-американский, хотя рыбы этих популяций очень близки друг другу, а на последнем — палтус, обитающий в водах Восточной Камчатки и Северных Курильских островов. Визуально оценивая графики на рис. 20, можно согласиться с этим заключением. Таким образом, модуль значения критерия *b/a* прямо пропорционален интенсивности процесса созревания: чем он выше, тем при меньшей длине тела рыба становится зрелой.

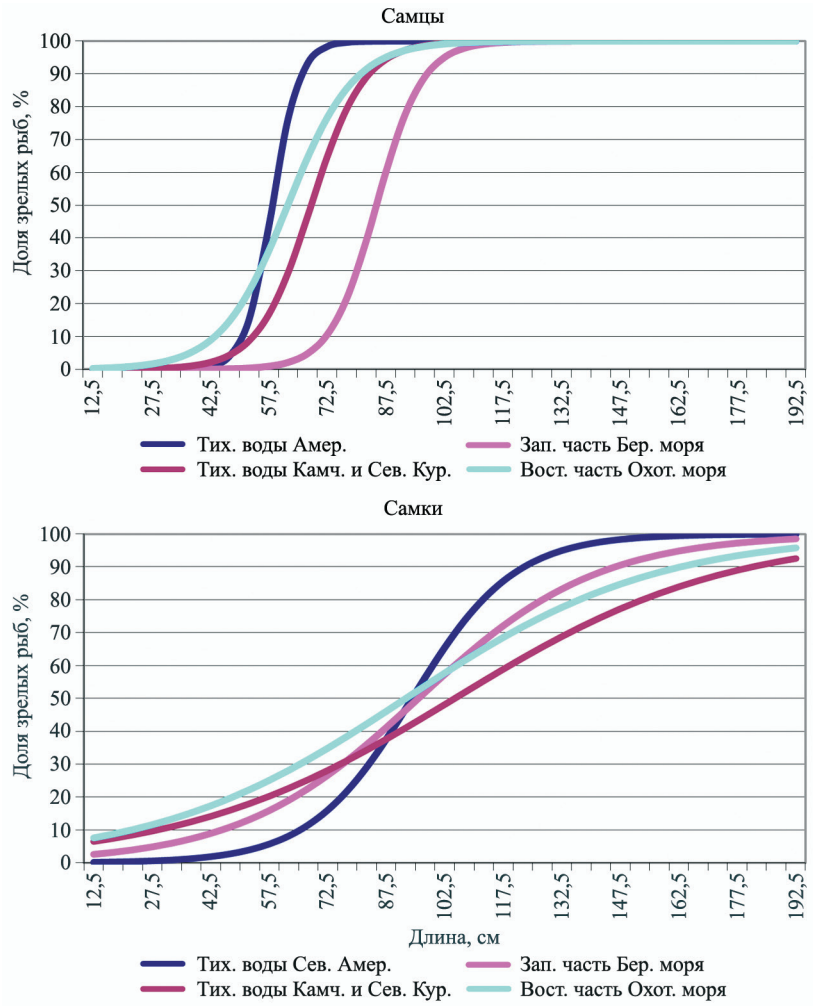


Рис. 20. Изменение доли половозрелых рыб в зависимости от длины тела у белокорого палтуса из разных районов
Fig. 20. The dynamics of the part of mature individuals depending on the body length of Pacific halibut from different districts

Дальнейший анализ географических тенденций в созревании камбал проводили, рассматривая изменчивость трех показателей: 1) значений отношений параметров *b/a* логистического уравнения; 2) эмпирических значений длины или возраста рыб при массовом созревании (50% зрелых рыб), которые приведены в перечисленных ранее публикациях (см. первый раздел статьи) либо обнаружены в архивных материалах; 3) их же теоретических зна-

чений, рассчитанных по обратному уравнению Ферхюльста.

К приоритетам, на основании которых делалось заключение о существовании географического градиента в размерно-возрастных характеристиках созревания у камбал конкретных видов, относились, в порядке снижения их важности:

1) число показателей, подтверждающих изменение в ту или иную сторону;

2) постоянство изменения показателей, отсутствие разнонаправленных колебаний в исследуемом направлении;

3) абсолютная величина разности между показателями из крайних географических районов.

Числовые значения указанных показателей созревания камбал в различных районах акватории северной части Тихого океана, на основании которых делалось заключение, представлены в табл. 30–33.

Как уже говорилось, исследование географической изменчивости полового созревания камбал велось в двух направлениях: широтном (с севера на юг) и меридиональном (с востока на запад).

В ходе изучения выявлены несколько типичных вариантов географической изменчивости процесса созревания дальневосточных камбал, примеры которых приведены на рисунках 22–24:

– зависимость доли зрелых рыб от длины тела либо возраста не показывает определенно направленного широтного или меридионального изменения (рис. 22);

– существует устойчивое изменение такой зависимости в определенном географическом направлении на всем протяжении исследованного ареала вида (рис. 23);

– на фоне изменения указанной характеристики в пределах всего исследованного ареала или при отсутствии направленных изменений в от-

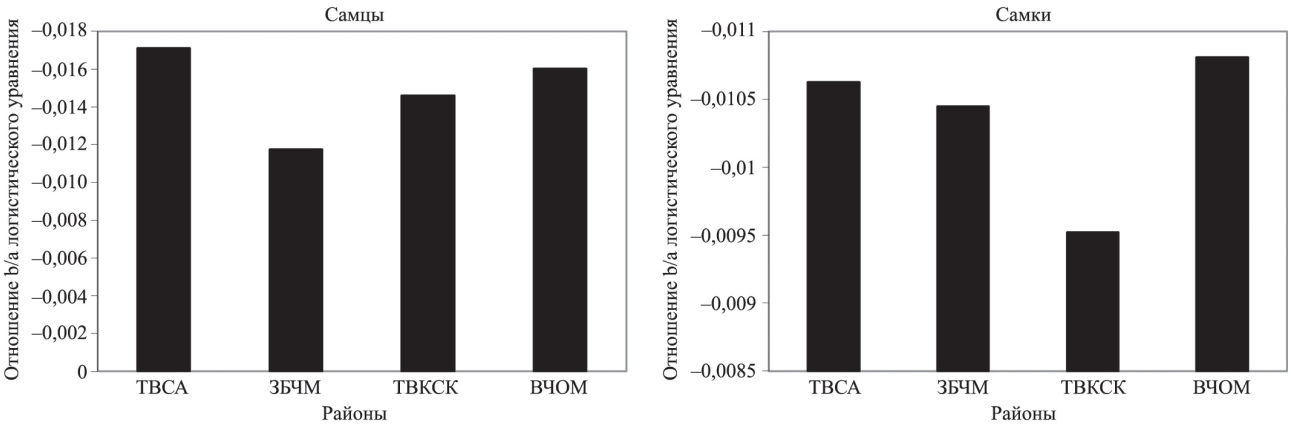


Рис. 21. Значения отношений параметров логистического уравнения Ферхюльста, описывающих интенсивность полового созревания, в зависимости от длины тела белокорого палтуса из разных районов
Fig. 21. The ratio of the parameters of Verhulst logistic equation, describing maturation intensity depending on the body length of Pacific halibut from different districts

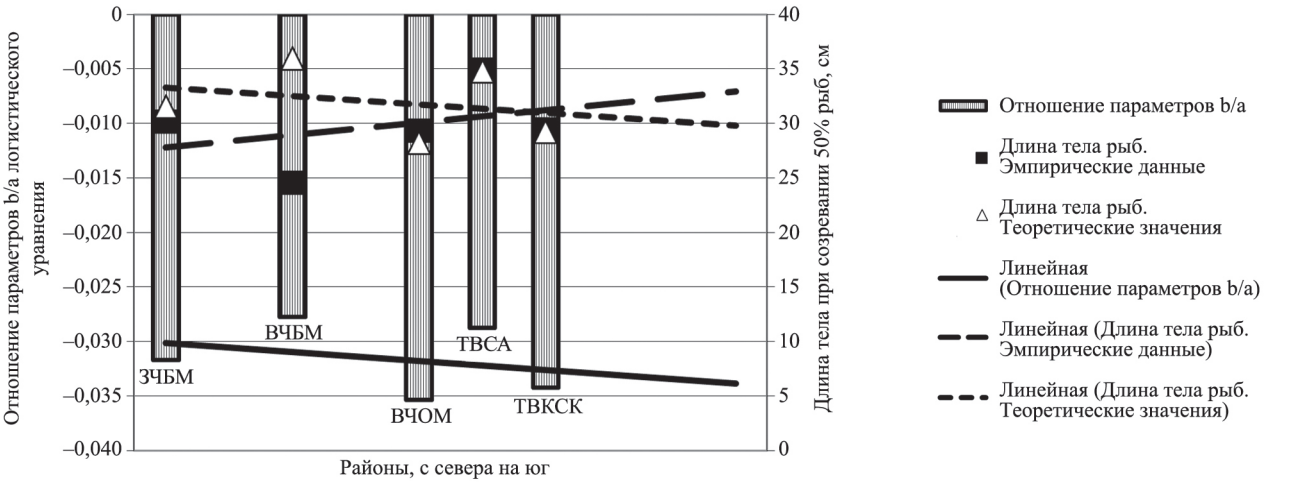


Рис. 22. Длина тела при массовом созревании и значения критерия интенсивности созревания по мере роста рыбы у самок двухлинейной камбалы из различных районов (пояснения в тексте)
Fig. 22. The body length at mass maturation and the meanings of the maturation intensity criterion along the growth of females of northern rock sole from different districts (explanations in text)

Таблица 30. Сводная таблица показателей интенсивности созревания, в зависимости от длины тела самцов дальневосточных камбал из разных районов
Table 30. The summary table of maturation intensity indexes, depending on the body length of males of Far Eastern flounders from different parts of the region

