

КАМЧАТСКИЙ ФИЛИАЛ ФЕДЕРАЛЬНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО
БЮДЖЕТНОГО НАУЧНОГО УЧРЕЖДЕНИЯ «ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА
И ОКЕАНОГРАФИИ» («КАМЧАТНИРО»)

На правах рукописи

Овчеренко Рината Таалайбековна

**ПРОМЫСЛОВЫЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЕ КАМБАЛЫ
(PLEURONECTIDAE) ТИХООКЕАНСКИХ ВОД КАМЧАТКИ:
БИОЛОГИЯ И ЗАПАСЫ**

1.5.13 Ихтиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Антонов Николай Парамонович,
доктор биологических наук

Москва — 2024

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ	3
1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	9
2 КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ.....	15
3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КАМБАЛ В ТИХООКЕАНСКИХ ВОДАХ КАМЧАТКИ .	25
3.1. Пространственное распределение	25
3.2. Распределение в зависимости от термических условий обитания	42
4. НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ БИОЛОГИИ ОСНОВНЫХ ВИДОВ КАМБАЛ.....	50
4.1. Длина, масса тела, возраст	50
4.2. Половое созревание и соотношение полов	63
5. СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ.....	87
6. ПРОМЫСЕЛ	101
6.1. Краткая история промысла камбал в дальневосточных морях	101
6.2. Современный промысел камбал в тихоокеанских водах Камчатки	103
ВЫВОДЫ	113
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	115

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Тихоокеанские воды Камчатки являются районом обитания многих ценных промысловых гидробионтов и одним из значимых районов их добычи. Следует подчеркнуть, что здесь особенно развито прибрежное рыболовство — по этому показателю данная акватория занимает первое место среди всех рыбопромысловых районов Дальнего Востока. Камбаловые (Pleuronectidae), обитающие в дальневосточных морях, имеют важное промысловое значение не только в районе исследования, но и в мировом рыболовстве в целом. Поэтому степень изученности этих рыб достаточно высока, но различна применительно к некоторым видам и частям ареала. Добыча камбал в исследуемом районе за последние 20 лет в среднем достигала 8,8 тыс. т, что составляет 9,2% от общего вылова всех донных и придонных видов рыб.

В тихоокеанских водах Камчатки достоверно обитают 14 представителей семейства Pleuronectidae (Линдберг, Фёдоров, 1993; Шейко, Фёдоров, 2000; Орлов, Токранов, 2006; Парин и др., 2014). Наиболее массовыми являются 7 видов камбал: северная двухлинейная *Lepidopsetta polyxistra*, четырёхбугорчатая *Pleuronectes quadrituberculatus*, желтопёрая *Limanda aspera*, узкозубая палтусовидная *Hippoglossoides elassodon*, звёздчатая *Platichthys stellatus*, сахалинская *Limanda sakhalinensis* и хоботная *Muzopsetta proboscidea* (Моисеев, 1953; Фадеев, 1987; Дьяков и др., 1995). Именно они формируют основной облик камбального комплекса. Другие виды как, например, полярная *Liopsetta glacialis*, глубоководная *Embassichthys bathybius*, бородавчатая *Clidoderma asperrimum* и длиннопёрый малорот *Glyptocephalus zachirus* в силу специфики своей биологии и распределения, либо малой численности встречаются редко и промыслом не используются (Токранов, Винников, 2000; Токранов, Орлов, 2002; Орлов, Токранов, 2006; Курбанов, Овчеренко, 2021).

Для прикамчатских вод сравнительно подробно изучены распределение, размерно-возрастная и половая структуры, линейный рост, а также половое созревание камбаловых в Охотском и Беринговом морях (Полутов, 1958; Тихонов, 1970; Швецов, 1978; Дьяков и др., 1995; Куприянов, Рудомиллов, 1995; Дьяков, 1999, 2002а, 2006; Золотов, 2011; и др.). Однако у тихоокеанского побережья Камчатки исследования камбал затрагивали лишь отдельные стороны жизненного цикла некоторых наиболее массовых видов (Полутов, Пашкеев, 1967; Коростелев, 1998, 2000; Кузнецова, Кунин, 2002; Дьяков, 2006; Бирюков, 2008; Орлов и др., 2010; Антонов, 2011; Золотов, Дубинина, 2012; Дубинина, Золотов, 2013; Орлов, Токранов, 2014; и др.). В обобщающих работах, посвященных представителям семейства Pleuronectidae Северо-Западной Пацифики в целом, также имеются ограниченные сведения из исследуемого района (Моисеев, 1953; Фадеев, 1971а, 1987, 2005; Дьяков, 2011).

Промысел камбал остается в центре внимания многих исследователей. Межгодовая динамика вылова этих рыб в разные периоды лет была представлена в нескольких публикациях (Полутов, 1967; Терентьев, Винников, 2004; Золотов, Буслов, 2005; Василец, Терентьев, 2008; Золотов, Захаров, 2008; Золотов и др., 2011; Антонов, 2011). Однако информация, характеризующая их добычу в тихоокеанских водах Камчатки в последнее десятилетие, отсутствует.

Степень разработанности темы. Существует множество публикаций, где частично отражены различные стороны биологии, экологии, состояния запасов и перспектив промысла камбал тихоокеанских вод Камчатки (Моисеев, 1953; Фадеев, 1971а; 1987; 2005; Золотов, Захаров, 2008; Антонов, 2011; Дьяков, 2011; Золотов, Дубинина, 2013; и др.). Однако они касаются наиболее массовых видов (*L. polyxustra* и *H. elassodon*), в то время как для остальных лишь поверхностно рассмотрены некоторые из перечисленных вопросов.

В тихоокеанских водах Камчатки камбалы являются важным объектом отечественного рыболовства, но в литературе до сих пор не освещены особенности промысла на современном этапе и практически отсутствуют оценки состояния их запасов.

Цель и задачи работы. Цель настоящего исследования — рациональное использование запасов камбал тихоокеанских вод Камчатки на основе знаний об их распределении и биологии.

Для её достижения были поставлены следующие задачи:

- выявить пространственное распределение камбал в летний период;
- описать термические условия обитания;
- охарактеризовать некоторые аспекты биологии видов (длина, масса, возраст, темп полового созревания);
- оценить численность и биомассу на современном этапе;
- проанализировать их промысел в районе исследований.

Научная новизна. Предлагаемая работа содержит первые обобщающие и новые сведения о биологии и экологии 7 видов камбал в тихоокеанских водах Камчатки. Подробно рассмотрены распределение, термические условия обитания в летний период и некоторые особенности их биологии. По результатам учётных работ впервые выполнен анализ динамики численности и биомассы камбал в районе исследований, а также на основании математического моделирования охарактеризовано состояние запасов наиболее массового вида (*L. polyxystra*) в тихоокеанских водах Камчатки. Дана детальная характеристика их промысла.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты диссертационного исследования в значительной степени расширяют представления о биологии камбал. Выявленные особенности их распределения в районе исследований помогут рациональнее подходить к освоению ресурсов этой группы рыб. Сведения о размерно-возрастных составах камбал являются входными данными для математических моделей

при прогнозировании их общего допустимого улова (ОДУ) в тихоокеанских водах Камчатки. Результаты диссертационного исследования могут применяться для курсов лекций студентам в ВУЗах по дисциплинам «Общая ихтиология» и «Частная ихтиология».

Методология и методы исследования. Исследования проводили согласно общепринятым стандартным ихтиологическим методикам (Чугунова, 1959; Правдин, 1966; Планирование..., 2005). При определении возраста камбал применяли способ подсчета годовых колец по обожженным поперечным сломам (спилам) отолитов (Chilton, Beamish, 1982; Beamish, 1987). Для построения карт распределения использовали результаты донных траловых съемок. Для оценки запасов применяли статистическую когортную модель «Синтез» (Ильин и др., 2014). Данные промысловой статистики по камбалам взяты из оперативной отчетности предприятий (ООП) отраслевой системы мониторинга водных биологических ресурсов, наблюдения и контроля за деятельностью промысловых судов (ОСМ). Для доступа к ОСМ и первичной обработки данных применяли программу «FMS analyst» (Vasilets, 2015). Архивный материал по вылову камбал у Юго-Восточной Камчатки был заимствован из рейсовых отчетов Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («КамчатНИРО»).

Положения, выносимые на защиту:

1. Для всех рассматриваемых видов камбал в тихоокеанских водах Камчатки летом характерен относительно мелководный образ жизни, а наиболее плотные скопления они формируют в Кроноцком заливе. На этой же акватории расположена и основная часть их запасов.

2. Промысел камбал является многовидовым. Однако основная промысловая нагрузка уже многие годы приходится на *L. polyxistra*. Полученные оценки запасов камбал показывают постепенное снижение их ресурсов в тихоокеанских водах Камчатки, но уровень таковых продолжает

находиться выше целевого ориентира, что соответствует величине максимального равновесного улова.

Степень достоверности. Достоверность результатов диссертационного исследования подтверждается значительным количеством наблюдений, выполненных в период с 1955 по 2022 гг. с применением современных методик. Все полученные биостатистические данные используются в математической модели для оценки запасов *L. polyxstra*, как основного массового вида в районе исследований. Сформулированные в тексте диссертации научные проблемы, выводы и практические рекомендации основаны на фактических данных, представленных в таблицах и рисунках. Кроме этого, результаты исследований обсуждали на лабораторных коллоквиумах, отчетных сессиях и ученом совете «КамчатНИРО», а также оформлены в виде научных статей, имеющих положительные экспертные заключения в высокорейтинговых журналах.

Личный вклад автора. Автором изучены литературные источники, касающиеся темы диссертационного исследования, определены цель и задачи. С 2012 по 2022 гг. исполнитель принимал непосредственное участие в сборе первичного биостатистического материала на рыбоперерабатывающих заводах в г. Петропавловск-Камчатский и за его пределами, самостоятельно выполнил обработку данных, проанализировал и обобщил полученные результаты с литературными сведениями.

Апробация работы и публикации. Материалы исследования были представлены на российских и международных конференциях (2018, 2021 и 2022 гг.). По теме диссертации опубликовано 13 работ, из них в изданиях, включенных в международные наукометрические базы данных Web of Science и Scopus — 1, ВАК — 7, сборниках материалов и тезисов докладов всероссийских и международных конференций — 5.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 139 страницах компьютерного текста, содержит 53 рисунка и 19 таблиц, состоит из

введения, 6 глав, выводов, библиографического списка, включающего 222 источника, в том числе 41 иностранный и 1 ссылку на электронный интернет-ресурс.

Благодарности. Автор выражает благодарность своему научному руководителю д.б.н. Антонову Николаю Парамоновичу («ВНИРО») за положительную оценку данной работы и ценные критические замечания, поспособствовавшие улучшению качества диссертации. Искренняя признательность и уважение д.б.н. Дьякову Юрию Петровичу («КамчатНИРО»), под чуткими наставлениями которого была подготовлена значительная часть настоящего исследования. Отдельная благодарность своему коллеге Курбанову Юрию Каримовичу («КамчатНИРО») за дельные советы, критику и объективные замечания. Также автор выражает признательность к.б.н. Варкентину Александру Ивановичу и к.ф.-м.н. Ильину Олегу Игоревичу («КамчатНИРО») за помощь в устранении недочётов и недоработок в представленной работе. Вместе с тем, автор благодарит весь коллектив лаборатории морских рыб «КамчатНИРО», принимавших участие в сборе первичного материала по камбалам в исследуемые годы, который был использован при подготовке диссертации, а также за всестороннее содействие и поддержку.

1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования послужил массив данных, собранный в тихоокеанских водах Камчатки в ходе научно-исследовательских и мониторинговых работ на промысловых судах и береговых рыбоперерабатывающих предприятиях в период с 1955 по 2022 гг.

Для изучения особенностей пространственного распределения камбал использовали результаты 5 донных траловых съёмок (далее по тексту — ДТС) шельфа тихоокеанских вод Камчатки в летний период 2016–2020 гг. (рис. 1.1.) Работы были выполнены на судах НИС «Инженер Мартынов» и НИС «МРТК-316», принадлежащих «КамчатНИРО», на акватории Кроноцкого и Авачинского заливов и у юго-восточной оконечности полуострова. Во время проведения ДТС суммарно было выполнено 379 тралений. Практически все операции осуществляли донным тралом ДТ 18,8/28,5 с вертикальным раскрытием 3,5 м и горизонтальным — 16 м, за исключением съёмки 2018 г., когда был использован трал ДТ 14,3/24,2, параметры которого были равны 3 и 12 м соответственно. Траления выполняли в светлое время суток, их продолжительность варьировала от 5 до 30 мин при средней скорости судна 3 уз. Диапазон глубин, на которых выполняли работы, изменялся от 18 до 250 м. Разбор уловов на каждой съёмке выполняли по общепринятой методике (Борец, 1997).

В акватории Камчатского залива после 2002 г. ДТС не проводили. В связи этим при характеристике особенностей распределения камбал в тихоокеанских водах Камчатки указанный район нами не учитывался. В целом схема расположения контрольных станций во все годы была примерно одинаковой. Однако в 2016–2019 гг. она включала и южную часть Авачинского залива (до м. Поворотный). В дальнейшем данный участок учётными работами охвачен не был.

Для построения карт распределения камбал использовали программу «ArcView GIS 3.3». Характер распространения рыб изображен на карте растровым методом в виде небольших однотипных смежных ячеек размером $\frac{1}{4}$ на $\frac{1}{4}$ градуса, что обеспечивает сопоставимость значений и описывает стандартные полигоны

осреднения для исследования пространственного распределения видов (Атлас..., 2003).

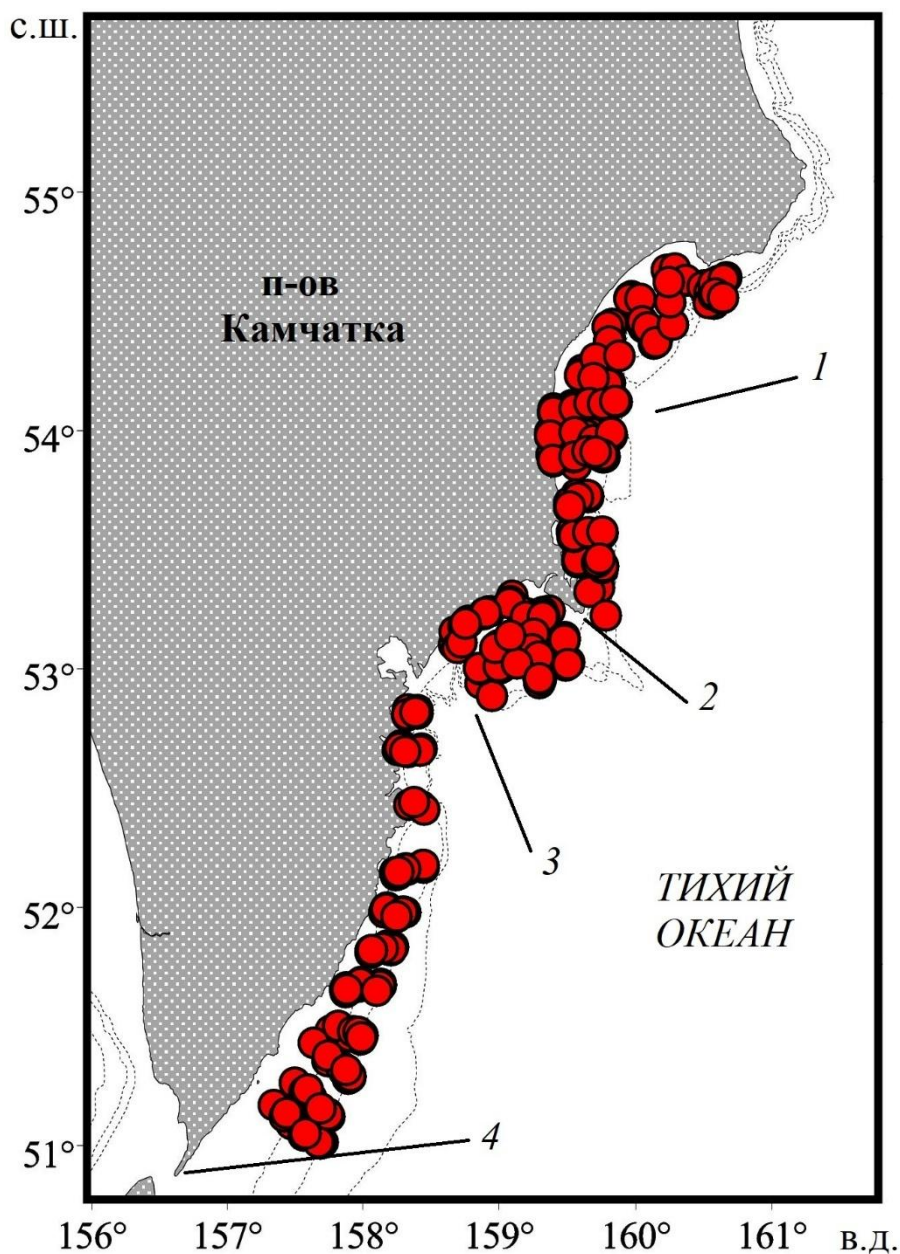


Рисунок 1.1 – Схема траловых станций, выполненных в тихоокеанских водах Камчатки в 2016–2020 гг.: 1 – Кроноцкий залив, 2 – м. Шипунский, 3 – Авачинский залив, 4 – м. Лопатка

Плотность распределения (экз./км² и кг/км²) рассчитывали по уловам, в зависимости от протральной площади, учитывая коэффициент уловистости по формуле:

$$P = \frac{m}{1,852 \times a \times v \times t \times k \times 0,001},$$

где P — плотность распределения вида, экз./км² или кг/км²; m — улов, экз. или кг; v — скорость траления, уз; t — время траления, ч; a — горизонтальное раскрытие трала, м; k — коэффициент уловистости; 1,852 — коэффициент перевода длины, выраженной в морских милях, в километры; 0,001 — коэффициент перевода метров в километры (Аксютин, 1968; Волвенко, 1998; Лапко, 2002). Затем этот показатель осредняли по батиметрическим и термическим диапазонам. По отношению к рассматриваемым видам приняты следующие коэффициенты уловистости: для *L. polyxstra*, *H. elassodon*, *P. quadrituberculatus*, *L. aspera*, *P. stellatus* и *M. proboscidea* — 0,5, а *L. sakhalinensis* — 0,4, которые ранее были использованы в работах других исследователей (Борец, 1997; Ильинский, 2007; Савин и др., 2011; и др.).

В связи с тем, что за период проведения ДТС отсутствует информация о температуре придонных вод, термические условия обитания камбал представлены по результатам учетных работ, выполненных в августе–сентябре на судах СРТМ-К «Шурша» (1999 г.) и РК МРТ «Фортуна» (2002 г.). Последняя характеризуется тем, что во время ее проведения был исследован весь район тихоокеанских вод Камчатки — от м. Лопатка до Камчатского залива включительно.

Для биологической характеристики камбал использовали результаты как мониторинговых исследований на промысле, выполненных в 1955–2021 гг., так и ДТС. Дополнительно были привлечены данные снюрреводных съёмов, которые проводили в 2010–2014 гг. Сведения об учётных работах, а также объеме использованного материала представлены в таблицах 1.1 и 1.2.

При выполнении массовых промеров (МП) измеряли длину по Смитту (расстояние от края рыла до конца средних лучей хвостового плавника, FL) с точностью до 1 см. Следует отметить, что для рассматриваемых видов камбал этот параметр полностью идентичен их абсолютной длине (TL). В ходе полного биологического анализа (ПБА) у рыб выявляли следующие параметры: длину (FL), массу, пол и стадию зрелости гонад. В качестве регистрирующей возраст структуры у рыб изымали отоциты для дальнейшей их обработки с применением отработанных методик (Chilton, Beamish, 1982; Pentilla, Dery, 1988). Для

определения возраста камбал использовали бинокляр Микромед МС 2. Отолит разламывали на две половины через ядро в поперечном направлении, затем обжигали в пламени спиртовки и покрывали глицерином для последующего подсчета годовых колец. В дальнейшем, полученные результаты определения возраста были использованы для составления размерно-возрастных ключей. С их помощью путём пересчёта размерных групп были получены возрастные составы *L. polyxustra*, *H. elassodon*, *P. quadrituberculatus* и *L. aspera*.

Таблица 1.1 – Сведения об учётных съёмках, выполненных в тихоокеанских водах Камчатки, материалы которых использованы в работе

№ съёмки	Год	Сроки	Орудие лова	Кол-во операций	Глубины, м
1	1999	26.08–14.09	ДТ 27,1/33,7	103	21–209
2	2002	24.08–01.10	То же	125	20–205
3	2010	02.06–09.08	Снюрревод 40,3/39,3	55	34–149
4	2011	03.08–19.08	То же	55	36–184
5	2012	30.07–12.08	То же	53	36–214
6	2013	09.08–24.08	То же	52	36–196
7	2014	21.07–07.08	То же	48	38–208
8	2016	11.06–07.07	ДТ 18,8/28,5	84	27–217
9	2017	29.06–13.09	То же	47	18–210
10	2018	11.06–10.07	ДТ 14,3/24,2	86	26–250
11	2019	16.06–12.07	ДТ 18,8/28,5	78	26–213
12	2020	15.06–29.08	То же	84	27–215

Таблица 1.2 – Объем использованного в работе материала (экз.), полученного в ходе учетных съёмок и мониторинговых исследований в тихоокеанских водах Камчатки

Вид	МП	ПБА	Возраст
<i>L. polyxustra</i>	16733 / 180328	576 / 31327	317 / 10041
<i>H. elassodon</i>	2545 / 24123	19 / 2212	– / 357
<i>P. quadrituberculatus</i>	2212 / 8437	107 / 879	96 / 125
<i>L. aspera</i>	2520 / 13664	154 / 1092	131 / 74
<i>P. stellatus</i>	1121 / 2990	– / 79	– / 46
<i>L. sakhalinensis</i>	1994 / 266	63 / 55	– / 38
<i>M. proboscidea</i>	238 / 44	–	–

Примечание. В числителе — данные учетных съёмок, в знаменателе — из промысловых уловов.

Соотношение между длиной и массой тела камбал исследовали, используя степенную зависимость:

$$W = aTL^b,$$

где W – масса (г), TL – абсолютная длина (см), a – константа, b – степенной коэффициент (Винберг, 1971).

Для определения зависимости доли зрелых рыб от длины тела использовали результаты ПБА, которые позволили отличить половозрелых рыб от неполовозрелых. Стадии зрелости гонад камбал идентифицировали по универсальной 6-балльной шкале (Правдин, 1966). К стадии зрелости II относили неполовозрелых особей, к III — созревающих, с IV по VI–II — половозрелых.

При определении теоретических параметров созревания камбал в зависимости от длины использовали аналитическое уравнение Ферхюльста:

$$Y = N / (1 + 10^{a+bx}) + C,$$

где Y — доля зрелых рыб (%); N — верхний предел созревания (см); x — длина рыбы (см); C — величина признака, с которой начато измерение; a и b — параметры уравнения, определяющие характер логистической кривой (Лакин, 1980).

В основу оценки запасов камбал методом прямого учёта положены результаты ДТС, выполненных в 2016–2022 гг. Численность и биомассу рассчитывали для трёх полигонов (северная часть Авачинского и Кроноцкий заливы, а также юго-восточная оконечность Камчатки), выделенных нами ранее (Варкентин и др., 2019).

Плотность рыб и величину запасов оценивали отдельно для каждого полигона методом зональных средних (Аксютин, 1968), предварительно разбив его на полигоны Тиссена (Thiessen), называемых также диаграммами Дирихле или диаграммами Вороного. Полигоны Тиссена используются для разделения точечного покрытия на районы. Суть метода заключается в том, что каждый полигон содержит только одну входную точку, и любое место в его пределах находится ближе к связанной с ним точке, чем к таковой любого другого

полигона. Алгоритмы создания полигонов Тиссена разрабатывались на протяжении десятилетий для систем компьютерной картографии и векторных ГИС (Brassel, Reif, 1979). Подробнее об использовании метода полигонов Вороного в рыбохозяйственных исследованиях в сравнении с другими известными методами интерполяции данных, такими как сплайн, кригинг, триангуляция Делоне, можно ознакомиться в работе В.А. Бизикова с соавторами (2007).

Для оценки запасов камбал математическим методом применили статистическую когортную модель «Синтез», разработанную в «КамчатНИРО» (Ильин и др., 2014). Особенности этой модели подробно описаны в главе 6. Определение совокупного промыслового запаса камбал было основано на оценке состояния ресурсов *L. polyxustra* с учетом ее доли в промысловых уловах камбал.

Сведения о вылове камбал по данным ООП взяты из ОСМ. Для доступа к ОСМ и первичной обработки данных применяли программу «FMS analyst» (Vasilets, 2015). Так как в ОСМ в группу «камбалы дальневосточные» входят все исследуемые виды, то анализ промысла представлен по их совокупности.

2 КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Рельеф дна и береговая линия. Рельеф дна северной части Тихого океана сложный, его береговая линия характеризуется множеством островов, которые образуют три мощные островные дуги: Японскую, Курильскую и Алеутскую вместе с полуостровами Аляской и Камчаткой, отгораживающие от океанических вод Японское, Охотское и Берингово моря (Зенкевич, 1963) (рис. 2.1).

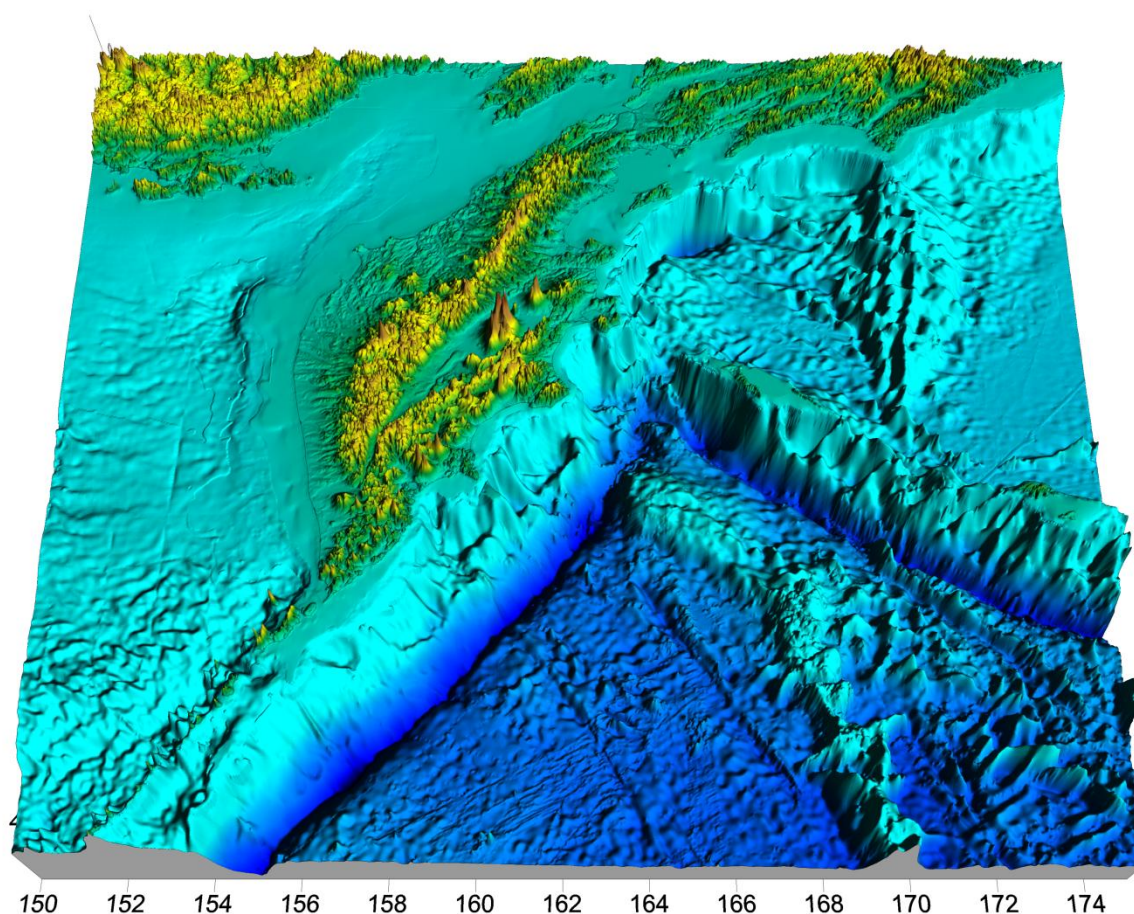


Рисунок 2.1 – Цифровая модель дна тихоокеанского побережья Камчатки (<https://www.ncei.noaa.gov/products/etopo-global-relief-model>)

Рельеф дна у Восточной Камчатки принято разделять на три области: шельф, прилегающий к нему материковый склон и воды открытого океана (Булатов, Лобанов, 1983).

Восточнокамчатский берег, за исключением его северной части, сложен вулканическими породами, различными по возрасту. Береговая линия образует

крупные расчленения — широкие 3 залива (Авачинский, Кроноцкий и Камчатский) и не сильно выдающиеся полуострова (Шипунский, Кроноцкий и Камчатский). Само побережье испытывает воздействие прилива, а вдоль него сильно развиты скалистые и галечные берега. Вдоль южной Камчатки протягивается северо-восточное окончание Курило-Камчатской впадины, дно которой здесь находится на глубине 6000–7000 м (рис. 2.2). Юго-восточный склон впадины невысокий и относительно пологий и представляет переход к ложу Тихого океана, расположенному на глубине 5500 м. Северо-западный склон этой впадины наиболее крутой и высокий, он образован материковым склоном п-ова Камчатка. Его рельеф сложный из-за крупных и мелких хребтов, протягивающихся от п-вов Шипунского, Кроноцкого и Камчатского на юг уступов и множественных каньонов (Удинцев, 1955; Зенкевич, 1963).

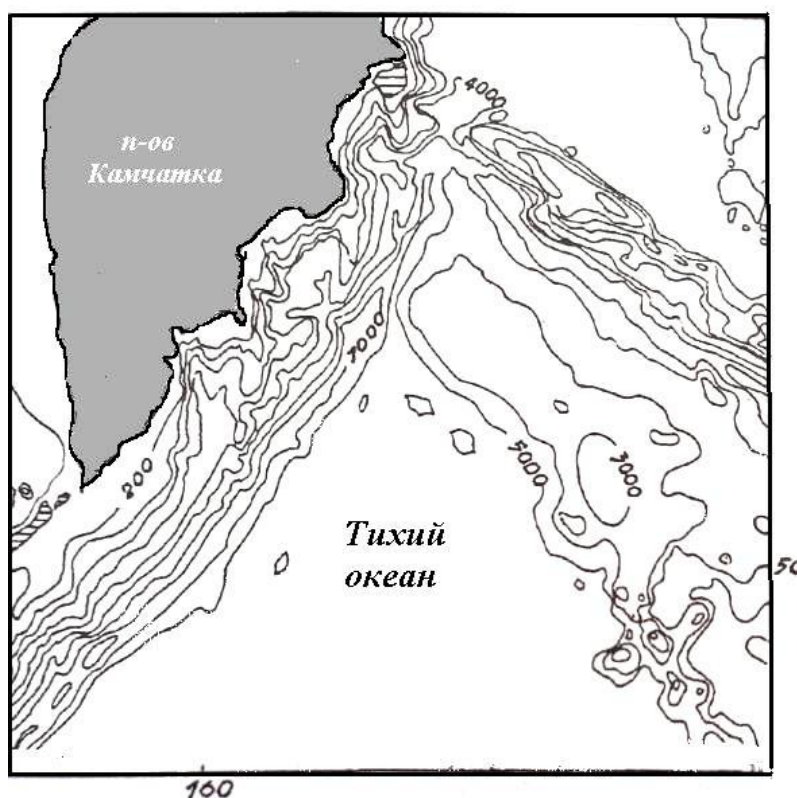


Рисунок 2.2 – Батиметрическая схема прикамчатских вод Тихого океана (Буданова, 1961, цит. по: Шунтов, 2001)

Тихоокеанский шельф и материковый склон Восточной Камчатки от м. Лопатка до п-ова Камчатский вместе с прилегающим участком Курило-

Камчатского глубоководного желоба относятся к активной континентальной окраине, которая характеризуется сложным строением и большим разнообразием морфоструктур. Его отличительной особенностью является наличие крупных каньонов, хребтов-барьеров, подводных продолжений полуостровов и поперечных структур. Крупнейшими каньонами заливов Восточной Камчатки являются: Авачинский, Жупановский, Кроноцкий, Ольги, Кубовой, Чажма, Сторож, Камчатский. Для них характерно закономерное увеличение максимальных глубин залегания аккумулятивных равнин в северном направлении. В котловине Авачинского залива аккумулятивные поверхности выравнивания достигают глубин 3400–3500 м, а в котловине Камчатского залива — 4300–4350 м (Селиверстов, 2009). Верхняя часть материкового склона Кроноцкого залива представлена резко расчлененным крутым уступом, ниже которого на глубине 3500–4000 м располагается слегка вогнутая площадка — глубоководная терраса, ограничивающаяся с юга северным склоном массивной горы, а с востока — западным склоном Кроноцкого хребта (Канаев, 1959).

Шельфовая зона характеризуется незначительным уклоном дна ($0,2-0,5^\circ$). Ее ширина на юге Камчатки достигает 65–70 км. Тем временем в центральных частях Кроноцкого, Авачинского и Камчатского заливов максимальное значение не превышает 50 км. Наименьшая ширина шельфа (менее 10 км) отмечается у Кроноцкого и Камчатского п-ова, а также к югу от Авачинской губы. Переход от шельфовой части к материковому склону фиксируется внешней бровкой шельфа, глубина которой различна. Максимальные глубины внешней бровки отмечаются в Кроноцком заливе (до 900 м) и на юге Камчатки (до 700 м). В диапазоне 130–140 м такие переуглубленные шельфовые террасы осложнены еще одним перегибом — внутренней бровкой, разделяющей внутренние (мелководные) и внешние (глубоководные) участки шельфа. Поверхность шельфовой зоны резко обрывается тектоническими уступами, крутыми эрозионными склонами — бортами крупных каньонов, или более плавно переходит в аккумулятивный склон (Канаев, 1959; Селиверстов, 2009).

Течения. В рыболовстве течения играют большую роль, т.к. при ведении любого вида промысла важно знать преобладающее из них, поскольку направление траления, заглублиение сетей и других орудий лова в большей степени определяются их направлением и скоростью (Левасту, Хела, 1974).

Общая схема течений северной части Тихого океана представлена на рисунке 2.3. На исследуемую акваторию основное влияние оказывает Восточно-Камчатское (Камчатское) течение (Favorite et al., 1976; Бурков, 1980; Ohtani, 1991; Самко и др., 1998), которое отмечается весь календарный год. Оно зарождается в северо-западной части Берингова моря, в районе у Корякского побережья (Арсеньев, 1967; Takenouti, Ohtani, 1974), и является составной частью северо-тихоокеанского циклонического круговорота вод (субарктический круговорот) (Тепнин, 2022). Скорость течения на поверхности изменяется в зависимости от времени года и достигает максимальных значений в зимний период (Хен, Заочный, 2009).

Сложная структура береговой линии Восточной Камчатки приводит к меандрированию основной струи Камчатского течения (рис. 2.3). При этом, за крупными выступами побережья ответвления основного потока заходят в заливы и влияют на структуру вод. Далее оно идет вдоль Курильской гряды (с океанской стороны), дает ответвления в северокурильские проливы (начало Западно-Камчатского течения), а затем примерно на широте центральной части гряды делится на две ветви (Иванов, Суханов, 2002). Одна из ветвей через проливы Крузенштерна, Надежды и Рикорда входит в Охотское море. Другая ветвь поворачивает в южном направлении и в районе с примерными координатами 46° с.ш. и 154° в.д. в свою очередь делится на две подветви. Одна из этих подветвей следует к о. Уруп, а вторая поворачивает в восточном направлении и дает начало Северному Тихоокеанскому течению (Favorite et al., 1976). Охотоморская ветвь Курило-Камчатского течения следует в западном направлении и над глубинами восточной части Курильской котловины, соединяясь с ветвью Восточно-Сахалинского течения, поворачивает на юг. Далее в трансформированном виде оно вновь попадает в Тихий океан через проливы Буссоль и Фриза. Там,

смешиваясь с основной ветвью Курило-Камчатского течения, оно формирует течение – Ойясио (Истоки Ойясио, 1997; Самко и др., 1998), которое является западным граничным потоком в субполярной круговой циркуляции Северной Пацифики.

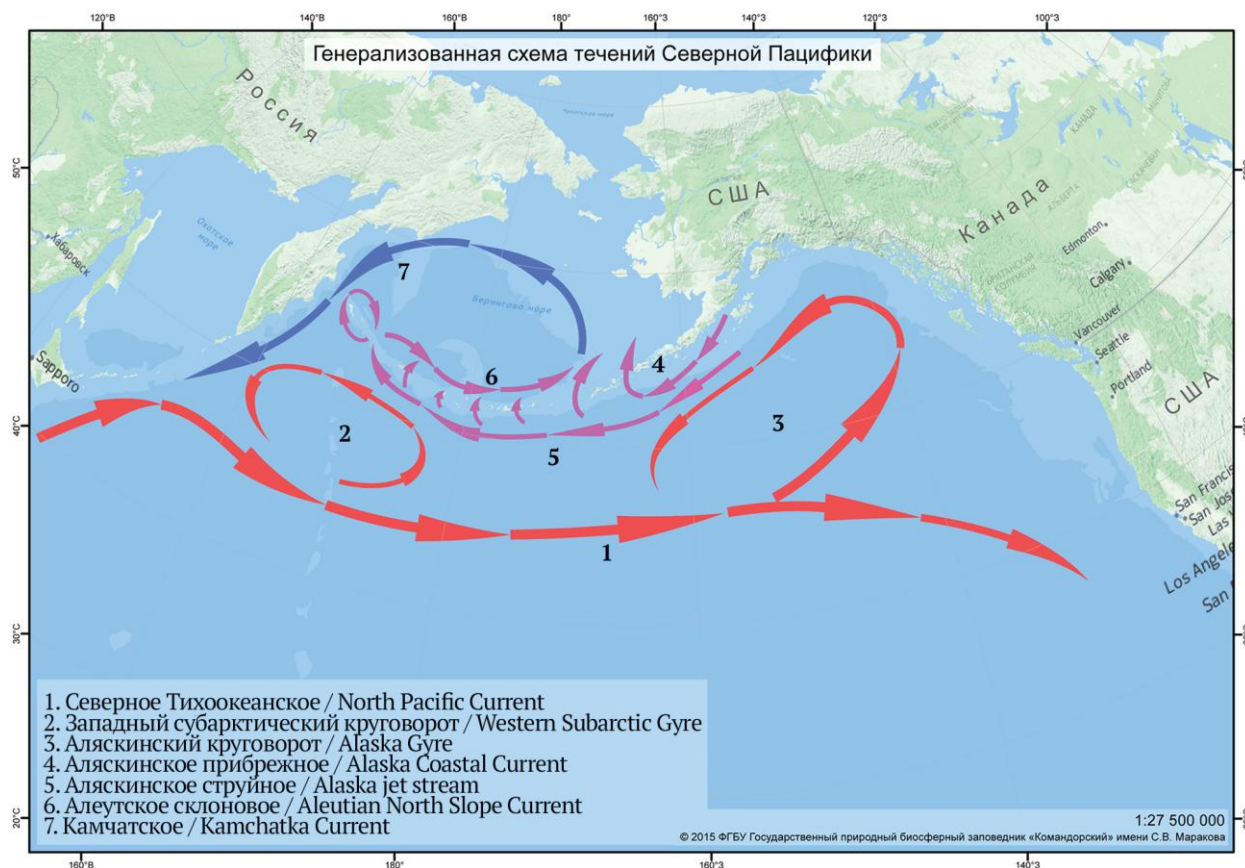


Рисунок 2.3 – Генерализованная схема течений северной части Тихого океана (по: Тепнин, 2022)

Структура вод и водные массы. В северо-западной части Тихого океана принято выделять субарктическую, субтропическую (северного и южного полушарий), тропическую (северного и южного полушарий), экваториальную, субантарктическую и антарктическую структуры. Все они формируются комплексом факторов: климата, течений, перемешивания, сезонных изменений температуры и солености (Радзиховская, Леонтьева, 1968; Тихий океан, 1982). В районе исследований основной является — субарктическая (Добровольский, 1962; Бурков, 1980; Шунтов, 2001) (рис. 2.4).

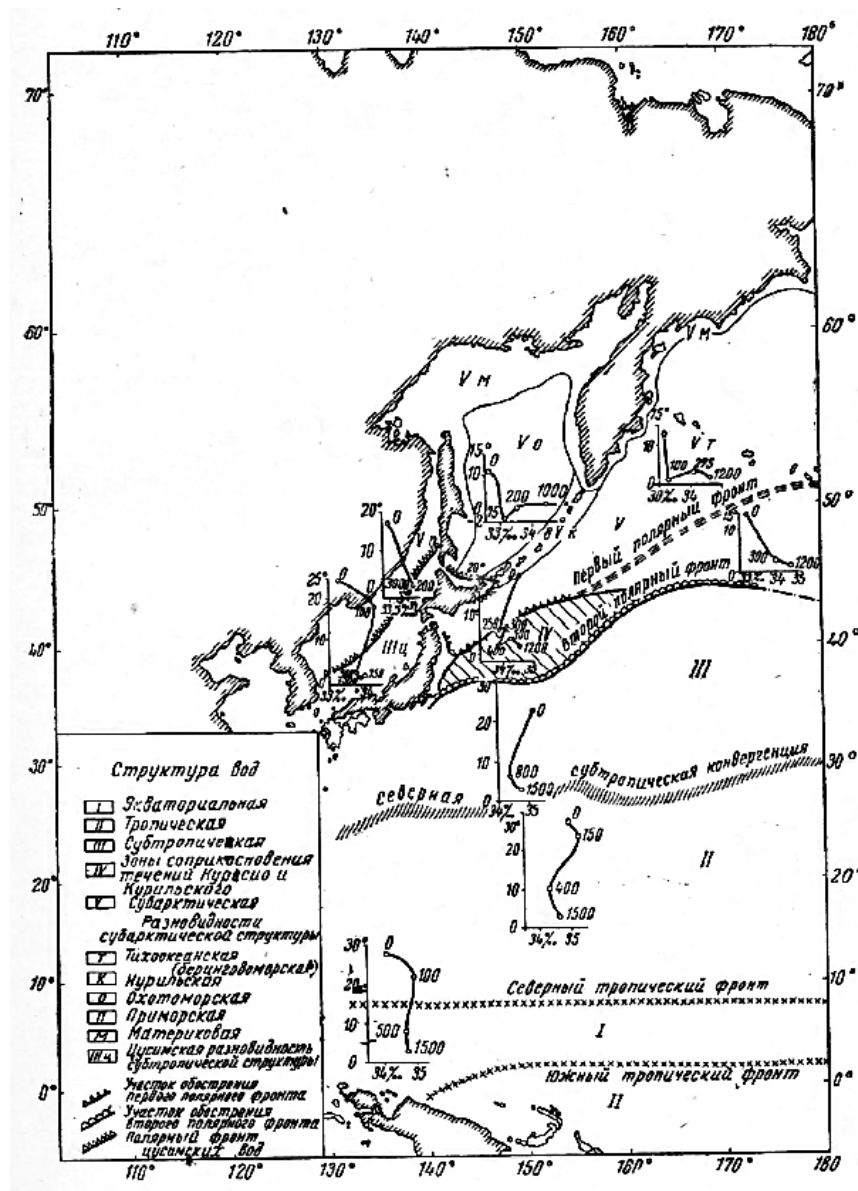


Рисунок 2.4 – Карта размещения водных масс в северо-западной части Тихого океана (по: Добровольский, 1962)

Основной отличительной особенностью этой структуры является наличие холодного подповерхностного (ХПС) и теплого промежуточного (ТПС) слоев (Мороз, Новожилов, 1985). В результате осенне-зимней конвекции формируется ХПС толщиной до 500 м. Ниже он подстилается ТПС (Радзиховская, Леонтьева, 1968; Чуян, Быкасов, 2001; Шунтов, 2001; Иванов, 2013).