Географические районы	Длина тела (см) при созревании 50% рыб		Параметры логистич. уравнения		Отношение параметров:
	Эмпирические данные	Теоретические значения	*a*	*b*	*b/a*
H. stenolepis					
ТВСА	60,7	58,4	7,3509	–0,1258	–0,0171
ЗЧБМ	75,0	85,1	6,2635	–0,0736	–0,0117
БМ	75,0	–	–	–	–
ТВКСК	68,4	68,4	4,3924	–0,0642	–0,0146
ВЧОМ	62,4	62,4	3,1900	–0,0511	–0,0160
R. h. matsuurae					
ЗЧБМ	52,5	36,3	7,2961	–0,2011	–0,0276
БМ	51,0	–	–	–	–
ТВКСК	–	39,2	4,9987	–0,1276	–0,0255
ВЧОМ	60,0	51,3	7,5281	–0,1467	–0,0195
ОМ	61,0	–	–	–	–
ОИБМ	56,0	–	–	–	–
A. evermanni					
ЗЧБМ	41,0	–	–	–	–
БМ	41,0	–	–	–	–
ТВКСК	46,0	41,4	2,0407	–0,0493	–0,0242
ВЧОМ	35,4	35,8	2,0408	–0,0570	–0,0279
A. stomias					
ТВСА	34,0	–	–	–	–
ЗЧБМ	34,0	–	–	–	–
ВЧОМ	34,0	–	–	–	–
L. aspera					
ВЧБМ	17,0	17,1	4,9849	–0,2922	–0,0586
ЗЧБМ	21,6	20,3	10,1302	–0,4999	–0,0493
ТВКСК	24,0	–	–	–	–
ВЧОМ	17,4	15,9	2,5243	–0,1587	–0,0629
ЗЧОМ	20,0	19,7	3,8230	–0,1938	–0,0507
СЧЯМ	21,0	20,2	3,5592	–0,1766	–0,0496
ЗЧЯМ	22,0	21,8	11,3699	–0,5217	–0,0459
P. quadrituberculatus					
ВЧБМ	23,4	–	–	–	–
ЗЧБМ	26,0	–	–	–	–
ВЧОМ	28,0	28,7	4,2354	–0,1476	–0,0348
L. sakhalinensis					
ЗЧБМ	16,7	–	–	–	–
ВЧОМ	15,0	14,2	4,2013	–0,2953	–0,070276815
M. proboscidea					
ЗЧОМ	18,7	–	–	–	–
ВЧОМ	19,7	19,9	5,5101	–0,2770	–0,0503
H. elassodon					
ВЧБМ	24,4	–	–	–	–
ЗЧБМ	28,4	25,9	4,2329	–0,1633	–0,0386
ТВКСК	24,0	23,3	8,4737	–0,3630	–0,0428
ВЧОМ	23,2	23,9	2,6936	–0,1129	–0,0419
H. dubius					
ЗЧЯМ	23,6	24,1	6,9359	0,2882	–0,04156
H. robustus					
ВЧБМ	19,0	–	–	–	–
ЗЧБМ	15,5	–	–	–	–
P. stellatus					
ЗЧБМ	25,3	–	–	–	–
СЧОМ	25,0	23,9	5,0110	–0,2099	–0,0419
ВЧОМ	26,5	26,4	5,2537	–0,1991	–0,0379
L. polyxystra					
ВЧБМ	22,4	–	–	–	–
ЗЧБМ	25,6	–	–	–	–
ТВКСК	23,0	24,2	5,2728	–0,2179	–0,0413
ВЧОМ	25,9	25,0	6,7285	–0,2697	–0,0401
ВР	24,8	24,3	5,5144	–0,2269	–0,0411
M. pacificus					
ТВСА	33,0	–	–	–	–
P. vetula					
ТВСА	23,0	–	–	–	–
ВЧБМ	23,0	–	–	–	–
АО	23,0				
E. jordani					
ТВСА	36,5	–	–	–	–
ВЧБМ	36,5	–	–	–	–
АО	36,5	–	–	–	–

Таблица 31. Сводная таблица показателей интенсивности созревания, в зависимости от длины тела самок дальневосточных камбал из разных районов
Table 31. The summary table of maturation intensity indexes, depending on the body length of females of Far Eastern flounders from different parts of the region

Географические районы	Длина тела (см) при созревании 50% рыб		Параметры логистич. уравнения		Отношение параметров:
	Эмпирические данные	Теоретические значения	*a*	*b*	*b/a*
		H. stenolepis			
ТВСА	90,3	94,1	3,1266	–0,0332	–0,0107
ЗЧБМ	95,0	95,7	1,8110	–0,0189	–0,0105
БМ	95,0	–	–	–	–
ТВКСК	105,0	105,0	1,3144	–0,0125	–0,0095
ВЧОМ	92,5	92,5	1,2538	–0,0136	–0,0108
		R. h. matsuurae			
ЗЧБМ	52,5	47,8	3,7740	–0,0789	–0,0209
БМ	61	–	–	–	–
ТВКСК		40,3	3,4016	–0,0844	–0,0248
ВЧОМ	65	63,0	5,1190	–0,0813	–0,0159
ОМ	72	–	–	–	–
ОИБМ	66,5	–	–	–	–
		A. evermanni			
ЗЧБМ	46,0	–	–	–	–
БМ	46,0	–	–	–	–
ТВКСК	57,8	55,8	3,3869	–0,0607	–0,0179
ВЧОМ	45,8	45,8	1,9645	–0,0429	–0,0218
		A. stomias			
ТВСА	39,0	–	–	–	–
ЗЧБМ	39,0	–	–	–	–
		L. aspera			
ВЧБМ	28,7	30,0	8,2664	–0,2759	–0,0334
ЗЧБМ	27,1	26,4	5,6270	–0,2134	–0,0379
ТВКСК	26,0	–	–	–	–
ВЧОМ	27,5	27,5	4,9416	–0,1797	–0,0364
ЗЧОМ	26,9	25,9	6,3792	–0,2462	–0,0386
СЧЯМ	27,0	–	–	–	–
ЗЧЯМ	25,0	25,2	6,2193	–0,2465	–0,0396
		P. quadrituberculatus			
ВЧБМ	28,4	–	–	–	–
ЗЧБМ	36,0	–	–	–	–
ВЧОМ	33,1	35,6	5,1070	–0,1433	–0,0281
ВР	32,3	–	–	–	–
		L. sakhalinensis			
ЗЧБМ	19,4	–	–	–	–
ВЧОМ	19,0	18,3	3,6878	–0,2017	–0,0546844
		M. proboscidea			
ЗЧОМ	23,5	–	–	–	–
ВЧОМ	26,8	26,1	5,8891	–0,2257	–0,0383
		H. elassodon			
ВЧБМ	26,8	–	–	–	–
ЗЧБМ	36,3	31,0	2,0334	–0,0656	–0,0323
ТВКСК	29,0	28,3	7,3926	–0,2610	–0,0353
ВЧОМ	30,5	30,2	2,7684	–0,0916	–0,0331
		H. dubius			
ЗЧЯМ	25,6	25,6	5,6601	0,2210	–0,0390
		H. robustus			
ВЧБМ	21,0	–	–	–	–
ЗЧБМ	24,4	24,3	3,5372	–0,1457	–0,04120
		P. stellatus			
ЗЧБМ	28,9	–	–	–	–
СЧОМ	29,4	29,4	7,3156	–0,2487	–0,0340
ВЧОМ	33,9	33,7	5,7249	–0,1701	–0,0297
		L. polyxystra			
ТВСА	35,0	34,8	4,8254	–0,1387	–0,0287
ВЧБМ	24,6	36,0	5,1918	–0,1442	–0,0278
ЗЧБМ	30,2	–	–	–	–
ТВКСК	29,5	29,2	6,6619	–0,2279	–0,0342
ВЧОМ	29,4	28,3	6,3500	–0,2247	–0,0354
		G. stelleri			
ЗЧЯМ	27,0	–	–	–	–
		M. pacificus			
ТВСА	41,0	36,0	3,0374	0,0843	–0,0277
		P. vetula			
ТВСА	31,0	–	–	–	–
ВЧБМ	31,0	–	–	–	–
АО	31,0	–	–	–	–
		E. jordani			
ТВСА	42,0	–	–	–	–
ВЧБМ	42,0	–	–	–	–
АО	42,0	–	–	–	–

Таблица 32. Сводная таблица показателей интенсивности созревания, в зависимости от возраста самцов дальневосточных камбал из разных районов
Table 32. The summary table of maturation intensity indexes, depending on the age of males of Far Eastern flounders from different parts of the region

Географические районы	Возраст (лет) при созревании 50% рыб		Параметры логистического уравнения		Отношение параметров: *b/a*
	Эмпирические данные	Теоретические значения	*a*	*b*	
		H. stenolepis			
ТВСА	8,0	–	–	–	–
ЗЧБМ	7,0	–	–	–	–
БМ	9,5	–	–	–	–
ЮК	8,0	–	–	–	–
СЧОМ	8,0	–	–	–	–
		R. h. matsuurae			
ЗЧБМ	5,8	5,8	2,8266	–0,4876	–0,1725
БМ	4,5	–	–	–	–
ВЧОМ	7,0	6,5	3,3025	–0,5070	–0,1535
ОМ	6,5	–	–	–	–
ОИБМ	5,5	–	–	–	–
		A. evermanni			
ЗЧБМ	4,5	–	–	–	–
БМ	5,0	–	–	–	–
		A. stomias			
ТВСА	5,5	–	–	–	–
ЗЧБМ	5,5	–	–	–	–
		L. aspera			
ВЧБМ	3,5	4,2	2,7588	–0,6617	–0,2399
ЗЧБМ	4,6	4,5	2,8403	–0,6335	–0,2231
ВЧОМ	3,5	3,7	1,5445	–0,4150	–0,2687
ЗЧОМ	4,5	–	–	–	–
ЗЧЯМ	3,5	–	–	–	–
		P. quadrituberculatus			
ВЧБМ	3,5	–	–	–	–
ЗЧБМ	4,2	–	–	–	–
ВЧОМ	6,7	8,4	2,5284	–0,3007	–0,1189
		L. sakhalinensis			
ЗЧБМ	5,1	–	–	–	–
ВЧОМ	3,2	2,9	3,5031	–1,1891	–0,3394
ВР	4,2	–	–	–	–
		M. proboscidea			
ЗЧБМ	3,4	–	–	–	–
ВЧОМ	3,6	3,6	3,1599	–0,8684	–0,2748
ВР	3,5	–	–	–	–
		H. elassodon			
ВЧБМ	7,5	–	–	–	–
ТВКСК	7,0	6,9	3,6828	–0,5356	–0,1454
ВЧОМ	5,2	5,9	1,2848	–0,2188	–0,1703
		H. dubius			
ЗЧЯМ	3,5	–	–	–	–
		H. robustus			
ЗЧБМ	3,4	–	–	–	–
		P. stellatus			
ЗЧБМ	5,1	–	–	–	–
СЧОМ	4,6	4,6	4,4445	–0,9737	–0,2191
ВЧОМ	5,6	6,6	2,1615	–0,3258	–0,1507
		L. polyxystra			
ВЧБМ	7,5	–	–	–	–
ЗЧБМ	5,6	5,5	2,9492	–0,5368	–0,1820
ТВКСК	6,0	6,1	3,3328	–0,5447	–0,1634
ВЧОМ	6,0	5,5	2,5118	–0,4531	–0,1804
		M. pacificus			
ТВСА	4,5	–	–	–	–
		P. vetula			
ТВСА	3,5	–	–	–	–
		E. jordani			
ТВСА	6	–	–	–	–

Таблица 33. Сводная таблица показателей интенсивности созревания, в зависимости от возраста самок дальневосточных камбал из разных районов
Table 33. The summary table of maturation intensity indexes, depending on the age of females of Far Eastern flounders from different parts of the region