Следует заметить, что на акватории района исследований отмечается неоднородная и сложная картина пространственного распределения водных масс и временной изменчивости океанологических характеристик (Самко, Новиков,

2001). Это подтверждается и данными спутниковой информации (Lobanov, Bulatov, 1993).

Поверхностная водная масса залегает в пределах сублиторальной зоны преимущественно на глубинах до 20 м (табл. 2.1). Данная водная масса наиболее подвержена гидротермодинамическому влиянию всего комплекса атмосферных условий: годового хода температуры воздуха, осадков, ветров, влажности. Заметим, что температура воды в северо-западной части океана, и в дальневосточных морях в частности, значительно выше температуры воздуха. Связано это с тем, что зимой с установлением холодного континентального муссона морской умеренный воздух образуется в результате трансформации холодного континентального умеренного и арктического воздуха, которые и распространяются на Северо-Западную Пацифику (Тихий океан, 1966). Летом они примерно равны, а местами температура воздуха даже немного выше. Тем самым в районе исследований наблюдаются значительные колебания таковой в верхних слоях воды (Шунтов, 2001).

Таблица 2.1 – Характеристика водных масс северо-западной части Тихого океана на широтах п-ова Камчатка (по: Саидова, 2018)

Водная масса	Глубина залегания, м	T, °C	S, ‰	O ₂ , мл/л
Поверхностная	$\frac{< 20 (70)}{15-20}$	3,2–14,6	32,0–33,0	6,0
Промежуточная холодная	$\frac{25 (70)-115 (350)}{75-200}$	0,3–2,3	33,2–33,6	4,0–5,0
Промежуточная теплая	$\frac{115 (350)-1000 (1250)}{260-600}$	3–3,5	33,9–34,3	0,5–1,0
Глубинная	$\frac{1000 (1250)-3000}{1500-2000}$	1,8–2,0	34,4–34,7	1,5–2,0
Донная	$\frac{\geq 6000}{3400-4900}$	1,0	34,67–34,71	3–3,5

Примечание. Глубина: над чертой — пределы залегания водных масс; под чертой — ядро залегания.

Промежуточные воды формируются в большей степени в зонах климатически стационарных гидрологических фронтов. Их отличие от поверхностных — это полная независимость от атмосферного влияния на всем

пути распространения. В акватории тихоокеанских вод Камчатки выделяют два типа промежуточных водных масс — холодную и тёплую. Ядро первой из перечисленных расположено в основном у нижних участков шельфа на глубинах 75–200 м. Тёплая промежуточная водная масса залегает в пределах всей верхней батииали (до 1000 м).

Глубинные и придонные водные массы формируются на нижней границе промежуточных вод путем их смешивания и преобразования (Морошкин, 1955; Радзиховская, Леонтьева, 1968; Тихий океан, 1982; Саидова, 2018).

Вертикальная изменчивость температуры и солёности. Главными факторами, определяющими температуру и соленость вод в поверхностном слое Тихого океана, являются солнечная радиация и обратное излучение, течения, перемешивание вод, испарение, атмосферные осадки (Панфилова, 1968; Шунтов, 2001). При этом упомянутые факторы в разные годы и сезоны характеризуется более резкими колебаниями, чем у дна (Кукса, 1959).

Холодный слой зимнего происхождения в *Кроноцком заливе* распространен до глубин 200–300 м, также как и в океане. Глубина залегания минимальной температуры ($-1,25$ °C) ХПС в океане изменяется от 125 м в области больших глубин до 25 м у берегов. В заливе же, напротив, глубина её залегания увеличивается в сторону мелководья до 50–70 м (за исключением северной его части). Тёплые промежуточные воды располагаются в северо-западной части океана на глубинах от 200–300 и 1000 м и характеризуются температурой выше 3 °C. Таким образом, в мелководной части Кроноцкого залива в поверхностных слоях (0–25 м) располагаются воды, непосредственно связанные с материковым стоком, и поверхностные субарктические воды, трансформированные в прибрежной зоне океана. Область их встречи выделяется значительными градиентами температуры и солёности. Глубже их располагаются воды, образовавшиеся в заливе за счет зимней конвекции. Внешние районы залива находятся под воздействием прибрежных вод холодного Камчатского течения (Леонтьева, Гамутилов, 1959).

Формирование вертикальной структуры и горизонтальное распределение полей температуры и солености в *Авачинском заливе* определяется наличием преобладающих сильных ветров с северо-востока; интенсивностью осенне-зимней конвекции; поступлением через Камчатский пролив более холодных вод Берингова моря; меандрированием Камчатского течения и связанным с ним образованием и перемещением антициклонических вихрей вдоль побережья. На шельфе и материковом склоне в центральной и юго-восточной части Авачинского залива в процессе зимней конвекции происходит формирование аномально холодных вод, температура которых во всем слое от поверхности воды и до дна (до 200 м) ниже 0 °С (до –1 °С). Кроме того, практически до весны в заливе под слоем зимней конвекции сохраняется ХПС, оставшийся с предыдущего года (Храпченков, 1991).

У юго-восточной оконечности Камчатки в период гидрологической весны (в данном случае в конце мая) изотермы протягиваются почти по нормаль к береговой черте, значения температуры уменьшаются от 3 до 1,5 °С в направлении м. Лопатка. Большое пространство, занятое водами с отрицательной температурой объясняется, во-первых, сильно развитой на мелководье зимней вертикальной циркуляцией, а, во-вторых, между изобатами 50–100 м переносом Курильским течением вод, охлажденных в заливах Восточной Камчатки. С удалением в океан охлажденные воды этого течения смешиваются с теплыми и более осолоненными водами океана, что вызывает постепенное увеличение температуры (Канаев, 1959; Кукса, 1959).

Соленость в дальневосточных морях (помимо самых прибрежных и предустьевых акваторий), включая тихоокеанские воды Камчатки, не имеет резких изменений (Ушаков, 1953) и колеблется от 31 до 35‰ (Зенкевич, 1963). На глубине 50 м соленость изменяется в пределах 32,5–33‰, 200 м — 33,25–33,5‰ (Ушаков, 1953). Однако в районе исследований несколько опреснены поверхностные воды северной части Камчатского (влияние р. Камчатка), всей акватории Кроноцкого (р. Жупанова, р. Кроноцкая) и северной части Авачинского заливов (р. Налычева, р. Вахиль и р. Островная). В то же время соленость у юго-

восточной оконечности Камчатки имеет большие значения ввиду отсутствия крупных пресных водотоков на этой части полуострова.

3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КАМБАЛ В ТИХООКЕАНСКИХ ВОДАХ КАМЧАТКИ

3.1. Пространственное распределение

Распределению камбал в различных морских акваториях Дальнего Востока было посвящено немало работ: в Охотском (Моисеев, 1953; Полутов, 1958; Перцева-Остроумова, 1961; Фадеев, 1971а, 2005; Дьяков и др., 1995; Дьяков, 1999, 2002, 2006, 2011; Борец, 1997; Тарасюк, 1997; Черешнев и др., 2001; Пометеев, 2004; Дьяков, Дьякова, 2009; Антонов, 2011; Юсупов, 2013; Токранов, 2018), Японском (Фадеев, 1971б; Борец, 1997; Вдовин и др., 1997; Ким и др., 1999; Вдовин, Швыдкий, 2000; Иванкова, 2004) и Беринговом (Моисеев, 1953; Перцева-Остроумова, 1961; Фадеев, 1965, 1968, 1987; Куприянов, Рудомиллов, 1995; Датский, Андронов, 2007; Золотов, 2009, 2011) морях, а также у побережья северных Курильских островов (Швецов, 1978; Кузнецова, Кунин, 2002; Дьяков, 2006; Орлов и др., 2010, Орлов, Токранов, 2014).

Информация о распределении камбал в тихоокеанских водах Камчатки крайне скудна и фрагментарна (за исключением *L. polyxystra*). Имеются лишь общие сведения об их распространении, а, вместе с тем, по некоторым видам и вовсе практически отсутствуют. Из опубликованных источников, касающихся исследуемого района, стоит отметить работы нескольких авторов (Легеза, 1959; Храпкина, 1959; Перцева-Остроумова, 1961; Токранов, Полутов, 1984; Абрамова, 1990; Токранов, 1990; Дьяков и др., 1995; Орлов, 1998, 2010; Дьяков, 2006; 2007; Золотов, 2007б; Бирюков, 2008; Антонов, 2011; Орлов и др., 2011; Золотов и др., 2012; Орлов, Токранов, 2014; Овчеренко, 2021а, 2021б; Овчеренко, Саушкина, 2021; Овчеренко, Курбанов, 2022а).

С учетом батиметрического распределения 7 наиболее массовых видов камбал разделили на 2 группы: сублиторальные и элиторальные. К первой относятся *M. proboscidea* и *P. stellatus*, обитающие в течение года преимущественно на глубинах до 125 и 375 м соответственно. В состав другой группы входят остальные 5 исследуемых видов камбал: *L. polyxystra*, *H. elassodon*,

P. quadrituberculatus, *L. aspera* и *L. sakhalinensis*. Некоторые из них во все сезоны года могут встречаться в верхней части материкового склона до глубин 1050 м (Шейко, Федоров, 2000).

L. polyxustra — высокобореальный приазиатский вид, который широко распространен в северной части Тихого океана: от южных Курильских о-вов (о-ва Итуруп и Уруп) до северной Калифорнии, включая Охотское и Берингово моря, а также Командорско-Алеутский архипелаг. Высокой численности достигает в водах Восточной Камчатки и у Северных Курил (Моисеев, 1953; Мухачева, Звягина, 1955; Легеза, 1959; Никифоров и др., 1983; Шейко, Федоров, 2000; Orr, Matarese, 2000; Бирюков, 2008).

Как показали результаты наших исследований, в летний период *L. polyxustra* была практически равномерно распределена по всему району тихоокеанского шельфа, формируя плотные скопления в северной части Кроноцкого залива и у юго-восточной оконечности Камчатки — средний улов на 1 час траления достигал 771 кг (рис. 3.1.1). Подчеркнём, что высокие показатели обилия в акватории Кроноцкого залива регистрировали и ранее (Полутов, Васильева, 1959). По мнению этих же авторов, данный факт обусловлен наличием здесь глубоководных каньонов, где образуются различные вихри, способствующие формированию кормовой базы. Также, по сведениям А.О. Золотова с соавторами (2012), в весенне-летний период *L. polyxustra* мигрирует от каньонов на шельф в северную, южную и центральную части Кроноцкого залива. По нашим данным, в районе от м. Лопатка до м. Поворотный также зафиксированы высокие концентрации рыб (до 500 кг/ч траления). В целом полученный тип распределения обусловлен упомянутой миграцией камбал весной на широкий хорошо прогретый шельф к местам нереста и откорма (Моисеев, 1953; Полутов, Пашкеев, 1967).

Область вертикального распространения *L. polyxustra* достаточно широка, проникая до глубины 700 м (Шейко, Федоров, 2000). По данным Ю.П. Дьякова (2011), в тихоокеанских водах Камчатки и Северных Курил в летний период (июль–сентябрь) основные скопления *L. polyxustra* чаще отмечаются на глубинах

51–100 м. В ходе наших исследований этот вид встречался в батиметрическом диапазоне 27–214 м (рис. 3.1.2). Максимальные показатели плотности рыб были получены на глубине 116 м. Следует отметить, что наибольшие концентрации *L. polyustra* зафиксированы на глубинах до 60 м (26,6%) и 81–140 м (40,5%). В этот период на тихоокеанском шельфе Камчатки особи *L. polyustra* придерживаются нижних пределов холодного подповерхностного (т.е. промежуточного) слоя (Золотов, 2012). По всей видимости, именно в этих диапазонах имеются подходящие условия для нагула.

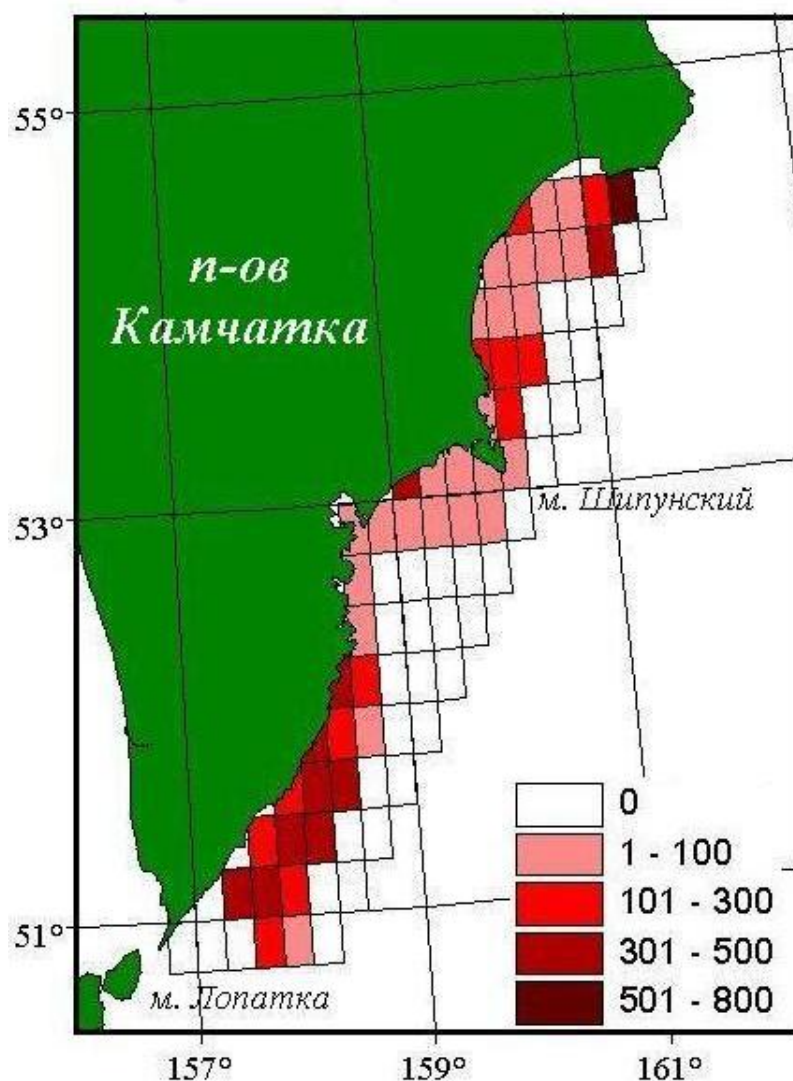


Рисунок 3.1.1 – Среднемноголетнее распределение уловов (кг/ч траления) северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyustra* в тихоокеанских водах Камчатки в 2016–2020 гг.

H. elassodon имеет широкобореальный тип географического распространения и обитает у обоих побережий Северной Пацифики. В азиатской

части данный вид достоверно известен от северной части Японского до Берингова морей, включая охотоморские воды, а также тихоокеанское побережье Курильских о-вов и Камчатки. У приамериканских берегов обитает вдоль п-ва Аляска и на юг до Калифорнийского залива (Шмидт, 1950; Моисеев, 1953; Фадеев, 1987; Allen, Smith, 1988; Шейко, Федоров, 2000; Mecklenburg et al., 2002; Золотов, 2007б).

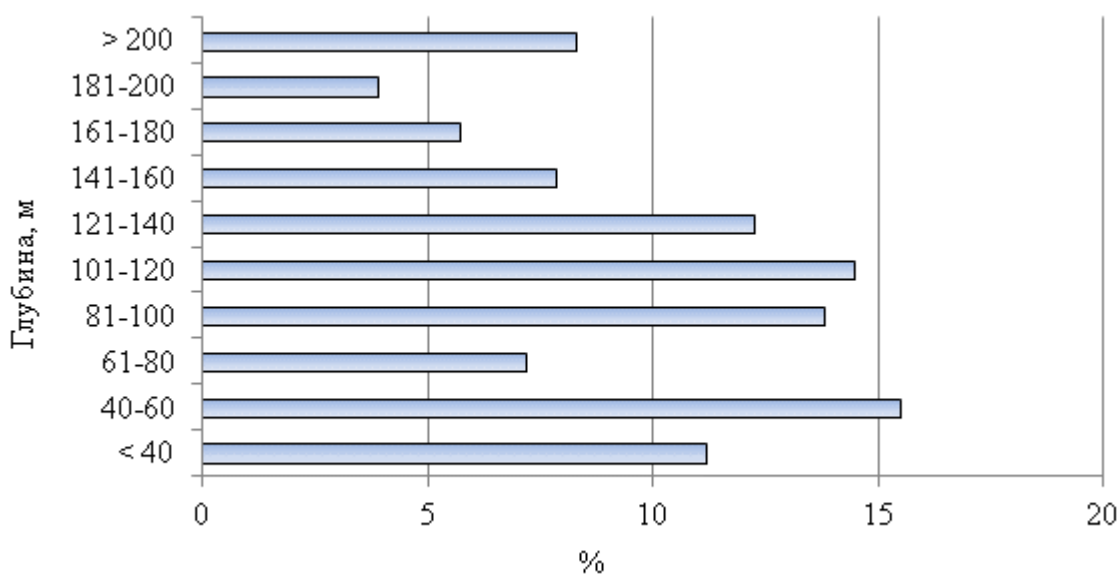


Рисунок 3.1.2 – Батиметрическое распределение северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* в тихоокеанских водах Камчатки в 2016–2020 гг.

Нами показано (Овчеренко, Саушкина, 2021), что распределение *H. elassodon* в тихоокеанских водах Камчатки позволяет выделить два крупных относительно изолированных друг от друга участка. В летний период плотные скопления рыб наблюдались к югу от м. Поворотный и на севере Кроноцкого залива у м. Ольга. В первом районе средний улов достигал 268, а во втором — 135 кг/ч траления (рис. 3.1.3). Как уже упоминалось выше, они являются высокопродуктивными и благоприятными для нагула и нереста камбал.

Батиметрический диапазон обитания у *H. elassodon* довольно значительный, проникая до 1050 м (Шейко, Федоров, 2000). В тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских о-вов вид отмечен в интервале 80–794 м, а основная часть особей в весенне-летнее время сосредоточена на глубинах менее 250 м (Орлов и

др., 2010). Во время наших исследований *H. elassodon* зафиксирован в диапазоне 28–214 м, а наиболее плотные скопления были расположены на краю материковой отмели и приурочены к глубинам 101–200 м (около 70,0%), что, несомненно, подтверждает значительное присутствие камбал глубже облавливаемых площадей (рис. 3.1.4).

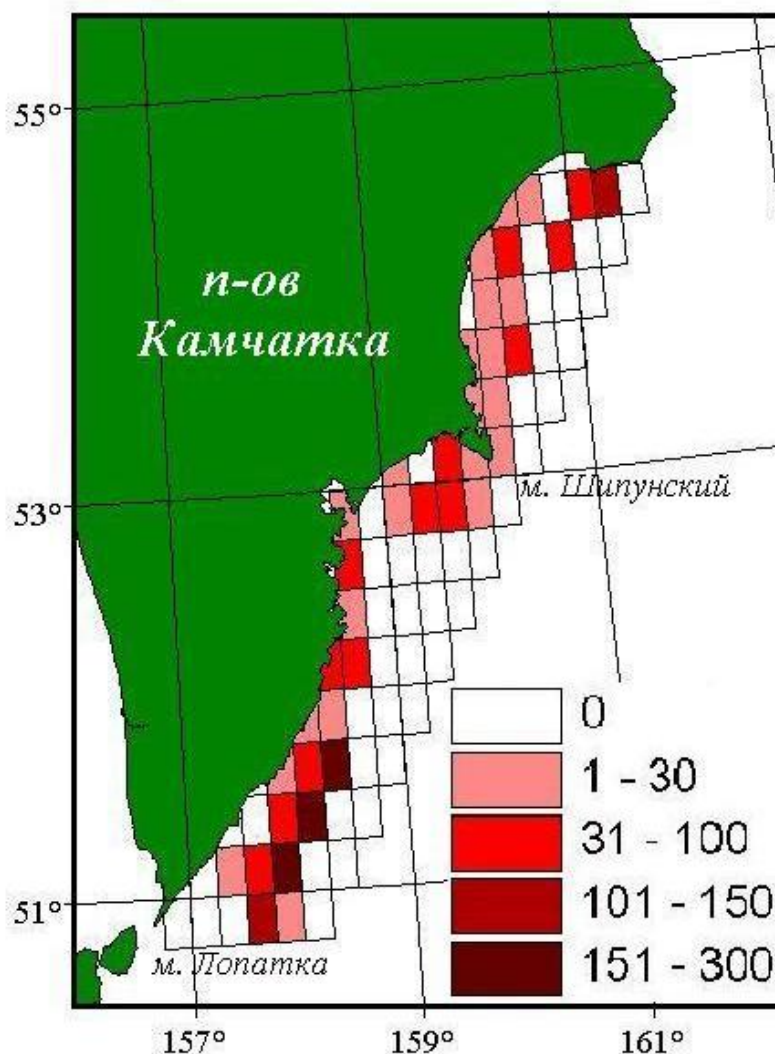


Рисунок 3.1.3 – Среднемноголетнее распределение уловов (кг/ч траления) узкозубой палтусовидной камбалы *Hippoglossoides elassodon* в тихоокеанских водах Камчатки в 2016–2020 гг.

Будучи эврибатным видом *H. elassodon* совершает ярко выраженные сезонные миграции: в холодный период придерживается больших глубин, чем в теплый (Дьяков, 2006; Орлов и др., 2010). В этой связи и уловы *H. elassodon* на мелководье невелики, т.к. высокое обилие наблюдается в интервале 100–300 м, а тип распределения носит мозаичный характер (Овчеренко, Саушкина, 2021).

Таким образом, можно заключить, что в районе исследований *H. elassodon* предпочитает обитать в холодной и тёплой промежуточных водных массах (глубины залегания которых указаны в табл. 2.1).

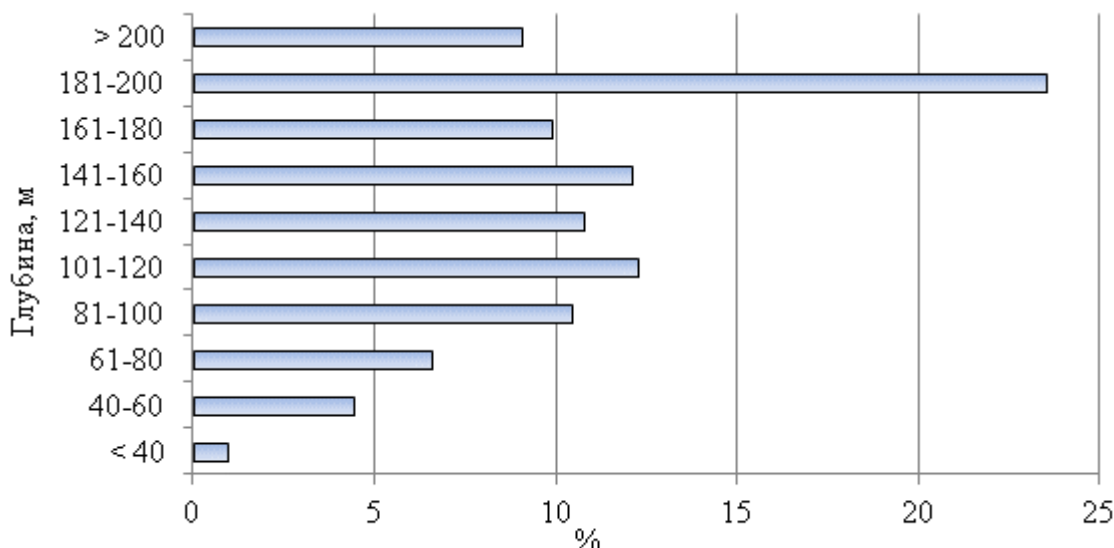


Рисунок 3.1.4 – Батиметрическое распределение узкозубой палтусовидной камбалы *Hippoglossoides elassodon* в тихоокеанских водах Камчатки в 2016–2020 гг.

P. quadrituberculatus считается широкобореальным тихоокеанским элиторальным видом, который встречается на глубинах 1–600 м (Федоров, Шейко, 2000; Дьяков, 2011). Обитает в Беринговом, Охотском и Японском (на юг до зал. Петра Великого и о. Хоккайдо) морях, а также у тихоокеанского побережья Камчатки, Курильских и северных Японских о-вов. В приамериканском районе отмечена от зал. Аляска и прилегающих Алеутских о-вов до юго-западной части Чукотского моря (Моисеев, 1953; Фадеев, 1987; Дьяков, 2007, 2011; Mecklenburg et al., 2016).

Согласно результатам учетных работ, проведенных летом, *P. quadrituberculatus* встречается почти на всей акватории заливов Юго-Восточной Камчатки (рис. 3.1.5) на глубинах от 27 до 214 м. Максимальный улов (454 кг/ч траления) был зарегистрирован в северной части Кроноцкого залива на глубине 84 м. Наибольшие скопления вида отмечены в трех батиметрических диапазонах: 27–60 (28,1%), 81–120 (28,6%) и 161–180 м (21,3%) (рис. 3.1.6). Глубже 180 м уловы оказались существенно ниже (1,2%). Согласно опубликованным данным

(Моисеев, 1953; Овчеренко, Саушкина, 2021), во время летнего прогрева бóльшая часть рыб оставляет места зимовки и поднимается в верхнюю часть шельфовой зоны.

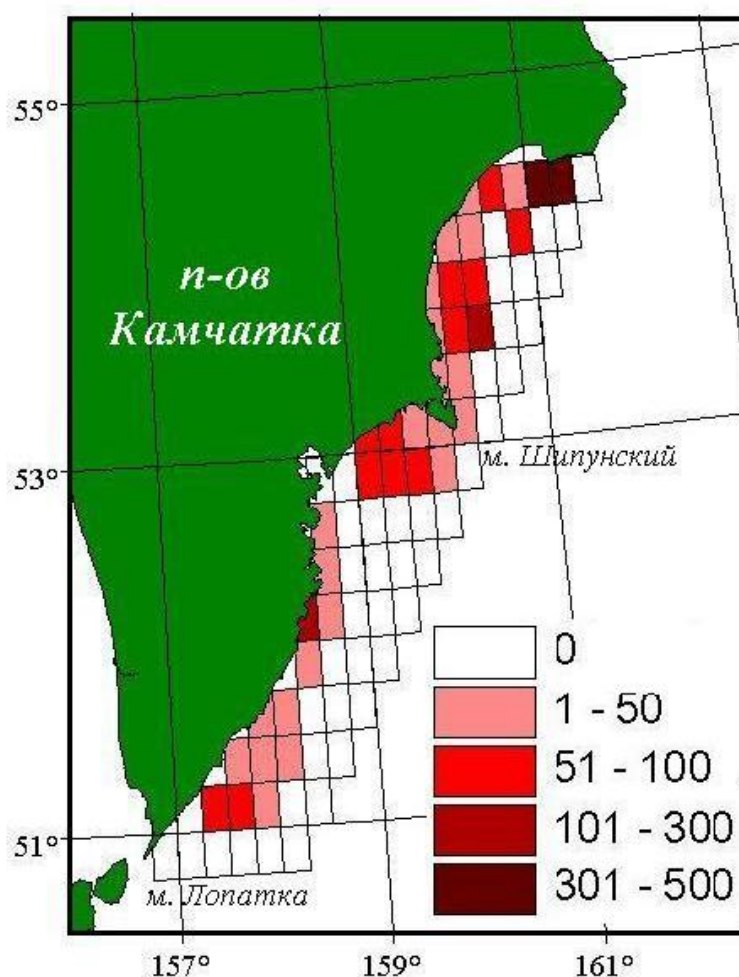


Рисунок 3.1.5 – Среднемноголетнее распределение уловов (кг/ч траления) четырехбугорчатой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* в тихоокеанских водах Камчатки в 2016–2020 гг.

Полученные результаты подтверждают сведения П.А. Моисеева (1953) о распределении *P. quadrituberculatus*. По данным упомянутого автора, благоприятные условия для существования этого вида расположены на восточнокамчатском шельфе, а именно в его северной части. Также, в соответствии с литературными источниками (Дьяков, 2006; Орлов, Токранов, 2014), *P. quadrituberculatus*, по сравнению с *H. elassodon*, предпочитает более мелководные участки, где проводит бóльшую часть жизни и лишь в зимний период смещается на глубину.

L. aspera является арктическо-бореальным элиторальным видом, который обитает вдоль азиатского побережья от япономорских вод п-ова Корея и с тихоокеанской стороны о. Хоккайдо до Британской Колумбии (о-ва Королевы Шарлотты) в северо-восточном секторе Пацифики, включая акваторию Охотского моря (за исключением Шантарских о-вов и средней части Курильской гряды) и Алеутского архипелага. Также отмечается в прилегающих районах Арктики, таких как восточная часть Чукотского моря и море Бофорта у м. Барроу (Моисеев, 1953; Quast, Hall, 1972; Линдберг, Фёдоров, 1993; Фадеев, 2005; Mecklenburg et al., 2007).

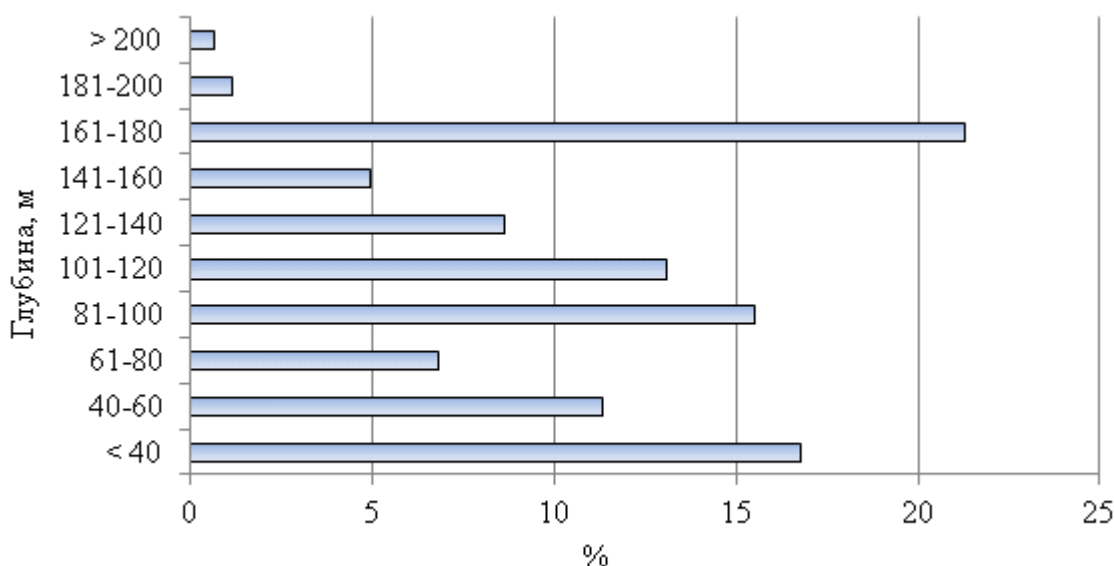


Рисунок 3.1.6 – Батиметрическое распределение четырехбугорчатой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* в тихоокеанских водах Камчатки в 2016–2020 гг.

L. aspera распространена неравномерно и образует значительные скопления в отдельных, порой удаленных друг от друга акваториях, в остальных случаях наблюдается в виде прилова (Фадеев, 1970). Тихоокеанские воды Камчатки как раз относятся к тем районам, где запасы этого вида невысоки. По результатам учетных съёмов на исследуемой акватории *L. aspera* присущ прерывистый характер распределения (рис. 3.1.7). Так, было отмечено (Овчеренко, Курбанов, 2022а), что наиболее значимые скопления (до 95 кг/ч траления) сосредоточены в Авачинском и Кроноцком заливах. У м. Шипунский уловы рыб были не столь высоки и редко достигали 10 кг/ч траления. Тем не менее, можно сказать, что в

районе исследований обитает несколько самостоятельных, обособленных друг от друга, группировок вида, среди которых наибольшую численность имеет камбала, обитающая в Кроноцком заливе. В пользу этого суждения может служить тот факт, что из-за слабо развитой шельфовой зоны у юго-восточного побережья Камчатки *L. aspera* не совершает протяжённых горизонтальных миграций, как это выражено, например, в охотоморских водах (Полутов, Пашкеев, 1967). Как и у многих других видов, ее основные скопления приурочены к глубоководным каньонам, расположенным в акваториях вдающихся в полуостров заливов, и в пределах которых камбала проводит зимовку. Стоит подчеркнуть, что поимки *L. aspera* вдоль участка от м. Поворотный до м. Лопатка были не столь существенны (до 30 кг/ч траления) по сравнению с другими районами, но имели неслучайный характер. В работе А.М. Орлова и А.М. Токранова (2014) отмечено, что в этом районе обитает локальная группировка вида, которая непрерывно встречалась в уловах на юг вплоть до Второго Курильского пролива, где наиболее многочислена у м. Лопатка, о-вов Шумшу и Парамушир (Орлов, 2010).

Как уже говорилось выше, *L. aspera* является представителем элиторального ихтиоцена, который в зависимости от сезона года и района обитания может жить на глубинах до 796 м. Вид образует плотные скопления чаще на шельфе и прилегающих участках материкового склона (Шейко, Фёдоров, 2000; Фадеев, 2005; Дьяков, 2006; Орлов, Токранов, 2014). По нашим данным, летом в уловах *L. aspera* отмечена в диапазоне 27–202 м, но наибольшая часть рыб проникала на глубины, не превышающие 60 м (69,0%) (рис. 3.1.8). Такой характер распределения обусловлен тем, что большинство особей локализуется на мелководье для нереста и питания, где также происходит развитие эмбрионов и нагул молоди (Моисеев, 1953; Полутов, Пашкеев, 1967). Поимки, зарегистрированные на глубинах более 200 м, носили единичный характер.

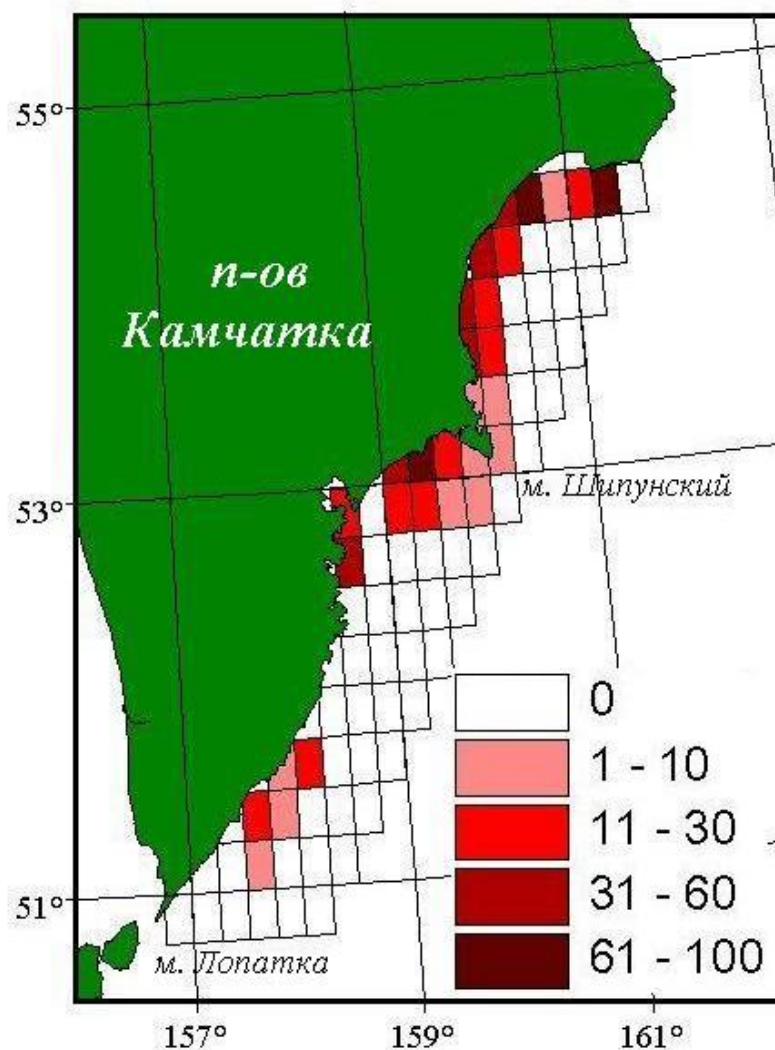


Рисунок 3.1.7 – Среднемноголетнее распределение уловов (кг/ч траления) желтоперой камбалы *Limanda aspera* в тихоокеанских водах Камчатки в 2016–2020 гг.

P. stellatus по характеру географического распространения, также как и *L. aspera*, является арктическо-бореальным видом. В Северной Пацифике ареал достаточно широк и простирается от Берингова пролива до п-ва Корея в Жёлтом и залива Вакаса в Японском морях, а также Токийского залива у о. Хонсю, включая всю охотоморскую акваторию, Курильскую, Командоро-Алеутскую островные дуги и тихоокеанское побережье Северной Америки (до Южной Калифорнии). В прилегающих районах Арктики отмечается в прибрежной полосе западной части Чукотского моря и море Бофорта (залив Куин-Мод, Канада) (Моисеев, 1953; Перцева-Остроумова, 1961; Bond, 1982; Mecklenburg et al., 2002, 2016). Основные участки обитания — сублитораль (глубины 10–30 м), но может встречаться и в

верхних отделах материкового склона до 375 м (Моисеев, 1953; Фадеев, 1971а; 1986, 1987; Allen, Smith, 1988; Шейко, Федоров, 2000).

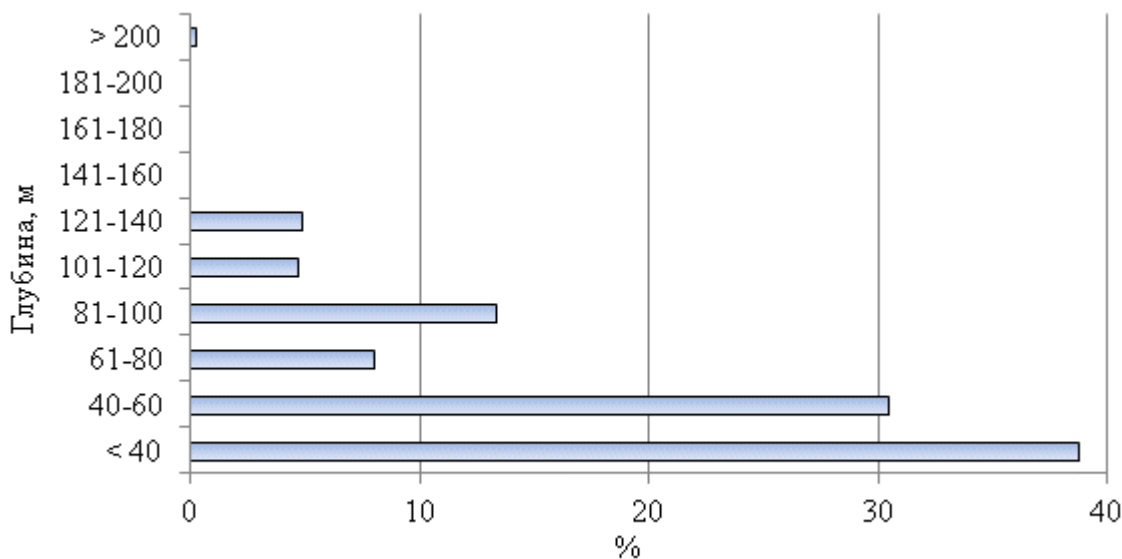


Рисунок 3.1.8 – Батиметрическое распределение желтоперой камбалы *Limanda aspera* в тихоокеанских водах Камчатки в 2016–2020 гг.

На основании данных, полученных нами ранее (Овчеренко, 2021а), следует, что основные поимки *P. stellatus* в районе исследований были зафиксированы на двух участках: северная часть Авачинского залива, куда впадают 3 пресных водотока (р. Налычева, р. Вахиль и р. Островная), и половина прибрежной акватории Кроноцкого, воды которой опресняют р. Жупанова и р. Кроноцкая (рис. 3.1.9).

Заметим, что в летний период *P. stellatus* в большом количестве наблюдается в опресненных мелководных заливах, озёрах, лагунах и устьях рек, от которых вверх по течению может удаляться на несколько десятков километров (Orcutt, 1950; Моисеев, 1953; Токранов, Базаркина, 2003; Кириллов и др., 2010). В приустьевых участках большинства камчатских пресных водотоков *P. stellatus* является одним из самых характерных и многочисленных представителей семейства камбаловых (Токранов, 1993, 2004).

Примечательно, что при смещении к южной части полуострова данный вид не встречался вовсе (рис. 3.1.9). Очевидно, это связано с отсутствием крупных стоков пресных вод, которые могли бы в значительной степени распреснять

тихоокеанский шельф и создавать благоприятные условия для обитания *P. stellatus*.

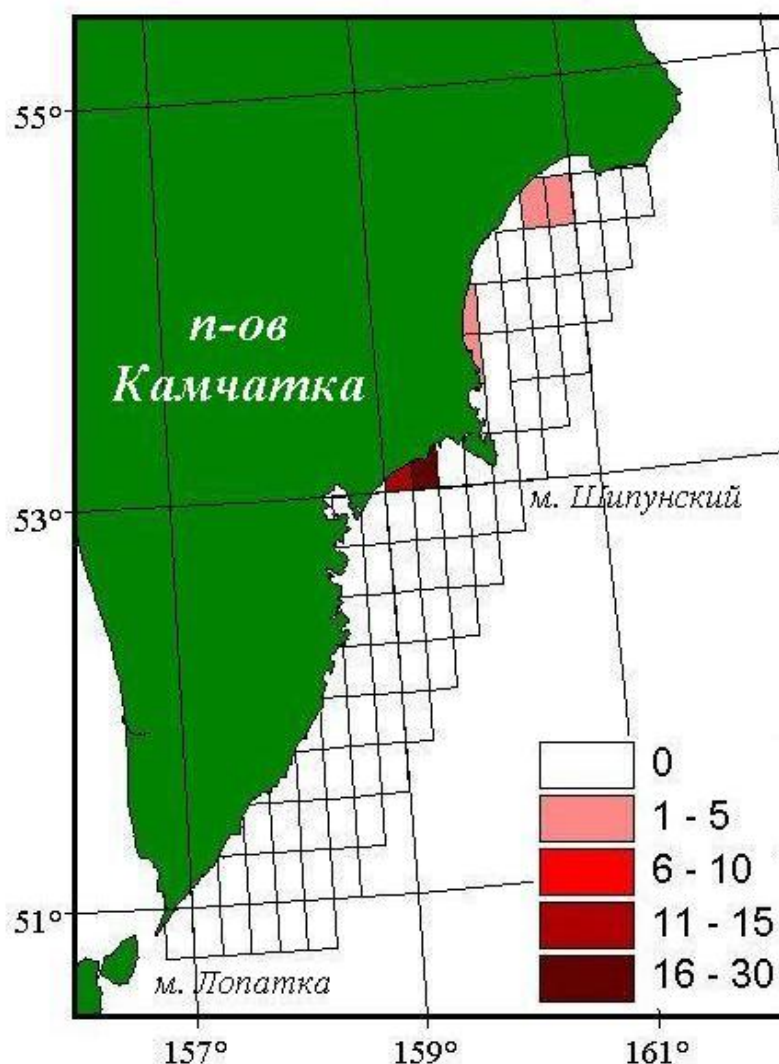


Рисунок 3.1.9 – Среднегодовое распределение уловов (кг/ч траления) звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в тихоокеанских водах Камчатки в 2016–2020 гг.

В исследуемом районе этот прибрежный вид встречался в батиметрическом диапазоне 27–140 м (рис. 3.1.10). По мере приближения к мелководью плотность рыб возрастала. Так, основная часть особей (70,0%) отмечена преимущественно на глубинах менее 40 м. Скопления *P. stellatus*, наблюдаемые в диапазоне 40–80 м, также были относительно высокими. Однако на глубинах более 80 м встречаемость вида была мала, а в уловах он был представлен единичными особями.

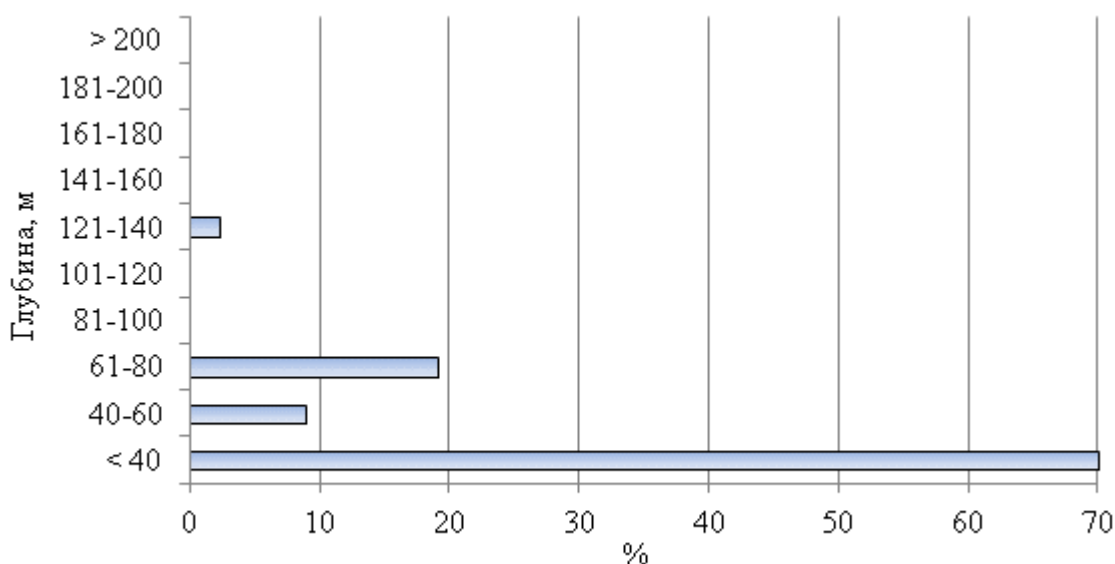


Рисунок 3.1.10 – Батиметрическое распределение звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в тихоокеанских водах Камчатки в 2016–2020 гг.

Подобный характер батиметрического распределения *P. stellatus* был зафиксирован и в других районах обитания. Например, в водах Западной Камчатки наибольшие скопления этого вида были отмечены на глубинах до 40 м (Дьяков, Дьякова, 2009), на шельфе северо-восточного побережья о. Сахалина — менее 30 м (Пометеев, 2004), а в западной части Берингова моря — до 20–25 м (Золотов, 2009, 2011).

Ареал *L. sakhalinensis*, в отличие от близкородственной *L. aspera*, менее масштабен и приурочен к северо-западной части Тихого океана: на юге от зал. Петра Великого в Японском море до Берингова пролива — на севере. Редко встречается и в юго-восточной части Чукотского моря у п-ова Аляска. В Охотском море этот вид является одним из доминирующих по численности среди камбал (Борец, 1997; Mecklenburg, 2002; Фадеев, 2005; Дьяков, 2007, 2011; Савин и др., 2011; Парин, 2014).

Характер распределения *L. sakhalinensis* у берегов Юго-Восточной Камчатки был схож с таковым *L. aspera*. В летние месяцы массовые скопления вида отмечены в Кроноцком и на севере Авачинского заливов (рис. 3.1.11). В то же время максимальные уловы (до 71,7 кг/ч траления) зафиксированы не вблизи берегов, как, например, у *L. aspera*, а на более мористых участках. Отсутствие в

южной части Авачинского залива, вплоть до м. Поворотный, а также низкие значения относительного обилия у юго-восточной оконечности Камчатки (до 15 кг/ч траления), очевидно, подтверждают правильность мнения А.М. Орлова и А.М. Токранова (2014) о проникновении *L. sakhalinensis*, обнаруженной на участке между 51° и 52° с.ш., из Охотского моря через мелководные Первый и Второй Курильский проливы.

Область вертикального распространения *L. sakhalinensis* в пределах ареала ограничена глубиной 360 м (Шейко, Федоров, 2000). За время проведения учетных работ в тихоокеанских водах Камчатки данный вид был встречен в батиметрическом диапазоне 28–190 м (рис. 3.1.12). Несмотря на то, что *L. sakhalinensis* летом мигрирует к берегу, значительное количество особей всё же остается в пределах больших глубин. Ранее было установлено (Овчеренко, Курбанов, 2022а), что основная доля рыб придерживается диапазона 40–120 м (53,8%). При этом наибольшей средней плотности *L. sakhalinensis* достигла в интервале глубин 81–140 м. В то же время в других районах обитания (например, у о. Сахалина и западного побережья Камчатки), летом она распределяется в верхних участках шельфа на глубинах до 100 м (Сафронов, Тарасюк, 1989; Дьяков, Дьякова, 2009; Асеева, 2010).

Известно, что по мере роста у данного вида происходит изменение типа питания — вторичный переход с бентосного на планктонное (Напазаков, 2015). Вследствие этого он часто в массовом количестве встречается в пелагиали (Борец, 2000; Фадеев, 2005). Вероятно, по этой же причине значительные уловы *L. sakhalinensis* в районе исследований были отмечены в относительно широком батиметрическом диапазоне.

M. proboscidea относится к сублиторальной группе рыб, обитая в пределах шельфа в течение всего года. В северной части Тихого океана ареал этого вида простирается достаточно широко: в Охотском и Беринговом морях, а также в океанических водах Камчатки и северных Курильских о-вов (Моисеев, 1953; Перцева-Остроумова, 1961; Черешнев и др., 2001). В прилегающих районах

Арктики он отмечен в Чукотском море и море Бофорта до пролива Дис (северо-западное побережье Канады) (Mecklenburg et al., 2016).

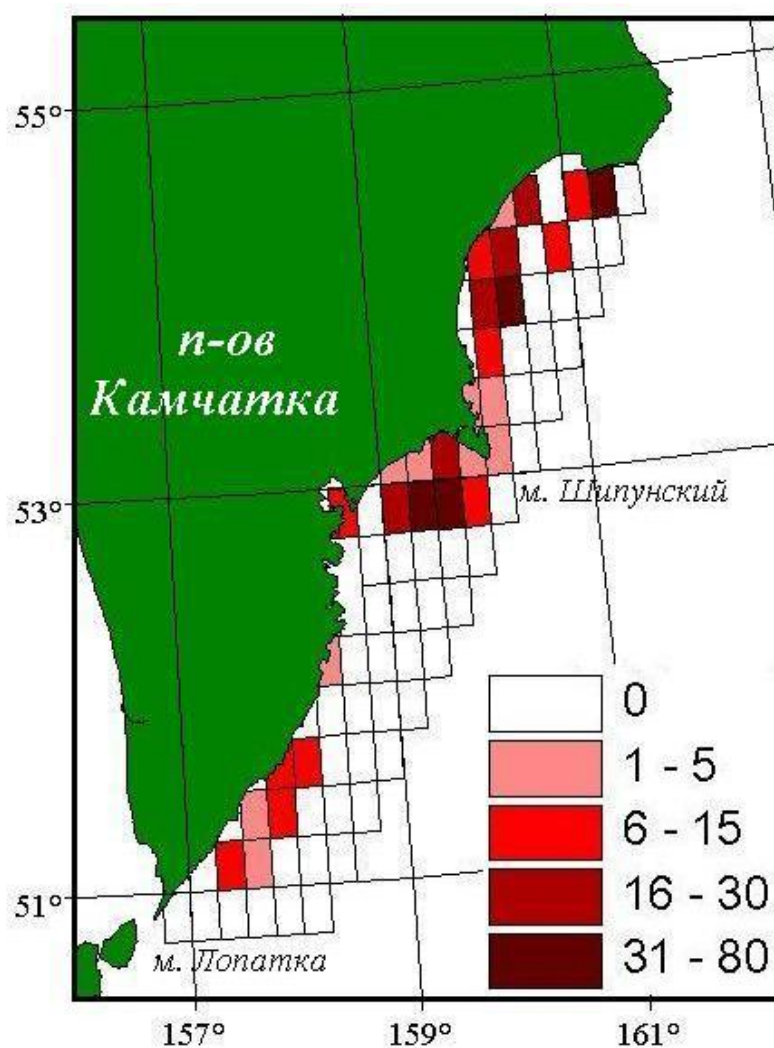


Рисунок 3.1.11 – Среднемноголетнее распределение уловов (кг/ч траления) сахалинской камбалы *Limanda sakhalinensis* в тихоокеанских водах Камчатки в 2016–2020 гг.

По нашим данным, в тихоокеанских водах Камчатки *M. proboscidea* была зарегистрирована только у м. Шипунский (северная часть Авачинского залива) и южнее бух. Ольга в Кроноцком заливе (рис. 3.1.13). Все поимки были приурочены к глубинам 27–62 м (рис. 3.1.14). Известно (Фадеев, 2005; Юсупов, 2013; Овчеренко, 2021б), что этот вид, как и рассмотренная ранее *P. stellatus*, встречается в пределах шельфа в приустьевых участках рек на глубинах до 50–60 м. Согласно нашим данным, подобный тип распределения свойственен *M. proboscidea* и в районе исследований. Почти 90,0% рыб были встречены на глубинах 27–50 м в Авачинском и Кроноцком заливах вблизи устьев рек.

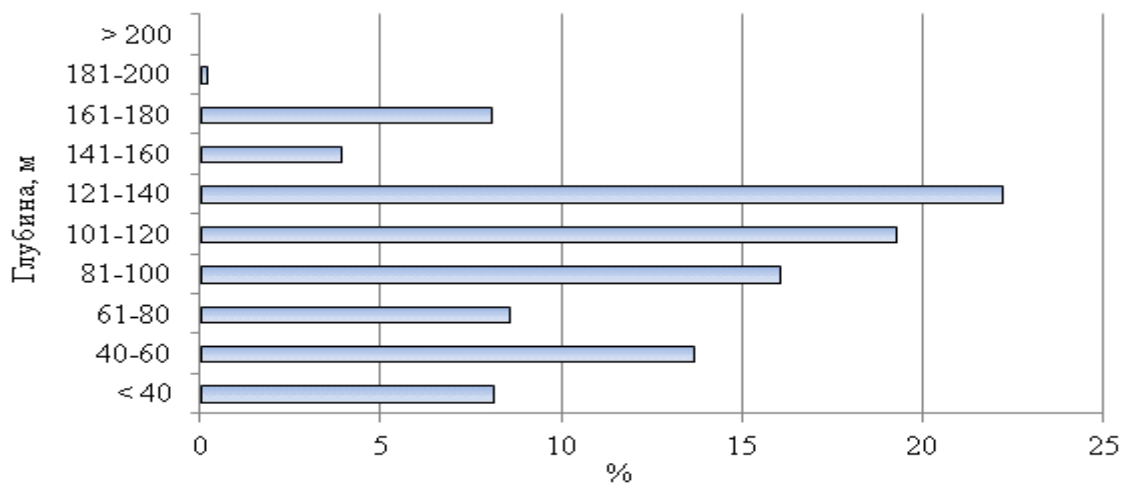


Рисунок 3.1.12 – Батиметрическое распределение сахалинской камбалы *Limanda sakhalinensis* в тихоокеанских водах Камчатки в 2016–2020 гг.

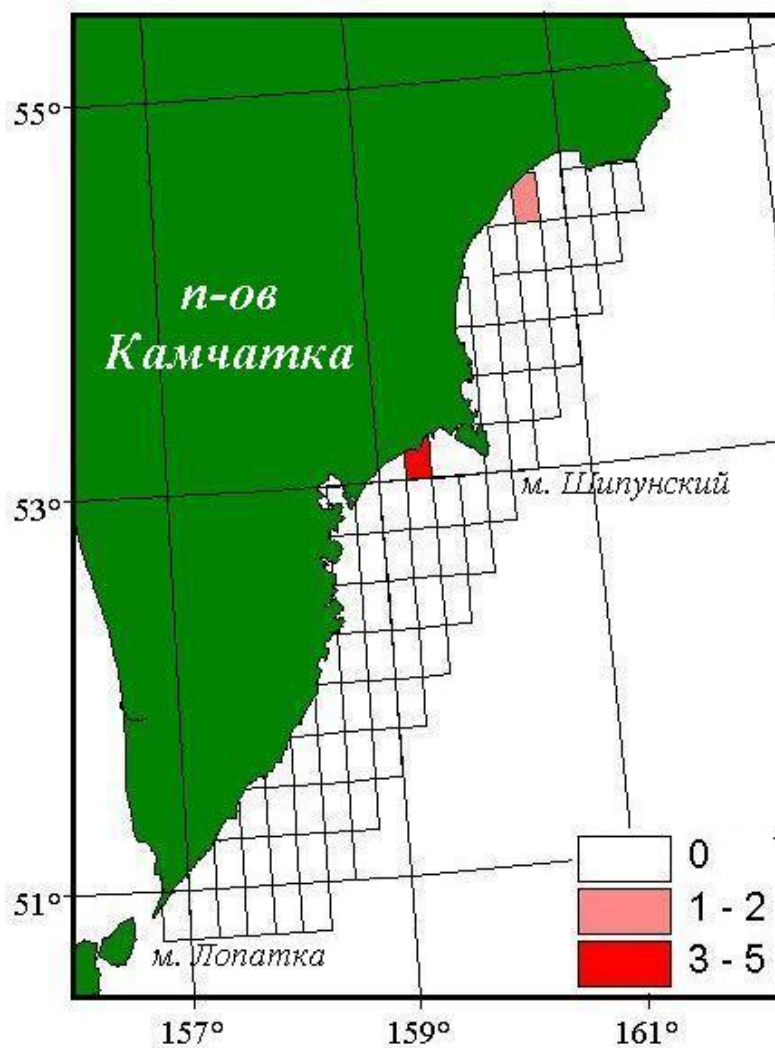


Рисунок 3.1.13 – Среднемноголетнее распределение уловов (кг/ч траления) хоботной камбалы *Mysopsetta proboscidea* в тихоокеанских водах Камчатки в 2016–2020 гг.

Заметим, что по сведениям Р.Р. Юсупова (2013), в северной части Охотского моря в летнее время этот вид в массе населяет более мелководные участки (7–15 м), но в отличие от вышеупомянутой *P. stellatus*, в устья рек не заходит. Очевидно, у юго-восточного побережья Камчатки особи *M. proboscidea* могут встречаться и на меньших глубинах, где учетные работы не проводили. Поэтому не исключается, что картина пространственного распределения данного вида в нашем случае представлена не полностью.

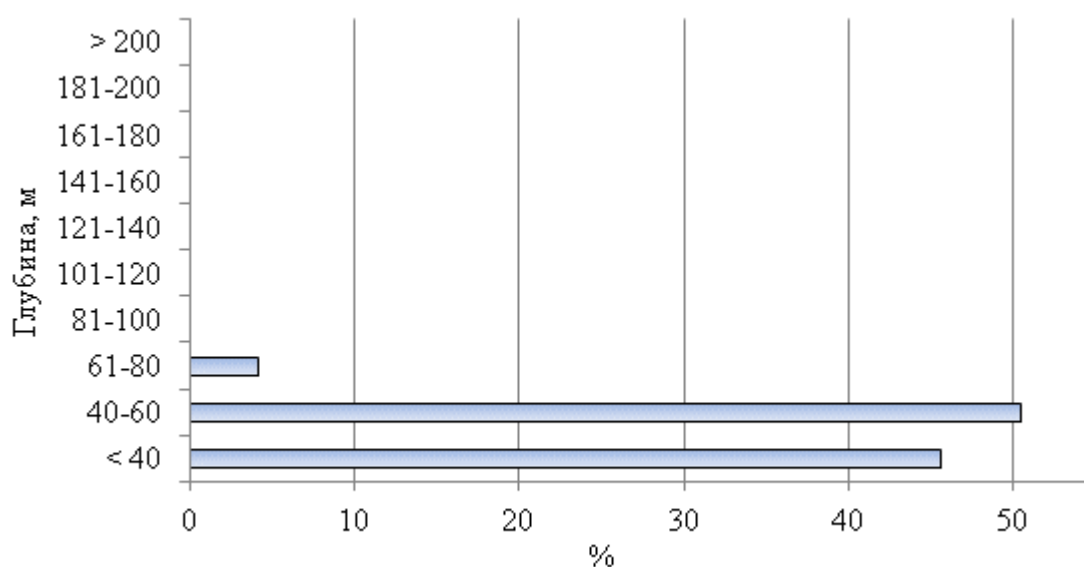


Рисунок 3.1.14 – Батиметрическое распределение хоботной камбалы *Myzopsetta proboscidea* в тихоокеанских водах Камчатки в 2016–2020 гг.

Подчеркнём, что в целом характер распределения *M. proboscidea* в тихоокеанских водах Камчатки подобен многим другим видам камбаловых, которые совершают весенние миграции от мест зимовки в сторону прибрежного мелководья, где происходит икрометание и питание (Моисеев, 1953; Полутов, Пашкеев, 1967; Швецов, 1978; Золотов, 2011).

Таким образом, в районе исследований в летний период для камбал, как и в других частях ареала, характерен относительно мелководный образ жизни. При этом в пределах шельфа они проводят большую часть жизненного цикла и лишь в зимний период опускаются глубже, распределяясь, в том числе, в верхней части материкового склона.

3.2. Распределение в зависимости от термических условий обитания

В жизни рыб температура играет огромную роль. Ее изменения сказываются на ходе обменных процессов, интенсивности дыхания, скорости переваривания пищи и т.д. (Никольский, 1974а). Помимо этого, температура воды имеет важное значение при сезонных перемещениях камбаловых, в основном на мелководье, где её колебания больше, чем на глубине (Gibson, 1997).

В период наших исследований отмечено изменение показателей относительного обилия камбал в зависимости от температуры придонных вод. При этом для некоторых видов зафиксирован разнонаправленный характер динамики численности и биомассы на единицу площади (рис. 3.2.1). В целом, на основании материалов, полученных в ходе учетных работ в августе–сентябре 1999 и 2002 гг., у исследуемых камбал можно выделить несколько групп, предпочитающих более близкие температурные условия. К первой следует отнести *L. polyxustra*, *P. quadrituberculatus* и *L. aspera*. Наибольшая плотность распределения этих видов отмечена преимущественно в диапазоне 4,0–6,0 °С (рис. 3.2.1А, В, Г). Вторая группа включает *P. stellatus*, *L. sakhalinensis* и *M. proboscidea*, относительная численность и биомасса которых высоки при температуре воды у дна 2,0–4,0 °С (рис. 3.2.1Д–Ж). Обособленным и более холодолюбивым является *H. elassodon*, образуя скопления повышенной плотности при значениях менее 2,0 °С (рис. 3.2.1Б).

Подробный анализ распределения *L. polyxustra* в зависимости от термических условий обитания показал, что наибольшие величины относительного обилия были характерны для интервала 3,0–6,0 °С. Однако при температуре воды выше 5,0 °С зафиксировано снижение биомассы, что объясняется наличием на этих участках дна значительного количества мелкоразмерных рыб (менее 20 см и средней массой 0,110 кг), а доля крупных особей длиной более 36 см была мала (табл. 3.2.1). Однако при температуре выше 6,0 °С в целом плотность скоплений *L. polyxustra* сократилась почти в 3 раза.

Заметим, что по данным Н.С. Фадеева (1987, 2005), эта камбала избегает сильно прогретые воды. В то же время немного другой точки зрения придерживаются А.О. Золотов с соавторами (2012), которые отнесли *L. polyxustra* к видам, предпочитающим узкий температурный диапазон, но связанный с относительно теплыми водными массами Тихого океана. Наши данные подтверждают именно это предположение.

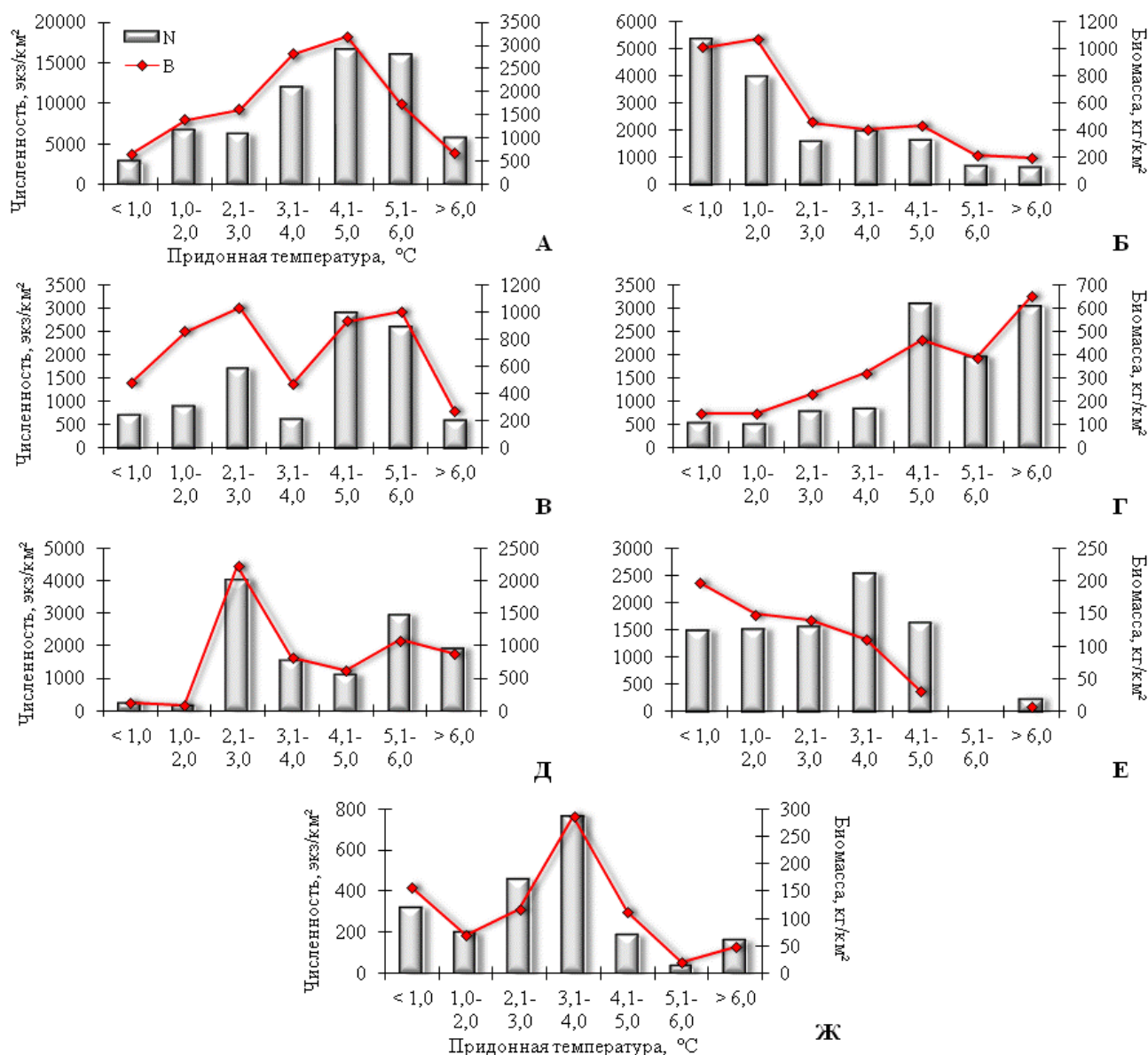


Рисунок 3.2.1 – Средняя плотность распределения камбал в зависимости от придонной температуры в тихоокеанских видах Камчатки в августе–сентябре 1999 и 2002 гг. (экз./км² и кг/км²): А — *L. polyxustra*, Б — *H. elassodon*, В — *P. quadrituberculatus*, Г — *L. aspera*, Д — *P. stellatus*, Е — *L. sakhalinensis*, Ж — *M. proboscidea*

Однако наблюдения в других частях ареала показывают иную картину распределения *L. polyxustra* в зависимости от термических условий обитания. Так,

по сведениям Ю.П. Дьякова (2011), в июне–сентябре в восточной части Охотского моря значительные концентрации этого вида были отмечены при температуре 1,0–2,5 °С, а при значениях выше 5,0 °С его особи практически не встречаются. В западноберинговоморском районе высокие уловы были характерны в интервале 2,0–4,0 °С. Подобные отличия, вероятно, связаны с разными гидрологическими режимами в перечисленных акваториях. Исходя из этого, предположение Н.С. Фадеева (1987, 2005) об избегании *L. polyustra* более тёплых вод можно считать отчасти вполне обоснованным. Кроме того, в предыдущих исследованиях было отмечено (Дьяков, 2006, 2011), что в летний период в тихоокеанских водах Камчатки и у Северных Курил высокая плотность *L. polyustra* характерна для диапазона 0,5–2,5 °С. Несовпадение наших данных и сведений упомянутого автора, возможно, обусловлены некоторыми различиями в сроках наблюдений (соответственно август–сентябрь и июль–сентябрь), либо отличными климато-океанологическими процессами в период проведения работ.

Известно, что в пределах ареала *P. quadrituberculatus* отмечена при температуре у дна от –1,5 до 12,0 °С (Линдберг, Фёдоров, 1993; Фадеев, 2005; Дьяков, 2011). По нашим данным, высокие показатели относительного обилия вида в августе–сентябре 1999 и 2002 гг. в тихоокеанских водах Камчатки были зафиксированы в двух диапазонах: 1,0–3,0 и 4,1–6,0 °С. Однако плотность распределения по численности при упомянутых значениях существенно отличалась, что обусловлено разными предпочтениями в условиях обитания особей различных размерных групп. Так, при температуре ниже 4,0 °С *P. quadrituberculatus* был представлен крупными особями длиной более 36 см, средняя масса которых превышала 0,6–0,8 кг, в то время как в интервале 4,1–6,0 °С доминировали рыбы размерами менее 25 см (табл. 3.2.1).

Ранее было отмечено (Zhang et al., 1998), что в восточной части Берингова моря мелкие особи этого вида обитают на прогревом мелководье, а более крупные распределены на больших глубинах. Учитывая результаты наших исследований, вероятно, это правило справедливо и для тихоокеанских вод Камчатки. Примечательно, что взрослые особи *P. quadrituberculatus* придерживаются

периферии «холодных линз» (участки дна с отрицательными или близкими к ним температурами), а по мере их размывания в летний период за счёт прогрева мигрирует в районы, где преобладают охлажденные воды (Фадеев, 1987). В связи с этим, данный вид нередко проникает в пределах ареала далеко на север.

Таблица 3.2.1 – Соотношение (%) различных размерных групп и средняя масса камбал в зависимости от термических условий обитания в тихоокеанских водах Камчатки в августе–сентябре 1999 и 2002 гг.

Размерные группы, см	Придонная температура, °С							n, экз.
	< 1,0	1,0–2,0	2,1–3,0	3,1–4,0	4,1–5,0	5,1–6,0	> 6,0	
<i>Lepidopsetta polyxstra</i>								
< 20	25,86	25,86	16,36	19,66	1,18	11,08	–	758
20–25	39,91	29,77	12,61	12,07	3,69	1,89	0,06	2220
26–30	43,91	26,38	11,04	14,21	2,68	1,70	0,08	1232
31–35	35,28	38,83	9,19	12,52	3,13	0,84	0,21	479
36–40	36,36	37,73	13,18	10,45	2,28	–	–	220
> 40	44,79	30,21	23,96	1,04	–	–	–	96
Средняя масса, г	0,244	0,213	0,267	0,242	0,196	0,110	0,120	
<i>Hippoglossoides elassodon</i>								
< 20	60,26	33,55	1,95	4,13	0,11	–	–	921
20–25	68,26	24,89	1,91	4,49	0,29	–	0,16	1358
26–30	60,87	24,72	6,96	7,08	0,12	0,13	0,12	805
31–35	53,30	29,30	9,89	6,96	0,19	0,18	0,18	546
36–40	37,95	49,40	8,44	3,61	–	0,60	–	166
> 40	43,59	51,28	2,57	2,56	–	–	–	39
Средняя масса, г	0,189	0,273	0,291	0,209	0,277	0,33	0,314	
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>								
< 20	–	66,67	–	–	33,33	–	–	3
20–25	12,22	24,44	25,56	5,56	26,67	1,11	4,44	90
26–30	21,51	27,96	24,73	13,98	9,14	1,08	1,60	186
31–35	29,92	34,85	21,21	5,30	6,82	1,52	0,38	264
36–40	46,27	35,32	10,45	3,98	2,98	–	1,00	201
41–45	40,16	47,24	7,09	3,15	1,57	–	0,79	127
46–50	36,67	48,89	10,00	4,44	–	–	–	90
> 50	26,67	64,44	6,67	2,22	–	–	–	45
Средняя масса, г	0,689	0,984	0,616	0,854	0,324	0,391	0,470	
<i>Limanda aspera</i>								
< 20	8,97	3,45	6,21	11,72	28,97	37,23	3,45	145
20–25	25,25	15,15	10,10	7,07	8,59	32,83	1,01	198
26–30	32,65	20,41	6,12	6,63	8,16	22,46	3,57	196
31–35	23,58	14,15	2,83	10,38	1,89	44,34	2,83	106
36–40	32,26	22,58	6,45	3,23	6,44	25,81	3,23	31
> 40	20,00	20,00	–	20,00	20,00	20,00	–	5
Средняя масса, г	0,284	0,302	0,293	0,404	0,151	0,200	0,216	
<i>Platichthys stellatus</i>								
< 20	–	–	–	–	–	100,00	–	1
20–25	25,00	–	8,33	16,67	–	50,00	–	12
26–30	20,00	7,50	20,00	15,00	5,00	20,00	12,50	40

Размерные группы, см	Придонная температура, °С							n, экз.
	< 1,0	1,0–2,0	2,1–3,0	3,1–4,0	4,1–5,0	5,1–6,0	> 6,0	
31–35	4,55	13,64	29,55	18,18	2,27	20,45	11,36	44
36–40	11,90	9,52	30,95	23,81	2,39	16,67	4,76	42
> 40	10,00	–	50,00	–	–	20,00	20,00	10
Средняя масса, г	0,515	0,578	0,555	0,519	0,570	0,378	0,461	
<i>Limanda sakhalinensis</i>								
< 10	100,00	–	–	–	–	–	–	2
10–15	29,20	26,99	16,37	22,12	4,88	–	0,44	226
16–20	29,89	38,27	7,26	24,30	–	–	0,28	358
21–25	60,40	33,58	6,02	–	–	–	–	399
26–30	81,05	13,16	5,26	0,53	–	–	–	190
> 30	97,50	2,50	–	–	–	–	–	40
Средняя масса, г	0,132	0,100	0,091	0,044	0,020	–	0,035	
<i>Myzopsetta proboscidea</i>								
< 20	–	–	–	100,00	–	–	–	2
20–25	–	16,67	16,66	50,00	–	–	16,67	6
26–30	7,68	19,23	30,77	34,62	3,85	–	3,85	26
31–35	46,67	26,67	6,66	13,33	–	–	6,67	15
> 35	66,67	–	–	–	16,66	16,67	–	6
Средняя масса, г	0,499	0,363	0,260	0,387	0,617	0,650	0,309	

Примечание. n — количество рыб.

По сравнению с двумя вышерассмотренными камбалами, *L. aspera* обладает довольно широкой термотолерантностью. Температуры на значительной части ареала, при которых отмечается данный вид, варьируют от $-1,7$ до $13,0$ °С (Токранов, Полутов, 1984; Курдюков, 1996; Love et al., 2016). В водах Японского моря «верхней» границей встречаемости считается $18,0$ – $19,0$ °С (Фадеев, 1987). В период исследований в тихоокеанских водах Камчатки высокие значения относительного обилия *L. aspera* как по численности, так и биомассе были выявлены для участков с температурой выше $4,0$ °С. При её уменьшении плотность скоплений резко сокращалась. Таким образом, батиметрическое распределение вида (см. рис. 3.1.8) тесно связано с термическими условиями обитания. Примечательно, что во всех диапазонах температур *L. aspera* была представлена почти всеми размерными группами (см. табл. 3.2.1). Данное обстоятельство в целом может указывать на пластичность вида по отношению к термическому режиму. Известны случаи, когда у западного побережья Сахалина и в юго-восточной части Берингова моря молодь *L. aspera* зимой оставалась на мелководных участках, где температура у дна была близка к 0 °С (Фадеев, 2005).

P. stellatus также является видом, способным переносить значительные колебания температуры придонных вод. У берегов Камчатки летом она встречается в достаточно широком диапазоне — от 1,0 до 15,0–20,0 °С (Моисеев, 1953; Токранов, Полутов, 1984), а в зимне-весенний период — от 0 до 1,5 °С (Золотов, 2011). Минимальные температуры в некоторых районах обитания достигают –1,8 °С (Love at al., 2016). По нашим данным, в тихоокеанских водах Камчатки в августе–сентябре отмечено два пика относительного обилия *P. stellatus*: в интервалах 2,1–3,0 °С и более 5,0 °С (см. рис. 3.2.1Д), что обусловлено некоторыми отличиями в распределении особей разных размерных групп. Так, в первом диапазоне преобладали рыбы длиной 31–40 см, средняя масса которых составила 0,555 кг. На участках шельфа, где температура придонных вод была выше 5,0 °С, доминировали особи размерами 20–35 см (см. табл. 3.2.1). В целом в период исследований *P. stellatus* наблюдался в термическом диапазоне 0,5–8,2 °С. Не исключено, что эти показатели не являются предельными, поскольку летом прибрежная зона (до 20–30 м), где плотность вида может быть достаточно высока, хорошо прогревается, и температура воды у дна нередко достигает 9,0–11,0 °С (Гамутилов, 1959).

Согласно сведениям литературы (Дьяков, 2006, 2011; Орлов, Токранов, 2014), среди камбаловых *L. sakhalinensis* относится к глубоководно-холодноводному комплексу. В летний период в восточной части Охотского моря высокая плотность скоплений для данного вида характерна при температуре от –1,0 до 1,0 °С, а в тихоокеанских водах Камчатки и у северных Курильских он многочислен в интервале 0–2,0 °С. Вместе с тем, температурные условия обитания *L. sakhalinensis* в целом по ареалу колеблются в пределах –1,6–10,6 °С (Лидберг, Фёдоров, 1993).

В ходе наших исследований относительное обилие вида было высоким при температуре 0,5–5,0 °С, что не совсем согласуется с приведенными выше данными. Максимальный рост численности на единицу площади отмечен в диапазоне 3,1–4,0 °С, сопровождавшийся при этом снижением биомассы при значениях выше 1,0 °С (см. рис. 3.2.1). Как и в случае с *P. quadrituberculatus*,

полученные результаты можно объяснить различиями в условиях обитания особей разных размерных групп. В интервале 3,1–4,0 °С в уловах преобладали рыбы длиной 10–20 см, средняя масса которых составила менее 0,050 кг. При температуре менее указанного диапазона доля особей размерами более 21 см была значительно выше. Средняя масса варьировала в пределах 0,091–0,132 кг (см. табл. 3.2.1).

M. proboscidea хоть и считается теплолюбивым видом, но диапазон температур в пределах ареала, при котором он отмечается, довольно широк и изменяется от –1,8 до 11,7 °С (Моисеев, 1953; Mecklenburg et al, 2016; Love et al., 2016). Высокая плотность скоплений в восточной части Охотского моря летом зафиксирована в диапазоне 2,0–6,0 °С, а в водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки — 6,0–8,0 °С (Дьяков, 2002, 2011; Дьяков, Дьякова, 2009). Придонная температура, сопутствующая значительным концентрациям *M. proboscidea* в период наших исследований, оказалась несколько ниже по сравнению с данными, упомянутыми в литературе. Так, высокие показатели средней плотности вида в августе–сентябре 1999 и 2002 гг. зафиксированы в интервале 3,1–4,0 °С (см. рис. 3.2.1). В целом динамика относительной численности и биомассы была одинаковой во всех диапазонах температур.

По распределению особей в зависимости от термических условий обитания отличным от всех остальных рассматриваемых нами видов камбал был *H. elassodon*. Несмотря на достаточно схожий с *P. stellatus* общий диапазон встречаемости в период исследований (0,3–8,2 °С), с увеличением температуры плотность скоплений резко снижалась, особенно при значениях выше 2,0 °С (см. рис. 3.2.1). Примечательно, что динамика изменения относительного обилия по численности аналогична таковой по биомассе. Однако средняя масса особей с увеличением температуры росла (с 0,189 до 0,333 кг), что обусловлено постепенным преобладанием средне- и крупноразмерных рыб на более прогретых участках дна (см. табл. 3.2.1).

Как упоминалось выше, в тихоокеанских водах Камчатки данный вид предпочитает обитать в холодной и теплой промежуточных водных массах,

температура которых варьирует от 0,3 до 3,5 °С (см. табл. 2.1). Температурные условия обитания, где нами зафиксированы наиболее плотные скопления *H. elassodon*, полностью укладываются в указанные пределы. Относительно близкие значения (0,6–2,0 °С) в летний период приводит А.М. Орлов с соавторами (2010) для вод, прилегающих к северным Курильским островам и юго-восточной оконечности Камчатки. В целом в пределах ареала этот вид встречается при температуре воды у дна от –1,2 до 8,5 °С, а массово наблюдается при значениях, не превышающих 3,0–3,5 °С (Токранов, Полутов, 1984; Фадеев, 1987, 2005; Дьяков, 2011)

Сравнение полученных данных о распределении камбал в зависимости от термических условий обитания с литературными сведениями показало разницу таковых не только среди рассматриваемых видов, но и в пределах ареала каждого из них. При этом достаточно высокая численность в акваториях с разными гидрологическими и климато-океанологическими режимами лишь подтверждает их высокую степень адаптированности к тем или иным условиям среды. Возможно, существуют различия в характере вышеописанного распределения камбал из-за межгодовых изменений гидрологического режима вод у тихоокеанского побережья Камчатки. Однако для их установления необходимы дополнительные исследования.

4. НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ БИОЛОГИИ ОСНОВНЫХ ВИДОВ КАМБАЛ

Информация об особенностях биологии рассматриваемых видов камбал в тихоокеанских водах Камчатки фрагментарна и сведена к обобщенным и осредненным данным, а некоторые аспекты не исследованы вовсе. Таким образом, в данной главе будут рассмотрены не только размеры и возраст, но и такие практически неизученные стороны их биологии, как половое созревание и соотношение полов.

4.1. Длина, масса тела, возраст

L. polyxustra относится к группе крупных видов семейства Pleuronectidae, обитающих в дальневосточных морях, наравне с палтусами, звездчатой и четырехбугорчатой камбалами. Некоторые особи достигают размеров 69 см и 3,2 кг (Моисеев, 1953; Фадеев, 1971а, 1987, 2005; Orr, Matarese, 2000; Антонов, 2011).

По данным предыдущих исследований (Датский, Андронов, 2007; Антонов, 2011; Золотов, Дубинина, 2012; Датский, Мазникова, 2017), в западной части Берингова моря *L. polyxustra* встречалась при длине от 9 до 57 см, где основной вклад вносили рыбы размером 29–40 см и массой 300–800 г в возрасте 10–14 лет. Согласно результатам Н.П. Антонова (2011), в заливах Юго-Восточной Камчатки в промысловых уловах длина *L. polyxustra* составила 15–52 см, а масса — 0,050–2,200 кг, среди которых доминировали среднеразмерные особи — 23–32 см и 0,150–0,550 кг соответственно. У берегов Западной Камчатки длина камбал варьировала от 30 до 52 см, где преобладали рыбы 40–46 см, а средний размер составил 41,7 см (Моисеев, 1953).

По результатам наших исследований, у юго-восточного побережья Камчатки размерный состав *L. polyxustra* в учётных и промысловых уловах был представлен как мелкими, так и крупными рыбами. Их длина изменялась от 6 до 62 см со средними показателями 26,8 и 30,3 см соответственно (рис. 4.1.1). Основу уловов (более 40,0%) формировали рыбы размерной группы 24–32 см.

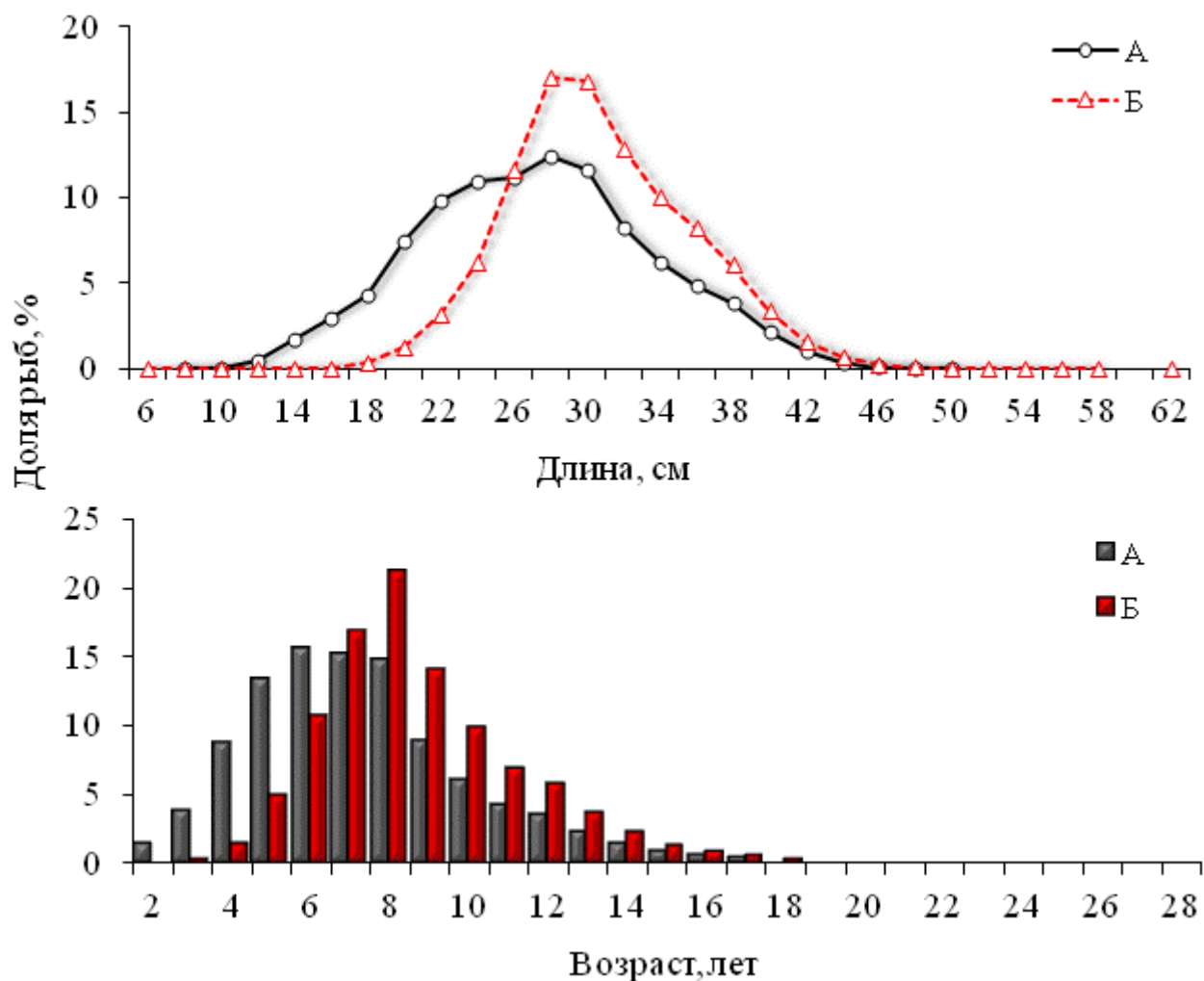


Рисунок 4.1.1 – Многолетний размерно-возрастной состав северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* в тихоокеанских водах Камчатки по данным учетных съемок (А) ($M = 26,8 \pm 0,05$ см и 7,3 лет; $n = 16733$ экз.) и промысловых уловов (Б) ($M = 30,3 \pm 0,01$ см и 8,7 лет; $n = 180328$ экз.)