Географические районы	Возраст (лет) при созревании 50% рыб		Параметры логистического уравнения		Отношение параметров: *b/a*
	Эмпирические данные	Теоретические значения	*a*	*b*	
H. stenolepis					
ТВСА	12,0	12,6	3,2092	–0,2550	–0,0795
ЗЧБМ	9,0	–	–	–	–
БМ	11,5	–	–	–	–
ЮК	12,0	–	–	–	–
СЧОМ	12,0	–	–	–	–
ОИБМ	11,0	–	–	–	–
ЗЧЯМ	9,0	–	–	–	–
R. h. matsuurae					
ЗЧБМ	7,4	7,4	2,4388	–0,3288	–0,1348
БМ	6,5	–	–	–	–
ВЧОМ	9,0	7,9	3,0200	–0,3819	–0,1265
ОМ	7,5	–	–	–	–
ОИБМ	7,5	–	–	–	–
A. evermanni					
ЗЧБМ	5,5	–	–	–	–
БМ	7,5	–	–	–	–
A. stomias					
ТВСА	6,5	–	–	–	–
ЗЧБМ	6,5	–	–	–	–
L. aspera					
ВЧБМ	9,1	8,9	3,7921	–0,4255	–0,1122
ЗЧБМ	6,8	6,8	3,2143	–0,4737	–0,14734
ВЧОМ	7,5	7,4	3,0115	–0,4047	–0,1344
ЗЧОМ	6,5	–	–	–	–
ЗЧЯМ	5,5	–	–	–	–
P. quadrituberculatus					
ВЧБМ	7,0	–	–	–	–
ЗЧБМ	9,0	–	–	–	–
ВЧОМ	9,6	9,3	3,5307	–0,3803	–0,1077
L. sakhalinensis					
ЗЧБМ	7,4	–	–	–	–
ВЧОМ	3,9	4,3	2,0786	–0,4883	–0,2349
M. proboscidea					
ЗЧБМ	6,3	–	–	–	–
ВЧОМ	5,8	5,5	1,7922	–0,3261	–0,1820
H. elassodon					
ВЧБМ	7,5	–	–	–	–
ТВКСК	8,5	8,4	6,2032	–0,7423	–0,1197
ВЧОМ	8,3	7,9	1,9311	–0,2433	–0,1260
H. dubius					
ЗЧЯМ	4,5	–	–	–	–
H. robustus					
ЗЧБМ	6,3	–	–	–	–
P. stellatus					
ЗЧБМ	7,1	–	–	–	–
СЧОМ	5,7	5,7	4,6570	–0,8116	–0,1743
ВЧОМ	8,0	8,3	3,2026	–0,3839	–0,1199
L. polyxystra					
ТВСА	5,0	5,0	6,0276	–1,1965	–0,1985
ВЧБМ	7,5	8,4	3,4499	–0,4092	–0,1186
ЗЧБМ	7,3	7,7	3,6895	–0,4779	–0,1295
ТВКСК	8,0	7,9	3,2109	–0,4042	–0,1259
ВЧОМ	7,0	5,7	1,6646	–0,2927	–0,1758
G. stelleri					
ЗЧЯМ	7,0	–	–	–	–
M. pacificus					
ТВСА	5,8	6,3	6,4016	1,0221	–0,1597
P. vetula					
ТВСА	5,5	–	–	–	–
E. jordani					
ТВСА	6,5	–	–	–	–

дельных его частях имеют место хорошо выраженные ее локальные градиенты (рис. 24). В последнем примере, на фоне общей тенденции к снижению длины тела при массовом созревании самок желтоперой камбалы, по мере продвижения с востока на запад, особенно отчетливо выражена такая закономерность в локальных районах, объединяющих Берингово море, тихоокеанские воды Камчатки и Северных Курил, а также Охотское и Японское моря.

Характеристики географической изменчивости длины тела и возраста рыб при созревании у наиболее широко распространенных камбал, заключение по которым сделано на основании указанных выше приоритетов и данных таблиц 30–33, приведены в таблицах 34–35. Выделены в таблицах подчеркиванием более выраженные тенденции. Значения разности между показателями характеризуют различия между рыбами из крайних районов по направлению, для которого такая тенденция указана.

Рассматривая полученные результаты, следует принять во внимание, что повышение длины тела при созревании означает уменьшение доли половозрелых особей среди одноразмерных рыб, а уменьшение аналогичной длины — возрастание их доли. Следовательно, снижение размеров созревающих рыб является признаком повышения интенсивности полового созревания, а повышение размеров — признаком снижения интенсивности этого процесса. То же самое относится и к возрасту созревания. Данным обстоятельством будем руководствоваться в дальнейших рассуждениях. За основу целесообразно принять зависимость доли

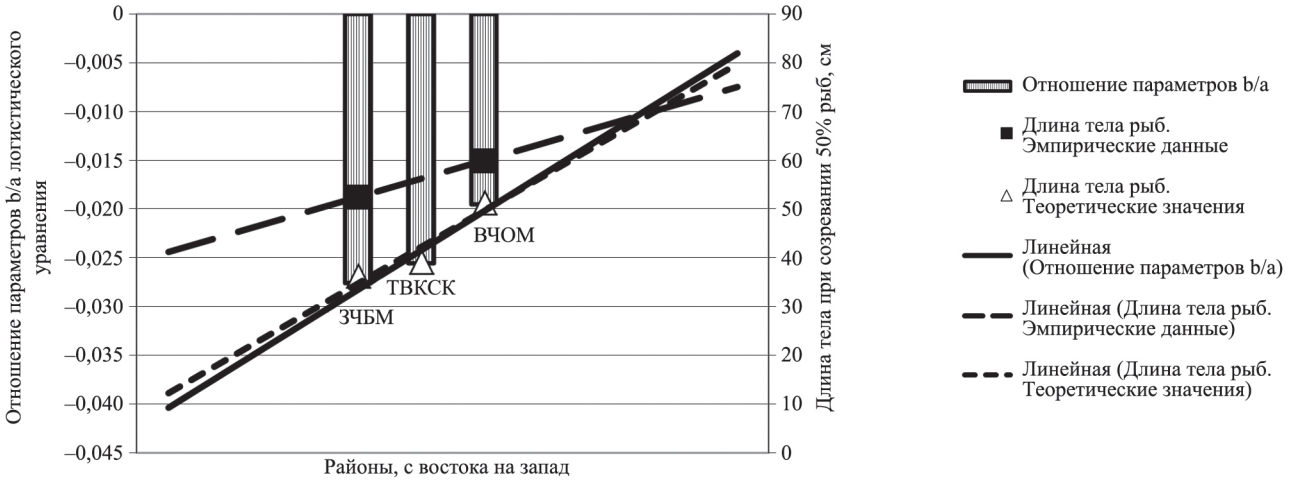


Рис. 23. Длина тела при массовом созревании и значения критерия интенсивности созревания по мере роста рыбы у самцов черного палтуса из различных районов (пояснения в тексте)
Fig. 23. The body length at mass maturation and the meaning of the maturation intensity criterion along the growth of males of Pacific black halibut from different districts (explanations in text)

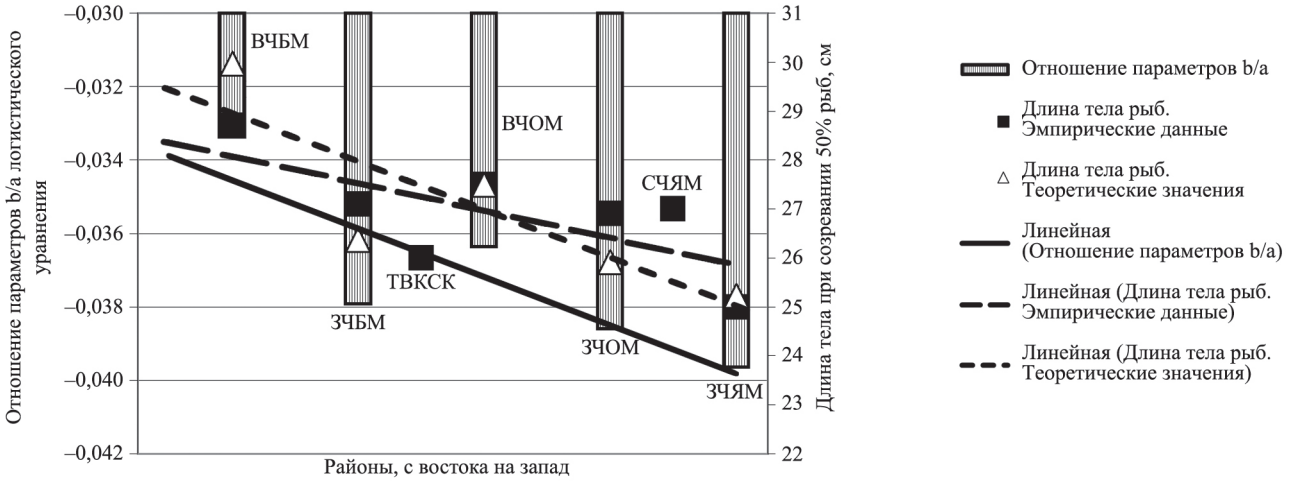


Рис. 24. Длина тела при массовом созревании и значения критерия интенсивности созревания по мере роста рыбы у самок желтоперой камбалы из различных районов (пояснения в тексте)
Fig. 24. The body length at mass maturation and the meanings of the maturation intensity criterion along the growth of females of yellowfin sole from different districts (explanations in text)

зрелых рыб от длины тела, а не от возраста, т. к. выше показано, что наступление половой зрелости определяется, главным образом, достигнутыми особью размерами. Принимаются во внимание преимущественные тенденции, т. е. подчеркнутые в таблицах.

Содержание таблицы 34 показывает, что для одних видов камбал в большей степени свойственны меридиональные тенденции интенсивности созревания, а для других — широтные. Интенсивность созревания одноразмерных рыб повышается, преимущественно, в направлении с востока на запад у самцов белокорого палтуса, самцов азиатского стрелозубого палтуса, самок желтоперой камбалы, самцов хоботной камбалы, самцов северной палтусовидной камбалы и самок северной двухлинейной камбалы. Снижение интенсивности созревания в этом направлении наблюдается

Таблица 34. Общие тенденции в изменении размеров тела рыбы при наступлении половой зрелости (1–2 — эмпирическая и теоретическая длина тела особи соответственно, см, при созревании 50% рыб)
Table 34. The general trends for the body size at maturation of flounders (1–2 — the empirical and the theoretical body length at maturation of 50% of the fish)

Вид	Пол	Характеристика тенденции длины тела		Разность между показателями у рыб из крайних географических районов	
		С востока на запад	С севера на юг	1	2
H. stenolepis	Самцы	Снижение	Снижение*	16,7	6,6
	Самки	Повышение	Повышение	10,0	9,3
R. h. matsuurae	Самцы	Повышение	Отсутствие	15,0	7,5
	Самки	Повышение	Отсутствие	12,5	15,2
A. evermanni	Самцы	Снижение	Повышение	5,2	5,5
	Самки	Снижение	Повышение	11,8	10,0
L. aspera	Самцы	Повышение	Отсутствие	5,0	4,7
	Самки	Снижение*	Снижение*	3,7	4,7
P. quadrituberculatus	Самцы	Повышение	Отсутствие	4,6	–
	Самки	Повышение*	Снижение*	4,7	–
M. proboscidea	Самцы	Снижение	Снижение	1,0	–
	Самки	Повышение	Повышение	3,3	–
H. elassodon	Самцы	Снижение	Снижение	4,4	2,6
	Самки	Отсутствие	Снижение	7,3	2,7
H. robustus	Самцы	Снижение	Повышение	3,5	–
	Самки	Повышение	Снижение	3,4	–
P. stellatus	Самцы	Снижение	Повышение	1,2	2,5
	Самки	Снижение	Повышение	5,0	4,2
L. polyxystra	Самцы	Отсутствие	Снижение	2,6	3,3
	Самки	Снижение*	Отсутствие	5,6	6,5