По сведениям А.О. Золотова и А.Ю. Дубининой (2012), предельный возраст *L. polyxustra* у берегов Юго-Восточной Камчатки составил 31 год. Тем временем, по нашим данным, в районе исследований этот показатель был определен в 28 лет (зафиксирован у одной особи длиной 43 см) (см. рис. 4.1.1, табл. 4.1.1), что в целом сопоставимо с ранее опубликованными сведениями (Золотов, 2006, 2007а, 2010). Доминирующая группа по результатам съемок была представлена рыбами в возрасте 5–8 лет (около 60,0%). Доля 2–4-годовалых особей составляла 13,7%. В промысловых уловах доминировали когорты 7–9 лет (51,8%).

Таким образом, в исследуемый период размерно-возрастной состав *L. polyxustra* состоял в основном из среднеразмерных и средневозрастных групп.

При этом данное правило справедливо для разных орудий лова, что было установлено нами ранее (Овчеренко, 2018а, 2018б).

H. elassodon имеет несколько меньшие размеры, чем, например, *L. polyxustra*. Предельный показатель составляет 56 см (Фадеев, 1987; Линдберг, Фёдоров, 1993). Известно, что у западного побережья Камчатки этот вид в уловах отмечен длиной от 14 до 50,5 см (Моисеев, 1953; Антонов, 2011), а в северо-западной части Берингова моря — 6–50 см (Датский, Мазникова, 2017). У юго-восточной оконечности Камчатки и северных Курильских островов длина особей *H. elassodon* изменялась от 10 до 49 см, а средний показатель составил 28,8 см (Орлов и др., 2010). Максимальная продолжительность жизни оценивается в 32 года. Однако подобные случаи характерны для восточной части Берингова моря (Munk, 2001). В дальневосточных водах возраст этого вида не превышает 23 лет (Золотов, 2010).

По нашим данным, запас *H. elassodon* состоял из рыб размером от 6 до 52 см (рис. 4.1.2). Доминировали особи длиной 26–32 см, составляя более 40,0% в уловах. При сравнении с уже опубликованными сведениями по размерным составам вида в других районах обитания можно отметить, что в тихоокеанских водах Камчатки встречались более крупные особи *H. elassodon*. Возрастные составы по данным учетных и мониторинговых работ были представлены 2–20-летними особями, а основную долю формировали рыбы в возрасте 8–11 лет (35,3%). Заметим, что на рисунке 4.1.2 существенно выделяется высокая доля (40,8%) 3–5-годовалых когорт. Вероятно, эти сведения не совсем достоверны, ввиду небольшого числа просмотренных отолитов рыб длиной менее 20 см, результаты определения возраста которых являются частью размерно-возрастного ключа. На приведенном графике также видно, что в промысловых уловах *H. elassodon* был представлен значительным количеством (14,5%) особей из старшевозрастных групп (13–20 лет).

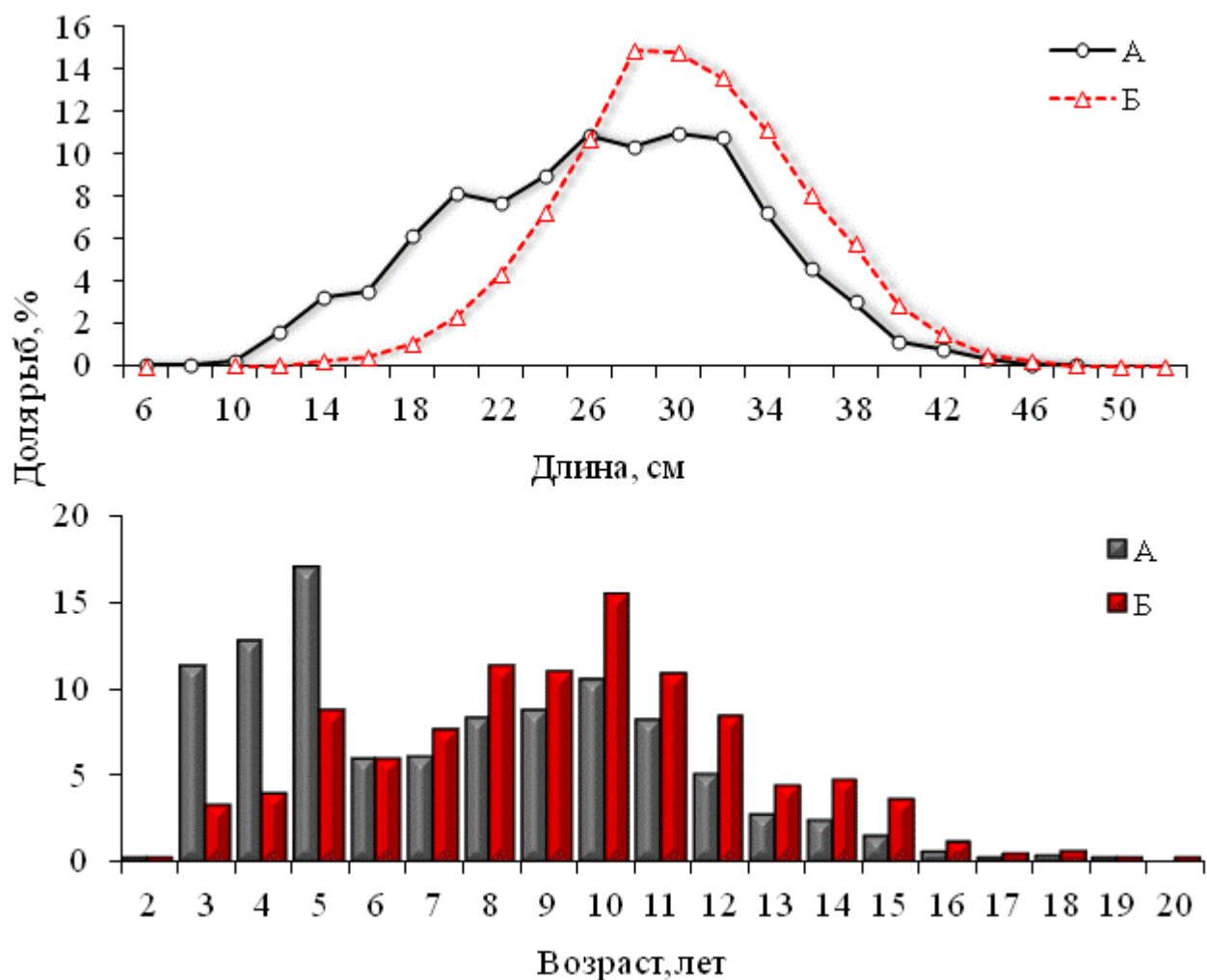


Рисунок 4.1.2 – Многолетний размерно-возрастной состав узкозубой палтусовидной камбалы *Hippoglossoides elassodon* в тихоокеанских водах Камчатки по данным учетных съемок (А) ($M = 26,1 \pm 0,02$ см и 7,4 лет; $n = 2545$ экз.) и промысловых уловов (Б) ($M = 29,8 \pm 0,10$ см и 9,2 лет; $n = 24123$ экз.)

P. quadrituberculatus является одной из самых крупных видов камбал, обитающих в дальневосточных водах. В Беринговом море ее наибольшая длина и масса составляют 62 см и 3,5 кг (Моисеев, 1953; Фадеев, 1984, 2005), у берегов Западной Камчатки эти показатели достигают 64 см и 4,1 кг (Антонов, 2011), а у юго-восточной оконечности Камчатки и северных Курильских островов — соответственно 58 см и 2,6 кг (Орлов, Токранов, 2014). Наряду с *L. polyustra* и *H. elassodon*, *P. quadrituberculatus* относится к долгоживущим видам. Предельный возраст составляет 37 лет, который зафиксирован в северо-восточной части Тихого океана (Love et al., 2016).

В период наших исследований длина *P. quadrituberculatus* варьировала от 16 до 60 см. По результатам донных траловых съемок и мониторинговых работ основная часть (более 30,0%) была представлена рыбами практически одних и тех же размерных групп — 34–38 см и 32–38 см соответственно (рис. 4.1.3). Наибольший отмеченный нами возраст этой камбалы составил 21 год. Обычно же в уловах были встречены 7–14-летние особи (более 60,0%).

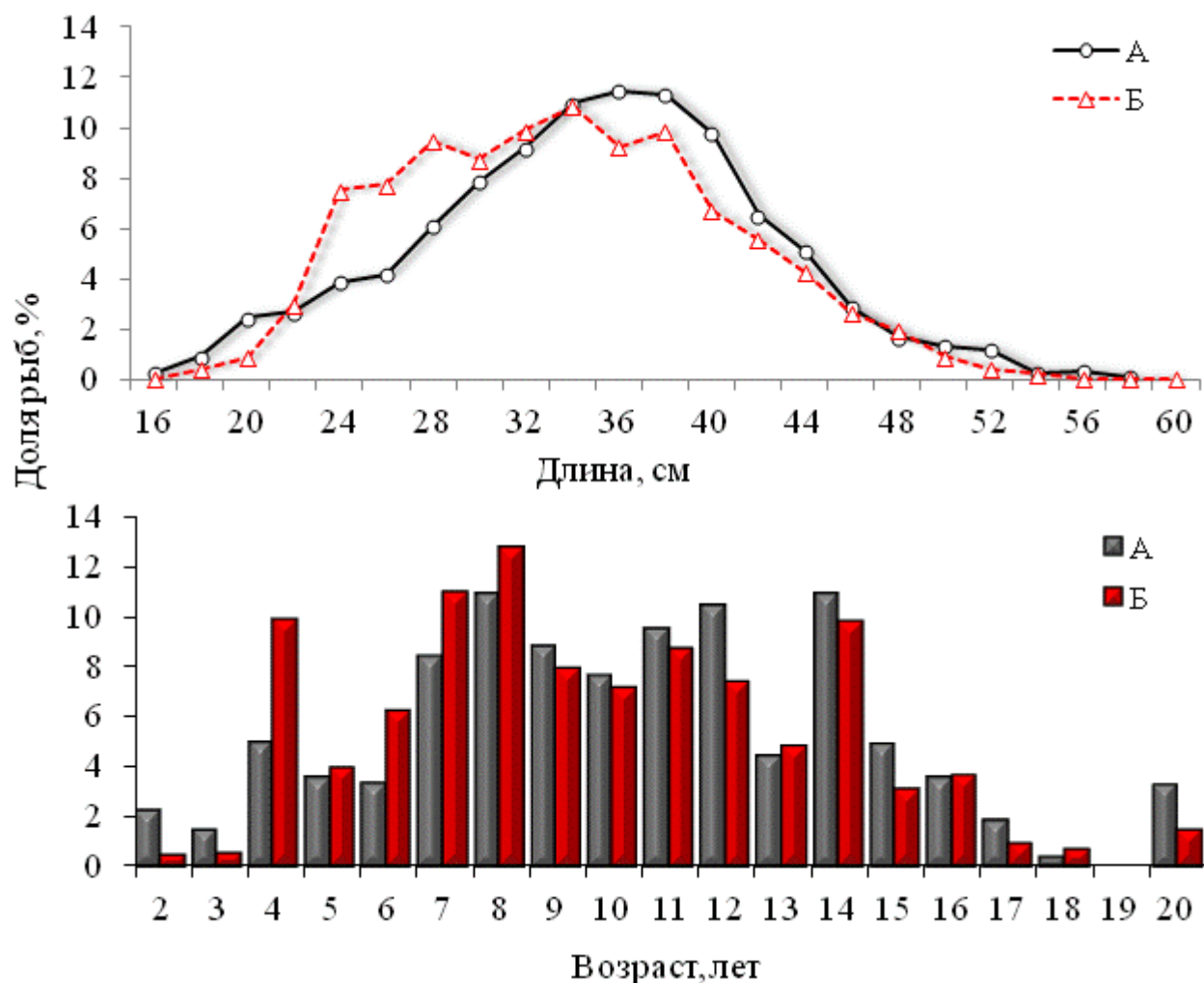


Рисунок 4.1.3 – Многолетний размерно-возрастной состав четырехбугорчатой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* в тихоокеанских водах Камчатки по данным учетных съемок (А) ($M = 34,6 \pm 0,12$ см и 10,4 лет; $n = 2212$ экз.) и промысловых уловов (Б) ($M = 33,2 \pm 0,12$ см и 9,6 лет; $n = 8437$ экз.)

Среди представителей рода *Limanda* наиболее крупным видом является *L. aspera*. В Беринговом море размеры могут достигать 49 см и 1,7 кг (Фадеев, 2005; Золотов, 2008); у берегов Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских о-вов длина вида не превышает 47 см, а масса — 1,4–1,5 кг (Моисеев, 1953; Тихонов,

1970; Орлов, Токранов, 2014); в зал. Петра Великого максимальные значения составили 50 см и 1,0 кг (Моисеев, 1953; Иванкова, 2000). По результатам работ, проведённых у юго-восточного побережья Камчатки, размерные показатели этого вида варьировали в пределах 12–48 см (рис. 4.1.4). Основу промысловых уловов формировали особи длиной 26–30 см (54,0%), а в ходе донных траловых съёмок — 24–28 см (38,9%).

Максимальный отмеченный возраст *L. aspera* в районе исследований не превышал 16 лет (рис. 4.1.4.). Для сравнения, в северо-восточной части Тихого океана данный показатель составил 39 лет (Love et al., 2016). Бóльшая часть (55,0%) отловленных камбал была в 5–8-летнем возрасте. В промысловых уловах были встречены в основном возрастные группы от 5 до 12 лет, их доля превышала 90,0%, тогда как по данным донных траловых съёмок — от 2 до 11 лет (92,0%). Заметим, что период проведения последних у Юго-Восточной Камчатки совпадал со сроками нереста *L. aspera* (май–август), поэтому учётными работами были охвачены почти все размерно-возрастные группы.

Среди всех рассматриваемых видов семейства Pleuronectidae *P. stellatus* считается самой крупной. Максимальные показатели длины и массы вида зафиксированы у калифорнийского побережья, где таковые составили 91 см и 9,1 кг соответственно (Clemens, Wilby, 1946; Фадеев, 1987). Однако в российских водах *P. stellatus* представлена меньшими размерами: в Охотском море может достигать длины 58 см и массы 3,1 кг (Моисеев, 1953; Фадеев, 1987, 2005; Борец, 1997; Дьяков, 2002; Пометеев, 2004), а у северо-восточного побережья Камчатки — 53 см и 1,9 кг (Фадеев, 2005; Золотов, 2010; Антонов, 2011).

В районе наших исследований максимальный размер *P. stellatus* не превышал 55 см (рис. 4.1.5). По результатам учётных съёмок основу уловов составляли рыбы длиной 30–34 см (41,2%). Вместе с тем, в ходе мониторинговых работ значительная часть рыб (61,1%) была представлена особями размерной группы 26–30 (в среднем 29,0) см. Особо отметим отсутствие камбал длиной менее 20 см. Данное обстоятельство можно объяснить тем, что молодь *P. stellatus* населяет эстуарии и озёра, расположенные вблизи устьев рек, т.е. места,

недоступные для облова донными тралами и снюрреводами (Orcutt, 1950; Токранов, 1993; Токранов, Максименков, 1993).

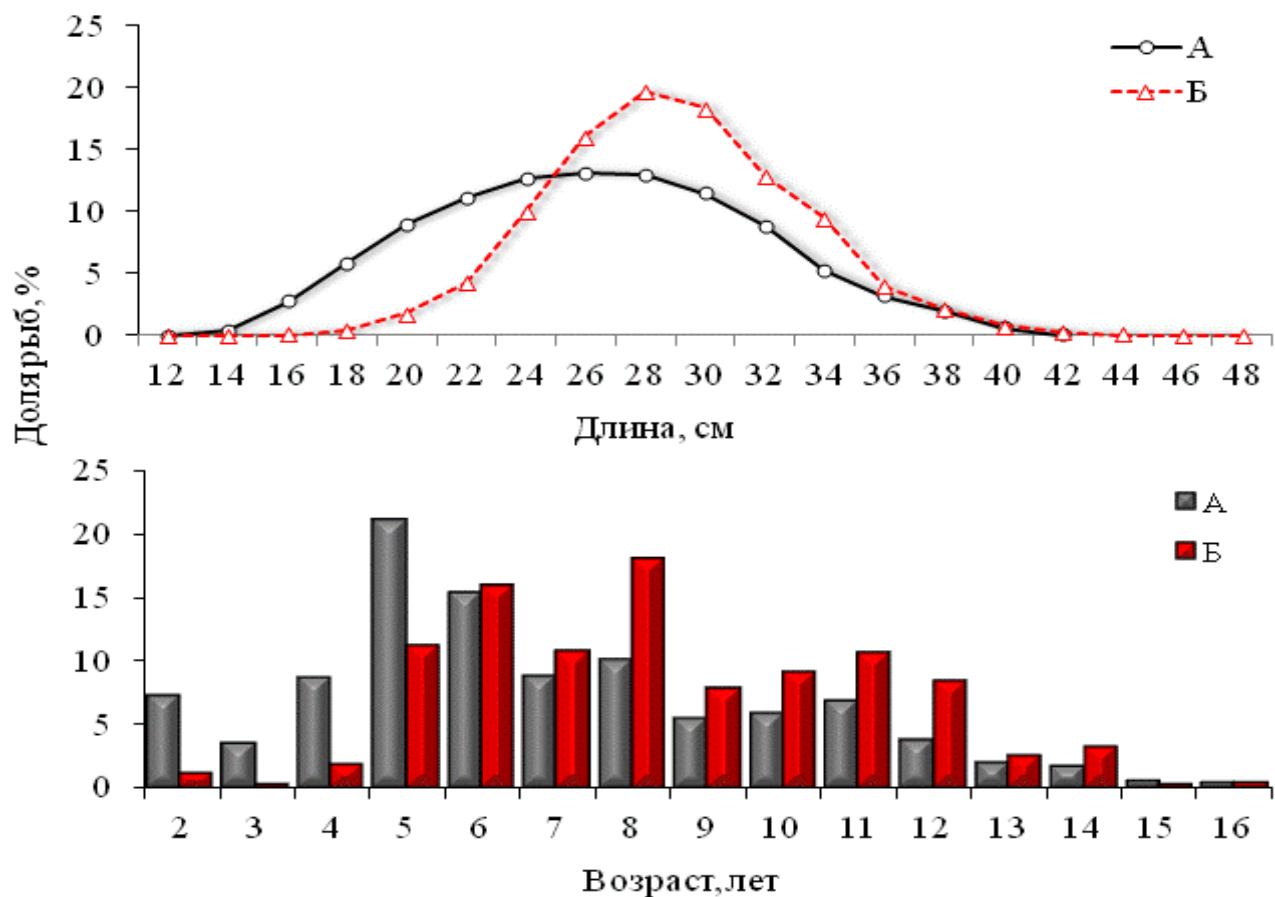


Рисунок 4.1.4 – Многолетний размерно-возрастной состав желтоперой камбалы *Limanda aspera* в тихоокеанских водах Камчатки по данным учетных съемок (А) ($M = 25,8 \pm 0,11$ см и 6,8 лет; $n = 2520$ экз.) и промысловых уловов (Б) ($M = 28,5 \pm 0,08$ см и 8,4 лет; $n = 13664$ экз.)

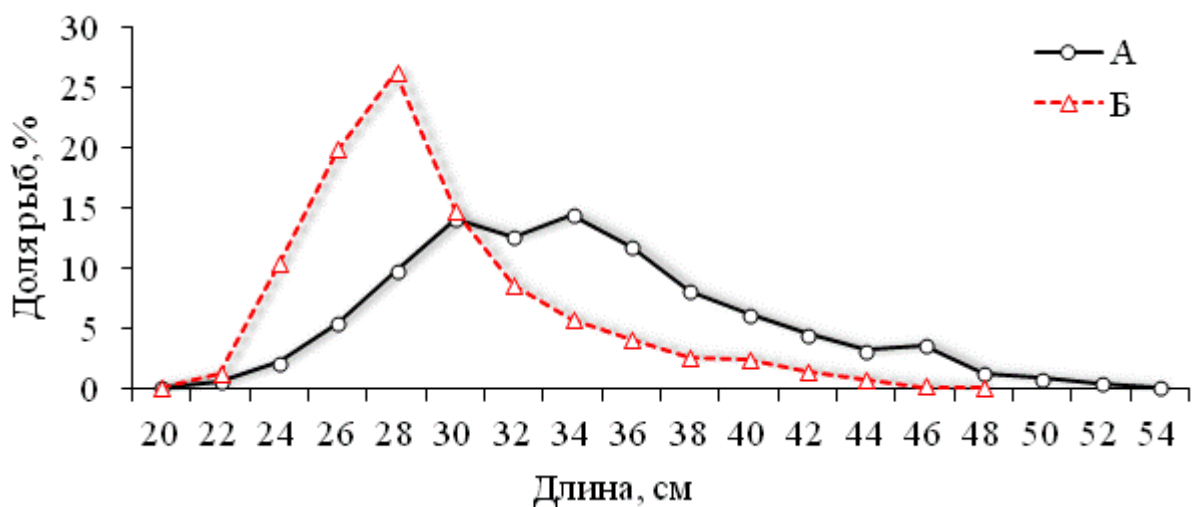


Рисунок 4.1.5 – Многолетний размерный состав звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в тихоокеанских водах Камчатки по данным учетных съемок (А) ($M = 33,9 \pm 0,10$ см; $n = 1121$ экз.) и промысловых уловов (Б) ($M = 29,0 \pm 0,09$ см; $n = 2990$ экз.)

Представить подробный анализ возрастных составов *P. stellatus* в период исследований не представляется возможным в связи с малым объёмом имеющихся в нашем распоряжении материалов. Однако отметим, что в тихоокеанских водах Камчатки были пойманы рыбы возрастом 6–11 лет при длине 25–33 см. Доля среди старшевозрастных групп уменьшалась с 30,4% в 8-летнем возрасте до 8,7% в 11-летнем. Ввиду описанных выше особенностей распределения *P. stellatus* в рассматриваемый период (см. Главу 3) нами не были охвачены все ее размерные и возрастные группы. В целом же данная камбала относится к долгоживущим видам. Например, в юго-западной части Берингова моря максимальный возраст составляет 38 лет (Золотов, 2010), а в море Бофорта — 42 (Bond, 1982).

L. sakhalinensis обладает наименьшими размерами в отличие от других рассматриваемых видов. Максимальная известная длина в пределах ареала не превышает 35–36 см, масса — 0,45–0,50 кг (Питрук, 1988; Mecklenburg et al., 2002; Фадеев, 2005; Золотов, 2010; Орлов, Токранов, 2014; Панченко и др., 2016). Имеется сообщение (Антонов, 2011) о поимках у северо-восточного побережья Камчатки рыб длиной 42,5 см и массой 1,06 кг. Однако данные находки, вероятно, следует считать сомнительными и, на наш взгляд, требуют подтверждения. Не исключено, что подобные крупные особи принадлежат другому, близкому по морфологическим признакам, виду — *L. aspera*.

В период исследований в заливах Юго-Восточной Камчатки размеры *L. sakhalinensis* варьировали от 9 до 34 см (рис. 4.1.6). По данным учетных съемок основная часть уловов была представлена особями длиной 18–21 см (38,0%), а в ходе промысловых работ — 20–22 см (44,7%).

Несмотря на то, что информация о продолжительности жизни *L. sakhalinensis* пока остаётся ограниченной, в целом таковую можно охарактеризовать как среднюю. В охотоморских водах Камчатки она составляет 12–14 лет (Борец, 1997; Кузнецов, Кузнецова, 2002), а в юго-западной части Берингова моря, по данным А.О. Золотова (2010), этот показатель был оценён в 17 лет. Тем временем в наших уловах преобладали 4–5-летние особи.

Зафиксированный нами максимальный возраст составил 8 лет (у рыбы длиной 28 см). Очевидно, что в районе исследований он может быть выше, но из-за небольшого количества используемого материала представить более репрезентативные сведения о возрастном составе уловов не представляется возможным.

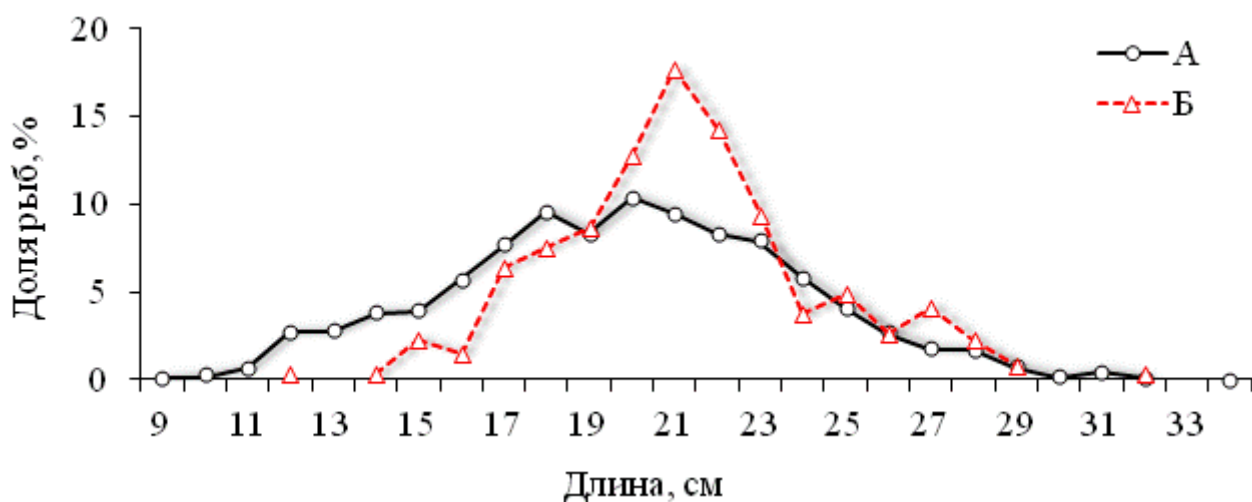


Рисунок 4.1.6 – Многолетний размерный состав сахалинской камбалы *Limanda sakhalinensis* в тихоокеанских водах Камчатки по данным учетных съемок (А) ($M = 19,4 \pm 0,09$ см; $n = 1994$ экз.) и промысловых уловов (Б) ($M = 20,8 \pm 0,07$ см; $n = 266$ экз.)

Как и вышеупомянутая *L. sakhalinensis*, *M. proboscidea* также является сравнительно мелким промысловым видом семейства Pleuronectidae. В разных районах ее обитания размерные показатели несколько отличаются. Например, в северной части Охотского моря длина рыб изменялась от 9,9 до 36,7 см (средний размер не превышал 25 см) (Юсупов, 2013). Однако в заливах Северо-Восточной Камчатки данный вид может достигать 42 см, а средний показатель в этой акватории составил 25,9 см (Золотов, 2010).

У юго-восточного побережья Камчатки размеры *M. proboscidea* изменялись от 15 до 38 см, составляя в среднем 26,4 см. Вместе с тем, по данным Л.А. Борца (1997), в Кроноцком заливе встречались особи со средним значением 32,7 см. Основная часть проанализированных уловов была представлена рыбами размерной группы 26–30 см (37,9%) (рис. 4.1.7). Доля особей длиной менее 20 см составила около 17,4%. Заметим, что относительно высокое обилие достаточно

крупных особей *M. proboscidea* объясняется миграцией таковых к местам нереста на мелководье (24–50 м) в теплое время года.

Таким образом, на основании полученных нами данных, в тихоокеанских водах Камчатки среди Pleuronectidae самыми крупными являются особи *L. polyxustra* и *P. quadrituberculatus*. Некоторые представители первого вида достигают размеров 62 см и 2400 г (табл. 4.1.1). *P. quadrituberculatus* имеет примерно такой же максимальный показатель длины — 60 см. В то же время, масса данного вида довольно высокая, в уловах встречаются рыбы весом около 3500 г. Заметим, что полученные сведения о максимальных размерах этих камбал, в том числе и *H. elassodon*, в районе исследований существенно отличаются от известных ранее (Моисеев, 1953; Орлов и др., 2010; Антонов, 2011; Орлов, Токранов, 2014).

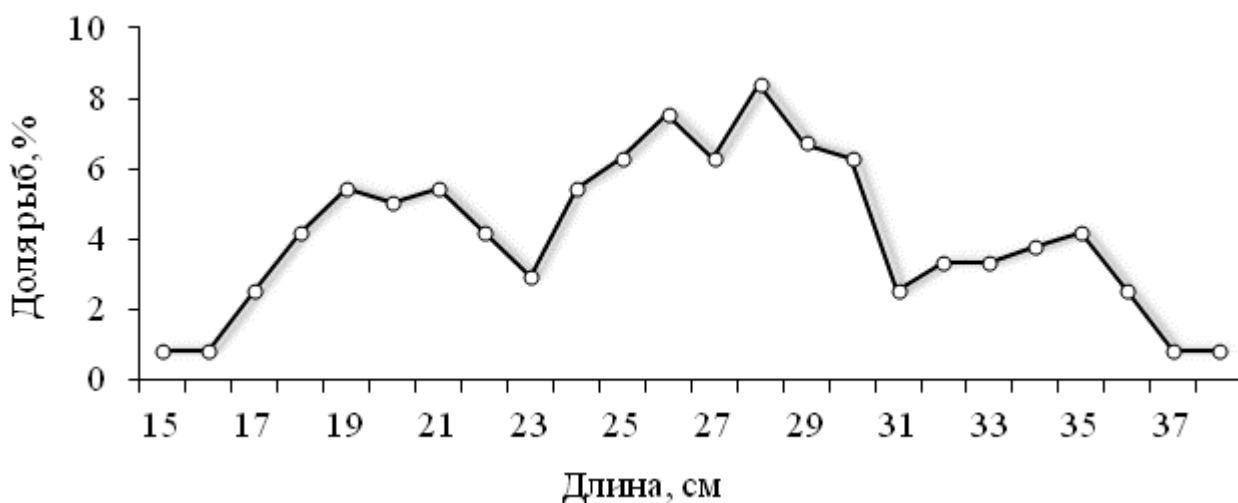


Рисунок 4.1.7 – Многолетний размерный состав хоботной камбалы *Myxopsetta proboscidea* в тихоокеанских водах Камчатки по данным учетных съемок ($M = 25,8 \pm 0,10$ см; $n = 238$ экз.)

Наиболее мелкими представителями семейства оказались *M. proboscidea* и *L. sakhalinensis*, длина которых не превышала 40 см (табл. 4.1.1). Весовые показатели второго из перечисленных видов также невысоки — максимальная масса рыб оказалась менее 250 г. Сведениями о предельной массе *M. proboscidea* в районе исследований мы не располагаем, однако, по данным Р.Р. Юсупова (2013), в северной части Охотского моря она может составлять (без

внутренностей) 523 г, а у северо-восточного побережья Камчатки — 720 г (Золотов, 2010).

Таблица 4.1.1 – Общие сведения о размерно-весовом и возрастном составех Pleuronectidae у тихоокеанского побережья Камчатки

Вид	<i>n</i>	<i>M</i>	Min	Max	Модальная группа	%
<i>L. polyxystra</i>	228 963	29,7	6	62	22,0–38,0	90,1
<i>H. elassodon</i>	28 908	29,4	5	51	18,0–42,0	97,3
<i>P. quadrituberculatus</i>	11 635	33,5	15	60	22,0–46,0	94,2
<i>L. aspera</i>	17 292	28	12	47	20,0–36,0	94,2
<i>P. stellatus</i>	4 190	30,1	19	54	22,0–42,0	96,2
<i>L. sakhalinensis</i>	2 315	19,6	9	34	12,0–27,0	95,7
<i>M. proboscidea</i>	282	26,4	15	38	17,0–36,0	97,2
Масса, г						
<i>L. polyxystra</i>	31 498	583,6	10	2400	100–600	84,6
<i>H. elassodon</i>	2 241	422,6	18	1300	110–650	85,6
<i>P. quadrituberculatus</i>	986	840	85	3440	240–1200	83,8
<i>L. aspera</i>	1 092	464,4	60	1635	120–500	85,4
<i>P. stellatus</i>	79	285,8	110	1766	140–310	88,6
<i>L. sakhalinensis</i>	55	110,2	25	205	60–190	89,1
Возраст, лет						
<i>L. polyxystra</i>	9 830	8,9	3	28	5,0–13,0	91,8
<i>H. elassodon</i>	354	10,2	3	18	5,0–15,0	93,2
<i>P. quadrituberculatus</i>	221	9,8	3	21	4,0–14,0	90,5
<i>L. aspera</i>	204	8,5	4	16	5,0–12,0	90,2
<i>P. stellatus</i>	79	8,4	6	11	7,0–10,0	82,6
<i>L. sakhalinensis</i>	19	5	4	8	4,0–6,0	89,5

Примечание: *n* — количество экземпляров; *M* — среднее значение; Min — минимум; Max — максимум; % — доля рыб доминирующего размерного, весового и возрастного диапазонов.

В целом, несмотря на разные величины максимальных размерно-весовых показателей, в уловах все 7 рассматриваемых видов в большинстве своём представлены среднеразмерными и средневозрастными особями, доля которых превышает 80–90%.

Опубликованных сведений о соотношениях между длиной и массой тела камбал в исследуемом районе немного, а по некоторым видам нет вовсе. Данные о размерно-весовых показателях *H. elassodon*, *P. quadrituberculatus*, *L. aspera* и *L. sakhalinensis* у Северных Курил и юго-восточной оконечности Камчатки приведены в нескольких работах (Орлов и др., 2010; Орлов, Токранов, 2014).

По сведениям Р.С. Зотиной и А.И. Зотина (1967), у рыб существует положительная и нелинейная связь между массой и длиной, характеризующая их рост. Ранее было установлено (Моисеев, 1953), что у камбал в целом таковой одинаков. Однако по нашим данным, размеры особей разных видов сильно различаются, что как раз свидетельствует о существенных отличиях в скорости роста.

С помощью степенной функции получены уравнения зависимости массы целой рыбы от длины для каждого вида камбал, которые выглядят следующим образом:

— для *L. polyxystra*:

$$W = 0,003TL^{3,326}; R^2 = 0,962;$$

— для *H. elassodon*:

$$W = 0,003TL^{3,337}; R^2 = 0,926;$$

— для *P. quadrituberculatus*:

$$W = 0,004TL^{3,305}; R^2 = 0,922;$$

— для *L. aspera*:

$$W = 0,004TL^{3,275}; R^2 = 0,926;$$

— для *P. stellatus*:

$$W = 0,019TL^{2,837}; R^2 = 0,895;$$

— для *L. sakhalinensis*:

$$W = 0,006TL^{3,082}; R^2 = 0,910.$$

Почти у всех исследуемых видов (рис. 4.1.8А–Г, Е) коэффициент детерминации (R^2) был достаточно высок, а степенной коэффициент b превышал значение 3,0, что свойственно большинству рыб (Froese, 2006). Исключение составила *P. stellatus*, для которой этот показатель оказался ниже 3,0 (рис. 4.1.8Д). Объясняется это тем, что расчет сделан на материале из мелких рыб, размеры которых, за редким исключением, не превышали 35 см, так как данными о более крупных особей мы не располагаем. Заметим, что в районе исследований представители большинства видов, имеющих одинаковый размер, статистически различны по массе. Данный факт был отмечен (Швецов, 1975; Фадеев, 1986) и в

других частях их ареалов. Не исключаем, что это является одной из причин различий в росте биомассы каждого из видов камбал.

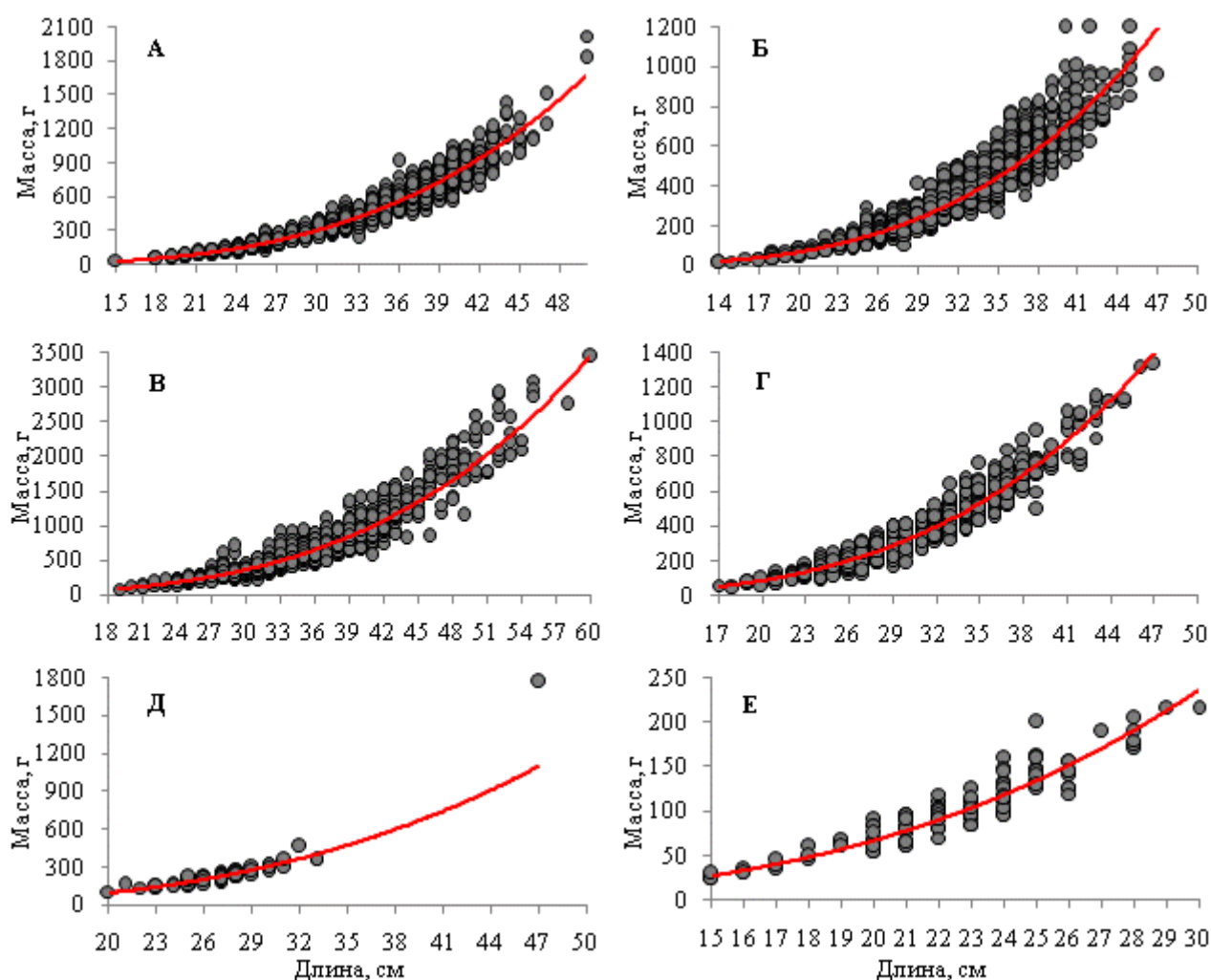


Рисунок 4.1.8 – Зависимость длина-масса различных видов камбал в тихоокеанских водах Камчатки по данным промысловых уловов и учетных съемок: **А** — *L. polyxustra* ($n = 1694$ экз.), **Б** — *H. elassodon* ($n = 1466$ экз.), **В** — *P. quadrituberculatus* ($n = 985$ экз.), **Г** — *L. aspera* ($n = 1132$ экз.), **Д** — *P. stellatus* ($n = 79$ экз.), **Е** — *L. sakhalinensis* ($n = 118$ экз.).

В целом в тихоокеанских водах Камчатки наибольшими темпами нарастания массы с длиной обладают *L. polyxustra*, *H. elassodon* и *P. quadrituberculatus* (рис. 4.1.8А–В). Начиная с 40 см, их вес может достигать 1200–1500 г и более (Овчеренко, Курбанов, 2022б). Таким образом, по абсолютным весовым показателям они превосходят другие рассматриваемые виды, за исключением, возможно, *P. stellatus*.

4.2. Половое созревание и соотношение полов

Половое созревание камбал. Половое созревание является источником решения многих вопросов, связанных с флуктуацией численности популяций, а также определением режима рациональной эксплуатации их ресурсов в целом. Характерно, что камбалы становятся половозрелыми в достаточно позднем возрасте, а особи одной генерации достигают половой зрелости в разные сроки (Фадеев, 1971а; Борец, 1997).

Публикаций, касающихся полового созревания камбал, населяющих тихоокеанские воды Камчатки, немного. В основном вся имеющаяся информация относится к водам Охотского и Берингова морей (Моисеев, 1953; Фадеев, 1971а; Тихонов, 1977; Швецов, 1979; Полутов, 1991а; Борец, 1997; Четвергов, 2002; Антонов, 2011; Датский, Мазникова, 2017).

Вместе с этим, некоторые данные о созревании камбал у берегов Юго-Восточной Камчатки представлены в ряде публикаций (Полутов, 1975; Золотов, 2007б; Орлов и др., 2010; Дубинина, Золотов, 2013, 2017а, 2017б). В них описывали доли половозрелых рыб в зависимости от длины и возраста, но почти нигде не указывали сезонную динамику созревания гонад. Также упомянутые авторы приводили информацию не по всему исследуемому району, а по отдельным его участкам. Стоит отметить обобщающую работу Ю.П. Дьякова (2015), в которой им было сведено достаточно большое количество данных по половому созреванию камбал, обитающих в северной части Тихого океана, из литературных источников. Однако представленные автором сведения, относящиеся к району наших исследований, отрывочны и фрагментарны. При этом в ходе анализа некоторые виды не были разделены по половому признаку. Таким образом, в этой подглаве рассматривается вопрос полового созревания камбал в тихоокеанских водах Камчатки на основе имеющегося материала.

L. polyustra является массовым и основным видом семейства Pleuronectidae в тихоокеанских водах Камчатки, но, несмотря на это, сведений о ее созревании немного (Дубинина, Золотов, 2013; Дьяков, 2015). По нашим данным, в районе исследований самцы *L. polyustra* начинают созревать при длине 18 см в возрасте

3 лет, а самки несколько позднее — 21 см и 5 лет соответственно (табл. 4.2.1, 4.2.2). Размеры и возраст массового (50%) созревания также были различны. У самцов они составляли 25 см и 7 лет, а у самок — 32 см и 9 лет. Полностью (100%) рыбы обоих полов созревали, достигая длины 41 и 51 см соответственно. Приведенные нами сведения согласуются с результатами исследований А.Ю. Дубининой и А.О. Золотова (2013), несмотря на то, что для оценки созревания *L. polyxustra* упомянутые авторы учитывали только преднерестовый период.

Таблица 4.2.1 – Изменение доли половозрелых рыб (%) северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* в зависимости от длины (эмпирические данные созревания)

Пол	Размерный ряд, см												
	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Самцы	3,4	1,3	3,1	4,0	7,0	20,8	36,3	51,2	62,4	69,5	71,9	77,5	78,5
Самки	—	—	—	0,9	—	3,1	5,0	5,9	8,6	11,2	16,7	20,0	32,5
Пол	Размерный ряд, см												
	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
Самцы	78,8	82,7	85,2	75,0	73,2	72,6	74,4	65,4	92,3	80,0	100,0	100,0	100,0
Самки	39,5	51,1	59,7	75,5	79,6	81,0	83,6	80,3	80,3	81,6	82,9	79,0	81,6
Пол	Размерный ряд, см												
	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56
Самцы	100,0	—	—	100,0	100,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Самки	83,3	83,6	92,9	94,7	85,0	75,0	71,4	100,0	100,0	100,0	—	—	—

Характерно, что показатели размеров и возраста созревания этого вида несколько отличаются от таковых, отмеченных в сопредельных районах. Так, в западной части Берингова моря самцы начинают созревать при длине 17 см в возрасте 4 лет, а самки — при 23 см и 6,6 лет. 50% особей становятся половозрелыми, когда эти показатели составляют 27,3 см и 5,1 лет у первых, 31,4 см и 11 лет — у вторых (Фадеев, 1987; Золотов, 2010; Датский, Мазникова, 2017). В то же время у берегов Западной Камчатки самцы и самки впервые становятся зрелыми при длине 20,5 и 23,5 см. Размер и возраст массового созревания самцов составляли 26 см и 5,5 лет, самок — 30,4 см и 6,7 лет (Четвергов, 2002).

На рисунке 4.2.1 представлены кривые зависимости доли половозрелых рыб *L. polyxustra* от длины их тела и возраста на основе теоретических данных, полученных с помощью аналитического уравнения Ферхюльста (табл. 4.2.3).

Таблица 4.2.2 – Изменение доли половозрелых рыб (%) северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxystra* в зависимости от возраста (эмпирические данные созревания)

Пол	Возраст, лет									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Самцы	—	—	9,1	12,1	20,3	44,5	64,0	73,8	80,0	83,4
Самки	—	—	—	—	2,3	13,0	23,5	41,4	67,7	75,3
Пол	Возраст, лет									
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Самцы	90,1	87,9	92,5	95,7	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Самки	80,6	85,4	89,9	91,5	94,3	96,9	98,5	100,0	100,0	100,0
Пол	Возраст, лет									
	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Самцы	100,0	100,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Самки	100,0	100,0	—	100,0	100,0	—	—	100,0	—	—

Таблица 4.2.3 – Уравнения зависимости доли зрелых особей пяти видов камбал от длины тела и возраста

Вид	Пол	От длины	От возраста
<i>L. polyxystra</i>	Самки	$Y=100/(1+10^{4,0028+(-0,01263x)})$	$Y=100/(1+10^{2,0205+(-0,2825x)})$
	Самцы	$Y=100/(1+10^{5,5144+(-0,2269x)})$	$Y=100/(1+10^{2,8598+(-0,4996x)})$
<i>H. elassodon</i>	Самки	$Y=100/(1+10^{4,6567+(-0,1592x)})$	$Y=100/(1+10^{2,929+(-0,3516x)})$
	Самцы	$Y=100/(1+10^{4,0566+(-0,1672x)})$	$Y=100/(1+10^{2,0369+(-0,3084x)})$
<i>P. quadrituberculatus</i>	Самки	$Y=100/(1+10^{5,107+(-0,1433x)})$	$Y=100/(1+10^{3,5307+(-0,3803x)})$
	Самцы	$Y=100/(1+10^{4,2354+(-0,1476x)})$	$Y=100/(1+10^{2,5284+(-0,3007x)})$
<i>L. aspera</i>	Самки	$Y=100/(1+10^{5,2581+(-0,1875x)})$	$Y=100/(1+10^{2,9543+(-0,3840x)})$
	Самцы	$Y=100/(1+10^{4,3822+(-0,1980x)})$	$Y=100/(1+10^{2,5573+(-0,6042x)})$
<i>L. sakhalinensis</i>	Самки	$Y=100/(1+10^{3,6878+(-0,2017x)})$	—
	Самцы	$Y=100/(1+10^{4,2013+(-0,2953x)})$	—

Так, 50% самцов становятся половозрелыми при длине 25 см в возрасте 6 лет, тогда как у самок эти показатели составляют 32 см и 8 лет. Заметим, что у большинства камбал выражен половой диморфизм — самцы характеризуются меньшими размерами и более короткой продолжительностью жизни, чем самки, поэтому половозрелость у первых наступает в среднем на 2–3 года раньше (Полутов, 1975; Борец, 1997).

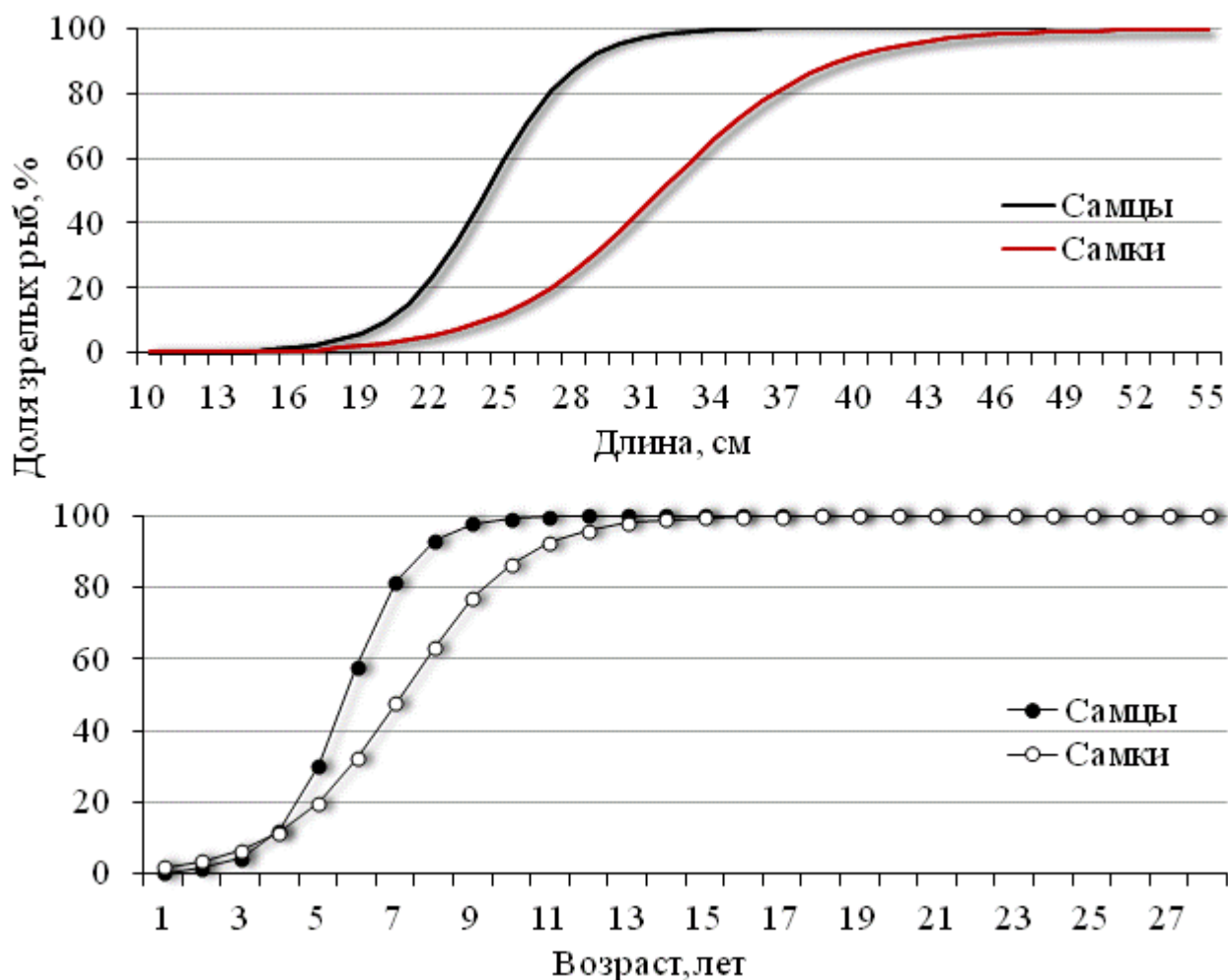


Рисунок 4.2.1 – Доля половозрелых рыб (%) северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* в зависимости от длины и возраста (теоретические данные созревания)

В тихоокеанских водах Камчатки *L. polyxistra* нерестится в зимне-весенний период, с января по май (Полутов, Трипольская, 1954; Перцева-Остроумова, 1961; Фадеев, 2005). По нашим данным, первые нерестовые (стадия зрелости V) рыбы обоих полов начинают встречаться в январе (рис. 4.2.2). Доля «текучих» самцов в этом месяце составляла 25,0%, тогда как относительное количество самок в таком состоянии было невелико. Однако наибольшее их число на этой стадии было встречено в уловах в феврале (17,0%) и марте (15,0%). Последние «текущие» рыбы наблюдались в июне (самцы) и октябре (самки). Отнерестившиеся рыбы (стадии VI и VI–II) были отмечены в период с марта по май. Заметим, что по данным П.А. Моисеева (1953), развитие половых продуктов у камбал в постнерестовый период

происходит с разной интенсивностью и на их регенерацию требуется два–три месяца.

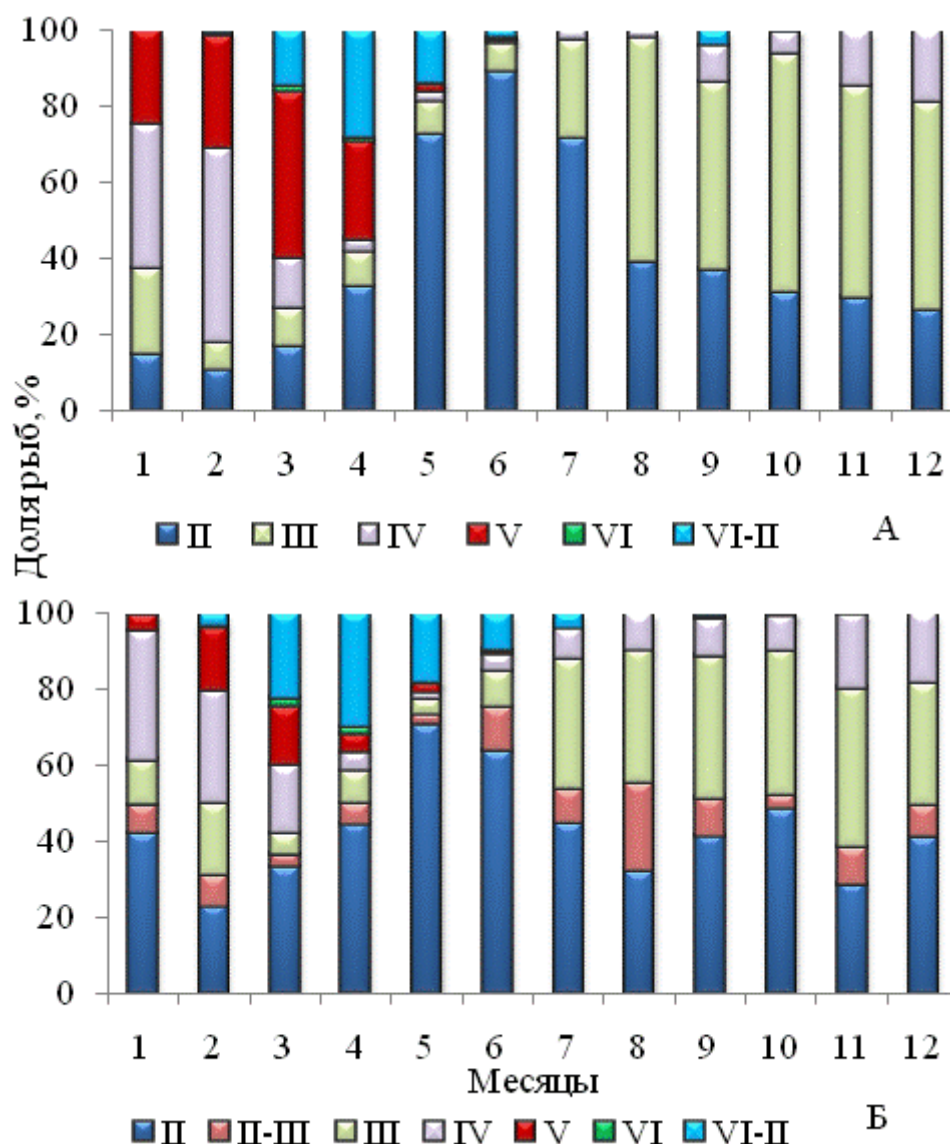


Рисунок 4.2.2 – Сезонная динамика созревания гонад самцов (А) и самок (Б) северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* в тихоокеанских водах Камчатки

По результатам наших исследований, в течение всего года доминировали камбалы обоих полов на ранних стадиях развития гонад (II, II–III и III), однако бóльшая их часть присутствовала в уловах в мае–июле. Как уже было отмечено в работах А.Ю. Дубининой и А.О. Золотова (2017а, 2017б), стадия II–III выделена лишь для самок, которые не участвуют в предстоящем нерестовом сезоне. Тем временем зрелые преднерестовые рыбы также встречались во все месяцы, но

основное количество особей — в январе–феврале. Таким образом, представленный нами материал хорошо согласуется с уже опубликованными данными вышеупомянутых авторов, где подробно был описан репродуктивный цикл *L. polyustra* в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских о-вов.

По результатам наших исследований, самцы *H. elassodon* начинают созревать при длине 20 см, самки — 21 см (табл. 4.2.4). У первых массово этот процесс происходит при достижении 24 см в возрасте 4 лет (табл. 4.2.5). Половина самок созревает, достигнув размера 33 см и возраста 10 лет, что значительно позже самцов. Близкие данные 50%-го созревания *H. elassodon* для этого района приводили в своих работах несколько авторов (Полутов, 1991б; Золотов, 2007б; Антонов, 2011). По их же сведениям, полностью генерация самцов становится половозрелой в возрасте 13 лет при достижении размеров тела 37 см, а самок — 16 лет и 44 см соответственно.

Таблица 4.2.4 – Изменение доли половозрелых рыб (%) узкозубой палтусовидной камбалы *Hippoglossoides elassodon* в зависимости от длины (эмпирические данные созревания)

Пол	Размерный ряд, см													
	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
Самцы	18,2	8,3	16,7	20,0	52,2	51,2	61,6	62,8	67,7	80,2	79,3	86,6	77,9	80,0
Самки	—	20,0	30,8	22,7	15,4	14,7	13,2	8,6	14,6	32,6	33,3	38,5	43,6	51,2
Пол	Размерный ряд, см													
	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
Самцы	86,5	89,5	81,3	100,0	100,0	100,0	—	—	100,0	—	—	—	—	—
Самки	52,6	74,1	66,7	78,6	83,3	86,2	83,9	83,3	85,0	93,8	100,0	100,0	—	100,0

Таблица 4.2.5 – Изменение доли половозрелых рыб (%) узкозубой палтусовидной камбалы *Hippoglossoides elassodon* в зависимости от возраста (эмпирические данные созревания)

Пол	Возраст, лет							
	3	4	5	6	7	8	9	10
Самцы	—	66,7	33,3	50,0	72,7	60,0	77,8	82,1
Самки	—	—	—	—	—	16,7	47,8	72,0
Пол	Возраст, лет							
	11	12	13	14	15	16	17	18
Самцы	85,0	80,0	100,0	100,0	100,0	—	—	—
Самки	70,8	84,6	94,1	95,2	94,4	100,0	100,0	100,0

Стоит отметить, что созревание *H. elassodon* также различно в зависимости от района обитания. Например, в западной части Берингова моря половина особей становится половозрелой при длине 28 см в возрасте 5–9 лет (самцы) и 34 см в возрасте 7–11 лет (самки) (Золотов, 2005, 2007б; Дьяков, 2015). У Западной Камчатки эти значения составляют соответственно 23,2 см (5,2 лет) и 30,5 см (7,7 лет) (Дьяков, 2002, 2015; Четвергов, 2002). Как уже было отмечено ранее (Золотов, 2007б), *H. elassodon* обладает медленным темпом полового созревания, при этом в западной части Берингова моря он особенно растянут.

Кривая, построенная на теоретических данных, также хорошо демонстрирует размеры и возраст первого, массового и полного созревания *H. elassodon* (рис. 4.2.3, табл. 4.2.3). Этому виду, как и другим представителям семейства, присущ половой диморфизм, характеризующийся различными темпами линейного прироста, описанные ранее А.О. Золотовым (2007б).

Нерестовый период *H. elassodon* в районе наших исследований длится с апреля по июнь с пиком в первой половине мая (Мухачева, Звягина, 1955; Храпкина, 1959; Перцева-Остроумова, 1961; Овчеренко, Саушкина, 2021). Однако, как и у других видов камбал, сроки созревания гонад разнополых особей несколько отличаются. Наибольшее количество нерестовых самок *H. elassodon* было встречено в уловах в феврале (42,1%) и апреле (53,1%) (рис. 4.2.4). В то же время из-за небольшого количества материала мы не можем достоверно отразить соотношение стадий зрелости гонад в марте. В мае количество особей в уловах с гонадами V стадии зрелости стало снижаться. Однако последние «текучие» самки были встречены в сентябре, доля которых была достаточно существенной (20,2%). Тем временем нерестовые самцы могут быть отмечены даже в октябре. Отнерестившиеся рыбы обоих полов зафиксированы в уловах с апреля по ноябрь.

В целом подавляющее большинство исследованных особей были неполовозрелыми, впервые и повторно созревающими, а также зрелыми (стадии II, II–III, III и IV), причем последние зарегистрированы в течение всего года. Таким образом, полученные нами данные подтверждают мнение А.В. Четвергова

(2002) о том, что нерест у *H. elassodon* довольно растянут, причём как у берегов Западной, так и Восточной Камчатки.

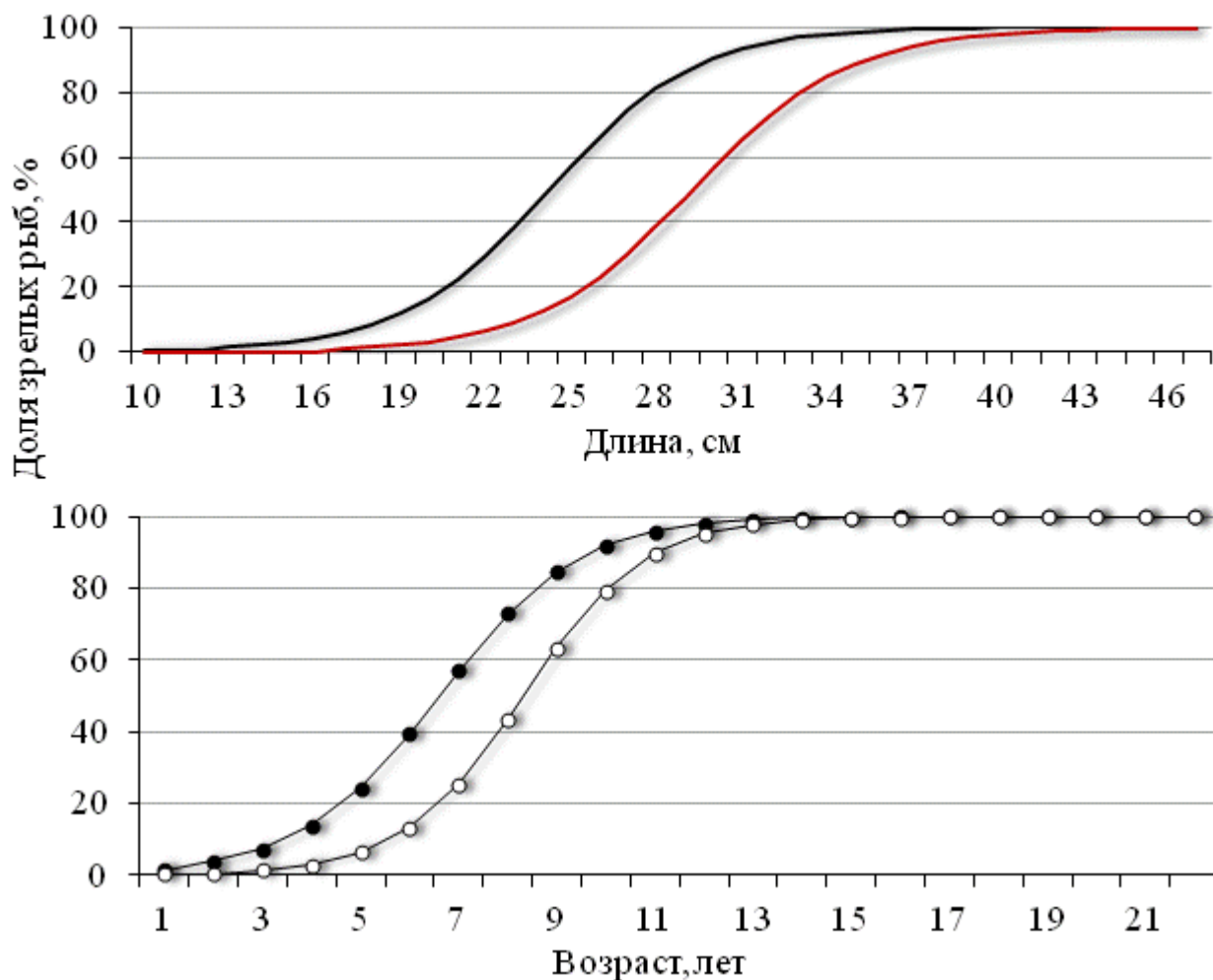


Рисунок 4.2.3 – Доля половозрелых рыб (%) узкозубой палтусовидной камбалы *Hippoglossoides elassodon* в зависимости от длины и возраста (теоретические данные созревания)

P. quadrituberculatus является крупным видом семейства Pleuronectidae. В связи с этим его половое созревание наступает при больших размерах, чем, например, у вышеупомянутых *L. polyxustra* и *H. elassodon*. По сообщению Ю.П. Дьякова (2015), в тихоокеанских водах Камчатки *P. quadrituberculatus* начинает созревать при длине 24–26 см, а массово — 26–30 см. Заметим, что относительно близкие результаты были получены и нами (Овчеренко, 2022). Длина и возраст, при которых начинает созревать *P. quadrituberculatus*, идентичны у обоих полов и составляют соответственно 25 см и 5 лет (табл. 4.2.6, 4.2.7). Для сравнения, в сопредельных районах эти показатели неодинаковы: в западной части Берингова

моря рыбы созревают при длине 20–35 см в возрасте 3–7 лет (Карпенко, Балыкин, 2006); в североохотоморском районе для самцов эти показатели составляют 20 см и 3 года, самок — 22 см и 5 лет (Черешнев и др., 2001); у Западной Камчатки — соответственно 16–18 см (3 года) и 18–23,5 см (3–4 года) (Дьяков, 2015).

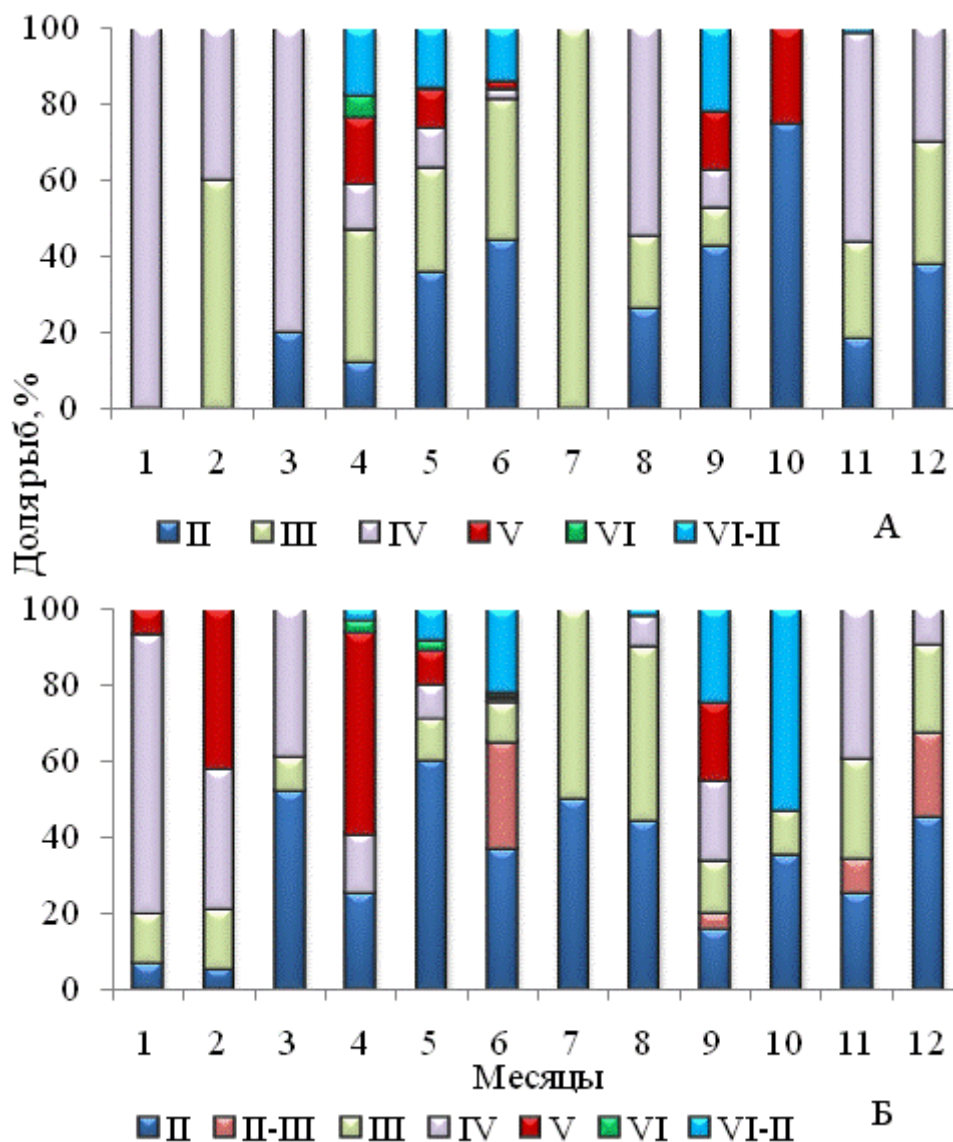


Рисунок 4.2.4 – Сезонная динамика созревания гонад самцов (А) и самок (Б) узкозубой палтусовидной камбалы *Hippoglossoides elassodon* в тихоокеанских водах Камчатки

По нашим данным, в тихоокеанских водах Камчатки длина самок *P. quadrituberculatus*, при которой происходит массовое созревание, была выше, чем самцов. У первых этот показатель составил 28 см, у вторых — 27 см. Однако возраст 50%-го созревания разнополых особей оказался равным – 6 лет (табл. 4.2.6), что, вероятно, обусловлено небольшим числом проанализированных рыб.

Тотальное доминирование (100%) зрелых рыб среди самцов отмечено при достижении ими длины тела 45 см, а среди самок — 53 см. Примечательно, что параметры полного созревания на западнокамчатском шельфе, полученные А.В. Четверговым (2002), для разнополых особей сравнительно меньше. По данным упомянутого автора, полностью рыбы достигают зрелости, достигнув размеров 38,5 см (самцы) и 47,0 см (самки). В то же время в восточной части Берингова моря размеры 50%-го и 100%-го созревания особей *P. quadrituberculatus* ещё меньше, составляя соответственно у самцов 23,4 и 30,0 см, у самок — 28,4 и 39,0 см (Фадеев, 1986). Исходя из вышеперечисленного, можно заключить, что более раннее массовое созревание этого вида наблюдается в приамериканских водах.

Таблица 4.2.6 – Изменение доли половозрелых рыб (%) четырёхбугорчатой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* в зависимости от длины (эмпирические данные созревания)

Пол	Размерный ряд, см											
	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
Самцы	12,5	33,3	58,8	35,0	55,9	70,7	62,2	65,1	70,0	86,5	80,5	81,8
Самки	42,9	25,0	46,2	50,0	55,6	48,1	48,4	59,1	47,6	47,4	63,0	77,3
Пол	Размерный ряд, см											
	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
Самцы	67,9	60,9	76,5	66,7	72,7	71,4	66,67	—	100,0	100,0	—	—
Самки	79,2	68,2	79,3	89,7	86,7	87,5	57,9	90,9	88,2	54,5	57,1	69,2
Пол	Размерный ряд, см											
	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
Самцы	—	—	100,0	100,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Самки	83,3	55,6	75,0	50,0	100,0	100,0	100,0	—	—	100,0	—	100,0

Таблица 4.2.7 – Изменение доли половозрелых рыб (%) четырёхбугорчатой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* в зависимости от возраста (эмпирические данные созревания)

Пол	Возраст, лет									
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Самцы	—	33,3	62,5	85,7	83,3	50,0	56,3	90,0	57,1	
Самки	—	14,3	75,0	88,9	84,6	93,3	75,0	75,0	86,7	
Пол	Возраст, лет									
	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
Самцы	60,0	71,4	66,7	100,0	—	—	—	—	—	
Самки	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	—	—	100,0	

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что *P. quadrituberculatus* в тихоокеанских водах Камчатки, как и в других районах Северо-Западной Пацифики, является поздносозревающим видом. Теоретические данные созревания рыб, представленные на рисунке 4.2.5, также хорошо это демонстрируют (см. табл. 4.2.3). Массово самцы становятся зрелыми при длине 28 см в возрасте 9 лет, а самки — соответственно 35 см и 10 лет.

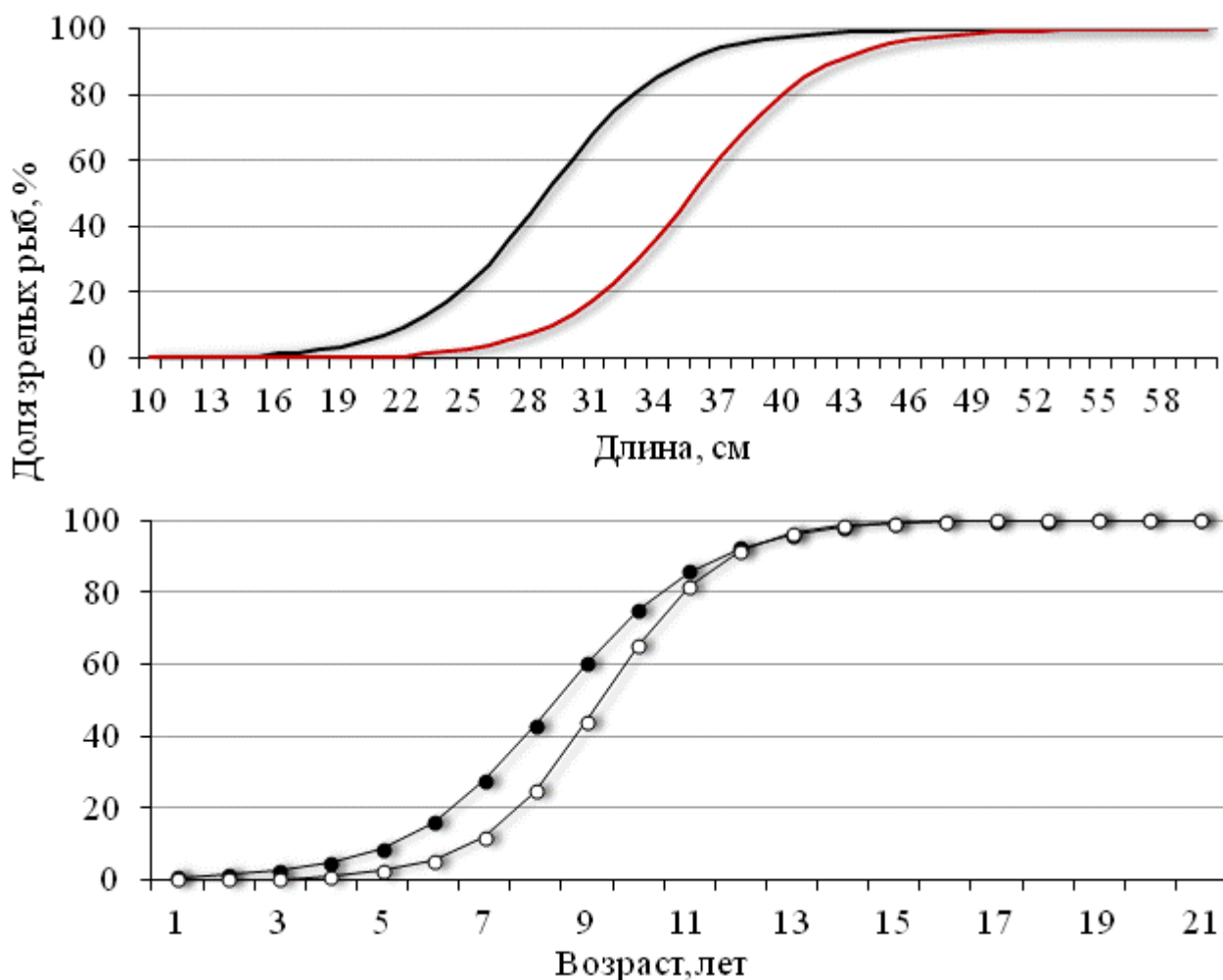


Рисунок 4.2.5 – Доля половозрелых рыб (%) четырёхбугорчатой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* в зависимости от длины и возраста (теоретические данные созревания)

Известно, что у восточного побережья Камчатки *P. quadrituberculatus* нерестится в период с апреля по июнь, а разгар икрометания приходится на вторую половину апреля — первую половину мая (Перцева-Остроумова, 1961; Овчеренко, Саушкина, 2021). Однако мнения исследователей о характеристике икрометания этого вида разнятся: одни утверждают, что нерест порционный

(Фадеев, 1971а; Nichol, Acuna, 2001), другие — единовременный (Линдберг, Федоров, 1993; Новиков и др., 2002).

По нашим данным, в тихоокеанских водах Камчатки первые нерестовые (стадия V) самцы были отмечены в марте (5,9%), а самки — в апреле (4,8%) (рис. 4.2.6). В этом же месяце среди последних также стали наблюдаться и отнерестившиеся особи, максимальная доля которых в уловах впоследствии зафиксирована в июле.

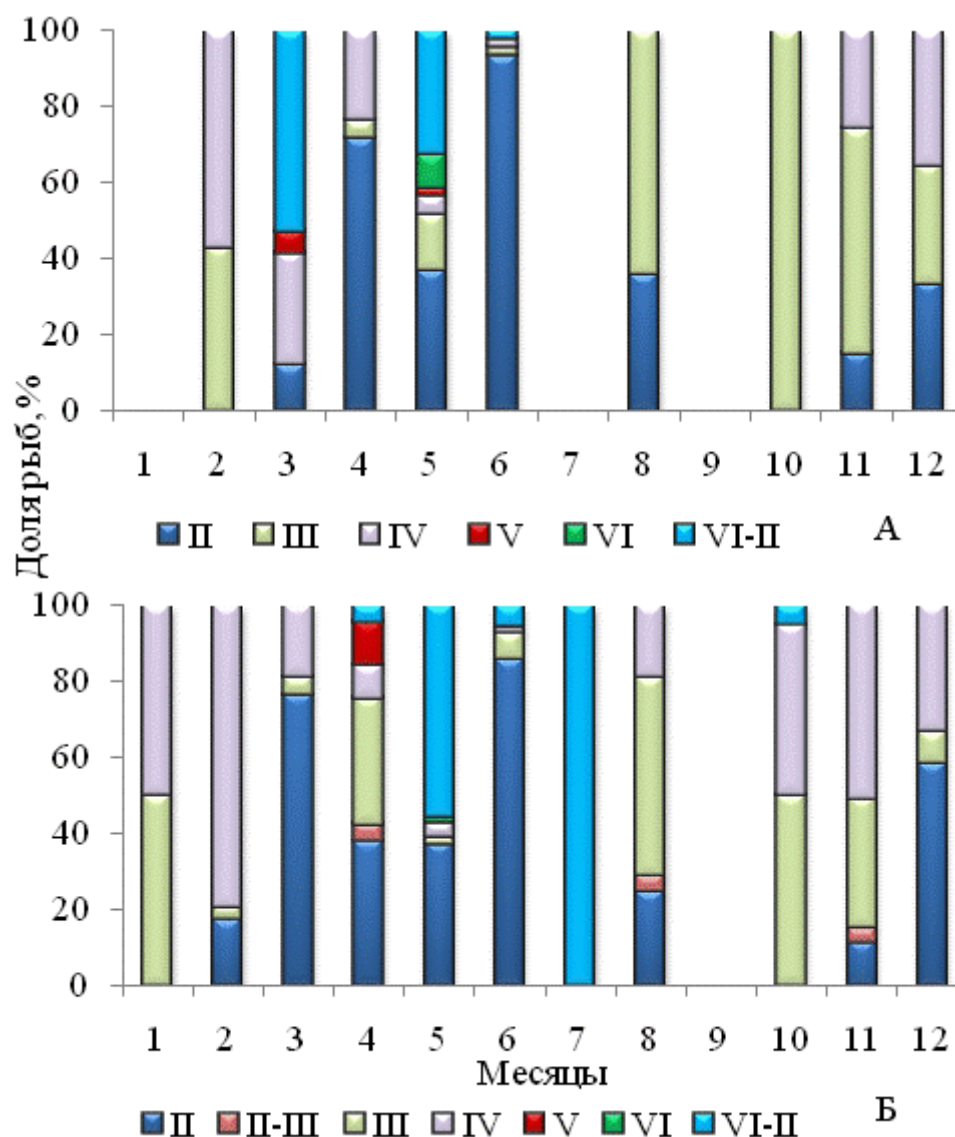


Рисунок 4.2.6 – Сезонная динамика созревания гонад самцов (А) и самок (Б) четырёхбугорчатой камбалы *Pleuronectes quadrituberculatus* в тихоокеанских водах Камчатки

Последние посленерестовые самки были зарегистрированы в октябре. Период встречаемости самцов, принявших участие в нересте, варьировал в пределах марта–июня. Подавляющее большинство рыб обоих полов в улове были неполовозрелыми, впервые и повторно созревающими, либо пропускающими будущий нерестовый сезон (II, II–III и III). Основная часть половозрелых (стадия IV) особей отмечена в осенне-зимний период.

Стоит отметить, что результаты наших исследований показывают не совсем полную сезонную картину созревания гонад *P. quadrituberculatus*, т.к. отсутствуют данные за некоторые месяцы. Несмотря на это, частота встречаемости «текучих» особей обоих полов, вероятно, подтверждает правильность мнения (Линдберг, Федоров, 1993; Черешнев и др., 2001; Новиков и др., 2002) о наличии у этого вида единовременного икротетания. Также представленные результаты показывают, что нерест *P. quadrituberculatus* не продолжителен, как, например, у *H. elassodon*, а его пик приходится на апрель.

Как и у других видов камбал, половое созревание *L. aspera* происходит медленно (Полутов, 1991а). Ранее нами было установлено (Овчеренко, 2022а), что в тихоокеанских водах Камчатки самцы *L. aspera* начинают созревать при длине 18 см, самки — 21 см (табл. 4.2.8). Размеры тела, при которых наступает их половое созревание, несколько отличаются от таковых в сопредельных акваториях. Так, в Охотском море самцы начинают созревать при достижении ими длины 13–18 см, а самки — 14–24 см. Вариация размеров рыб в Беринговом море более существенна, составляя соответственно 12–25 и 19–35 см (Фадеев, 1956, 1971а, 1986; Борец, 1997; Четвергов, 2002; Антонов, 2011; Дьяков, 2015).

Длина 50,0%-го созревания самцов *L. aspera* у юго-восточного побережья Камчатки, по нашим данным, составила 23 см, самок — 28 см (табл. 4.2.8). Более 90,0% зрелых рыб были отмечены при размерах тела свыше 27 см — у первых и 33 см — у вторых. Полученные результаты массового созревания *L. aspera* несколько иные в сравнении с данными для других участков ареала. В восточной части Охотского моря 50% самцов и самок созревали при длине 14,8–20 см и 25–30 см соответственно (Фадеев, 1986; Борец, 1997; Четвергов, 2002; Антонов, 2011;

Дьяков, 2015), а в восточноберинговоморском районе — при достижении 17 см (Фадеев, 1987; Дьяков, 2015). Таким образом, у Западной Камчатки как самцы, так и самки *L. aspera* созревают раньше, чем в районе исследований и восточной части Берингова моря.

Таблица 4.2.8 – Изменение доли половозрелых рыб (%) желтоперой камбалы *Limanda aspera* в зависимости от длины (эмпирические данные созревания)

Пол	Размерный ряд, см									
	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
Самцы	20,0	20,0	40,0	35,7	27,8	61,3	76,4	73,3	85,5	91,3
Самки	—	—	—	22,2	14,3	10,5	22,5	21,2	29,8	38,0
Пол	Размерный ряд, см									
	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
Самцы	85,5	93,8	90,9	97,0	95,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Самки	50,0	56,8	70,3	75,8	73,3	92,0	97,8	100,0	100,0	100,0
Пол	Размерный ряд, см									
	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
Самцы	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	—	—	—	—	—
Самки	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Огивы зависимости доли половозрелых рыб от длины тела и возраста на основе теоретических данных, полученных с помощью вышеупомянутого аналитического уравнения (табл. 4.2.3), представлены на рисунке 4.2.7. У самцов и самок *L. aspera* созревание изменяется в зависимости от размеров тела. Так, у первых более 50% особей становятся половозрелыми при длине 22–23 см в возрасте 5 лет. Самки массово созревают в 8-летнем возрасте, достигнув размера 28 см. Как и большинству камбал, *L. aspera* также присущ половой диморфизм, выраженный меньшими размерами самцов, по сравнению с самками, тем самым половое созревание у них происходит значительно быстрее, что как раз хорошо и демонстрируют полученные данные.

L. aspera относится к летненерестующим представителям семейства Pleuronectidae. По мнению Т.А. Перцевой-Остроумовой (1961), в тихоокеанских водах Камчатки этот вид нерестится с середины мая по конец августа. По нашим данным, первые «текучие» (стадия V) самки начинают встречаться в уловах в

апреле, их доля составляла 5,9% (рис. 4.2.8). Зрелые нерестовые самцы попадают практически в течение всего года. Наибольшая доля самок с гонадами V стадии зрелости достигала максимума в июне (47,0%). Первые отнерестившиеся рыбы обоих полов регистрируются уже в апреле, но значительное их количество отмечено в уловах с июня по сентябрь. Также в августе–сентябре наблюдаются последние «текучие» рыбы, а в сентябре (самцы) и ноябре (самки) — посленерестовые.