*Тенденция более выражена на части исследованного ареала

Таблица 35. Общие тенденции в изменении возраста рыбы при наступлении половой зрелости (1–2 — эмпирический и теоретический возраст особи соответственно, см, при созревании 50% рыб)
Table 35. The general trends for the age at maturation of flounders (1–2 — the empirical and the theoretical ages at maturation of 50% of the fish)

Вид	Пол	Характеристика тенденции возраста		Разность между показателями у рыб из крайних географических районов	
		С востока на запад	С севера на юг	1	2
H. stenolepis	Самцы	Отсутствие*	Повышение*	1,0	–
	Самки	Снижение*	Отсутствие	3,0	–
R. h. matsuurae	Самцы	Повышение	Повышение	1,2	0,7
	Самки	Повышение	Повышение	1,6	0,5
A. stomias	Самцы	Отсутствие	Отсутствие	0,0	–
	Самки	Отсутствие	Отсутствие	0,0	–
L. aspera	Самцы	Отсутствие*	Снижение*	1,1	0,8
	Самки	Снижение	Отсутствие*	3,6	1,5
P. quadrituberculatus	Самцы	Повышение	Повышение	3,2	–
	Самки	Повышение	Отсутствие	2,6	–
L. sakhalinensis	Самцы	Снижение	Снижение	1,9	–
	Самки	Снижение	Снижение	3,5	–
M. proboscidea	Самцы	Повышение	Повышение	0,2	–
	Самки	Снижение	Снижение	0,5	–
H. elassodon	Самцы	Снижение	Отсутствие*	2,3	1,0
	Самки	Отсутствие*	Повышение	1,0	0,4
P. stellatus	Самцы	Снижение	Повышение	0,5	2,1
	Самки	Снижение*	Повышение*	1,4	2,6
L. polyxystra	Самцы	Отсутствие*	Отсутствие*	0,4	0,6
	Самки	Отсутствие*	Отсутствие*	2,0	0,7

*Тенденция более выражена на части исследованного ареала

у обоих полов черного палтуса, самцов желтоперой камбалы, обоих полов четырехбугорчатой камбалы и самок северной палтусовидной камбалы. Таким образом, в меридиональном направлении самцы камбал чаще показывают повышение интенсивности созревания одноразмерных рыб по мере распространения районов их обитания на запад, а самки — снижение интенсивности.

Широтная, в южном направлении, тенденция повышения интенсивности созревания рыб одинаковых размеров, в большей степени свойственна самцам хоботной камбалы, самцам и самкам узкозубой палтусовидной камбалы, самкам северной палтусовидной камбалы и самцам северной двухлинейной камбалы. Снижение интенсивности данного процесса наблюдается у самок белокорого палтуса, самок азиатского стрелозубого палтуса, самок хоботной камбалы, самцов северной палтусовидной камбалы, обоих полов звездчатой камбалы. Здесь, как и в меридиональном направлении, самцы несколько чаще показывают повышение, а самки — снижение интенсивности созревания в более южных местообитаниях.

Таким образом, меридиональную последовательную изменчивость доли зрелых одноразмерных особей демонстрируют черный палтус, желтоперая и четырехбугорчатая камбалы, а широтную — узкозубая палтусовидная и звездчатая. У белокорого и азиатского стрелозубого палтусов, хоботной, северной палтусовидной и северной двухлинейной камбал наблюдаются, в зависимости от пола, те или иные тенденции в обоих направлениях.

Широтные изменения длины тела и возраста созревания некоторых камбал, обитающих у берегов Северной Америки, описаны в ранее упомянутой работе Г. Кастильо (Castillo, 1995). Этот автор обнаружил повышение размеров или возраста созревания особей по мере продвижения с юга на север у самок белокорого палтуса (*Hippoglossus stenolepis*), у эопсетты Джордана (*Eopsetta jordani*), английской камбалы (*Pleuronectes vetulus*; у нас — *Parophrys vetula*), звездчатой камбалы (*Platichthys stellatus*), длинноперого малорота (*Errex zachirus*; у нас — *Glyptocephalus zachirus*).

Результаты наших исследований в определенной степени расходятся с данными Г. Кастильо (Castillo, 1995). Так, для самок белокорого палтуса и для звездчатой камбалы он указывает снижение возраста 50% созревания с севера на юг. По нашим данным, такое снижение как для самок белокорого палтуса, так и для звездчатой камбалы, в большей степени выражено по направлению с востока на запад (табл. 35). Кроме того, звездчатая камбала показывает противоположную тенденцию в широтном направлении.

Как уже отмечалось ранее, наличие широтного градиента созревания у камбал Г. Кастильо (Castillo, 1995) связывает с изменением температуры воды и тем обстоятельством, что в холодных водах увеличиваются предельная длина и продолжительность жизни рыб. Данное обстоятельство, в свою очередь, вызывает увеличение репродуктивного периода. Он также считает, что, несмотря на более протяженный нерестовый сезон в низких широтах, позднее и медленное созревание камбал в высоких широтах обеспечивает репродуктивный вклад годовых классов в течение более значительного числа лет.

В нашей работе мы попытались выяснить, существует ли связь географической изменчивости размерных и возрастных показателей созревания камбал с их зоогеографическим ареалом и биотопом. Зоогеографические характеристики широко распространенных камбал и принадлежность видов к биотопической группировке (табл. 36)

Таблица 36. Зоогеографические характеристики и биотопические группировки исследуемых видов дальневосточных камбал
Table 36. The zoogeographical characteristics and the biotopic groups in examined species of Far Eastern flounders

Виды	Зоогеографические характеристики ареалов	Биотопические группировки
H. stenolepis	Арктически-бореальный (аб)	Верхне-батиальный (ВБ)
R. h. matsuurae	Тихоокеанский широкобореальный (ТО шб)	Верхне-батиальный (ВБ)
A. evermanni	Приазиатский широкобореальный (АЗ шб)	Верхне-батиальный (ВБ)
A. stomias	Приамериканский широкобореальный (Ам шб)	Верхне-батиальный (ВБ)
L. aspera	Арктически-бореальный (аб)	Элиторальный (ЭЛ)
P. quadrituberculatus	Тихоокеанский широкобореальный (ТО шб)	Элиторальный (ЭЛ)
L. sakhalinensis	Приазиатский широкобореальный (АЗ шб)	Элиторальный (ЭЛ)
M. proboscidea	Приазитский высокобореальный (АЗ вб)	Сублиторальный (СЛ)
H. elassodon	Тихоокеанский широкобореальный (ТО шб)	Элиторальный (ЭЛ)
H. robustus	Арктически-бореальный (аб)	Элиторальный (ЭЛ)
P. stellatus	Арктически-бореальный (аб)	Сублиторальный (СЛ)
L. polyxystra	Тихоокеанский высокобореальный (ТО вб)	Элиторальный (ЭЛ)

заимствованы из публикаций М.Дж. Аллена и Г.Б. Смита, В.В. Федорова и Б.А. Шейко (Allen, Smith, 1988; Федоров, 2000; Шейко, Федоров, 2000).

Чтобы оценить, существует ли какая-либо связь географической изменчивости интенсивности созревания с зоогеографическим ареалом вида, сравнили, используя процесс кросс-табуляции (Боровиков, 2003): 1) сколько случаев (и какова их доля (в %) среди общего числа в определенной географически ориентированной тенденции) такой интенсивности приходится на виды с различными зоогеографическими характеристиками; и 2) какова доля случаев (в %) той или иной тенденции в числе видов с определенной зоогеографической характеристикой. Результаты выполненной кросс-табуляции выражены в форме категоризованных гистограмм (рис. 25–28) и таблиц 37–39. В указанных таблицах суммарное число случаев с различной тенденцией и ее отсутствием превышает число видов в два раза, т. к. рассматриваемая изменчивость относится к самцам и самкам.

Непосредственные результаты анализа выглядят следующим образом.

По мере смещения районов обитания **в меридиональном направлении с востока на запад** (рис. 25–26) самцы арктически-бореальных видов чаще показывают снижение длины тела при созревании. Снижение размеров свойственно и самцам приазиатских видов (высокобореальных и широкобореальных). Самцам тихоокеанских широкобореальных видов чаще свойственно повышение размеров при созревании. У самцов тихоокеанских высокобореальных видов географической тенденции в изменении длины тела при созревании не выявлено.

Обитающие в более западных районах самки арктически-бореальных видов в равной степени показывают повышение и снижение длины тела при половом созревании, тихоокеанских высокобореальных видов — снижение, а тихоокеанских широкобореальных камбал — чаще повышение размеров тела при половом созревании. Самкам приазиатских высокобореальных камбал свойственно повышение, а самкам приазиатских широкобореальных — снижение длины тела при созревании.

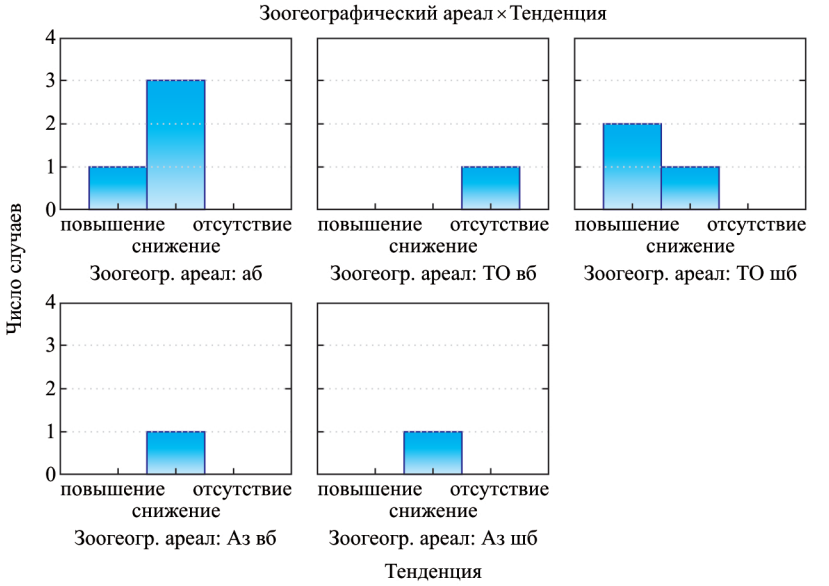


Рис. 25. Тенденции изменений длины тела при созревании самцов камбал разных зоогеографических ареалов в меридиональном направлении (с востока на запад)
Fig. 25. The trends in the body length at maturation dynamics for males of flounders of different zoogeograpghical areas in the meridian direction (from east to west)

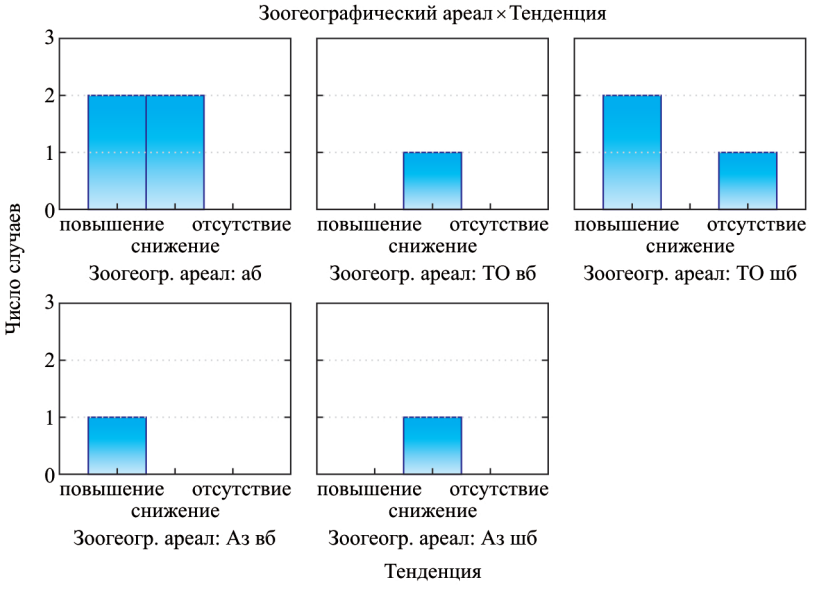


Рис. 26. Тенденции изменений длины тела при созревании самок камбал разных зоогеографических ареалов в меридиональном направлении (с востока на запад)
Fig. 26. The trends in the body length at maturation dynamics for females of flounders of different zoogeograpghical areas in the meridian direction (from east to west)

При **широтном изменении районов обитания, с севера на юг** (рис. 27–28), самцы арктически-бореальных видов чаще демонстрируют повышение длины тела при созревании. Аналогичное повышение размеров рыб свойственно и самцам приазиатских широкобореальных видов. Самцы приазиатских и тихоокеанских высокобореальных видов показывают снижение длины тела при созревании. Самцы тихоокеанских широкобореальных видов чаще показывают отсутствие широтной тенденции изменения длины тела при созревании, чем снижение размеров рыб.

По мере смещения районов обитания в этом же направлении для самок арктически-бореальных видов в равной степени свойственно как повышение, так и снижение длины тела при созревании. У самок приазиатских высокобореальных и широкобореальных видов наблюдается увеличение их соответствующих размеров. Для созревающих самок тихоокеанских широкобореальных видов чаще свойственно снижение длины тела. У самок тихоокеанских высокобореальных видов не выявлено тенденции в изменении длины тела при созревании по мере смещения района обитания с севера на юг.

Обобщив полученные в результате кросс-табуляции данные, без разделения их относительно пола (табл. 37), можно сделать ряд заключений, касающихся особенностей географических тенденций изменений длины тела рыб при созревании у камбал с разной зоогеографической принадлежностью. Данные заключения сделаны относительно географических направлений одинаковой тенденции изменения длины тела рыб при созревании, а именно — снижения такой длины, что говорит о повышении интенсивности созревания особей по мере их роста.

Таким образом, у арктически-бореальных камбал длина тела при созревании снижается чаще всего в более западных и северных частях ареала. Отсутствует определенно выраженная географическая тенденция в 6,3% случаев.

Тихоокеанским высокобореальным видам в половине случаев свойственно снижение длины тела при созревании у рыб, обитающих в более западных и южных районах, в равной степени, а в 50% случаев какая-либо тенденция отсутствует.

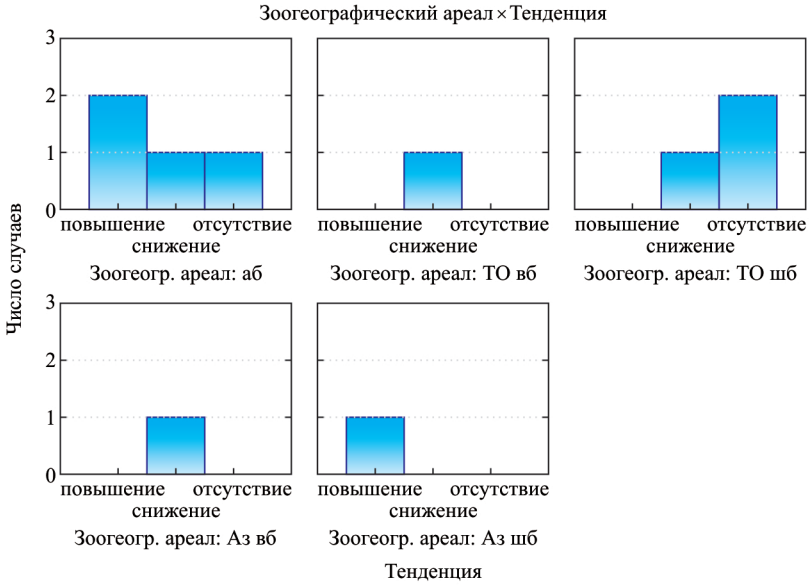


Рис. 27. Тенденции изменений длины тела при созревании самцов камбал разных зоогеографических ареалов в широтном направлении (с севера на юг)

Fig. 27. The trends in the body length at maturation dynamics for males of flounders of different zoogeographical areas in the latitudal direction (from north to south)

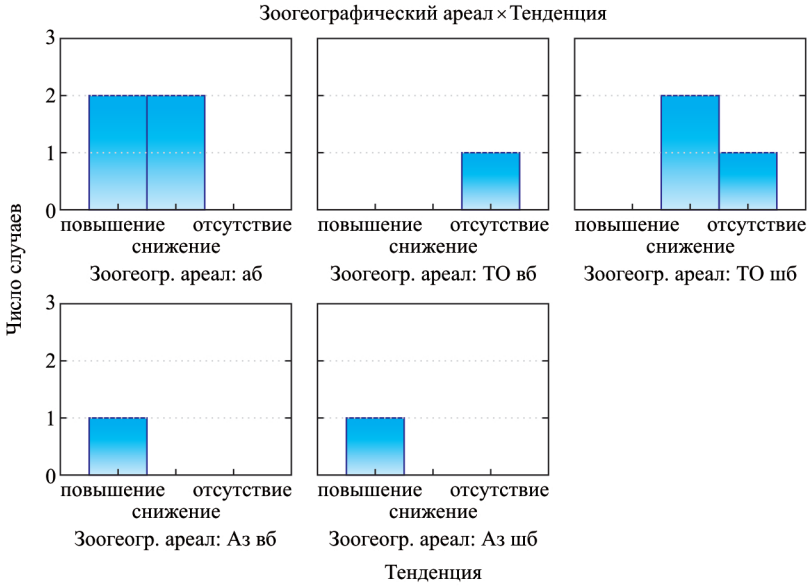


Рис. 28. Тенденции изменений длины тела при созревании самок камбал разных зоогеографических ареалов в широтном направлении (с севера на юг)

Fig. 28. The trends in the body length at matuaration dynamics for females of flounders of different zoogeographical areas in the latitudal direction (from north to south)

Таблица 37. Географические тенденции изменчивости длины тела рыб при созревании у камбал различных зоогеографических группировок
Table 37. The geogpaphical trends for the body length at maturation variations for the flounder species of different zoogeographical groups

Характер тенденции	Направление		Сумма случаев	Доля случаев с разной тенденцией %
	с востока на запад	с севера на юг		
Арктически-бореальные виды				
Повышение	3	4	7	43,7
Снижение	5	3	8	50,0
Отсутствие	0	1	1	6,3
Итого	**8**	**8**	**16**	**100,0**
Тихоокеанские высокобореальные виды				
Повышение	0	0	0	0,0
Снижение	1	1	2	50,0
Отсутствие	1	1	2	50,0
Итого	**2**	**2**	**4**	**100,0**
Тихоокеанские широкобореальные виды				
Повышение	4	0	4	33,3
Снижение	1	3	4	33,3
Отсутствие	1	3	4	33,4
Итого	**6**	**6**	**12**	**100,0**
Приазиатские высокобореальные виды				
Повышение	1	1	2	50,0
Снижение	1	1	2	50,0
Отсутствие	0	0	0	0,0
Итого	**2**	**2**	**4**	**100,0**
Приазиатские широкобореальные виды				
Повышение	0	2	2	50,0
Снижение	2	0	2	50,0
Отсутствие	0	0	0	0,0
Итого	**2**	**2**	**4**	**100,0**

У тихоокеанских широкобореальных камбал длина тела созревающих рыб снижается чаще всего при смещении районов их обитания с запада на восток и с севера на юг. Отсутствие аналогичной тенденции наблюдается в 33,4% случаев.

Приазиатские высокобореальные виды демонстрируют снижение длины тела при созревании в равном числе случаев во всех четырех географических направлениях, случаев отсутствия такой тенденции не выявлено.

У приазиатских широкобореальных камбал длина тела созревающих рыб снижается в равной степени при смещении их ареала в западном и в северном направлениях. Случаев отсутствия географической тенденции в изменении аналогичных размеров особей также не обнаружено.

Дальнейшее обобщение полученных результатов привело к следующим выводам.

1. В наибольшей степени географические тенденции изменения длины тела при созревании рыб свойственны арктически-бореальным и приазиатским камбалам. В значительно меньшей — тихоокеанским видам.

2. Чаще всего снижение длины тела созревающих рыб наблюдается при смещении района их обитания с востока на запад, а реже всего — с юга на север.

3. В широтном направлении значительно чаще, чем в меридиональном, какая-либо выраженная тенденция изменения длины тела при созревании особей отсутствует.

Учитывая неодинаковое число видов камбал с разными зоогеографическими характеристиками, целесообразно рассмотреть особенности географической изменчивости длины тела рыб при достижении ими половой зрелости на основе относительных значений. Такими значениями являются доли видов (в %) с различающимися географическими тенденциями в разных зоогеографических группах (табл. 38–39).

Интерпретировать данные таблиц 38–39, сопоставляя их с данными из табл. 34 и 36, можно следующим образом.

1. Каковы же географические тенденции в интенсивности созревания, чаще всего свойственные видам камбал из ареалов отдельных зоогеографических типов (табл. 38–39, строки, выделенные курсивом)?

Арктически-бореальным видам — **повышение** интенсивности созревания одноразмерных рыб (снижение длины тела) с востока на запад (62,5% случаев).

Тихоокеанским высокобореальным видам — в равной степени **повышение** интенсивности созревания в обоих направлениях (снижение длины тела) либо отсутствие географической тенденции (по 50% случаев).

Тихоокеанским широкобореальным видам — **снижение** интенсивности созревания (повышение длины тела) с востока на запад (66,7% случаев).

Приазиатским высокобореальным видам — в равной степени **снижение** (повышение длины тела) и **повышение** (снижение длины тела) интенсивности созревания в обоих направлениях, западном и южном (по 50,0% случаев).

Приазиатским широкобореальным — в равной степени **снижени**е (повышение длины тела) интенсивности созревания с севера на юг (100%) и **повышение** (снижение длины тела) с востока на запад (100,0% случаев).

2. Виды каких зоогеографических ареалов занимают наибольшую долю в числе видов с той или иной географической тенденцией изменения интенсивности созревания (табл. 38–39, строки с прямым шрифтом)?