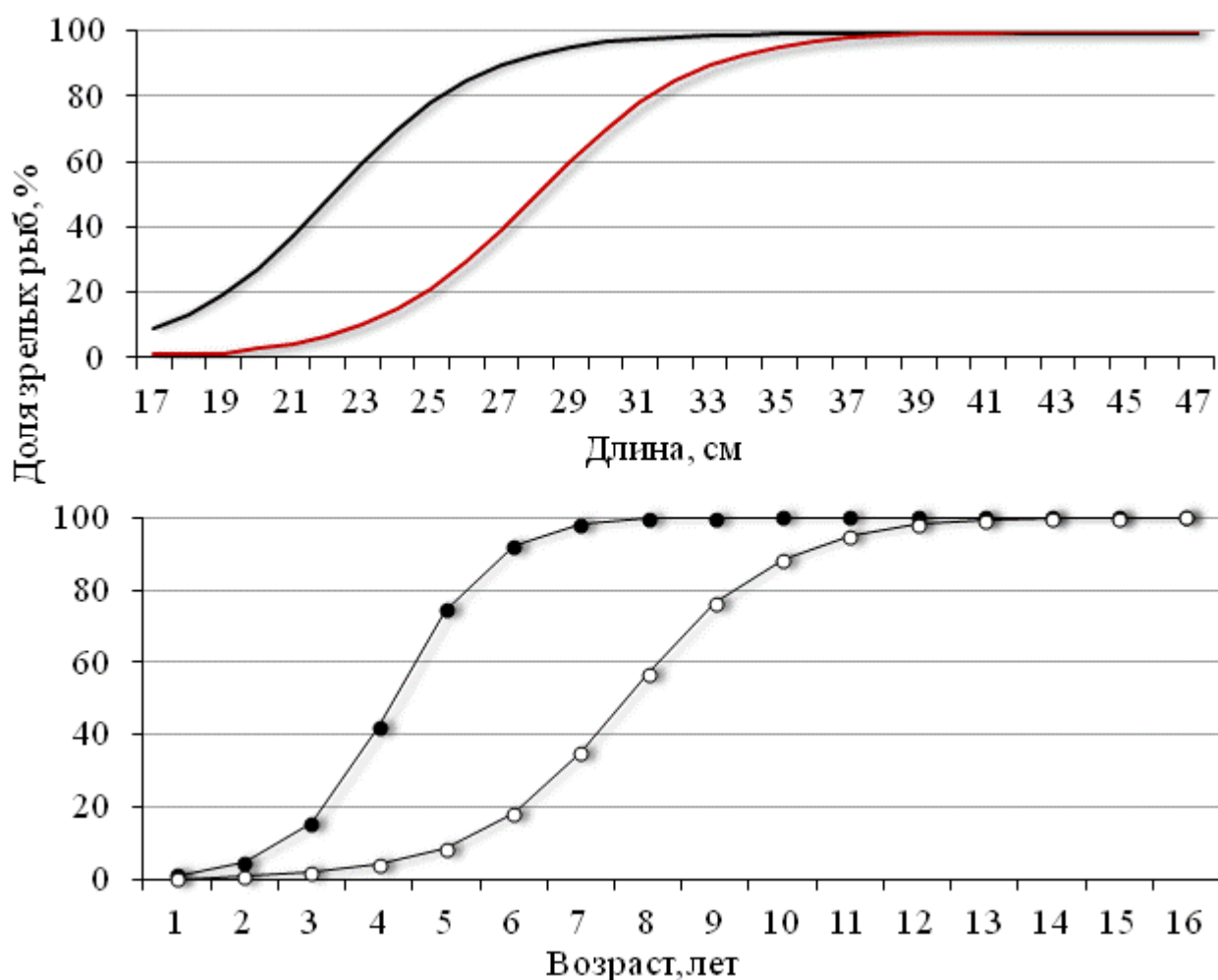


Рисунок 4.2.7 – Доля половозрелых рыб (%) желтоперой камбалы *Limanda aspera* в зависимости от длины и возраста (теоретические данные созревания)

Помимо этого, в течение почти всего года в уловах присутствовали самки с гонадами на ранних стадиях развития (II, II–III и III), но основная их часть отмечена именно в зимний период. Наибольшее количество преднерестовых (стадия IV) рыб зафиксировано в период с февраля по август. Таким образом,

полученные сведения, вероятно, могут указывать на то, что нерест *L. aspera* на тихоокеанском шельфе Камчатки, как и в других районах, значительно растянут и длится со второй половины весны до начала осени.

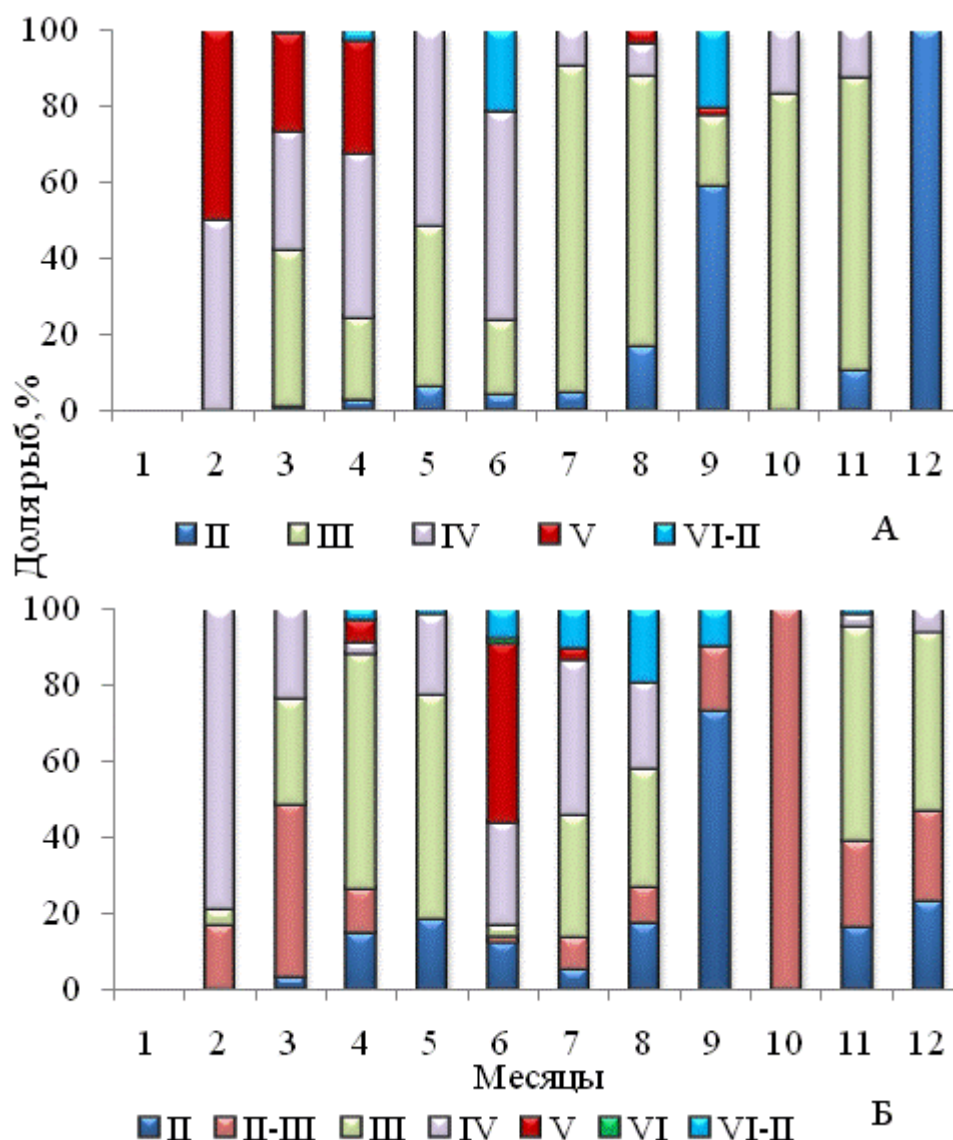


Рисунок 4.2.8 – Сезонная динамика созревания гонад самцов (А) и самок (Б) желтоперой камбалы *Limanda aspera* в тихоокеанских водах Камчатки

Выявить особенности полового созревания *P. stellatus* в районе наших исследований не представляется возможным ввиду отсутствия необходимого количества материала. Однако можем их охарактеризовать в других частях ареала на основании литературных источников. Так, у азиатского побережья Тихого океана впервые особи *P. stellatus* созревают в возрасте 4–5 лет (при длине 22–29 см), а массово — 5–8 лет. При этом, как и у других выше рассмотренных нами

видов, самцы достигают половозрелости при меньших размерно-возрастных показателях (Четвергов, 2002; Колпаков, 2005; Карпенко, Балыкин, 2006; Золотов, 2010; Дьяков, 2015). В то же время в Северо-Восточной Пацифике, имея схожую длину, *P. stellatus* созревает раньше. Например, у берегов Калифорнии массовая зрелость наступает в возрасте 2–3 лет (Orcutt, 1950), а у Вашингтона — 3–4 лет (Smith, 1936, по: Love et al., 2016). Самыми поздносозревающими являются особи приарктических популяций. По сведениям Бонда (Bond, 1982), в море Бофорта (побережье Канады) *P. stellatus* впервые созревает в возрасте 8 лет, имея длину 22 см. Подобные возрастные отличия, на наш взгляд, обусловлены разными гидрологическими условиями обитания в пределах всего ареала, существенно влияющими на темпы роста вида и, соответственно, сроков его полового созревания.

Из некоторых литературных источников известно, что у восточного побережья Камчатки *P. stellatus* нерестится в марте–мае (Мухачева, Звягина, 1955; Перцева-Остроумова, 1961), у западного — в мае (Фадеев, 2005), в море Бофорта — в июне–июле (Bond, 1982), а у калифорнийского побережья — в ноябре–феврале (Orcutt, 1950).

L. sakhalinensis имеет небольшие предельные размерные показатели и в первые годы жизни растет достаточно быстро, по сравнению с другими рассмотренными видами, поэтому она созревает раньше остальных. По нашим данным, в тихоокеанских водах Камчатки самцы становятся половозрелыми при длине 16 см, а самки — 19 см (табл. 4.2.9). В то же время информация о времени зрелости этого вида в других районах ареала описаны более подробно. Например, в западной части Берингова моря самцы *L. sakhalinensis* начинают созревать при длине 12,5 см в возрасте 3 года, для самок эти показатели составляют 16 см и 4 года. Половина самцов достигают зрелости при длине 16 см в возрасте 5,1 лет, а самки — соответственно 19,4 см и 7,4 лет (Карпенко, Балыкин, 2006; Золотов, 2010; Антонов, 2011). У побережья о. Сахалин первые созревающие рыбы обоих полов были встречены при длине 13 см, а массово — 14–16 см (3–4 года) (Сафронов, Тарасюк, 1989). В восточной части Охотского моря особи этого вида

начинают созревать при схожих размерах —12,5–13,5 см (3 года). Однако 50%-ное созревание самцов наступает при длине 15 см в возрасте 3,2 лет, а самок — 19 см и 4,2 лет (Борец, 1997; Четвергов, 2002).

Таблица 4.2.9 – Изменение доли половозрелых рыб (%) сахалинской камбалы *Limanda sakhalinensis* в зависимости от длины (эмпирические данные созревания)

Пол	Размерный ряд, см							
	15	16	17	18	19	20	21	22
Самцы	—	50,0	66,7	66,7	100,0	100,0	100,0	100,0
Самки	—	—	—	—	66,7	60,0	58,3	58,3
Пол	Размерный ряд, см							
	23	24	25	26	27	28	29	30
Самцы	100,0	100,0	—	100,0	—	—	—	—
Самки	55,6	78,6	83,3	66,7	100,0	100,0	100,0	100,0

На рисунке 4.2.9 хорошо видно, как изменяется созревание рыб обоих полов в зависимости от их длины на основе теоретических данных, полученных с помощью аналитического уравнения Ферхюльста (табл. 4.2.3). Массово самцы становятся зрелыми при длине 14 см, в то время как самки — при 17 см. Полностью (100%) первые созревают, достигнув размера 17 см, а последние — 23 см.

Предполагается, что, как и близкородственная *L. aspera*, *L. sakhalinensis* также относится к летнерестующим видам (Золотов, 2010, 2011; Антонов, 2011). По имеющимся в нашем распоряжении ограниченными данным, основная масса рыб (более 50,0%) обоих полов в мае в уловах была представлена созревающими и преднерестовыми особями (стадии II–III, III и IV). Неполовозрелые самки и самцы были встречены с апреля по октябрь.

По причине отсутствия материалов по нерестовым и постнерестовым особям утверждать о точных сроках нереста *L. sakhalinensis* не представляется возможным. Однако, по сообщению С.С. Григорьева (Grigorev, 1995), в июне–июле у юго-восточной оконечности Камчатки и в Камчатском заливе была отмечена икра этого вида (упомянут как камбала Надёжного *Acanthopsetta*

nadeshnyi). Исходя из полученных нами данных и сведений о поимках развивающихся эмбрионов, можно предположить, что нерест *L. sakhalinensis* в районе исследований начинается в июне, т.е. в сходные с юго-западной частью Берингова моря сроки (Золотов, 2010, 2011).

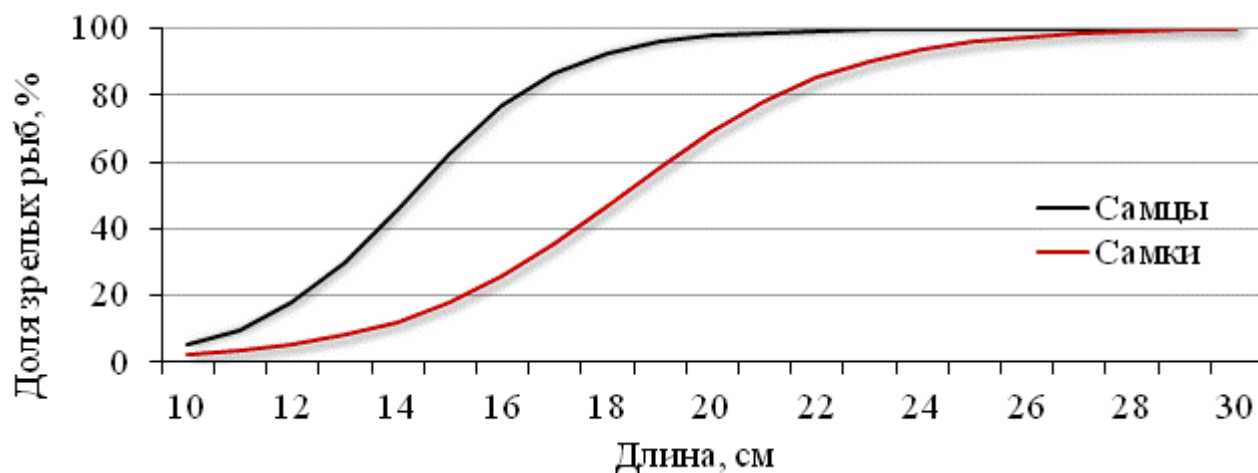


Рисунок 4.2.9 – Доля половозрелых рыб (%) сахалинской камбалы *Limanda sakhalinensis* в зависимости от длины (теоретические данные созревания)

Как и предыдущий вид, *M. proboscidea* является мелкоразмерным и быстросозревающим представителем своего семейства. Несмотря на его малочисленность, доля половозрелых особей в уловах довольно высока (Дьяков, 2002). К сожалению, описать особенности ее созревания в тихоокеанских водах Камчатки не представляется возможным ввиду недостатка данных. Однако имеются сведения из других районов обитания — Охотского и западной части Берингова морей. Исходя из сообщений некоторых исследователей (Борец, 1997; Фадеев, 2005; Юсупов, 2013; Дьяков, 2015), самцы *M. proboscidea* начинают созревать, достигнув размеров 14–18 см в возрасте 3 лет, а самки — 14–22 см и 4 лет. Массово первые становятся половозрелыми при длине 18,7–19,7 см, последние — 23,5–26,8 см.

Нерест вида в западной части Берингова моря протекает в июне–августе (Перцева-Остроумова, 1961), а у Западной Камчатки и в северной части Охотского моря с первой половины июля по первую половину августа (Моисеев, 1953; Фадеев, 2005; Юсупов, 2013).

Соотношение полов. Соотношение полов в нерестовом стаде в процессе размножения, а также тип распределения разнополых особей по размерам и возрастам различны у разных видов рыб и отражают специфику взаимосвязей их популяций со средой обитания. Половая структура является такой же приспособительной особенностью (Никольский, 1974б). По мере увеличения роста самок обеспечивается высокая популяционная плодовитость, а мелкие самцы за счёт бóльшей численности, не меняя кормовой базы, сохраняют высокую воспроизводительную способность популяции (Никольский, 1974б; Дьяков, 2014а).

Динамика соотношения полов в размерных и возрастных группах у всех исследуемых видов в тихоокеанских водах Камчатки была почти одинакова (табл. 4.2.10–4.2.12). У особей *L. polyxystra* и *H. elassodon* длиной до 30 см и возрастом до 9 лет преобладали самцы, доля которых была существенной (более 60,0%). После чего отмечено постепенное доминирование самок, составляя до 100% среди старшевозрастных групп. По мнению В.И. Полутова (1975), разница в скорости созревания особей обоих полов *L. polyxystra* (в Кроноцком заливе) вызывает соответствующую разницу в половом составе. Очевидно, этот факт применим и к остальным видам камбал в районе исследований. Равное соотношение полов отмечается на 8–9-м году жизни, когда и самки, и самцы становятся половозрелыми. Подобные результаты по *L. polyxystra* и *H. elassodon* были получены (Дьяков, 2014а) для восточной части Охотского моря. Стоит отметить, что в северных районах обитания результаты наблюдений несколько отличаются от таковых в тихоокеанских водах Камчатки. Например, в западной части Берингова моря среди особей младших возрастов доля самок в целом была несколько выше (Датский, Андронов, 2007; Дьяков, 2014а).

Таблица 4.2.10 – Соотношение полов (%) в различных размерных группах камбал в тихоокеанских водах Камчатки

Вид	Размерная группа, см					
	Пол	10–20	21–30	31–40	41–50	51–60
<i>L. polyxystra</i>	Самки	38,7	38,0	83,1	98,1	100,0
	Самцы	61,3	62,0	16,9	1,9	–
	<i>n</i> , экз.	566	16917	13227	1091	8
<i>H. elassodon</i>		10–20	21–30	31–40	41–50	51–60
	Самки	30,2	36,2	68,5	96,2	–
	Самцы	69,8	63,8	31,5	3,8	–
	<i>n</i> , экз.	43	863	1224	104	–
<i>P. quadrituberculatus</i>		10–20	21–30	31–40	41–50	51–60
	Самки	50,0	38,1	42,3	85,5	90,9
	Самцы	50,0	61,9	57,7	14,5	9,1
	<i>n</i> , экз.	2	239	563	159	22
<i>L. aspera</i>		10–20	21–30	31–40	41–50	51–60
	Самки	62,5	76,3	66,4	96,0	–
	Самцы	37,5	23,7	33,6	4,0	–
	<i>n</i> , экз.	8	797	431	25	–
<i>P. stellatus</i>		21–30	31–40	31–40	41–50	51–60
	Самки	35,7	85,7	–	–	–
	Самцы	64,3	14,3	–	–	–
	<i>n</i> , экз.	70	7	–	–	–
<i>L. sakhalinensis</i>		10–15	16–20	21–25	26–30	51–60
	Самки	50,0	37,5	92,2	87,5	–
	Самцы	50,0	62,5	7,8	12,5	–
	<i>n</i> , экз.	2	24	64	16	–

У *P. quadrituberculatus* в районе исследований отмечено преобладание самцов над самками среди особей длиной до 40,0 см и возрастом до 9 лет. Напротив, среди старшевозрастных рыб доля последних превышала 70,0% (см. табл. 4.2.10). Заметим, что сходная динамика соотношения полов этого вида в различных размерно-возрастных группах характерна для Берингова и Охотского морей. В первом районе увеличение доли самок наблюдается у особей длиной 29–37 см в возрасте 8–10 лет, во втором эти величины равны соответственно 38–40 см и 12–13 лет (Дьяков, 2014а).

Для *L. aspera*, обитающей у тихоокеанского побережья Камчатки, нами зафиксировано преобладание самок во всех размерных и возрастных классах (см.

табл. 4.2.10, 4.2.12). Однако, исходя из литературных источников известно (Дьяков, 2014а, 2014б), что как в западной части Берингова, так и в восточной части Охотского морей численное доминирование самок присуще рыбам длиной более 28 см и возрастом старше 5 лет, причём по мере роста их доля в уловах увеличивалась.

Таблица 4.2.11 – Соотношение полов (%) в различных возрастных группах *L. polyxustra*, *H. elassodon* и *P. quadrituberculatus* в тихоокеанских водах Камчатки

Возраст, лет	<i>L. polyxustra</i>			<i>H. elassodon</i>			<i>P. quadrituberculatus</i>		
	Самки	Самцы	n, экз.	Самки	Самцы	n, экз.	Самки	Самцы	n, экз.
3	38,9	61,1	18	14,3	85,7	7		100,0	1
4	44,3	55,7	131	50,0	50,0	12	33,3	66,7	12
5	44,7	55,3	512	55,6	44,4	18	70,0	30,0	10
6	46,4	53,6	1126	42,1	57,9	19	33,3	66,7	12
7	45,7	54,3	1703	42,3	57,7	26	72,0	28,0	25
8	53,6	46,4	2063	50,0	50,0	36	52,0	48,0	25
9	56,7	43,3	1370	45,1	54,9	51	60,0	40,0	25
10	64,6	35,4	977	54,3	45,7	46	20,0	80,0	20
11	73,8	26,2	730	70,6	29,4	34	54,5	45,5	22
12	79,9	20,1	622	81,8	18,2	33	68,2	31,8	22
13	86,9	13,1	405	81,0	19,0	21	44,4	55,6	9
14	90,8	9,2	261	95,5	4,5	22	61,1	38,9	18
15	91,6	8,4	154	100,0	–	18	62,5	37,5	8
16	95,2	4,8	104	100,0	–	7	66,7	33,3	6
17	95,8	4,2	72	100,0	–	2	100,0	–	4
18	91,7	8,3	24	100,0	–	2	100,0	–	1
19	91,7	8,3	12	–	–	–	–	–	–
20	72,7	27,3	11	–	–	–	–	–	–
21	100,0	–	4	–	–	–	100,0	–	1
22	100,0	–	4	–	–	–	–	–	–
23	–	–	–	–	–	–	–	–	–
24	100,0	–	2	–	–	–	–	–	–
25	50,0	50,0	2	–	–	–	–	–	–
26	–	100,0	1	–	–	–	–	–	–
27	–	–	–	–	–	–	–	–	–
28	100,0	–	1	–	–	–	–	–	–

Согласно нашим материалам, разнополые особи близкородственной *L. sakhalinensis* длиной 10–15 см в тихоокеанских водах Камчатки отмечены в равных количествах. В размерной группе 16–20 см зафиксировано численное

преобладание самцов, а уже среди крупных рыб (более 20 см) наблюдалось тотальное доминирование самок (см. табл. 4.2.9, 4.2.12). Близкие сведения по этому виду приводит А.О. Золотов (2010) для юго-западной части Берингова моря, но с той разницей, что у наиболее мелких особей соотношение полов было 3:2.

Таблица 4.2.12 – Соотношение полов (%) в различных возрастных группах *L. aspera*, *P. stellatus* и *L. sakhalinensis* в тихоокеанских водах Камчатки

Возраст, лет	<i>L. aspera</i>			<i>P. stellatus</i>			<i>L. sakhalinensis</i>		
	Самки	Самцы	<i>n</i> , экз.	Самки	Самцы	<i>n</i> , экз.	Самки	Самцы	<i>n</i> , экз.
4	40,0	60,0	5	–	–	–	62,5	37,5	8
5	72,7	27,3	22	–	–	–	33,3	66,7	6
6	62,5	37,5	32	50,0	50,0	2	100,0	–	3
7	42,3	57,7	26	50,0	50,0	4	100,0	–	8
8	57,1	42,9	28	85,7	14,3	7	100,0	–	1
9	58,8	41,2	17	60,0	40,0	5	–	–	–
10	73,7	26,3	19	66,7	33,3	3	–	–	–
11	79,2	20,8	24	50,0	50,0	2	–	–	–
12	87,5	12,5	16	–	–	–	–	–	–
13	100,0	–	7	–	–	–	–	–	–
14	100,0	–	5	–	–	–	–	–	–
15	100,0	–	1	–	–	–	–	–	–
16	50,0	50,0	2	–	–	–	–	–	–

Имеющиеся в нашем распоряжении материалы по *P. stellatus* немногочисленны. Тем не менее, эти данные также демонстрируют постепенное доминирование самок с возрастом (см. табл. 4.2.10, 4.2.12). Примечательно, что, как и в нашем случае, на некоторых участках азиатской части ареала (например, прикамчатские воды Берингова и Охотского морей, а также у Северного Приморья) самцов этого вида длиной более 40–42 см не обнаружено (Токранов, 1996; Колпаков, 2005; Золотов, 2010).

Таким образом, анализ соотношения полов в различных размерно-возрастных группах показал, что у рассматриваемых видов камбал в тихоокеанских водах Камчатки среди мелкоразмерных рыб наблюдается повышенная доля самцов. По мере увеличения длины таковая для разнополовых особей постепенно выравнивается, однако в старшевозрастных классах

происходит рост количества самок. Уменьшение доли самцов с возрастом объясняется их более ранним созреванием и повышенной естественной смертностью.

5. СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ

Для оценки запасов морских рыб, и камбал в частности, применяются методы прямого учета и математические модели теории рыболовства. К методам прямого учета относятся донные траловые съемки, которые выполняются ежегодно сотрудниками научно-исследовательских институтов, с применением стандартных методик (см. Главу 1). На сегодняшний день учетные работы остаются единственным устойчивым источником информации о составе и структуре ихтиоценов, а также являются основой для оценки запасов и определения величины промыслового изъятия (Борец, 1997). Методы прямого учета (если они проведены стандартными орудиями лова на стандартном полигоне в схожие сроки) дают представление о тенденциях индексов запаса. Но подобные исследования весьма затратны и не всегда регулярны. Вместе с тем в мировой практике их результаты всё реже напрямую привлекаются для оценки запасов и прогнозирования ОДУ, а основными в решении указанных задач являются методы математического моделирования теории рыболовства, в которых обычно используются сведения учетных съемок как индексы для настройки входных параметров модели. В расчеты вовлекается весь комплекс доступной информации: от данных промысловой статистики до независимых оценок методами прямого учета. Подобный подход применяется и нами, а использование современных моделей, устойчивых к ошибкам во входных данных, существенно повышает точность получаемых результатов.

Методы математического моделирования выходят на первый план при разработке рекомендаций по рациональному использованию водных биологических ресурсов. Они позволяют не только смоделировать динамику запаса, но и оценивать вероятность неблагоприятных последствий для него при различных стратегиях промысла. Понятно, что такие эксперименты с реальным запасом невыполнимы.

Метод прямого учета. Согласно этому методу в той или иной степени представлена межгодовая динамика индексов численности и биомассы всех исследуемых видов камбал в тихоокеанских водах Камчатки за период с 2016 по

2022 г. (рис. 5.1–5.7). Наибольшими показателями обилия характеризуется *L. polyxustra*. С 2016 г. прослеживался рост ее запасов на всех полигонах. Максимальной численности и биомассы этот вид достиг в 2018–2019 гг., затем было отмечено их резкое снижение, и в 2020–2022 гг. они оставались примерно на одном уровне. Основные запасы *L. polyxustra* в большинстве лет были сосредоточены на полигоне в Кроноцком заливе (по численности в среднем 54,3%, по биомассе — 47,8%). Как уже упоминалось выше (см. Главу 3), это обусловлено формированием здесь значительной кормовой базы.

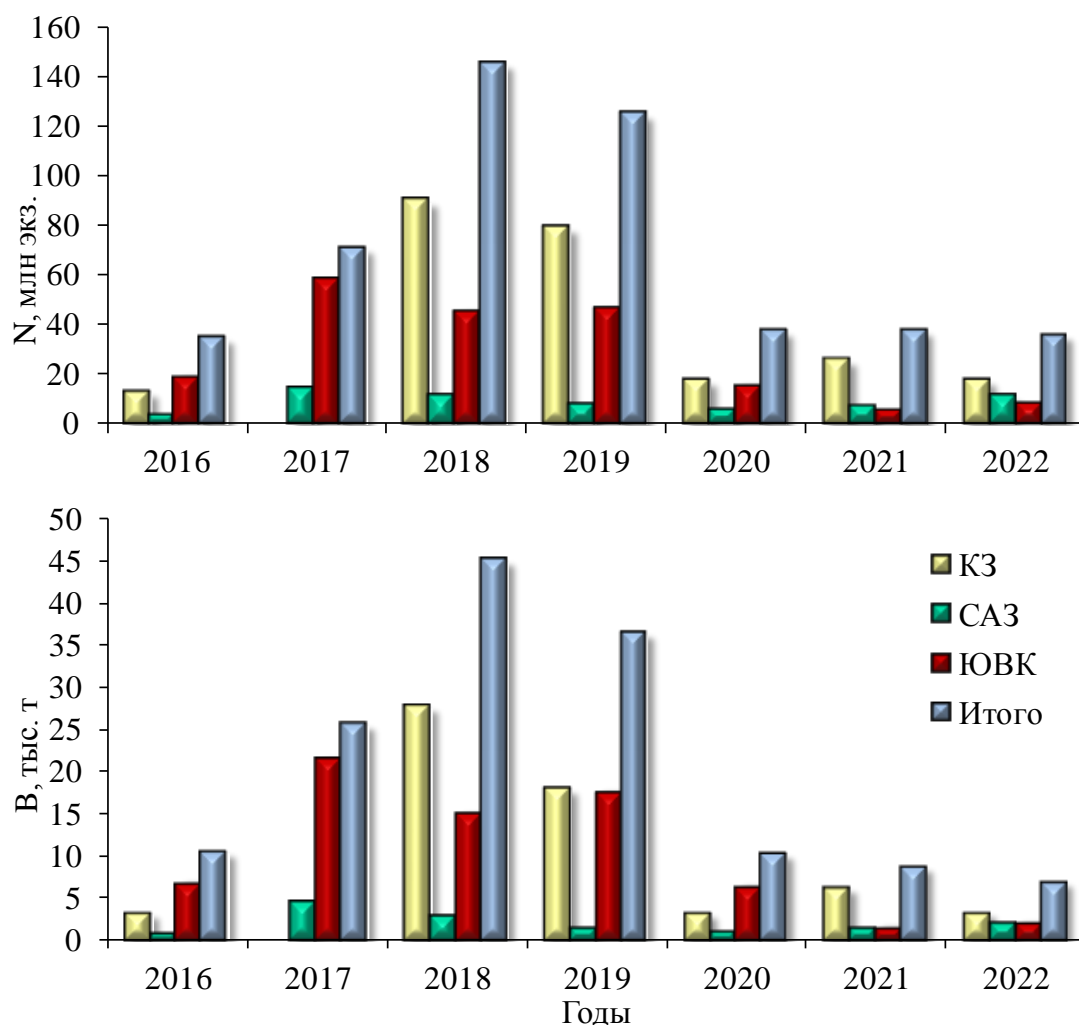


Рисунок 5.1 – Динамика индексов общей численности (N) и биомассы (B) *Lepidopsetta polyxustra* (КУ=1) по полигонам и годам в тихоокеанских водах Камчатки по результатам донных траловых съемок (здесь и на рис. 5.2–5.7: КЗ — Кроноцкий залив; САЗ — северная часть Авачинского залива; ЮВК — юго-восточная оконечность Камчатки)

Характерно, что у тихоокеанского побережья Северных Курил и юго-восточной оконечности Камчатки биомасса этого вида в начале 1990-х и 2000-х гг.

достигала 25,0 тыс. т (Бирюков, 2008). По нашим данным, примерно таких же показателей вид достиг в 2017 г.

По данным ДТС, максимум обилия *H. elassodon* отмечен в 2018 г., после чего зафиксировано снижение (рис. 5.2). В 2020 г. численность и биомасса вида по сравнению с 2018–2019 гг. уменьшились многократно, что, очевидно, не связано с естественными изменениями. Существенные оценки обилия *H. elassodon* были отмечены в Кроноцком заливе, составив по численности в среднем — 39,1%, по биомассе — 41,7%, и у юго-восточной оконечности Камчатки — 40,9 и 45,0% соответственно.

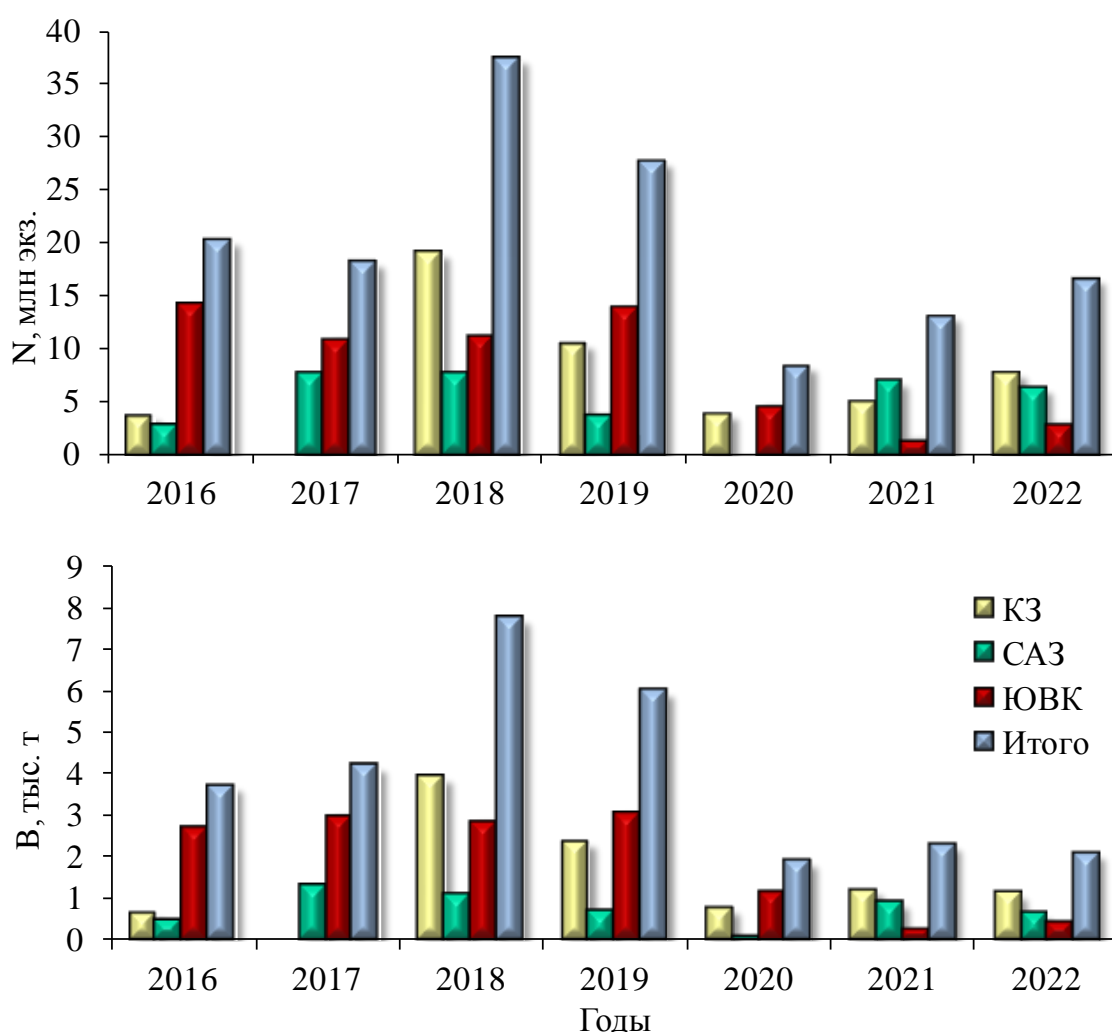


Рисунок 5.2 – Динамика индексов численности (N) и биомассы (B) *Hippoglossoides elassodon* (KY=1) по полигонам и годам тихоокеанских водах Камчатки по результатам донных траловых съемок

P. quadrituberculatus по результатам ДТС отмечена во всех заливах Юго-Восточной Камчатки, но наиболее плотные скопления, также как и два

вышеупомянутых вида, образует в Кроноцком заливе, которые в среднем были оценены в размере 70,1 и 71,1% по численности и по биомассе соответственно (рис. 5.3). Максимум был зафиксирован в 2018 г., после чего эти показатели снижались. Оценки, полученные в последние три года, были минимальными за весь исследуемый период.

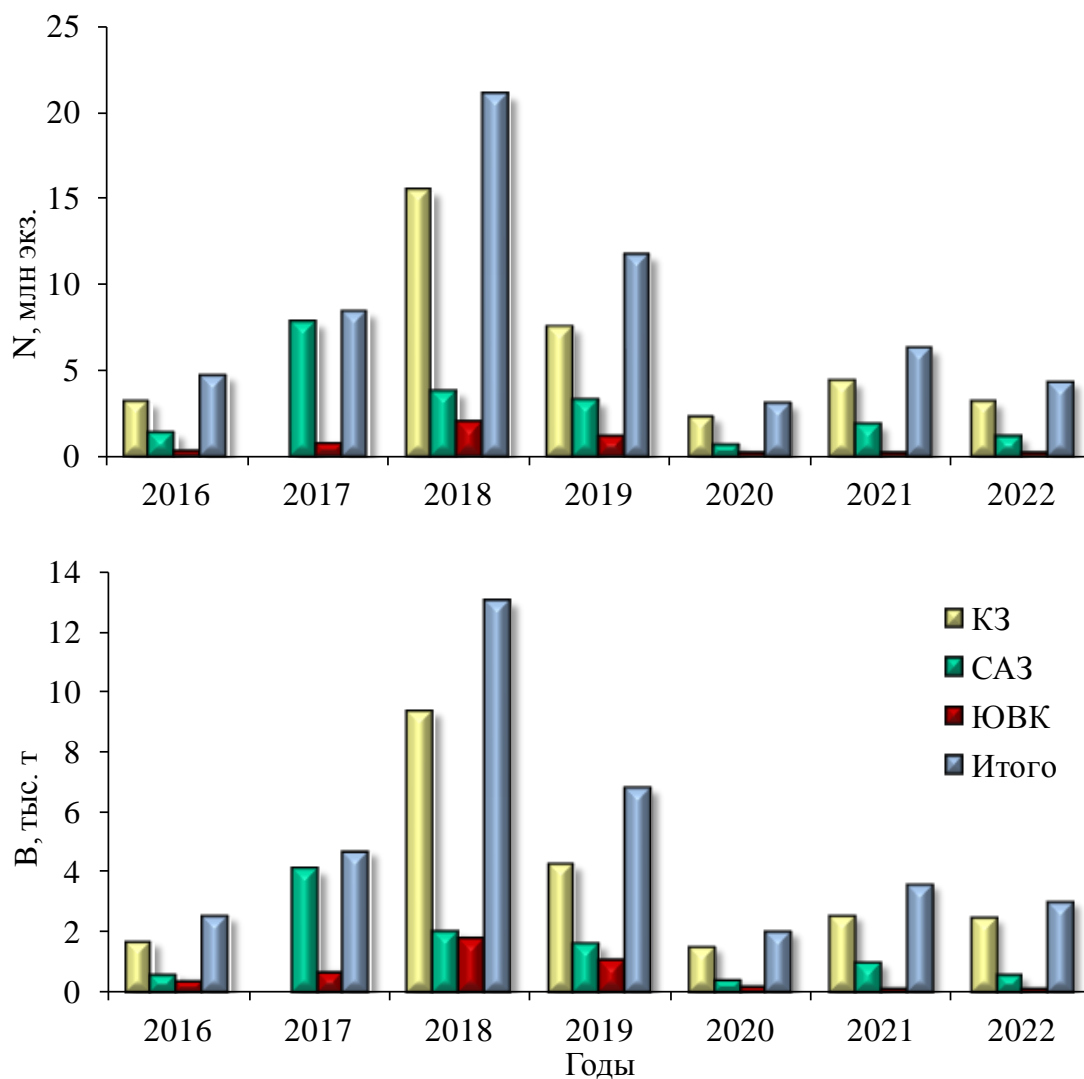


Рисунок 5.3 – Динамика индексов численности (N) и биомассы (B) *Pleuronectes quadrituberculatus* (КУ=1) по полигонам и годам тихоокеанских водах Камчатки по результатам донных траловых съемок

В районе исследований *L. aspera* добывают в качестве прилова, а запасы ее здесь находятся на сравнительно низком уровне. В период наблюдений этот вид встречен на на всех полигонах почти в равном количестве, за исключением района у юго-восточной оконечности Камчатки. Наибольшие показатели обилия получены в 2018 (по биомассе) и 2019 (по численности) гг. (рис. 5.4). В 2020–2022

гг. запасы были близки к уровню 2016–2017 гг. В общем многолетнем аспекте ресурсы *L. aspera* относительно стабильны.

По данным ДТС, запасы *P. stellatus* в тихоокеанских водах Камчатки, в сравнении с другими промысловыми видами камбал, малы. Максимальный показатель общей численности и биомассы был установлен в 2017 г. (рис. 5.5). Если говорить о межгодовой динамике состояния запасов, можно отметить, что после 2017 г. ресурсы этого вида стали снижаться и в 2020 г. достигли наименьших показателей. Однако к 2022 г. обилие возросло более чем в 3 раза. Такие изменения в целом, вероятно, можно объяснить недоучетом *P. stellatus* в некоторые годы, связанным с особенностями ее распределения в летний период (Овчеренко, 2021а).

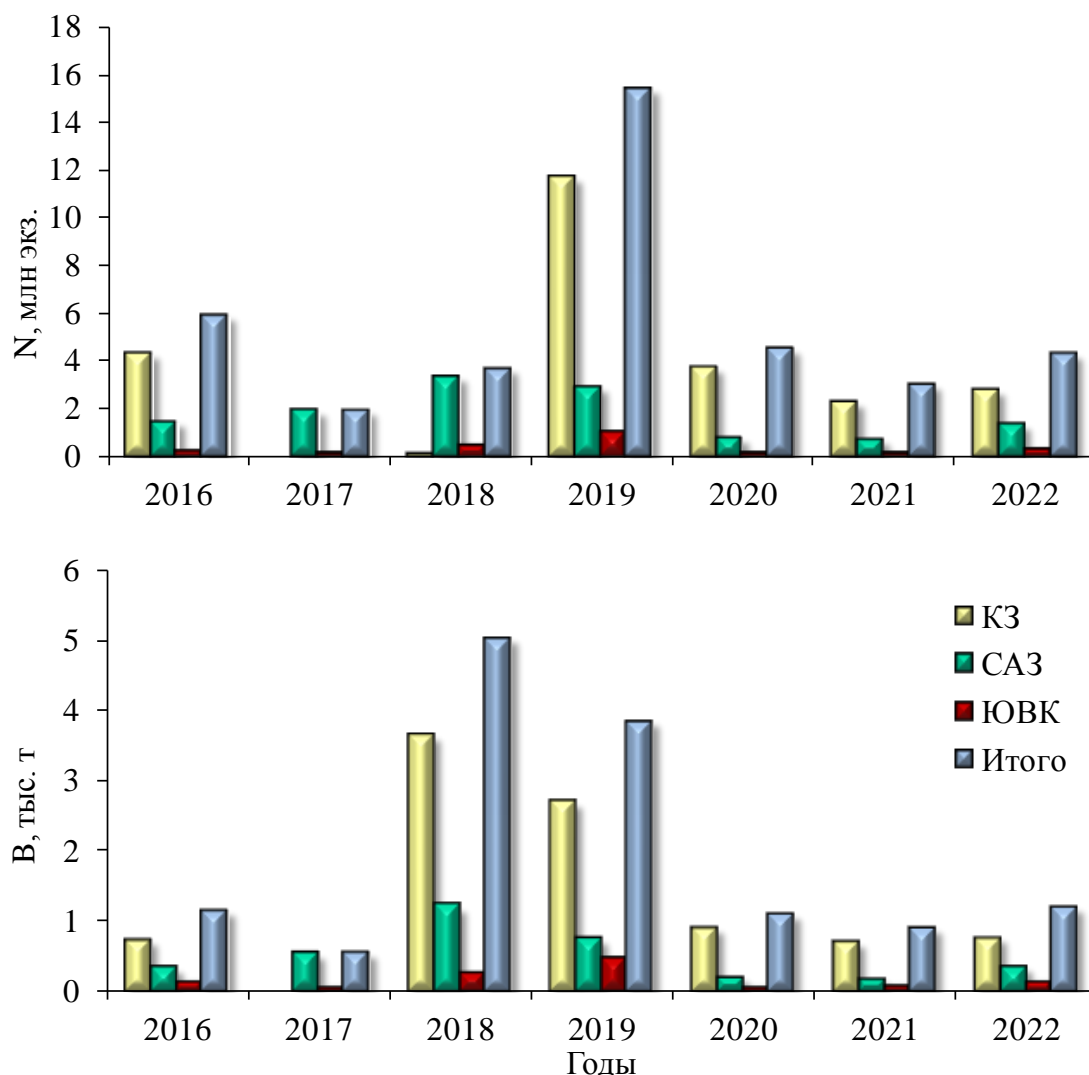


Рисунок 5.4 – Динамика индексов численности (N) и биомассы (B) *Limanda aspera* (KY=1) по полигонам и годам тихоокеанских водах Камчатки по результатам донных траловых съемок

L. sakhalinensis в прикамчатских водах из-за малых размеров не пользуется особым спросом у рыбопромышленников. Тем не менее в некоторых акваториях её численность достаточно высокая (Борец, 1997; Дьяков, 2002; Золотов, 2010). Минимальные оценки обилия этого вида были отмечены в 2022 г., максимальные — в 2017–2018 гг. (рис. 5.6). С 2020 г. индексы запасов существенно сократились и до 2022 г. оставались стабильными.