Таблица 38. Зоогеографическая структура камбал с меридиональной (с востока на запад) изменчивостью длины тела рыб при созревании
Table 38. The zoogeographical structure of flounders with the longitude-dependent (from the East to the West) variations of the body length at maturation

Анализируемый показатель	Зоогеографические типы ареалов					Общее число случаев
	ТО шб	ТО вб	аб	АЗ вб	АЗ шб	
Повышение длины тела при созревании						
Доля случаев (%) в общем числе с данной тенденцией	50,0	0,0	37,5	12,5	0,0	8
Доля случаев (%) в зоогеографическом ареале	*66,7*	*0,0*	*37,5*	*50,0*	*0,0*	–
Снижение длины тела при созревании						
Доля случаев (%) в общем числе с данной тенденцией	10,0	10,0	50,0	10,0	20,0	10
Доля случаев (%) в зоогеографическом ареале	*16,7*	*50,0*	*62,5*	*50,0*	*100,0*	–
Отсутствие тенденции						
Доля случаев (%) в общем числе с отсутствием тенденции	50,0	50,0	0,0	0,0	0,0	2
Доля случаев (%) в зоогеографическом ареале	*16,7*	*50,0*	*0,0*	*0,0*	*0,0*	–
Общее число случаев	***6***	***2***	***8***	***2***	***2***	**20**

Таблица 39. Зоогеографическая структура камбал с широтной (с севера на юг) изменчивостью длины тела рыб при созревании
Table 39. The zoogeographical structure of flounders with the latitude-dependent (from the North to the South) variations of the body length at maturation

Анализируемый показатель	Зоогеографические типы ареалов					Общее число случаев
	аб	АЗ вб	ТО вб	АЗ шб	ТО шб	
Повышение длины тела при созревании						
Доля случаев (%) в общем числе с данной тенденцией	57,1	14,3	0,0	28,6	0,0	7
Доля случаев (%) в зоогеографическом ареале	*50,0*	*50,0*	*0,0*	*100,0*	*0,0*	–
Снижение длины тела при созревании						
Доля случаев (%)в общем числе с данной тенденцией	37,5	12,5	12,5	0,0	37,5	8
Доля случаев (%) в зоогеографическом ареале	*37,5*	*50,0*	*50,0*	*0,0*	*50,0*	–
Отсутствие тенденции						
Доля случаев (%) в общем числе с отсутствием тенденции	20,0	0,0	20,0	0,0	60,0	5
Доля случаев (%) в зоогеографическом ареале	*12,5*	*0,0*	*50,0*	*0,0*	*50,0*	–
Общее число случаев	***8***	***2***	***2***	***2***	***6***	**20**

Среди видов, у которых наблюдается **снижение** интенсивности созревания у одноразмерных рыб по направлению с востока на запад (повышается длина тела рыб при созревании), наибольшее число случаев относится к **тихоокеанским широкобореальным** видам (50% случаев). Аналогичная широтная тенденция (с севера на юг) чаще всего наблюдается у **арктически-бореальных** камбал (57,1% случаев).

Среди видов, у которых наблюдается **возрастание** интенсивности созревания у одноразмерных рыб по направлению с востока на запад (снижается длина тела рыб при созревании), наибольшее число случаев относится к **арктически-бореальным** видам (50,0% случаев). В направлении с севера на юг не наблюдается заметного преимущества видов определенного зоогеографического ареала. Чаще остальных такую тенденцию показывают **арктически-бореальные и тихоокеанские широкобореальные** виды (по 37,5% случаев).

Среди видов, у которых не отмечено постоянной меридиональной тенденции в изменении интенсивности созревания, все случаи относятся к тихоокеанским видам, где поровну представлены высокобореальные и широкобореальные виды (по 50,0% случаев). Наибольшее число случаев отсутствия широтной тенденции в интенсивности созревания у одноразмерных рыб наблюдается у тихоокеанских видов (суммарно 80% у высоко- и широкобореальных камбал).

Таким образом, подтверждается, что повышение интенсивности созревания одноразмерных рыб в направлении с востока на запад чаще всего показывают виды из более северных и западных зоогеографических ареалов, а снижение — тихоокеанские широкобореальные виды. Отсутствие выраженной тенденции наблюдается у части тихоокеанских видов.

Что касается широтных тенденций, то, по относительным данным (долям видов, в %), повышение интенсивности созревания одноразмерных

рыб в направлении с севера на юг в большей степени демонстрируют виды из тихоокеанских, а снижение — виды из северных и западных (приазиатских) зоогеографических ареалов. Отсутствие выраженной тенденции наблюдается чаще всего у тихоокеанских видов.

Среди видов с определенной зоогеографической характеристикой наиболее выраженные географические тенденции интенсивности созревания одноразмерных рыб свойственны чаще всего арктически-бореальным камбалам (меридиональная — повышение интенсивности созревания с востока на запад). Большинству тихоокеанских широкобореальных камбал свойственна такая же тенденция в противоположном направлении — с запада на восток.

Сделанные выводы полностью либо частично подтверждаются результатами анализа географических тенденций интенсивности созревания камбал в зависимости от возраста рыб (табл. 40).

Судя по ним, арктически-бореальным видам чаще всего свойственно повышение интенсивности созревания рыб одного возраста с востока на запад (66,7% случаев). У тихоокеанского высокобореального и приамериканского широкобореального видов не наблюдается направленной географической тенденции этого показателя. Тихоокеанские широкобореальные виды демонстрируют, в основном, снижение интенсивности созревания в западном и южном направлениях, а приазиатский широкобореальный вид — противоположные тенденции. Для приазиатского высокобореального вида свойственно, в зависимости от пола, либо снижение, либо повышение интенсивности созревания в обоих указанных направлениях.

Таким образом, полученные данные о возрастных показателях интенсивности созревания в полной мере подтверждают сделанные выводы относительно изменения размеров половозрелых рыб у арктически-бореальных и приазиатских высокобореальных видов, и частично — выводы, касающиеся всех тихоокеанских, а также приазиатских широкобореальных камбал. Учитывая то, что половое созревание рыб определяется, главным образом, размерами тела, а не возрастом, о географической изменчивости интенсивности созревания нужно судить, в первую очередь, по зависимости доли зрелых особей от длины тела.

Среди видов, у которых исследовалась возможная связь географических тенденций интенсивности созревания с их принадлежностью к определенному биотопу, четыре вида относятся к верхне-батиальной (ВБ), шесть — к элиторальной (ЭЛ) и два вида — к сублиторальной (СЛ) группировкам (см. табл. 36). В связи с имеющимся в нашем распоряжении информационным обеспечением, географическая изменчивость размеров рыб при созревании, в зависимости от биотопа вида, исследовалась у десяти из 12 видов, без американского стрелозубого палтуса и сахалинской камбалы, а возраста — также у десяти видов, без азиатского стрелозубого палтуса и северной палтусовидной камбалы.

Доля представителей видов из разных биотопических группировок среди общего их числа с определенной тенденцией интенсивности созревания, а также доля случаев каждой такой тенденции среди видов в определенной биотопической группировке отражены в таблицах 41–42.

Данные таблиц 41–42 свидетельствуют, что географическая тенденция в наибольшей степени выражена у сублиторальных камбал. В 75,0% случаев они показывают повышение интенсивности созревания одноразмерных рыб с востока на запад и ее снижение с севера на юг. Следует отметить, что и в том, и в другом случаях сравниваются одни и те же районы, поэтому окончательный вывод о преимуществе какого-либо направления сделать

Таблица 40. Тенденции изменения возраста полового созревания у видов с разными зоогеографическими характеристиками
Table 40. The trends for the age at maturation for flounder species with different zoogeographical characteristics

Зоогеографический тип ареала	Повышение возраста		Снижение возраста		Отсутствие тенденции		Число видов
	С востока на запад	С севера на юг	С востока на запад	С севера на юг	С востока на запад	С севера на юг	
аб	0,0	50,0	66,7	16,7	33,3	33,3	3
ТО вб	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	100,0	1
ТО шб	66,7	66,7	16,7	0,0	16,7	33,3	3
АЗ вб	50,0	50,0	50,0	50,0	0,0	0,0	1
АЗ шб	0,0	0,0	100,0	100,0	0,0	0,0	1
АМ шб	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	100	1

нельзя. Элиторальные и верхнебатиальные виды в равной степени демонстрируют как снижение, так и повышение интенсивности созревания с востока на запад (число случаев, соответственно, по 40,0 и 50,0%). В направлении с севера на юг элиторальные камбалы показывают, преимущественно, возрастание интенсивности созревания одноразмерных рыб (60,0% случаев), а верхнебатиальные — снижение (50,0% случаев).

Максимальная доля случаев среди представителей конкретной меридиональной тенденции интенсивности созревания приходится на элиторальных камбал (табл. 41), что объясняется многочисленностью их видов в исследуемом видовом комплексе. То же относится и к широтной изменчивости интенсивности созревания (табл. 42), когда среди камбал, демонстрирующих ее возрастание в направлении с севера на юг, 75% случаев относится к элиторальным видам.

Таким образом, судя по максимальному относительному числу случаев, какие-либо географические тенденции интенсивности созревания одноразмерных особей чаще всего проявляются у сублиторальных (по 75% случаев в обоих направлениях), затем у элиторальных (60,0% случаев в широтном направлении) и, в меньшей степени, у верхнебатиальных видов (по 50,0% случаев разнонаправленных тенденций в обоих направлениях).

Обобщая полученные данные, следует иметь в виду, что сделанные заключения, касающиеся географических особенностей созревания популяций некоторых видов, носят предварительный и относительный характер. Имеющаяся в нашем распоряжении информация, положенная в основу анализа, неоднородна. В частности, по таким видам, как белокорый и черный палтусы, желтоперая, северная двухлинейная и северная палтусовидная камбалы, существует довольно большое количество материала, который использован в изучении географической изменчивости созревания. По многим другим видам такого материала значительно меньше. Кроме того, неравнозначно представлены камбалы с разной зоогеографической характеристикой и из разных биотопических группировок. Представители некоторых зоогеографических ареалов в наших исследованиях исчерпываются одним видом. Наименее определенные результаты получены в анализе возможных связей географических тенденций интенсивности созревания с биотопом вида. Поэтому выполненную нами работу следует считать одним из этапов, требующих развития исследований в данном направлении.