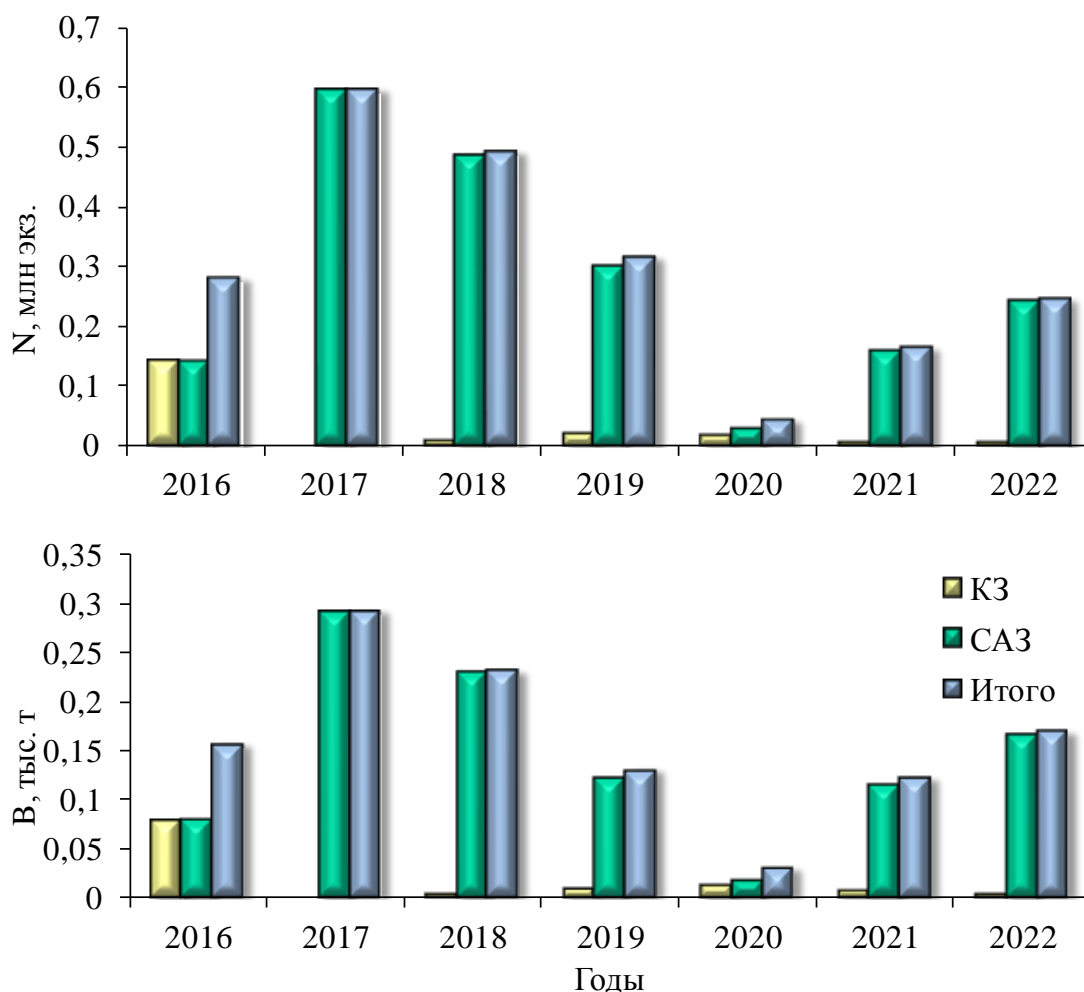


Рисунок 5.5 – Динамика индексов численности (N) и биомассы (B) *Platichthys stellatus* (КУ=1) по полигонам и годам тихоокеанских водах Камчатки по результатам донных траловых съемок

Подобная динамика численности и биомассы *L. sakhalinensis* в тихоокеанских водах Камчатки, вероятно, обусловлена не столько промысловым воздействием, сколько отражением естественных процессов формирования этих величин (Золотов, Дубинина, 2013; Овчеренко, Курбанов, 2022а). По результатам наших исследований можно отметить, что наибольшего обилия вид достигал в

северной части Авачинского и Кроноцком заливах, и лишь незначительная часть зафиксирована у юго-восточной оконечности полуострова.

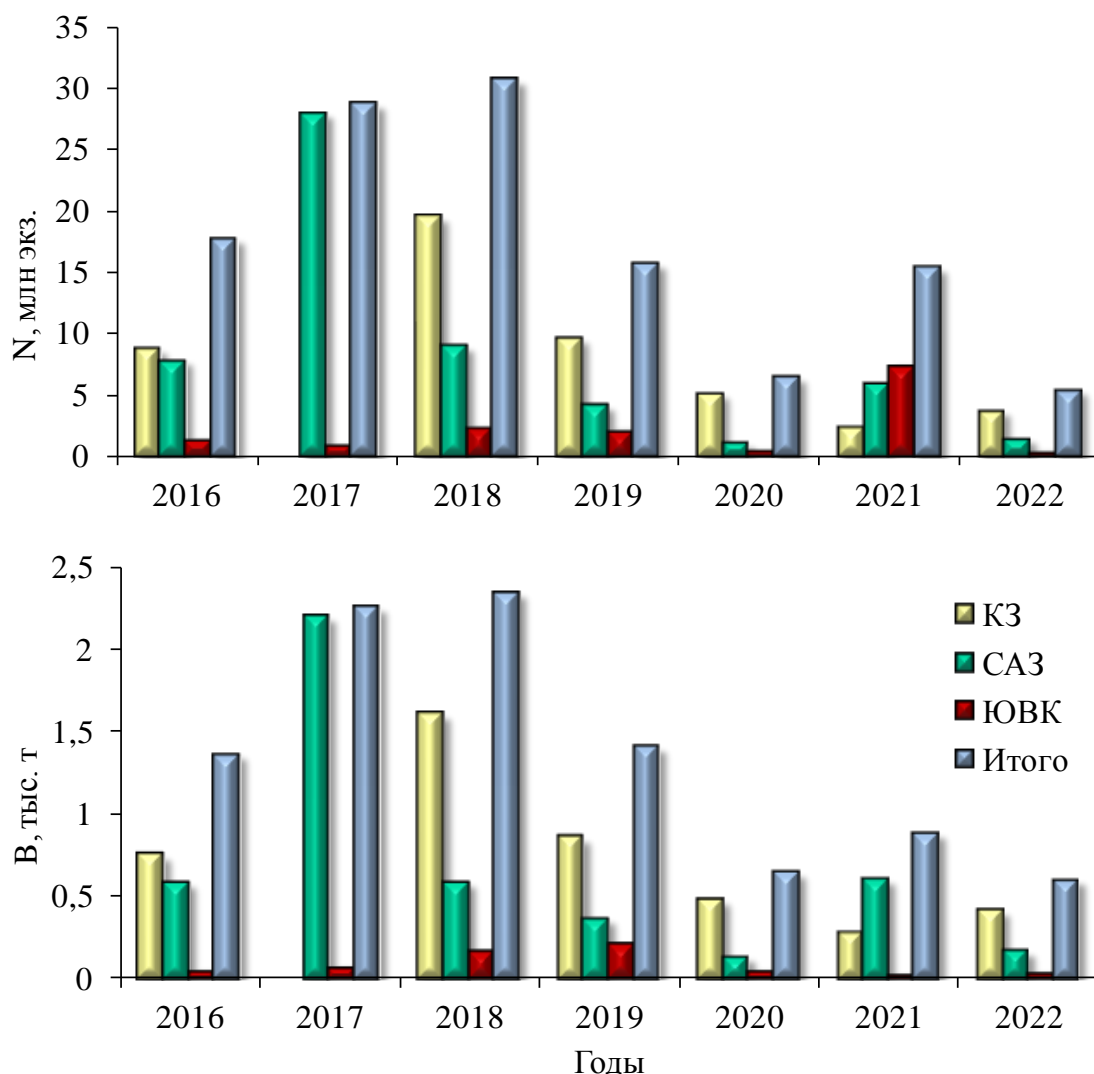


Рисунок 5.6 – Динамика индексов численности (N) и биомассы (B) *Limanda sakhalinensis* (КУ=1) по полигонам и годам тихоокеанских водах Камчатки по результатам донных траловых съемок

Согласно данным ДТС, уровень запасов *M. proboscidea* в районе исследований самый наименьший, по сравнению с остальными рассматриваемыми видами. Максимальные оценки численности и биомассы были отмечены в 2022 г., а минимальные — в 2016 г. (рис. 5.7). При этом динамика запасов данного вида с 2016 г. имеет «волнообразный» характер. Значительная часть ресурсов *M. proboscidea* во все годы была сконцентрирована в Кроноцком

заливе. Столь резкие изменения обилия в межгодовом аспекте, очевидно, связаны с её недоучетом по тем же причинам, что и у *P. stellatus* (Овчеренко, 2021б).

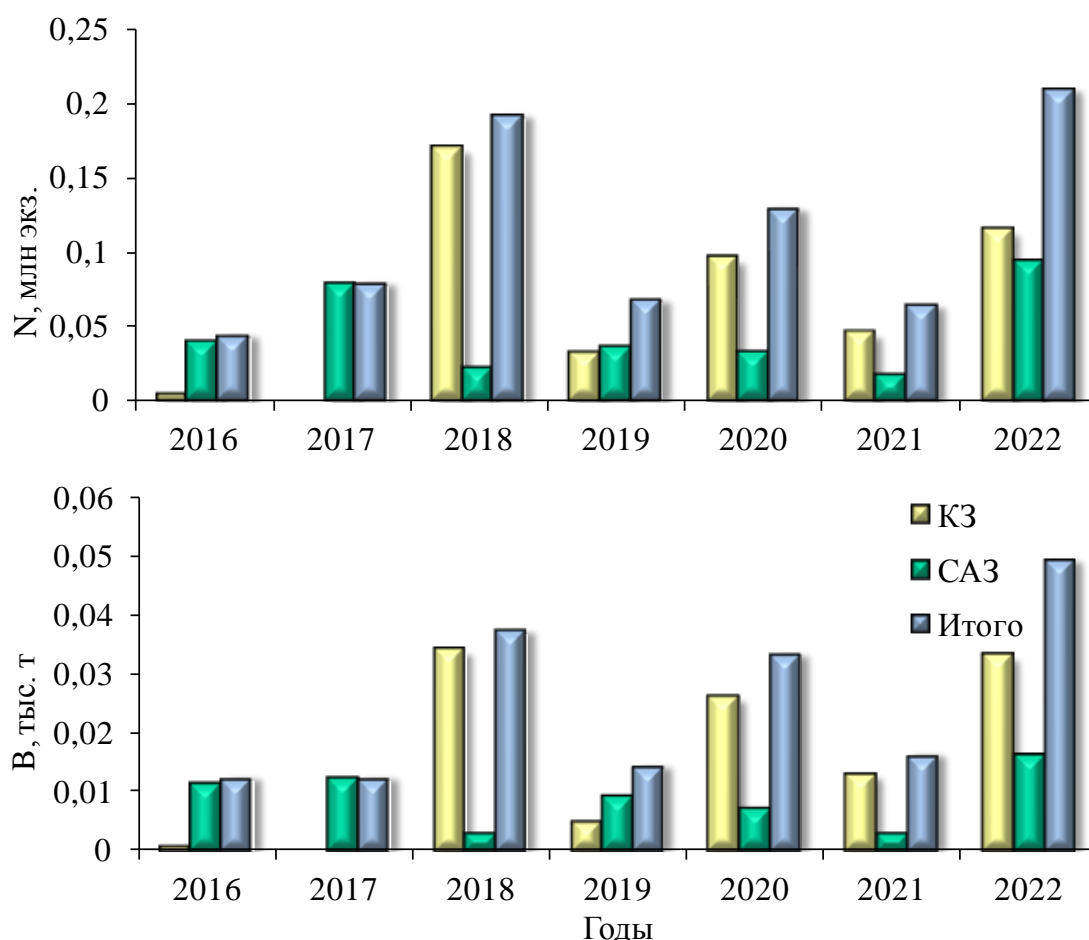


Рисунок 5.7 – Динамика индексов численности (N) и биомассы (B) *Myzopsetta proboscidea* (KY=1) по полигонам и годам тихоокеанских водах Камчатки по результатам донных траловых съёмок

Таким образом, согласно представленным результатам ДТС, можно сделать несколько выводов. Во-первых, динамика общей численности и биомассы рассматриваемых видов камбал, за исключением сублиторальных *P. stellatus* и *M. proboscidea*, имеет сходный характер. После 2018–2019 гг. отмечено существенное снижение их ресурсов. Особенно это заметно для акватории Авачинского залива. Во-вторых, основная часть запасов камбал, кроме *P. stellatus*, расположена в Кроноцком заливе, где нередко уровень таковых может быть выше в 1,5–2 раза и более, по сравнению с южными районами. Однако проведённый ранее (Золотов, Дубинина, 2013) анализ многолетней динамики обилия

камбаловых рыб в тихоокеанских водах показал, что половина их общей биомассы в прошлые годы была учтена на шельфе, прилегающем к юго-восточной оконечности Камчатки и Северным Курилам.

Практически единовременное резкое сокращение запасов пяти видов камбал с 2020 г., вероятно, является следствием совокупности таких факторов, как: естественные перестройки донных сообществ, влияние промысла, а также разное качество проведения ДТС (неодинаковые сроки проведения вследствие плохих метеоусловий и организационных причин, различные типы используемых тралов и др.).

Методы математического моделирования. Комплекс имеющихся биологических и статистических материалов по камбалам в тихоокеанских водах Камчатки позволяет провести всесторонний аналитический анализ состояния эксплуатируемого запаса и прогнозирования ОДУ посредством структурированных (когортных) моделей. Входная информация включает исторические ряды возрастного состава, уловов на единицу промыслового усилия, темпа весового роста и полового созревания, средние значения коэффициента естественной смертности по годам и возрастным группам (Бабаян, 2000).

Когортными методами принято называть методы оценки запасов, основанные на представлении популяции в виде совокупности отдельных поколений (когорт), численность каждого из которых убывает во времени под воздействием промысла и от естественных причин. Их суть состоит в том, что знание уловов по возрастным группам и оценок естественной смертности позволяет восстановить численность каждой из них. Основы анализа уловов по возрастным группам были заложены в работах русских ученых — Ф.И. Баранова (1918) и А.Н. Державина (1922). С 60-х гг. прошлого века когортные методы начинают широко использоваться для оценки запасов промысловых рыб по всему миру. Толчком послужило появление виртуально-популяционного анализа (VPA) (Fry, 1949; Gulland, 1965) и его дальнейших модификаций (Pope, 1972; Pope, Shepherd, 1982; Laurec, Shepherd, 1983).

С 1980-х гг. развитие когортных моделей идет в направлении статистических методов и настроечных процедур с привлечением различной дополнительной информации — данных промысловой статистики и съемок, результатов мечения, индексов численности и зависимости «запас–пополнение». За это время разработано большое число статистических когортных моделей как за рубежом (Maunder, Punt, 2013; Nielsen, Berg, 2014; Cadigan, 2015; Berg, Nielsen, 2016; Perreault et al., 2020; Nielsen et al., 2021), так и в России (например, Vasilyev, Kizner, 1997; Ильин и др., 2014, 2016).

С 2013 г. запасы камбал в тихоокеанских водах Камчатки оценивают с помощью модели «Синтез» (Ильин и др., 2014). Она относится к числу сравнительно простых статистических когортных моделей с сепарабельным представлением промысловой смертности и учитывает специфику рыбопромысловой статистики. Алгоритм модели реализован в одноименной компьютерной программе, разработанной в «КамчатНИРО».

Заметим, что структура запаса камбал в водах, прилегающих к тихоокеанскому побережью Камчатки, несколько отличается от таковой в смежных районах, где наибольший вклад в уловы и обилие обеспечивает *L. aspera*. Основу же комплекса промысловых камбал в Камчатском, Кроноцком, Авачинском заливах и у юго-восточной оконечности полуострова составляет *L. polyxystra* (Золотов, Захаров, 2008; Овчеренко, 2019), поэтому определение совокупного промыслового запаса традиционно основано на оценке состояния популяции этого вида, а расчет биомассы остальных представителей семейства выполняется, исходя из их относительной доли в снюрреводных уловах.

Набор исходных данных для оценки состояния запаса *L. polyxystra* у Юго-Восточной Камчатки по описанной выше модели следующий:

- вылов (млн экз.) по возрастам (3–16 лет) и годам (1950–2022 гг.);
- среднемноголетняя масса рыб по возрастным группам (рис. 5.8А);
- среднемноголетняя доля половозрелых рыб по возрастным группам, рассчитанная по результатам полных биологических анализов (рис. 5.8Б);

— среднемноголетние мгновенные коэффициенты естественной смертности (M) по возрастам (рис. 5.8В) (Ильин и др., 2014);

— данные официальной промысловой статистики по уловам на единицу промыслового усилия.

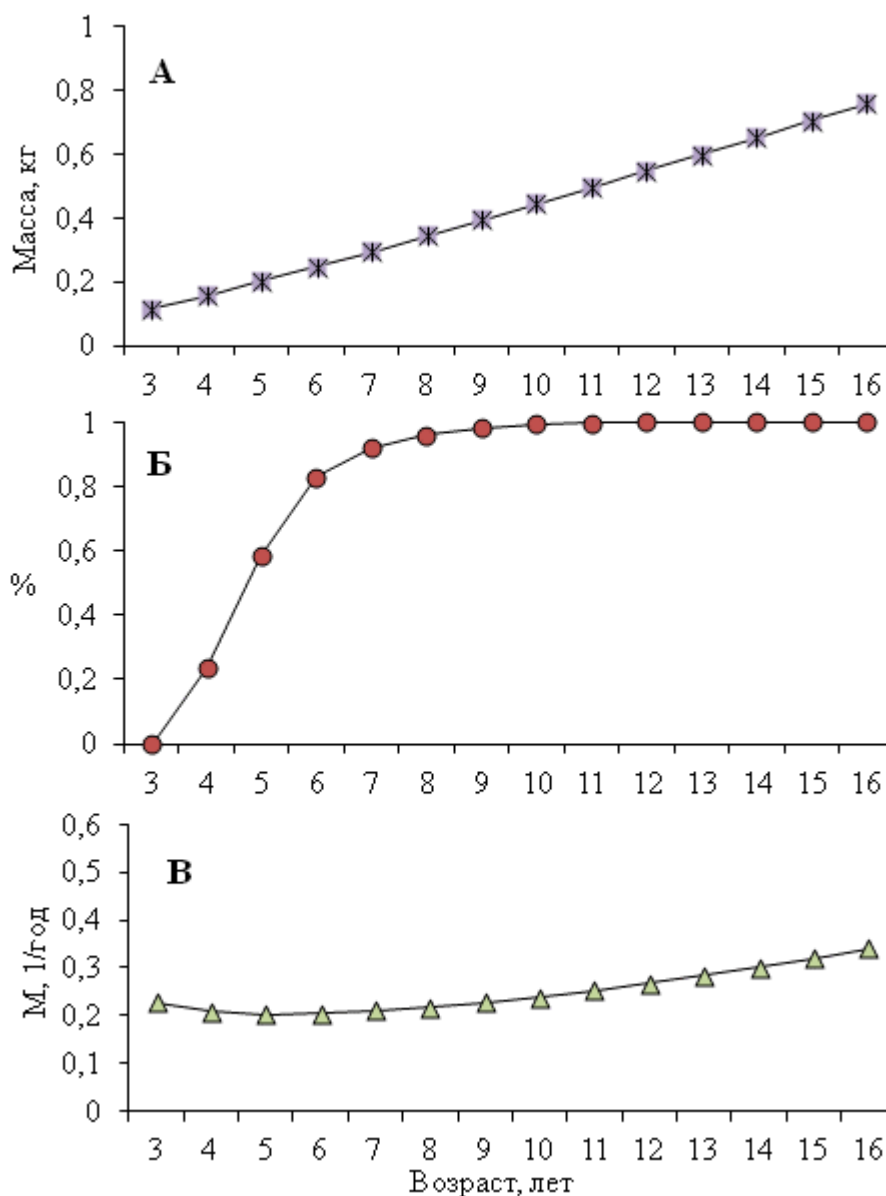


Рисунок 5.8 – Исходные данные для модельных расчетов *Lepidopsetta polyxystra* по возрастным группам: А — средняя масса, Б — доля половозрелых рыб, В — мгновенные коэффициенты естественной смертности

На рисунке 5.9 представлены оценки общего, нерестового и промыслового запасов *L. polyxystra* в тихоокеанских водах Камчатки в 1950–2022 гг. В результате модельных расчетов было отмечено два пика общей биомассы этого

вида: в 1950–1955 и 1980–1990 гг., когда она составляла более 150 тыс. т. Подобные оценки были получены А.О. Золотовым и Д.В. Захаровым (2008), рассчитанные методом VPA. Отметим, что в работе тех же авторов представлены результаты модельных расчетов в сравнении с данными ДТС, которые дают вполне сопоставимые величины. До 1950-х гг. высокие значения были обусловлены тем, что в этот период отсутствовал как таковой специализированный промысел камбал (см. Главу 6), этот объект только начинали осваивать. Затем, после внедрения в эксплуатацию большого количества траулеров типа СРТ и РС, а также неконтролируемой добычи, запасы камбального сообщества существенно сократились. После введения мер регулирования промысла их ресурсы стали восстанавливаться, а затем и расти, достигнув к 1980-м уровня 1950-х гг. Период с начала 1970-х по конец 1980-х гг. характеризовался появлением ряда поколений высокой численности (рис. 5.10), что в основном и поспособствовало бурному росту запасов. Вместе с тем, параллельно увеличилась и интенсивность промысла. После 1990-х гг. наметился тренд на снижение биомассы *L. polyxustra*, который в целом продолжается и в настоящее время (рис. 5.9). По модельным оценкам, это связано с тем, что в начале 1990-х гг. численность пополнения (рыб в возрасте 3+) снизилась почти в 2 раза.

С 2013 г. при обосновании ОДУ *L. polyxustra* в тихоокеанских водах Камчатки используется предосторожный подход (Бабаян, 2000). Цель текущей стратегии промысла — поддержание запаса на уровне высокой продуктивности (при котором обеспечивается максимальный равновесный улов) и последующей его эксплуатации с постоянной интенсивностью. Был определен целевой ориентир по биомассе ($B_{tr} = 47,0$ тыс. т), соответствующий величине максимального равновесного улова при современном состоянии ресурсов *L. polyxustra* в Петропавловско-Командорской подзоне.

По модельным оценкам, выполненным в 2022 г., величина общего запаса данного вида в возрасте 3–16 лет на начало 2022 г. составила 64,4 тыс. т, а нерестового — 49,8 тыс. т. Таким образом, текущая нерестовая биомасса

колеблется около уровня целевого ориентира (рис. 5.9) (т.е. уровня, при котором по модельным оценкам обеспечивается высокая продуктивность запаса). В последние годы тенденции в оценках обилия по данным учетных работ и математического моделирования совпадают.

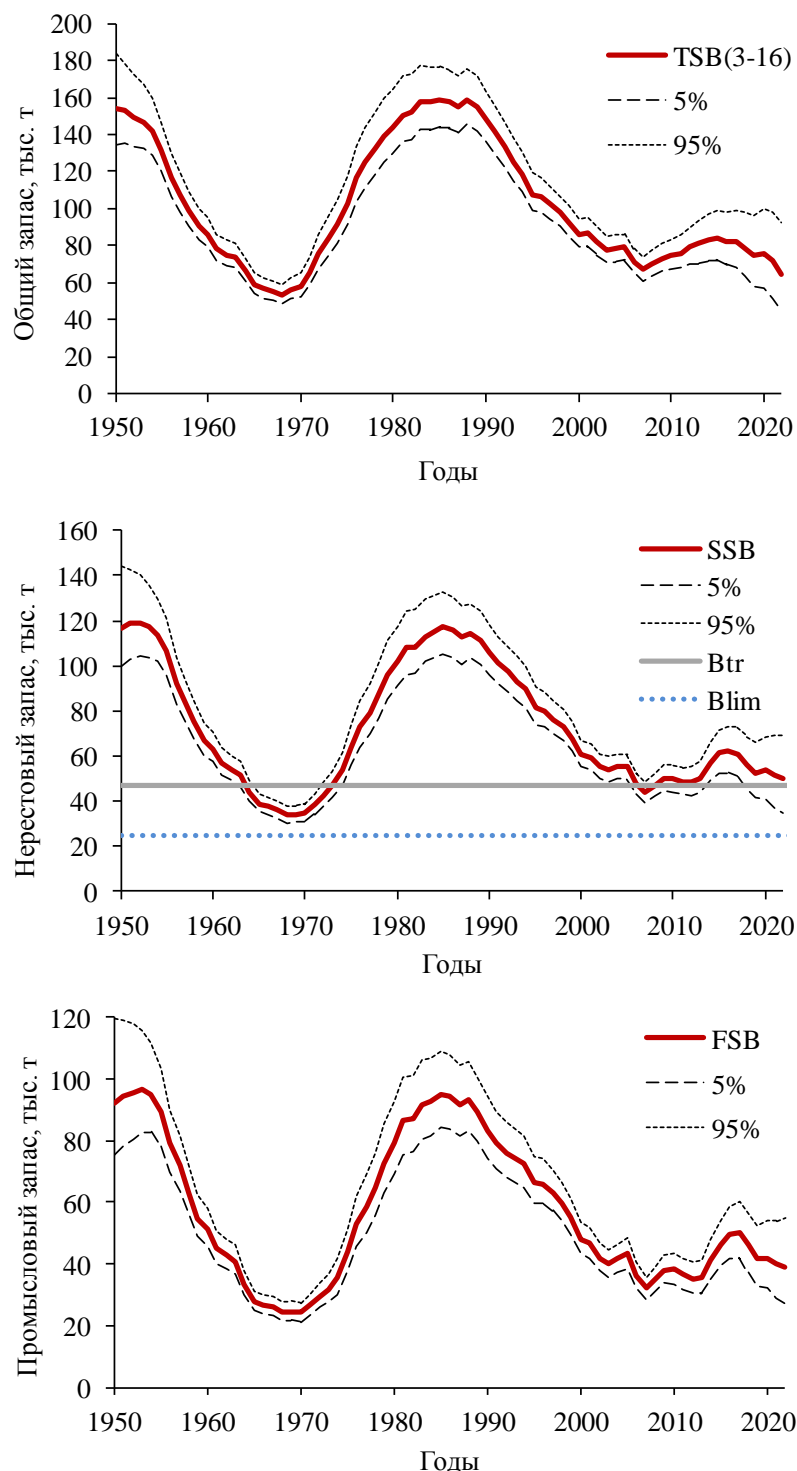


Рисунок 5.9 – Межгодовая динамика биомассы общего (TSB), нерестового (SSB) и промыслового (FSB) запасов *Lepidopsetta poluxystra* с 90% доверительными границами

Наметившийся после 2012 г. рост, связанный, в первую очередь, с пополнением рыб урожайных поколений 2007–2009 гг., сменился снижением из-за появления в последние годы ряда поколений численностью ниже среднеемноголетнего уровня. Генерация 2019 г. была оценена как самая малочисленная (рис. 5.10).

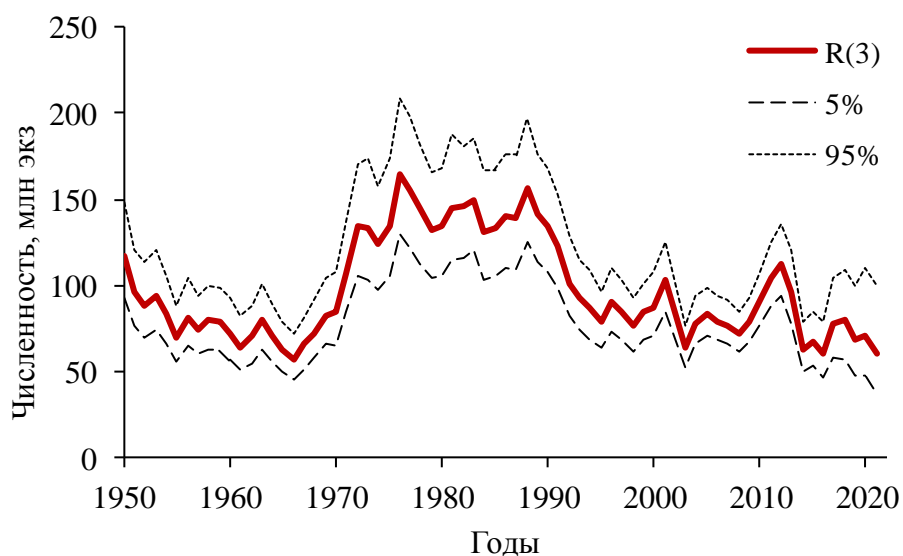


Рисунок 5.10 – Модельная динамика численности пополнения *Lepidopsetta polyxystra* с 90% доверительными границами

Таким образом, на основании оценок запаса *L. polyxystra*, полученных по результатам ДТС и с применением математической модели, следует заключить, что ресурсы камбал в тихоокеанских водах Камчатки постепенно снижаются, однако их уровень находится выше целевого ориентира.

6. ПРОМЫСЕЛ

6.1. Краткая история промысла камбал в дальневосточных морях

Несмотря на внушительные скопления камбал в дальневосточных морях, специализированный промысел этой группы рыб до 1930 г. отсутствовал. Добывали их в некоторых районах вентерями, крючками, ставными сетями, неводами и т.д., но вылов был незначительным, а вся продукция поступала на рынок в виде сырца. Достоверная информация о том, в каких объёмах на самом деле ловили камбал, отсутствует, т.к. в то время не вели статистику вылова. Позже (в 1930-е гг.) на Дальнем Востоке появились траулеры, и был создан отечественный траловый флот, который успешно развивался и обеспечивал высокую добычу камбаловых рыб круглогодично в Охотском и Японском морях. Среднемесячные траловые уловы у берегов Западной Камчатки варьировали от 1,15 до 6,53, в Татарском проливе — от 0,20 до 1,48, а в зал. Петра Великого — 0,36 до 1,95 т/час траления. Заметим, что ни в одном регионе страны не было таких высоких показателей. Наряду с траловым промыслом, летом продолжали осуществлять лов ставными неводами. Таким образом, с 1930-х гг. камбалы стали одними из основных промысловых объектов (помимо трески *Gadus macrocephalus*, сельди *Clupea pallasii* и др.) отечественного рыболовства (Моисеев, 1953). В дальнейшем были организованы масштабные комплексные научные экспедиции в Японском, Охотском, Беринговом и Чукотском морях, в ходе которых и были обнаружены крупные скопления камбал (Фадеев, 1987). В целом, история освоения их запасов была сходна во всех районах Дальнего Востока.

Широкомасштабный специализированный промысел камбал в дальневосточных морях получил развитие к середине 1950-х гг. с внедрением такого орудия лова, как снюрревод, которое в последующем стало занимать лидирующие позиции в связи с высокой эффективностью при облове разреженных скоплений донных и придонных видов рыб. Помимо этого, являясь

орудием лова неводного типа, его негативное воздействие на окружающую среду минимально (Коваленко и др., 2012).

В Петропавловско-Командорской подзоне наибольшая добыча камбал пришлось на начальный период эксплуатации их ресурсов в 1955–1960 гг., когда среднегодовые уловы составляли 18,5 тыс. т. Столь существенные промысловые показатели флота были обусловлены, с одной стороны, высоким уровнем запасов, а с другой — освоением промысловыми организациями техники снюрреводного промысла и вводом в эксплуатацию большого числа высокопроизводительных (на тот период) траулеров класса СРТ и РС (Золотов, Захаров, 2008). Максимальные годовые уловы камбал в Петропавловско-Командорской подзоне были отмечены в 1955–1957 гг. Затем, по мере снижения запасов, а также введения мер регулирования промысла, произошло резкое уменьшение объемов добычи (рис. 6.1.1).

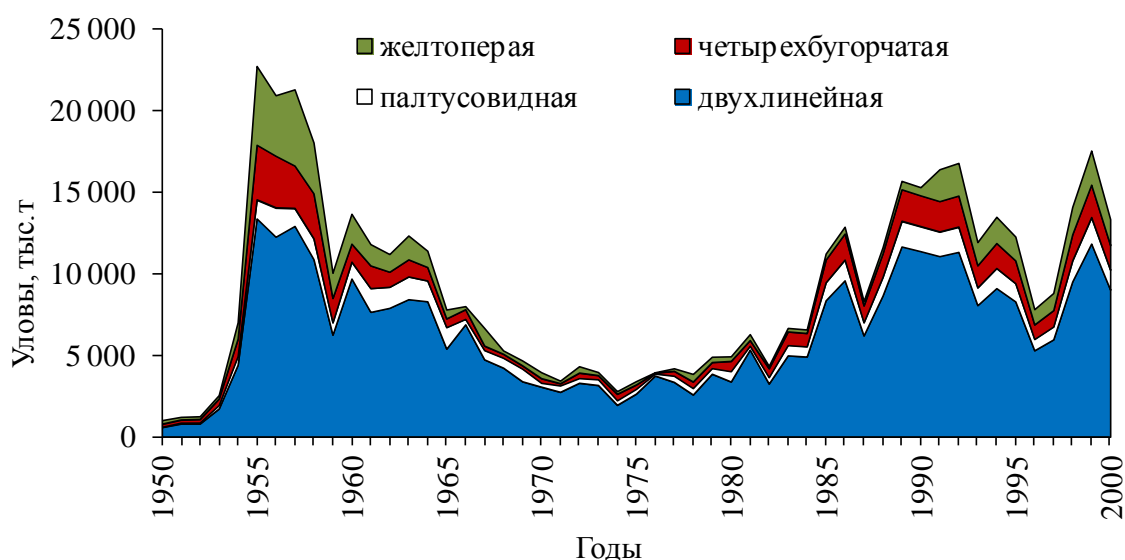


Рисунок 6.1.1 – Вылов камбал у тихоокеанского побережья Камчатки в 1950–2000 гг. (по: Золотов, Захаров, 2008)

К началу 1970-х гг. ежегодный вылов камбал не превышал 4 тыс. т. По мере стабилизации запасов в 1985–1995-е гг., произошло и постепенное увеличение уловов. В среднем в 1990–2000 гг. здесь добывалось около 13,6 тыс. т в год (Золотов, Буслов, 2005; Золотов и др., 2011). Таким образом, камбальный

промысел с начала 1930-х гг. и по конец XX в. прошёл несколько этапов, связанных как с изменением технологии его ведения, так и с существенным влиянием на ресурсы целевого объекта.

6.2. Современный промысел камбал в тихоокеанских водах Камчатки

Исторически камбальный промысел является многовидовым. Согласно Приказу Минсельхоза России от 8.09.2021 г. № 618 в ОСМ в класс «камбалы дальневосточные» входят виды таких родов как: *Lepidopsetta*, *Clidoderma*, *Cleisthenes*, *Hippoglossoides*, *Limanda*, *Platichthys*, *Myzopsetta*, *Pleuronectes*, *Liopsetta*, *Acanthopsetta*, *Glyptocephalus*, *Kareius*, *Eopsetta*, *Microstomus*. Однако наиболее встречаемыми в тихоокеанских водах Камчатки являются 7 рассматриваемых нами представителей семейства Pleuronectidae: *L. polyxystra*, *P. quadrituberculatus*, *L. aspera*, *H. elassodon*, *P. stellatus*, *L. sakhalinensis*, *M. proboscidea* (Дьяков и др., 1995; Шейко, Федоров, 2000; Дьяков, 2007). В то же время определяющим для промысла следует признать *L. polyxystra* как наиболее массовый вид в исследуемом районе (Полутов, 1967; Золотов, Захаров, 2008; Антонов, 2011; Овчеренко, 2019).

Специализированный лов камбал с 2001 по 2022 гг. осуществляли круглогодично, а подавляющее большинство добывавших судов — мало- и среднетоннажные (Овчеренко, 2022б). Их вылов в тихоокеанских водах Камчатки за указанный период изменялся от 4,6 (2007 г.) до 13,2 (2005 г.) тыс. т (рис. 6.2.1). При этом до 2006 г. объёмы добычи в среднем составили 11,3 тыс. т, уступая на тот момент по этим показателям только минтаю *G. chalcogrammus* и северному однопёрому терпугу *Pleurogrammus monopterygius* (Василец, Терентьев, 2008). В 2007 г. уловы сократились более чем в 2 раза (4,6 тыс. т), однако с 2008 г. они вновь стали увеличиваться (6,3 тыс. т) и на протяжении пяти лет сохраняли относительную стабильность.

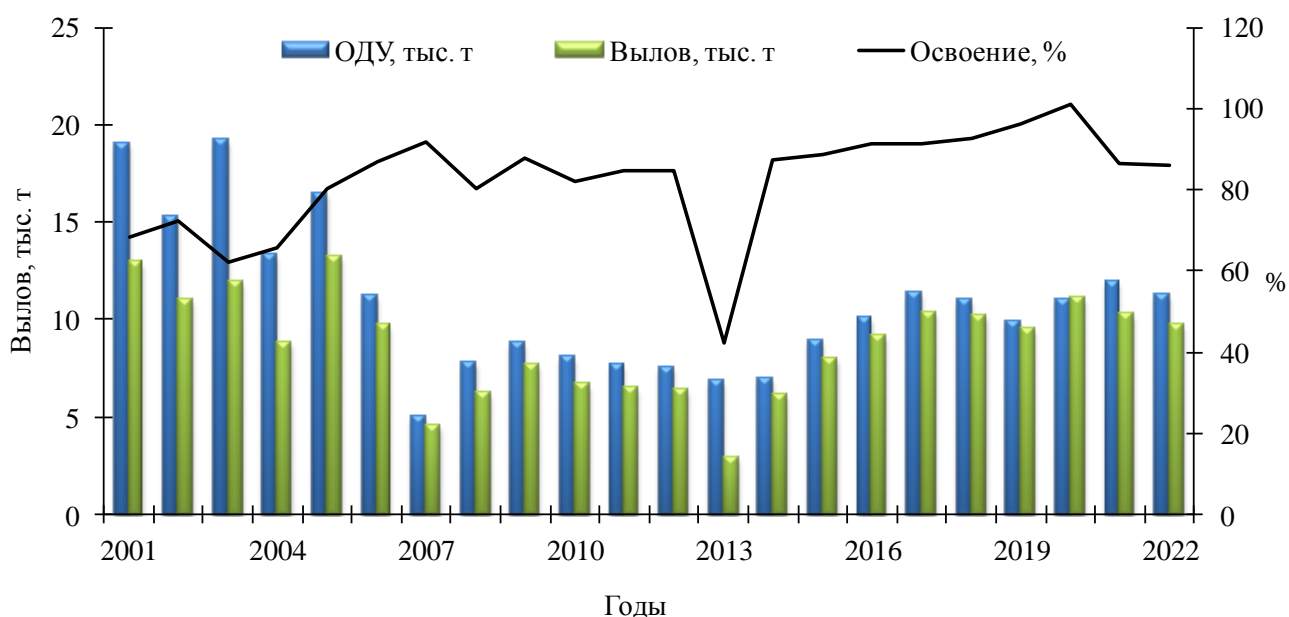


Рисунок 6.2.1 – ОДУ, вылов и освоение ОДУ камбал в тихоокеанских водах Камчатки в 2001–2022 гг.

Затем, вылов камбал у берегов Юго-Восточной Камчатки изменялся от 2,9 (в 2013 г.) до 11,1 тыс. т (в 2020 г.) (рис. 6.2.1). Несмотря на то, что в 2013 г. их ОДУ составлял 6,9 тыс. т, фактические уловы снизились до 2,9 тыс. т, а освоение выделенного ресурсного обеспечения не превысило 40,0%. Вероятно, уменьшение добычи камбал в этот период связано с недоосвоением квот, предоставленным коренным малочисленным народам Севера, Сибири и Дальнего Востока (Овчеренко, 2019). В дальнейшем (2014–2017 гг.) освоение ОДУ в среднем составило 89,6%, а вылов к 2017 г. увеличился до 10,4 тыс. т. В 2018–2022 гг. уловы изменялись от 9,5 до 11,1 тыс. т при среднем значении 10,2 тыс. т. ОДУ после незначительного снижения в 2019 г. начал расти. Освоение выделенного ресурсного обеспечения с 2018 г. увеличилось и в 2020 г. достигло максимума (100,9%), затем снова сократилось более чем на 10,0%. Перелов ОДУ в 2020 г. вызван ростом изъятия камбал в виде «прилова». Согласно правилам рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна, рыбопромышленники имеют возможность добывать в качестве прилова водные биологические ресурсы, не поименованные в разрешении и на которые установлен ОДУ, в объеме не более 2% по весу за промысловое усилие от всего улова разрешенных видов, а в

случае транспортировки уловов в живом, свежем или охлажденном виде на береговые места доставки — не более 4%. В то же время, необходимо отметить, что при промысле камбал существует такое явление, как вылов в одной подзоне и его декларирование в соседних промысловых районах. Как следует из публикации П.М. Васильца с соавторами (2017), только за период с 2011 по 2016 гг. расчётный вылов этой группы рыб в Петропавловско-Командорской подзоне превысил официальный на 3 тыс. т. Таким образом, официальная статистика не всегда может отражать реальную картину их промысла.

Объемы вылова камбал в заливах тихоокеанских вод Камчатки неодинаковы, что связано с неравномерным распределением их ресурсов. Основную добычу суда осуществляли в Авачинском и Кроноцком заливах (рис. 6.2.2). В первом районе уловы варьировали от 1,0 до 6,6 тыс. т, составляя в среднем 2,8 тыс. т (37,8%). Максимум вылова пришелся на 2010 г. (6,6 тыс. т), а минимум — на 2013 г. (1,0 тыс. т). В другом значимом по объемам добычи районе в исследуемый период вылов изменялся от 0,8 до 4,4 тыс. т при среднем значении, равном 2,5 тыс. т (33,1%). Как и в Авачинском заливе уловы камбал были минимальными (0,8 тыс. т) в 2013 г. Однако затем они стали увеличиваться и в 2021–2022 гг. достигли максимальных показателей (4,4 и 4,2 тыс. т) в сравнении с другими участками за весь период исследований.

У юго-восточной оконечности Камчатки вылов камбал изменялся от 0,07 (2022 г.) до 2,5 тыс. т (2004 г.) при среднем значении 1,4 тыс. т (20,1%). Стремительное снижение годовых уловов здесь обусловлено, скорее всего, рядом причин: во-первых, распределением рыбодобывающего флота в целом у тихоокеанского побережья, а во-вторых, изменением состояния запаса единой группировки камбал, преимущественно *L. polyxystra*, обитающей, по сведениям И.А. Бирюкова (2008), в пределах данного района и северных Курильских о-вов.