Таблица 41. Биотопическая структура камбал с меридиональной (с востока на запад) изменчивостью длины тела рыб при созревании
Table 41. The biotopic structure of the flounders with the longitude-dependent (from the East to the West) body length variations at maturation

Анализируемый показатель	Биотопическая группировка			Общее число случаев
	СЛ	ЭЛ	ВБ	
Повышение длины тела при созревании				
Доля случаев (%) в общем числе с данной тенденцией	12,5	50,0	37,5	8
Доля случаев (%) в биотопической группировке	*25,0*	*40,0*	*50,0*	–
Снижение длины тела при созревании				
Доля случаев (%) в общем числе с данной тенденцией	30,0	40,0	30,0	10
Доля случаев (%) в биотопической группировке	*75,0*	*40,0*	*50,0*	–
Отсутствие тенденции				
Доля случаев (%) в общем числе с данной тенденцией	0,0	100,0	0,0	2
Доля случаев (%) в биотопической группировке	*0,0*	*20,0*	*0,0*	
Общее число случаев	***4***	***10***	***6***	**20**

Таблица 42. Биотопическая структура камбал с широтной (с севера на юг) изменчивостью длины тела рыб при созревании
Table 42. The biotopic structure of the flounders with the latitude-dependent (from the North to the South) body length variations at maturation

Анализируемый показатель	Биотопическая группировка			Общее число случаев
	СЛ	ЭЛ	ВБ	
Повышение длины тела при созревании				
Доля случаев (%) в общем числе с данной тенденцией	42,9	14,3	42,9	7
Доля случаев (%) в биотопической группировке	*75,0*	*10,0*	*50,0*	–
Снижение длины тела при созревании				
Доля случаев (%) в общем числе с данной тенденцией	12,5	75,0	12,5	8
Доля случаев (%) в биотопической группировке	*25,0*	*60,0*	*16,7*	–
Отсутствие тенденции				
Доля случаев (%) в общем числе с данной тенденцией	0,0	60,0	40,0	5
Доля случаев (%) в биотопической группировке	*0,0*	*30,0*	*33,3*	–
Общее число случаев	***4***	***10***	***6***	**20**

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С целью исследования особенностей полового созревания камбалообразных рыб выполнен сравнительный анализ размерно-возрастных характеристик их видов из 16 районов северной части Тихого океана. В работе использованы опубликованные и архивные данные за 85-летний период: с 1930 по 2014 гг. Объем использованного материала составил более 90 публикаций, более 114 тыс. измерений длины рыб и более 38 тыс. определений их возраста. В той или иной степени охарактеризованы некоторые стороны полового созревания 40 видов камбалообразных рыб.

Разнообразие биологии и экологии камбал северной части Тихого океана определило значительные различия скорости созревания и размеров особей при наступлении половой зрелости. Возраст и длина тела, при которых созревают особи разных видов, могут изменяться от одного года и нескольких сантиметров до 10–12 лет и более полуметра. Созревание одних видов (белокорый палтус, некоторые другие камбалы) начинается поздно и является значительно растянутым во времени. Другие виды, такие как сахалинская камбала, представители семейств Soleidae и Cynoglossidae, в массе достигают половой зрелости очень рано. Значительно различаются между собой по размерам тела и темпу созревания самцы и самки камбал. Самцы достигают половой зрелости гораздо раньше, быстрее и при меньших размерах тела, чем самки. Как и у многих других рыб, наступление зрелости камбал определяется, главным образом, размерами особей.

Для математического описания созревания камбал, в зависимости от длины их тела или возраста, вполне приемлемо логистическое уравнение Ферхюльста.

Сравнительный межвидовой анализ созревания показал, что дальневосточные камбалы хорошо дифференцируются на группы, отношения между которыми построены по иерархическому принципу. В группы объединяются виды, наиболее сходные между собой по основным размерно-возрастным показателям созревания: длине тела и возрасту в начале созревания, при массовом и полном созревании всех особей. Различия по таким показателям между камбалами из разных групп довольно высоки. Дифференциация комплекса видов по наиболее полным, эмпирическим данным по созреванию рыб, в зависимости от размеров тела показала, что самцы камбал образуют шесть обособленных групп на пяти иерархических уровнях, а самки — семь групп на четырех уровнях. Таким образом, дифференциация самцов по исследуемому признаку более дробная по иерархии. Средний в комплексе видов камбал уровень различий по характеристикам созревания у самок выше, чем у самцов. Дивергенция по зависимости созревания от размеров тела рыб у дальневосточных камбал направлена в две противоположные стороны: резко усиливается у наиболее крупноразмерных видов и слабо возрастает у наиболее мелкоразмерных. Камбалы, имеющие промежуточную длину тела при массовом созревании, в наименьшей степени отличаются от других.

В процессе исследования установлено, что возраст при максимальной скорости созревания и величина этой скорости у самцов камбал тесно связаны между собой. Дивергенция по этому показателю у них идет в двух направлениях: как возраста достижения наивысшего темпа созревания, так и величины этого темпа. У самок камбал такая связь выражена в гораздо меньшей степени. Самки камбал в большей степени различаются между собой возрастом созревания, чем его скоростью.

Для возможного объяснения причин таких половых различий можно предположить, что их механизмы связаны с большей продолжительностью жизни и растянутостью периода созревания у самок, по сравнению с самцами. Вследствие растянутости созревания, у самок разных видов имеет место более широкая трансгрессия его периодов, а также пониженная, по сравнению с самцами, средняя скорость этого процесса. С другой стороны, продолжительность жизни и широта периода наступления половой зрелости у самок создают условия для большего расхождения их видов именно по возрасту, в котором наблюдаются максимальные скорости этого процесса.

Возможно, что среди факторов, влияющих на созревание самок камбал, доля экологической составляющей выше, чем у самцов, так как самки обеспечивают уровень популяционной плодовитости — количество подверженной воздействию среды выметанной икры. В таком случае экологическое сходство близких видов, к которым относятся камбалы, в первую очередь отражается на сходстве особенностей созревания самок, нивелируя различия в скорости этого процесса у видов с разной продолжительностью жизни.

Различия в особенностях процесса созревания свойственны не только разным видам, но и популяциям одного вида из различных частей его ареала. Исследование географической изменчивости интенсивности полового созревания у рыб, относящихся к разным популяциям конкретных видов, показало, что имеет место несколько ее типичных вариантов. К одному из них относится отсутствие определенно направленного широтного или меридионального изменения. В другом варианте существует устойчивое изменение интенсивности созревания в каком-то географическом направлении на всем протяжении исследованного ареала вида. Третий вариант характеризуется тем, что на фоне изменения указанной характеристики в пределах всего исследованного ареала, или при отсутствии направленных изменений, в отдельных его частях имеют место хорошо выраженные ее локальные градиенты.

Выполненный анализ показал, что меридиональную последовательную изменчивость доли зрелых одноразмерных особей демонстрируют черный палтус, желтоперая и четырехбугорчатая камбалы, а широтную — узкозубая палтусовидная и звездчатая. У белокорого и азиатского стрелозубого палтусов, хоботной, северной палтусовидной и северной двухлинейной камбал наблюдаются, в зависимости от пола, те или иные тенденции в обоих направлениях.

Результаты исследования позволили сделать заключение, что к числу причин географической изменчивости интенсивности созревания у некоторых камбал относится их принадлежность к определенному зоогеографическому ареалу. Среди видов с определенной зоогеографической характеристикой наиболее выраженные географические тенденции интенсивности созревания одноразмерных рыб свойственны чаще всего арктически-бореальным и приазиатским камбалам.

Некоторые полученные нами результаты говорят о том, что географические тенденции интенсивности процесса созревания чаще проявляются у мелководных камбал, чем у глубоководных видов. Однако такая гипотеза нуждается в дальнейшей проверке.

В заключение, хочется выразить надежду, что результаты выполненного нами исследования послужат дальнейшему его развитию в данном направлении.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов Н.П. 2011. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел. М.: ВНИРО. 244 с.

Балыкин П.А. 2006. Состояние и ресурсы рыболовства в западной части Берингова моря. М.: ВНИРО. 143 с.

Бирюков И.А. 1995. Некоторые особенности биологии двухлинейной камбалы тихоокеанского побережья Северных Курильских островов // Тез. докл. конф. мол. ученых «Биоресурсы морских и пресноводных экосистем» (Владивосток, 17–18 мая 1995 г.). Владивосток: ТИНРО. С. 10–11.

Богданов В.Д., Карпенко В.И., Норинов Е.Г. 2005. Водные биологические ресурсы Камчатки. Биология, способы добычи, переработка. Петропавловск-Камчатский: Новая книга. 264 с.

Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: ТИНРО-Центр. 217 с.

Боровиков В. 2003. STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере. СПб.: Питер. 688 с.

Вдовин А.Н., Швыдкий Г.В., Калчугин П.В. 2001. Сезонное распределение колючей камбалы *Acanthopsetta nadeshnyi* в северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 1. С. 36–41.

Географическое распространение рыб и других промысловых животных Охотского и Берингова морей. 1955. Труды института океанологии. М.: АН СССР. Т. XIV. 120 с.

Датский А.В., Андронов П.Ю. 2007. Ихтиоцен верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря. Магадан: ЧукотТИНРО. 261 с.

Дементьева Т.Ф. 1976. Биологическое обоснование промысловых прогнозов. М.: Пищ. пром-сть. 240 с.

Демидова М.Т. 1939. Материалы по биологии желтополосой камбалы // Вестн. филиала АН СССР. № 33 (1). С. 173–190.

Дубинина А.Ю., Золотов А.О. 2013. Плодовитость и созревание северной двухлинейной камбалы

Lepidopsetta polyxystra Orr et Matarese (2000) тихоокеанского шельфа Камчатки // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 172. С. 119–132.
Дьяков Ю.П. 1987. Некоторые особенности воспроизводства тихоокеанского черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 5. С. 823–830.
Дьяков Ю.П. 2002. Западнокамчатские камбалы (распределение, биология и динамика популяций) // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 130. Ч. 3. С. 954–1000.
Дьяков Ю.П. 2011. Камбалообразные дальневосточных морей России. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 428 с.
Золотов А.О. 2005. Распределение и некоторые особенности биологического состояния палтусовидных камбал (*Hippoglossoides*, Pleuronectidae) Наваринского района в зимний период // Матер. VI науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 29–30 ноября, 2005 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 158–160.
Золотов А.О. 2008. Особенности размерно-возрастной структуры, линейного роста и полового созревания желтоперой камбалы *Limanda aspera* юго-западной части Берингова моря // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 152. С. 99–113.
Золотов А.О. 2010. Камбалы западной части Берингова моря: динамика численности и особенности биологии. Автореф. дис. … канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 20 с.
Золотов А.О., Дубинина А.Ю. 2012. Линейный рост северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxystra* Orr et Matarese (2000) в прикамчатских водах // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 171. С. 97–120.
Иванкова З.Г., Ким Л.Н. 2004. Биология и состояние запасов камбал зал. Петра Великого. 2. Желтополосая камбала *Pleuronectes herzensteini* Jordan et Snyder // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 138. С. 191–204.
Ким Л.Н. 2002. Некоторые данные по биологии японской камбалы Уссурийского залива // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 130. С. 1038–1054.
Ким Сен Ток, Бирюков И.А. 2009. Некоторые черты биологии и промысловые ресурсы донных и придонных видов рыб в шельфовых водах Южных Курильских островов в 1987–2006 гг. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 124 с.
Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. М.: Высшая школа. 292 с.
Линдберг Г.У., Федоров В.В. 1993. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 6. Teleostomi. 31. Pleuronectiformes. СПб.: Наука. 272 с.
Минева Т.А. 1964. Материалы по биологии некоторых видов камбал восточной части Берингова моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 51. Вып. 2. С. 215–224.
Минева Т.А. 1972. О биологических основах рационального использования запасов камбал в заливе Петра Великого // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 81. С. 118–130.
Моисеев П.А. 1953. Треска и камбалы дальневосточных морей // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 40. 287 с.
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.
Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть. 448 с.
Новиков Н.П. 1962. Краткое наставление по разведке палтусов в Беринговом море. Владивосток: Главдальвостокрыбпром. 24 с.
Новиков Н.П. 1964. Основные черты биологии тихоокеанского белокорого палтуса (*Hippoglossus stenolepis* Schmidt) в Беринговом море // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 51. Вып. 2. С. 167–207.
Новиков Н.П. 1974. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М.: Пищ. пром-сть. 308 с.
Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. 2002. Рыбы Приморья. Владивосток: Дальневосточный гос. техн. рыбохозяйств. ун-т – Ин-т биол. моря, Дальневост. отд. РАН. 550 с.
Носов Э.В. 1972. О распространении бородавчатой камбалы *Clidoderma asperrimum* Temm. et Shleg. в северной части Тихого океана // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 81. С. 252–253.
Орлов А.М., Мухаметов И.Н. 2001. Стрелозубые палтусы *Atheresthes* spp. (Pleuronectidae, Pleuronectiformes) из вод Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки. Сообщение

2. Размерный состав, биология и вероятные миграции // Вопр. рыболовства. Т. 2. № 3 (7). С. 448–464.
Перцева-Остроумова Т.А. 1961. Размножение и развитие дальневосточных камбал. М.: АН СССР. 484 с.
Петрова-Тычкова М.А. 1952. Некоторые данные по биологии желтоперой камбалы из бух. Нагаево // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 37. С. 254.
Петрова-Тычкова М.А. 1955. Белокорый палтус из зал. Петра Великого // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 43. С. 194–195.
Полутов И.А., Лагунов И.И., Куренков И.И. 1980. Промысловые рыбы и беспозвоночные Тихого океана. Петропавловск-Камчатский: Камч. отд-е Дальневост. кн. изд-ва. 96 с.
Полутов И.А., Тихонов В.И. 1957. Новые данные о распространении стрелозубого палтуса *Atheresthes stomias* в водах Камчатки // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 45. С. 197–198.
Полутов В.И. 1975. О темпе созревания и соотношении полов двухлинейной камбалы Кроноцкого залива // Исслед. по биол. рыб и промысл. океанографии. Владивосток: ТИНРО. Вып. 6. С. 76–81.
Полутов В.И. 1991а. О размножении желтоперой лиманды у северо-восточного побережья Камчатки // Исслед. биол. и динамики числ. промысловых рыб Камчатского шельфа: Сб. науч. тр. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 1. Ч. 2. С. 9–15.
Полутов В.И. 1991б. Темп полового созревания и плодовитость палтусовидной камбалы у восточного побережья Камчатки // Исслед. биол. и динамики числ. промысловых рыб Камчатского шельфа: Сб. науч. тр. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 1. Ч. 2. С. 16–22.
Проект «Моря». 2001. Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. X. Берингово море. Вып. 2. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования формирования биологической продуктивности. СПб.: Гидрометеоиздат. 236 с.
Промысловые рыбы, беспозвоночные и водоросли морских вод Сахалина и Курильских островов. 1993. Южно-Сахалинск: Сах. отд-е Дальневост. кн. изд-ва. 192 с.
Результаты исследований Второй Охотоморской бассейновой экспедиции – 2000 г. 2001. Отчет об экспедиционных исследованиях / НТО ТИНРО; Координ. иссслед. В.П. Шунтов. Архив ТИНРО-Центра. Инв. № 6606. Владивосток. 778 с.
Сафронов С.Н., Тарасюк С.Н. 1989. Морфоэкологическая характеристика и таксономический статус сахалинской лиманды *Limanda sakhalinensis* // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 4. С. 539–549.
Современное состояние экосистемы западной части Берингова моря. 2010. Под ред. д.б.н. П.Р. Макаревича, д.б.н. П.А. Балыкина, д.г.н. В.В. Денисова, к.б.н. А.Д. Чинариной, д.г.н. С.Л. Дженюк. Ростов-на-Дону. 385 с.
Состояние биологических ресурсов Северо-Западной Пацифики. 2003. Под ред. д.б.н. Н.И. Науменко. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 124 с.
Суворов Е.К., Киселева Е.В., Кляритская В.И., Мороз Н.В. 1937. Материалы по возрастному составу камбал Охотского моря // Уч. записки Ленинград. гос. ун-та. № 15. Т. 3. С. 241–250.
Тихонов В.И. 1966. Запасы камбал западного побережья Камчатки должны быть сохранены // Рыб. хоз-во. № 3. С. 6–8.
Тихонов В.И. 1968. Плодовитость желтоперой камбалы западного побережья Камчатки // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 64. С. 339–346.
Тихонов В.И. 1977. Изменение плодовитости и скорости созревания желтоперой камбалы // Биол. моря. № 3. С. 64–69.
Токранов А.М., Заварина С.В. 1992. Размерно-возрастная структура и соотношение полов желтобрюхой морской камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* на западнокамчатском шельфе // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 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. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 132. С. 145–160.
Тычкова М.А. 1947. К состоянию запасов камбал залива Петра Великого // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 22. С. 185–193.
Фадеев Н.С. 1956. Биология и промысел камбал в водах Сахалина. Южно-Сахалинск: Советский Сахалин. 37 с.
Фадеев Н.С. 1963а. Желтоперая камбала восточной части Берингова моря // Советские рыбохозяйственные исследования в северо-восточной части Берингова моря / Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 1. Т. 48. С. 281–292.
Фадеев Н.С. 1963б. Промыслово-биологическая характеристика желтоперой камбалы Южного Са-

халина // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 48. С. 281–291.
Фадеев Н.С. 1970. Промысел и биологическая характеристика желтоперой камбалы в восточной части Берингова моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 72. С. 327–390.
Фадеев Н.С. 1971. Биология и промысел тихоокеанских камбал. Владивосток: Дальиздат. 98 с.
Фадеев Н.С. 1984. Промысловые рыбы северной части Тихого океана. Владивосток: Дальневост. научн. центр АН СССР. 269 с.
Фадеев Н.С. 1986. Палтусы и камбалы / Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 341–364.
Фадеев Н.С. 1987. Северотихоокеанские камбалы: распространение и биология. М.: Агропромиздат. 175 с.
*Фадеев Н.*С. 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр. 366 с.
Федоров В.В. 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб Северных Курильских островов // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилегающих районов Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: ВНИРО. Сб. науч. тр. под ред. Б.Н. Котенева. С. 7–41.
Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В. 2001. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. 197 с.
Четвергов А.В. 2002а. Американский стрелозубый палтус *Atheresthes stomias* (Pleuronectidae) в восточной части Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 3. С. 341–346.
Четвергов А.В. 2002б. Половое созревание западнокамчатских камбал // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 130. Ч. 3. С. 940–953.
Чучукало В.И., Радченко В.И., Кобликов В.Н. Надточий В.А., Слабинский А.М. 1998. Питание и некоторые черты экологии камбал у побережья Западной Камчатки в летний период // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 124. Ч. 2. С. 635–650.
Швецов Ф.Г. 1979. Размножение двухлинейной камбалы *Lepidopsetta bilineata bilineata* (Ayres) у охотоморского побережья островов Парамушир и Шумшу // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 5 (118). С. 840–846.
Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н. 2001. Сезонное распределение малоротой камбалы (дальневосточной длинной) *Glyptocephalus stelleri* в северо-западной части Японского моря // Океанология. Т. 41. № 4. С. 565–569.
Шейко Б.А., Федоров В.В. 2000. Рыбообразные и рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатн. двор. С. 7–69.
Шубников Д.А., Лисовенко Л.А. 1964. Материалы по биологии двухлинейной камбалы юго-восточной части Берингова моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 51. Вып. 2. С. 209–214.
Шунтов В.П. 1965. Распределение черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 58. – Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 53. С. 155–163.
Шунтов В.П. 1966а. Некоторые данные по биологии черного палтуса Охотского моря // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 60. С. 271–279.
Шунтов В.П. 1966б. Некоторые закономерности вертикального распределения черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 1 (38). С. 32–41.
Шунтов В.П. 1971. Некоторые закономерности распределения черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 75. С. 3–36.
Юсупов Р.Р. 2011. Размножение и развитие звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae) Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 166. С. 38–53.
Abookire A.A., Macewicz B.J. 2002. Latitudinal variation in spawning season and length at maturity for Dover sole (*Microstomus pacificus*) from California to Alaska // Book of Abstracts. Fifth Intern. Symposium on Flatfish Ecology (Isle of Man, 3–7 November, 2002). P. 19.
Abookire A.A., Macewicz B.J. 2003. Latitudinal variation in reproductive biology and growth of female Dover sole (*Microstomus pacificus*) in the North Pacific, with emphasis on the Gulf of Alaska stock // J. Sea Res. Vol. 50. Issues 2–3. P. 187–197.
Allen E.W., James M.C., Nickerson G.W., Whitmore A.J. 1948. Regulation and investigation of the Pacific halibut fishery in 1947. Rep. Intern. Fish. Comm. № 13. 33 p.

Allen M.J., Smith G.B. 1988. Atlas and zoogeography of common fishes in the Bering Sea and northeastern Pacific. NOAA Tech. Rep. NMFS № 66. 151 p.

Bell F.H., St`Pierre G.S. 1970. The Pacific halibut. Intern. Pacif. Halibut Comiss.: Techn. Rep. № 6. 24 p.

Castillo G.C. 1995. Latitudinal patterns in reproductive life history traits of Northeast Pacific flatfish // Proceedings of the Intern. Symp. on North Pacific Flatfish. (Anchorage, Alaska, October 26–28, 1994). P. 51–72.

Clark W.G., Hare S.R., Parma A.M., Sullivan P.J., Trumble R.J. 1999. Decadal changes in growth and recruitment of Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 56. P. 242–252.

Fargo J., Wilderbuer T.K. 2000. Population dynamics of rock sole (*Lepidopsetta bilineata*) in the North Pacific // J. Sea Res. Vol. 44. P. 123–144.

Impacts of Climate and Climate Change on the Key Species in the Fisheries in the North Pacific. 2008. PICES Sci. Rep. № 35. 219 p.

Kramer D.E., Barss W.H., Paust B.C., Bracken B.E. 1995. Guide to Northeast Pacific flatfishes. Fairbanks: Univers. of Alaska. Mar. Advis. Bull. № 47. 104 p.

Nichol D.G. 1995. Spawning and maturation of female yellowfin sole in the Eastern Bering Sea // Proceedings of the Intern. Symp. on North Pacific Flatfish. (Anchorage, Alaska, October 26–28, 1994). P. 35–50.

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.

TenBrink T., Wilderbuer T. 2014. Developing maturity schedules for data-poor, commercially important flatfishes in the eastern Bering Sea and Aleutian Islands // Book of Abstracts 9th International Flatfish Symposium (Cle Elum, Washington, U.S.A, November 9–14, 2014). P. 106.

Thompson W.F., Herrington W.C. 1930. Life history of the Pacific halibut (1): Marking experiments. Intern. Fish. Comm. Rep. № 2. 137 p.

Van der Veer H.V., Kooijman S.A.L.M., Van der Meer J. 2003. Body size scaling relationships in flatfish as predicted by Dynamic Energy Budgets (DEB theory): implications for recruitment // J. Sea Res. Vol. 50. Issues 2–3. P. 255–270.