В Камчатском заливе промысел был менее интенсивным. Вылов изменялся от 0,05 до 2,0 тыс. т и в среднем обеспечивал лишь 0,7 тыс. т (9,0%). Здесь на протяжении всего исследуемого периода добыча камбал была минимальной в сравнении даже с акваторией у юго-восточной оконечности Камчатки. Только в

последние годы (2020–2022 гг.) промысел стал более активным. Возможными причинами его низкой интенсивности в этом районе в целом являются сложность ведения добычи маломерными судами в зимне-весенний период ввиду не всегда благоприятных гидрометеорологических условий, а также удаленность от основных рыбоперерабатывающих предприятий.

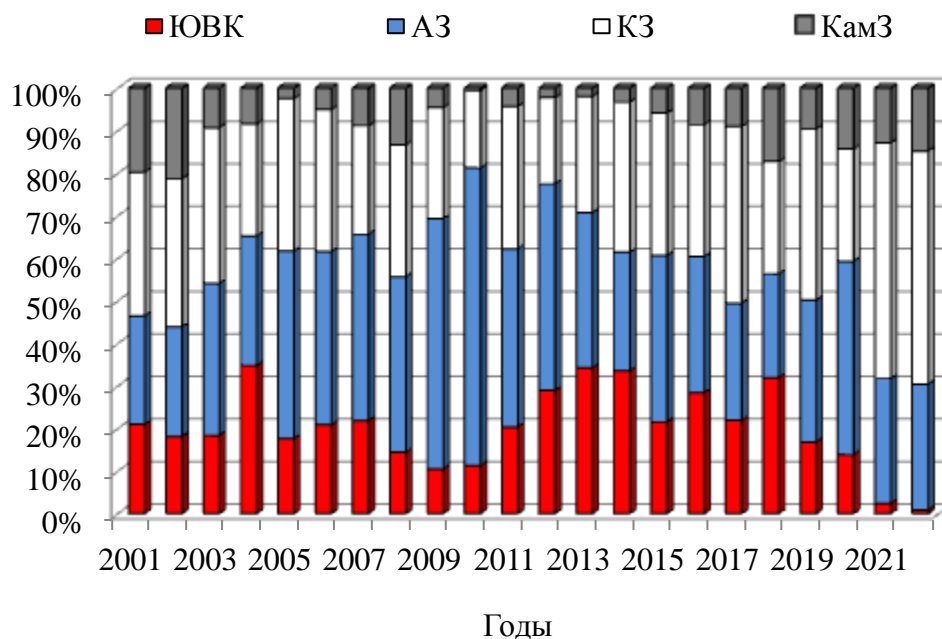


Рисунок 6.2.2 – Доли вылова камбал в различных районах тихоокеанских вод Камчатки в 2001–2022 гг. (ЮВК — юго-восточная оконечность Камчатки, АЗ — Авачинский залив, КЗ — Кроноцкий залив, КамЗ — Камчатский залив)

Ранее С.Г. Коростелевым и П.М. Васильцом (2004) заливы тихоокеанского побережья Камчатки по уровню промыслового пресса были охарактеризованы следующим образом: низкий наблюдался в Камчатском, средний — в Кроноцком, а максимальный — в Авачинском. Результаты нашего анализа указывают на то, что данное правило свойственно и для современного промысла. Межгодовая динамика вылова камбал в заливах Юго-Восточной Камчатки показывает, что в Авачинском и Кроноцком, где проходит более половины всех промысловых судов-суток, добыча камбал более интенсивна, следовательно и вылов выше, чем в других районах. Например, в среднем за 2013–2022 гг. относительное количество судов-суток у юго-восточной оконечности Камчатки составляло 17,6%, тогда как в Камчатском заливе — 10,3%. На Авачинский и Кроноцкий приходилось 34,7 и

23,7% соответственно, что связано с возможностью круглогодичного лова камбал и близостью порта для сдачи сырца, в отличие от других районов, а также разницей в распределении рыб на их акваториях.

Тем не менее, если допустить, что в 2016–2022 гг. доли ОДУ на рассматриваемых участках (за исключением Камчатского залива) аналогичны таковым биомасс, полученным в ходе ДТС, то существенный перелов камбал наблюдался в Авачинском заливе (табл. 6.2.1). Примечательно, что оценочное освоение ОДУ у юго-восточной оконечности Камчатки, за редким исключением, не достигало и 50%. Отчасти это подтверждает ранее упомянутое предположение о существовании единой группировки камбал, обитающей вдоль этого района и у северных Курильских островов (Бирюков, 2008), а низкие объёмы вылова объясняются снижением её ресурсов.

Таблица 6.2.1 – Доли освоения ОДУ камбал в различных районах тихоокеанских вод Камчатки в 2016–2022 гг.

Годы	Кроноцкий залив			Авачинский залив			Юго-восточная оконечность Камчатки		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
2016	35,5	3,6	71,8	13,9	1,4	189,3	50,6	5,1	46,1
2017	41,4*	4,7	68,5	19,7	2,2	95,2	38,9	4,4	38,4
2018	62,8	6,9	29,2	10,4	1,1	163,6	26,8	2,9	83,0
2019	51,3	5,1	51,1	8,4	0,8	257,4	40,3	4,0	27,2
2020	42,1	4,6	45,2	10,5	1,2	311,8	47,4	5,2	20,9
2021	65,9	7,8	56,5	23,8	2,8	82,8	10,2	1,2	15,5
2022	57,0	6,4	65,0	26,1	2,9	76,3	16,9	1,9	3,4

Примечание. 1 — доля биомассы, полученная по результатам ДТС, %; 2 — величина ОДУ, тыс. т; 3 — освоение ОДУ, %; * значение принято как среднее между смежными годами.

Добыча восточнокамчатских камбал подвержена сезонной динамике, которая обусловлена, в первую очередь, распределением рыбопромыслового флота вследствие особенностей жизненного цикла рыб. Зимой и весной массовый вид, *L. polyxystra*, скапливается в верхней части материкового склона на глубинах 250 м и более, где происходит её зимовка и нагул. Неполовозрелые особи в течение всего года обитают преимущественно на верхних участках шельфа. После завершения нереста производители, по мере прогрева воды в придонных слоях,

начинают мигрировать к местам нагула, где смешиваются с неполовозрелой частью популяции (Швецов, 1978; Бирюков, 2008), образуя скопления промысловой значимости, достаточные для успешной работы мало- и среднетоннажных судов (Моисеев, 1953). Кроме того, важными факторами для сезонности добычи являются метео- и гидрологические условия, а также возможности рыбопромыслового флота, вследствие приоритетности промысла на тех или иных видов рыб (терпуги, лососи рода *Oncorhynchus*, минтай, треска и т.д.), типов судов и применяемых орудий лова (Овчеренко, 2019).

В исследуемый период среднемноголетний вылов камбал в тихоокеанских водах Камчатки также имел четко выраженную сезонную динамику. С января по апрель в среднем добывали до 0,9–1,1 тыс. т (52,5%), однако к маю уловы снижались до 0,5 тыс. т (6,9%). В осенне-зимний период промысловая интенсивность снова возрастала с пиком в декабре (рис. 6.2.3). Снижение вылова камбал в летние месяцы обусловлено переходом предприятий на добычу лососевых видов рыб у берегов Северо-Восточной и Западной Камчатки, а также особенностями сезонного формирования скопления камбаловых в целом.

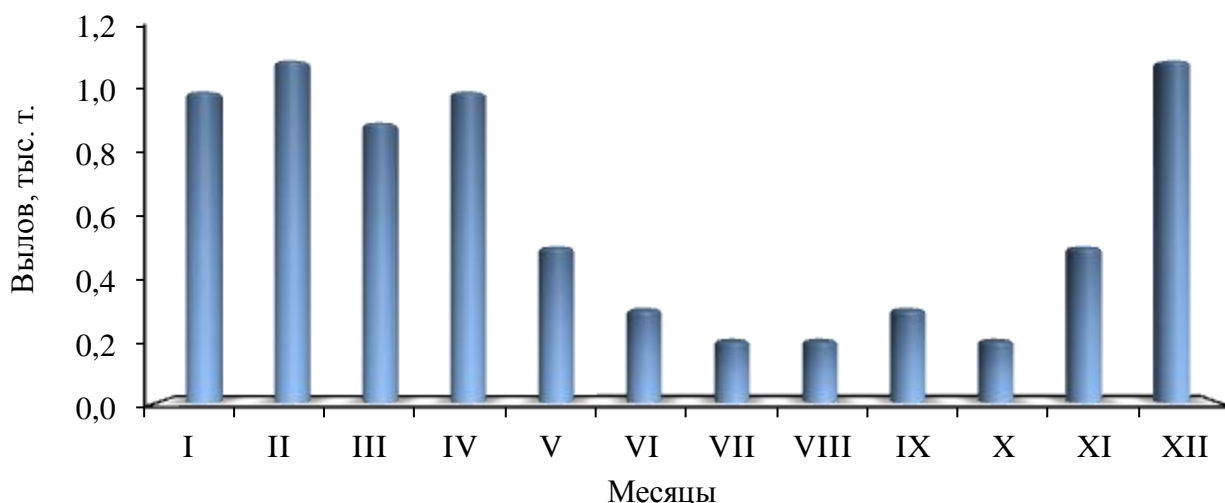


Рисунок 6.2.3 – Среднемноголетняя (2001–2022 гг.) сезонная динамика вылова (тыс. т) камбал в тихоокеанских водах Камчатки

Следует отметить, что в Петропавловско-Командорской подзоне с июня по ноябрь в уловах доминирует минтай, с октября по март происходит

результативный лов трески и лишь в декабре–мае преобладают камбалы (Золотов, Буслов, 2005).

Как упоминалось нами выше, промысел камбал является многовидовым, тем не менее, основным базовым видом является *L. polyxustra*. При этом её добывают на всём протяжении тихоокеанских вод Камчатки (Полутов, 1981; Антонов, 2011). По среднемноголетним данным ее доля в промысловых уловах составляет 62,6%. Второе и третье место принадлежат *H. elassodon* (13,3%) и *P. quadrituberculatus* (13,1%). Оставшуюся часть вылова промыслового флота формируют *L. aspera* (7,4%), а также *P. stellatus* и *M. proboscidea* (суммарно 3,6%) (Овчеренко, 2019). Следует отметить, что структура уловов камбал у тихоокеанского побережья Камчатки несколько отличается от таковой на других акваториях, прилегающих к полуострову. У северо-восточного и западного побережий соответственно до 74 и 50% вылова обеспечивает *L. aspera*, хотя в прилове чаще остальных также встречаются упомянутые *H. elassodon* и *P. quadrituberculatus* (Антонов, Четвергов, 2003; Науменко и др., 2003; Дьяков, 2002). В целом за исследуемый период динамика вылова *L. polyxustra* в Петропавловско-Командорской подзоне соответствовала таковой всех видов камбал (рис. 6.2.4). При этом выявленный уровень изъятия лишь подтверждает доминирование *L. polyxustra* в промысловых уловах.

Напомним, что до первой половины 1950-х гг. в тихоокеанских водах Камчатки камбал добывали в незначительном объеме (не более 1 тыс. т в год). Вместе с тем, с середины 1950-х гг. начал развиваться их снюрреводный промысел, который в дальнейшем приобрёл специализированный характер, став, таким образом, лидирующим у обоих побережий Камчатки (Фадеев, 1971а; Балыкин, 2006; Василец, Терентьев, 2009; Василец и др., 2019; Овчеренко, 2019; 2022б).

На современном этапе доля добычи камбал снюрреводами составляет более 90,0% (рис. 6.2.5). Менее 8,0% годовых уловов обеспечивает флот, оснащенный донными тралами. При этом как на западном, так и на восточном побережьях Камчатки камбал вылавливают в качестве прилова на промысле минтая

пелагическими тралами (Золотов и др., 2005). На прочие орудия лова (донные сети, ставные невода и т.д.) приходится менее 1,0%.

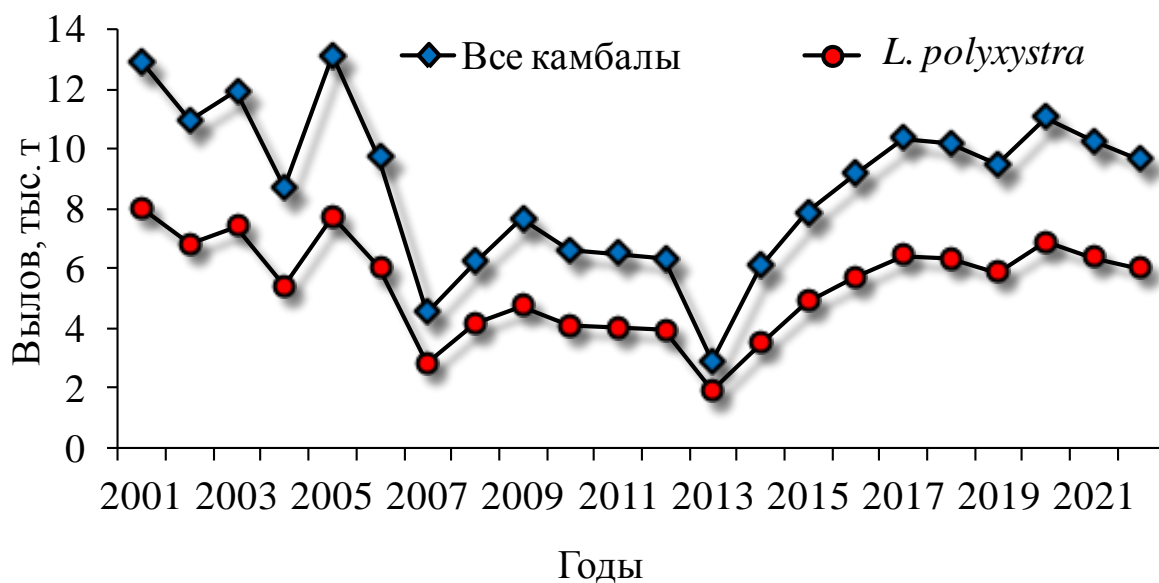


Рисунок 6.2.4 – Межгодовая динамика вылова (тыс. т) северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* и суммарного вылова всех видов камбал в тихоокеанских водах Камчатки

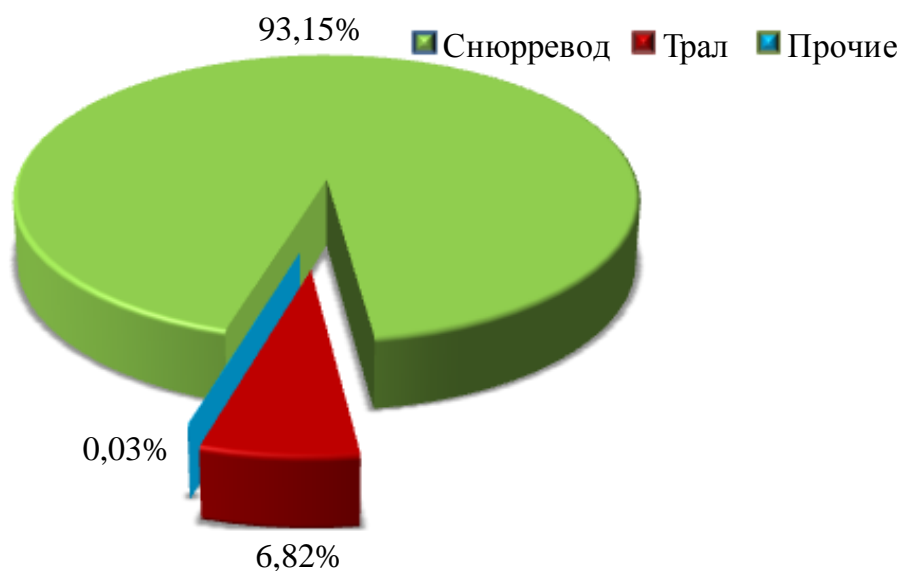


Рисунок 6.2.5 – Среднегодовой (2001–2022 гг.) вылов камбал (%) разными орудиями лова в тихоокеанских водах Камчатки

Основными показателями, косвенно характеризующими состояние запасов облавливаемых популяций морских рыб, является улов на единицу усилия и их

количество у судов, обеспечивающих основной вылов. В данном случае таковыми являются сейнер-траулер рефрижераторный типа «Надёжный» (СТР-420) и рыболовный сейнер типа «Маневренный» (РС-300), которые оснащены дальневосточным и датским модификациями снюрревода. При этом по сведениям П.М. Васильца с соавторами (2019), видовой состав снюрреводных уловов средних, малых и маломерных судов почти не различается. Например, доля минтая может варьировать от 68,0 до 70,0%, камбал — от 10,7 до 13,8%, трески — от 8,5 до 11,2%, терпугов — от 2,2 до 3,8%, бычков (виды семейства Cottidae) — от 4,2 до 5,3%.

За период исследований у Юго-Восточной Камчатки на снюрреводном промысле ежегодно участвовало от 10 до 29 малотоннажных рыболовных судов типа РС-300 (табл. 6.2.2). На добычу камбал они затрачивали от 390 до 958 промысловых судов-суток. Минимум усилий пришелся на 2022 г., а максимум — на 2004 г. Их годовой улов камбал изменялся от 766 (2013 г.) до 4276 т (2005 г.). Объемы добычи судов типа РС-300 были наибольшими в период 2004–2009 гг. и составляли в среднем 3,3 тыс. т. Однако затем их интенсивность промысла и суммарный вылов стали снижаться и в среднем не превышали 2,0 тыс. т.

Число среднетоннажных судов типа СТР-420, принимавших участие на промысле камбал в 2004–2022 гг. составляло от 8 до 49 единиц (см. табл. 6.2.2). Ежегодно ими было потрачено от 214 до 613 промысловых суток. Максимальное количество зафиксировано в 2016 г., после чего оно стало снижаться. Ежегодный вылов за период исследований варьировал от 522 до 3533 т. Наименьших величин он достиг в 2007 г., наибольших — в 2020 г. Следует отметить, что рассмотренные показатели у судов типа СТР-420 дают более четкое понимание о динамике промысла камбал, т.к. они не имеют сезонных ограничений в отношении судоходства и ведут добычу круглогодично.

Учитывая выявленные особенности промысла камбал в современный период, для более рационального использования их ресурсов и последующего возможного увеличения вылова можно рекомендовать следующее:

— введение мер ограничения добычи камбал в заливах тихоокеанских вод Камчатки, исходя из их запасов в каждом районе, дабы избежать чрезмерную нагрузку на какой-то один район (например, на Авачинский залив);

— полная переработка и реализация всех камбал, включая *P. stellatus* и *L. sakhalinensis*, т. к. при попадании в орудие лова они зачастую выбрасываются за борт непосредственно в море или отсортировываются на рыбоперерабатывающих заводах.

Таблица 6.2.2 – Основные показатели снюрреводного промысла камбал для судов типа СТР-420 и РС-300 в тихоокеанских водах Камчатки

Год	Вылов, т		Судов		Судо-суток		Операций		Улов на судо-сутки		Улов на замет	
	РС-300	СТР	РС-300	СТР	РС-300	СТР	РС-300	СТР	РС-300	СТР	РС-300	СТР
2004	3050	1329	25	11	808	349	4754	1562	3,8	3,8	0,6	0,9
2005	4276	2212	24	10	683	464	4171	1406	6,3	4,8	1,0	1,6
2006	4163	1471	29	14	958	426	3951	1306	4,3	3,5	1,1	1,1
2007	2081	522	26	15	609	214	2801	389	3,4	2,4	0,7	1,3
2008	2497	1240	24	10	736	221	2785	465	3,4	5,6	0,9	2,7
2009	3559	1005	21	8	906	221	3281	813	3,9	4,5	1,1	1,2
2010	1079	976	13	48	638	300	2888	951	1,7	3,3	0,4	1,0
2011	1122	1300	10	49	538	365	2785	1160	2,1	3,6	0,4	1,1
2012	1176	872	25	25	647	263	1650	781	1,8	3,3	0,7	1,1
2013	766	612	23	21	424	334	1141	1024	1,8	1,8	0,7	0,6
2014	985	1992	24	22	638	440	1757	1251	1,5	4,5	0,6	1,6
2015	1355	3056	16	18	804	537	2365	1610	1,7	5,7	0,6	1,9
2016	1274	3497	14	19	582	613	1774	1881	2,2	5,7	0,7	1,9
2017	1684	3282	15	22	660	484	2035	1551	2,6	6,8	0,8	2,1
2018	1922	2847	16	19	688	365	2175	1121	2,8	7,8	0,9	2,5
2019	1928	2913	11	13	493	300	1469	1026	3,9	9,7	1,3	2,8
2020	1903	3533	12	22	471	390	1366	1281	4,0	9,1	1,4	2,8
2021	1469	2783	12	17	434	380	1351	1046	3,4	7,3	1,1	2,7
2022	1450	3036	10	19	390	430	1071	1108	3,7	7,1	1,4	2,7

ВЫВОДЫ

1. Распределение рассмотренных видов семейства Pleuronectidae в пределах тихоокеанских вод Камчатки в летний период неравномерно. Основные скопления они образуют в Кроноцком (53,5%) и северной части Авачинского заливов (17,4%). *L. polyxustra*, *P. quadrituberculatus*, *L. sakhalinensis* и *H. elassodon* распределяются практически по всему шельфу на глубинах от 40 до 200 м, в то время как *L. aspera*, *P. stellatus* и *M. proboscidea* — менее 60–80 м.

2. Выявлены различия в распределении камбал в зависимости от температуры придонных вод. В результате, они были разделены на 3 группы. В первую входят *L. polyxustra*, *P. quadrituberculatus* и *L. aspera*, предпочитающие более прогретые участки шельфа (4,0–6,0 °С). Ко второй относятся *P. stellatus*, *M. proboscidea* и *L. sakhalinensis*, для которых высокие показатели относительного обилия характерны при температуре 2,0–4,0 °С. Третья группа представлена единственным относительно холодноводным *H. elassodon*, обитающим на участках дна, менее подверженных температурным колебаниям.

3. Все рассматриваемые виды камбал имеют значительную вариабельность по размерам и сложную возрастную структуру. В тихоокеанских водах Камчатки самыми крупными являются *L. polyxustra* и *P. quadrituberculatus*, длина которых достигает 62 см, а масса — 3,5 кг. Полученные нами данные о максимальных размерных показателях этих видов значительно отличаются от известных ранее. Самыми мелкими камбалами являются *M. proboscidea* и *L. sakhalinensis*, их размеры не превышают 40 см. Предельный возраст камбал варьировал от 8 до 28 лет. Так, *L. sakhalinensis* живет меньше остальных видов, тогда как *L. polyxustra* — дольше. Наибольшими темпами нарастания массы с длиной обладают *L. polyxustra*, *H. elassodon* и *P. quadrituberculatus*.

Для камбал, обитающих у юго-восточного побережья Камчатки, как и в других районах, присущ половой диморфизм (самцы мельче самок). Сроки созревания имеют видоспецифичность. Так, особи *L. sakhalinensis* начинают созревать, достигнув размера 16 см в возрасте 3–4 лет, тогда как *P.*

quadrituberculatus — при длине 25 см в возрасте 5 лет. Изменения соотношения полов в размерных и возрастных группах у всех исследуемых видов были схожи. Численное преобладание самцов наблюдается в первые 4–7 лет, затем доля самок резко возрастает с последующим их тотальным доминированием среди наиболее взрослых особей.

4. Полученные оценки запасов *L. polyxystra* в тихоокеанских водах Камчатки по результатам ДТС и с помощью математической модели «Синтез» показывают постепенное снижение её ресурсов, однако их уровень продолжает находиться выше целевого ориентира, соответствующего величине максимального равновесного улова. В последние 5 лет величина нерестового запаса изменялась от 59,3 до 63,2 тыс. т, что выше ориентира по биомассе — 47,0 тыс. т.

5. В современный период среднемноголетний вылов камбал в тихоокеанских водах Камчатки составил 8,8 тыс. т, а освоение величины ОДУ — 82,3%, что говорит о высокой промысловой эксплуатации их ресурсов. Наибольшие уловы отмечаются в Кроноцком и Авачинском заливах. В целом вылов камбал подвержен сезонной изменчивости.

С целью более рационального использования ресурсов рассмотренных видов и последующего возможного увеличения их вылова рекомендуется введение мер ограничения добычи камбал в заливах тихоокеанских вод Камчатки, исходя из их запасов в каждом районе во избежание чрезмерной нагрузки на какой-то один из них (например, на Авачинский залив). Кроме этого, предлагается осуществлять полную переработку и реализацию всех камбал, включая *P. stellatus* и *L. sakhalinensis*, т.к. на промысле нередки случаи, когда при попадании в орудие лова они попросту выбрасываются за борт непосредственно в море или отсортировываются на рыбоперерабатывающих заводах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова, С.В. Состав и структура донных ихтиоценов Кроноцкого залива / С.В. Абрамова // Биология моря. – 1990. – № 4. – С. 51–56.

Аксютина, З.М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях / З.М. Аксютина – М.: Пищевая пром-ть, 1968. – 288 с.

Антонов, Н.П. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел / Н.П. Антонов // М.: изд-во ВНИРО. – 2011. – 244 с.

Антонов, Н.П. Восточнокамчатские камбалы / Н.П. Антонов, А.В. Четвергов // В сб.: Состояние биологических ресурсов северо-западной Пацифики. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. – 2003. – С. 37–40.

Арсеньев, В.С. Течения и водные массы Берингова моря: монография / В.С. Арсеньев // М.: Наука. – 1967. – 135 с.

Асеева, Н.П. Запасы и распределение трёх массовых видов камбал побережья западной Камчатки в 1997 и 2007 гг. / Н.П. Асеева // Научные труды Дальрыбвтуза. – 2010. – № 22. – С. 3–10.

Атлас количественного распределения nekтона в Охотском море / под. ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. – М.: Нац. рыб. ресурсы, 2003. – 1040 с.

Бабаян, В.К. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ). Анализ и рекомендации по применению / В.К. Бабаян // М.: Издательство ВНИРО. – 2000. – 190 с.

Балыкин, П.А. Динамика вод и нерест минтая *Theragra chalcogramma* у Восточной Камчатки / П.А. Балыкин, О.Б. Тепнин // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. – 1998. – Вып. 4. – С. 7–14.

Балыкин, П.А. Состояние и ресурсы рыболовства в западной части Берингова моря / П.А. Балыкин // Изд-во ВНИРО. – 2006. – 143 с.

Баранов, Ф.И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства / Ф.И. Баранов // Изв. отдела рыбоводства и научно-промысловых исследований. – 1918. – Т. 1. Вып. 1. – С. 84–128.

Бизиков, В.А. Географическая информационная система «Картмастер» / В.А. Бизиков, С.М. Гончаров, А.В. Поляков // Рыбное хозяйство. – 2007. – № 1. – С. 96–99.

Бирюков, И.А. Сезонное распределение, промысел и состояние запасов северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* тихоокеанского побережья Северных Курильских островов и юго-восточной оконечности Камчатки / И.А. Бирюков // Тр. СахНИРО. – 2008. – Т. 10. – С. 77–98.

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

Борец, Л.А. Аннотированный список рыб дальневосточных морей / Л.А. Борец // Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр. – 2000. – 192 с.

Буданова, Л.Я. Батиметрическая карта северо-западной части Тихого океана в масштабе 1:5000000 / Л.Я. Буданова // Океанология. – 1961. – Т. 1, вып. 2. – С. 278–282.

Булатов, Н.В. Исследование мезомасштабных вихрей восточнее Курильских островов по данным метеорологических спутников Земли / Н.В. Булатов, В.Б. Лобанов // Исследование Земли из космоса. – 1983. – № 3. – С. 40–47.

Бурков, В.А. Общая циркуляция Мирового океана: монография / В.А. Бурков // Л.: Гидрометеиздат. – 1980. – 254 с.

Варкентин, А.И. О некоторых результатах донных траловых съемок в тихоокеанских водах Камчатки в 1999, 2002, 2016–2018 гг. / А.И. Варкентин, Р.Т. Овчеренко, А.А. Калугин // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: КамчатНИРО. – 2019. – Вып. 55. – С. 5–43.

Василец, П.М. Характеристика промысла водных биологических ресурсов в Петропавловско-Командорской подзоне в 2001–2006 гг. / П.М. Василец, Д.А. Терентьев // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2008. – Вып. 10. – С. 116–135.

Василец, П.М. Характеристика промысла водных биологических ресурсов в Карагинской подзоне в 2001–2007 гг. / П.М. Василец, Д.А. Терентьев // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2009. – Вып. 13. – С. 59–73.

Василец, П.М. Анализ пространственного распределения вылова камбал за 2011–2016 годы в прикамчатских и смежных с ними районах по данным отраслевой системы мониторинга / П.М. Василец, Д.А. Терентьев, В.Н. Пырков // Исслед. водных. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2017. – Вып. 47. – С. 65–76.

Василец, П.М. Структура уловов на снюрреводном промысле в Петропавловско-Командорской подзоне в 2003–2017 гг. / П.М. Василец, Д.А. Терентьев, Р.Т. Овчеренко, В.Н. Пырков // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2019. – Вып. 52. – С. 89–107.

Вдовин, А.Н. Распределение камбал (Pleuronectidae) в заливе Петра Великого в период гидрологического лета (июль-сентябрь) / А.Н. Вдовин, Г.В. Швыдкий // Изв. ТИНРО. – 2000. – Т.127. – С. 122–136.

Вдовин, А.Н. Распределение звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в заливе Петра Великого / А.Н. Вдовин, Д.В. Антоненко, Т.Г. Соколовская // Биол. моря. – 1997. – Т. 23. № 4. – С. 227–233.

Волвенко, И.В. Проблемы количественной оценки обилия рыб по данным траловой съемки / И.В. Волвенко // Изв. ТИНРО. – 1998. – Т. 124. – С. 473–500.

Винберг, Г. Г. Линейные размеры и масса тела животных / Г. Г. Винберг // Журнал общей биологии. – 1971. – Т. 32, № 6. – С. 714–723.

Датский, А.В. Ихтиоцен верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря: монография / А.В. Датский, П.Ю. Андронов // Магадан: СВНЦ ДВО РАН. – 2007. – С. 261.

Датский, А.В. Особенности биологии массовых рыб в Олюторско-Наваринском районе и прилегающих водах Берингова моря. 3. Семейство камбаловые (Pleuronectidae) / А.В. Датский, О.А. Мазникова // Вопр. ихтиологии. – 2017. – Т. 57. № 2. – С. 154–181.

Добровольский, А.Д. О водных массах северо-западной части Тихого океана / А.Д. Добровольский // Сборник докладов на II пленуме Комиссии по рыбохозяйственным иссл. западной части Тихого океана. М.: Пищепромиздат. – 1962. – С. 42–48.

Дубинина, А.Ю. Плодовитость и созревание северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* Orr et Matarese (2000) тихоокеанского шельфа Камчатки / А.Ю. Дубинина, А.О. Золотов // Изв. ТИНРО. – 2013. – Т. 172. – С. 119–132.

Дубинина, А.Ю. Гистологические изменения в гонадах северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* в ходе ее жизненного цикла / А.Ю. Дубинина, А.О. Золотов // Изв. ТИНРО. – 2017а. – Т. 191. – С. 34–57.

Дубинина, А.Ю. Репродуктивный цикл и шкала стадий зрелости гонад северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* / А.Ю. Дубинина, А.О. Золотов // Изв. ТИНРО. – 2017б. – Т. 191. – С. 58–78.

Дьяков, Ю.П. Некоторые аспекты пространственной динамики популяций промысловых видов западнокамчатских камбал / Ю.П. Дьяков // Изв. ТИНРО. – 1999. – Т. 126. Ч. 1. – С.3 – 23.

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

Дьяков, Ю.П. Батитермическое распределение и миграции камбалообразных рыб (PLEURONECTIFORMES) в дальневосточных морях

России / Ю.П. Дьяков // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана / Тр. Камч. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – 2006. – Вып. 8. – С. 54–84.

Дьяков, Ю.П. Распространение и зоогеографическая характеристика камбалообразных рыб (*Pleuronectiformes*) дальневосточных морей России / Ю.П. Дьяков // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2007. – № 9. – С. 205–229.

Дьяков, Ю.П. Камбалообразные дальневосточных морей России / Ю.П. Дьяков // Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО – 2011. – 428 с.

Дьяков, Ю.П. Размерно-половая и половозрастная структура популяций дальневосточных камбал (*Pleuronectidae*) / Ю.П. Дьяков // Изв. ТИНРО. – 2014а. – Т. 177. – С. 77–113.

Дьяков, Ю.П. Половозрастная структура и воспроизводство желтоперой камбалы (*Limanda aspera*) восточной части Охотского моря / Ю.П. Дьяков // Изв. ТИНРО. – 2014б. – Т. 178. – С. 68–86.

Дьяков, Ю.П. Половое созревание дальневосточных камбалообразных рыб (*Pleuronectiformes*) / Ю.П. Дьяков // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2015. – Вып. 39. – С. 5–69.

Дьяков, Ю.П. Распространение икры и личинок камбалообразных рыб (*Pleuronectiformes*) в северной части Тихого океана / Ю.П. Дьяков // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2019. – Вып. 52. – С. 5–49.

Дьяков, Ю.П. О распределении промысловых видов камбал в водах западной Камчатки / Ю.П. Дьяков, Н.П. Дьякова // Вестн. КамчатГТУ. – 2009. – № 9. С. 42–54.

Дьяков, Ю.П. Особенности распределения массовых видов камбал (*Pleuronectidae*) камчатского шельфа / Ю.П. Дьяков, В.И. Полутов, С.В. Куприянов // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб

камчатского шельфа. Вып. 3. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. – 1995. – С. 134–138.

Золотов, А.О. Распределение и некоторые особенности биологического состояния палтусовидных камбал (*Hippoglossoides*, Pleuronectidae) Наваринского района в зимний период / А.О. Золотов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. VI международной науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчат. – 2005. – С. 158–160.

Золотов, А.О. Сравнение оценок возраста желтоперой (*Limanda aspera* Pallas) и северной двухлинейной (*Lepidopsetta polyxustra* Orr et Matarese) камбал западной части Берингова моря и восточного побережья Камчатки по чешуе и отолитам / А. О. Золотов // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2006. – № 8. – С. 198–206.

Золотов, А.О. О предельном возрасте камбал (Pleuronectidae) Охотского и Берингова морей и тихоокеанского побережья Камчатки / А.О. Золотов // Матер. VIII науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. – 2007а. – С. 251–253.

Золотов, А.О. О популяционной структуре палтусовидных камбал тихоокеанских вод Камчатки и западной части Берингова моря / Золотов А.О. // Изв. ТИНРО. – 2007б. – Т. 148. – С. 113–129.

Золотов, А.О. Особенности размерно-возрастной структуры, линейного роста и полового созревания желтоперой камбалы *Limanda aspera* Pallas (1814) юго-западной части Берингова моря / Золотов А.О. // Изв. ТИНРО. – 2008. – Т.152. – С. 99–113.

Золотов, А.О. Использование траловых съемок для оценки численности камбал Карагинского и Олюторского заливов: методика и результаты / А.О. Золотов // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – 2009. – Вып. 13. – С. 51–58.

Золотов, А.О. Камбалы западной части Берингова моря: динамика численности и особенности биологии : автореф. ... канд. биол. наук : 03.02.06 / Золотов Александр Олегович. – Владивосток, 2010. – 20 с.

Золотов, А.О. Распределение и сезонные миграции камбал Карагинского и Олюторского заливов / А.О. Золотов // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: КамчатНИРО. – 2011. – Вып. 21. – С.73–100.

Золотов, А.О. Обзор современного промысла камбал (Pleuronectidae) прикамчатских вод и некоторые аспекты их лова снюрреводами / А.О. Золотов, А.В. Буслов // Вопр. рыболовства. – 2005. – Т. 6, № 3. – С. 499–517.

Золотов, А.О. Линейный рост северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* Orr et Matarese (2000) в прикамчатских водах / Золотов А.О., Дубинина А.Ю. // Изв. ТИНРО. – 2012. – Т. 171. – С. 97–120.

Золотов, А.О. Современное состояние запасов камбал тихоокеанского шельфа Камчатки и северных Курил и проблемы регулирования их промысла / А.О. Золотов, А.Ю. Дубинина // Труды СахНИРО. – 2013. – Т. 14. – С. 17–35.

Золотов, А.О. Камбалы тихоокеанского побережья Камчатки: запасы и промысел / А.О. Золотов, Д.В. Захаров // Рыбное хозяйство. № 3. – 2008. – С. 44–47.

Золотов, А.О. Распределение и сезонные миграции северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* Orr et Matarese (2000) на тихоокеанском шельфе Камчатки и Северных Курил / А.О. Золотов, А.Ю. Дубинина, Д.Я. Мельник // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – 2012. – Вып. 26. – С. 53–68.

Золотов, А.О. Определение параметров регулирования промысла камбал Восточной Камчатки / А.О. Золотов, О.Б. Тепнин, А.Ю. Дубинина // Рыбное хозяйство, № 4. М.: ФГУП «Национальные рыбные ресурсы». – 2011. – С. 64–67.

Зенкевич, Л.А. Биология морей СССР / Л.А. Зенкевич. – М. : Изд-во АНН СССР, 1963. – 740 с.

Зотина, Р.С. Количественные соотношения между весом, длиной, возрастом, размерами яиц и плодовитостью у животных / Р. С. Зотина, А. И. Зотин // Журнал общей биологии. – 1967. – Т. 28, № 1. – С. 82–92.

Иванкова, З.Г. Биология и состояние запасов камбал залива Петра Великого. 1. Желтопёрая и малоротая камбалы / З.Г. Иванкова // Изв. ТИНРО. – 2000. – Т. 127. – С. 188–202.

Иванкова, З.Г. Распределение, миграции и динамика численности камбал в северо-западной части Японского моря / З.Г. Иванкова // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 8. Японское море. Вып. 2. Гидрохимические условия и океанологические основы биологической продуктивности. – 2004. – С. 202–210.

Иванов, О.А. Нектон дальневосточных морей и сопредельных тихоокеанских вод России: динамика видовой и пространственной структуры, ресурсы: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.02.06. / О.А. Иванов. – Владивосток, 2013. – 48 с.

Иванов, О.А. Структура нектонных сообществ прикурильских вод : монография / О.А. Иванов, В.В. Суханов // Владивосток : ТИНРО-Центр, 2002. – 154 с.

Ильин, О.И. Оценка убыли и продукции икры минтая (*Theragra chalcogramma*) в каньонах Авачинского залива / Ильин О.И., Сергеева Н.П. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2014. – Вып. 34. – С.81–86.

Ильин, О.И. Оценка запасов и прогнозирование ОДУ восточно-камчатского минтая (*Theragra chalcogramma*) на основе предосторожного подхода / О.И. Ильин, Н.П. Сергеева, А.И. Варкентин // Тр. ВНИРО. – 2014. – Т. 151. – С. 62–74.

Ильинский Е.Н. Динамика состава и структуры донного ихтиоценоза западнокамчатского шельфа / Е.Н. Ильинский // Изв. ТИНРО. – 2007. – Т. 150. – С. 48–55.

Истоки Ойясио. Под ред. В.Р. Фукса, А.Н. Мичурина: монография. СПб. – 1997. – 248 с.

Канаев, В.Ф. Рельеф дна Кроноцкого залива / В.Ф. Канаев // Тр. ИОАН СССР. – 1959. — Т. 36. — С. 5–20.

Карпенко, В.И. Биологические ресурсы западной части Берингова моря / В.И. Карпенко, П.А. Балыкин // Петропавловск-Камчатский: МБФ. – 2006. – 184 с.

Ким, Сен Ток. Видовой состав, распределение и структурные изменения в сообществе камбал Татарского пролива в период промысла 1994–1997 гг. / Ким Сен Ток, И.А. Бирюков, Е.В. Пометеев // Вопр. ихтиологии. – 1999. – Т. 39. № 4. – С. 469–477.

Кириллов, П.И. Распространение молоди звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в реке Утхолок (северо-западная Камчатка) / П.И. Кириллов, Е.А. Кириллова, А.В. Кучерявый // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. XI науч. конф. Петропавловск-Камчатский: «Камчатпресс». – 2010. – С. 262–265.

Коваленко, М.Н. Снюрреводный лов / М.Н. Коваленко, Е.П. Широков, К.М. Малых, А.В. Сошин, А.А. Адамов // Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. – 2012. – 167. с.

Колпаков, Н.В. О биологии звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae) прибрежных вод северного Приморья / Н.В. Колпаков // Вопр. ихтиологии. – 2005. – Т. 45. № 5. – С. 625–637.

Коростелев, С.Г. Питание и пищевые взаимоотношения экологически близких видов камбал (Pleuronectidae) Авачинского залива / С.Г. Коростелев // Исследования биологии и динамики численности пром. рыб камчатского шельфа. – 1998. – № 4. – С. 57–63.

Коростелев, С.Г. Питание и пищевые взаимоотношения промысловых видов камбал (Pleuronectidae) Кроноцкого залива / С.Г. Коростелев // Исследования водн. биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2000. – Вып. 5. – С. 27–34.

Коростелев, С.Г. Изменения в составе донных ихтиоценов на шельфе Авачинского, Кроноцкого и Камчатского заливов под влиянием промыслового пресса / С.Г. Коростелев, П.М. Василец // Изв. ТИНРО. – 2004. – Т. 137. – С. 253–261.

Кузнецов, В.В. Об изменениях в сообществе рыб Охотского моря на шельфе западной Камчатки / В.В. Кузнецов, Е.Н. Кузнецова // Тр. ВНИРО. – 2002. – Т. 141. – С.58–65.

Кузнецова, Е.Н. Новые данные о биологии северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* в тихоокеанских водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки / Е.Н. Кузнецова, А.М. Кунин // Вопр. ихтиол. – 2002. – Т. 42, № 3. – С. 336–340.

Кукса, В.И. Гидрологическая характеристика вод северо-курильского района / В.И. Кукса // Тр. ИОАН СССР. – 1959. – Т. 36. – С. 191–214.

Куприянов, С.В. Особенности распределения и роста желтоперой камбалы (*Limanda aspera* Pallas) в водах северо-востока Камчатки / С.В. Куприянов, О.И. Рудомиллов // Тез. докл. конф. профессорско-преподавательского состава и сотрудников ПКВМУ. Петропавловск-Камчатский: ПКВМУ. – 1995. – С. 94–95.

Курбанов, Ю.К. Новые сведения о длиннопёром малоротом *Glyptocephalus zachirus* (Pleuronectidae) у восточного побережья Камчатки / Ю.К. Курбанов, Р.Т. Овчеренко // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. XXII международной науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. – 2021. – С. 142–146.

Лакин, Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие / Г.Ф. Лакин. – 3-е изд., перераб. и доп. – М. : Высшая школа, 1980. – 293 с.

Лапко, В.В. Результаты исследований нектона в эпипелагиали северной части Охотского моря / В.В. Лапко // Изв. ТИНРО. – 2002. – Т. 130. – С. 929–939.

Левасту, Т. Промысловая океанография / Т. Левасту, И. Хела // Л.: Гидрометеиздат. – 1974. – 296 с.

Легеза, М.И. Некоторые данные о распределении камбаловых рыб в районе

Северных Курильских островов / М.И. Легеза // Тр. ИОАН СССР. – 1959. – Т. 36. – С. 275–281.

Леонтьева, В.В. Влияние вод Тихого океана на гидрологические условия в Кроноцком заливе / В.В. Леонтьева, А.Е. Гамутилов // Тр. ИОАН СССР. – 1959. – Т. 36. – С. 58–72.

Линдберг, Г.У. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 6. Teleostomi. 31. Pleuronectiformes / Г.У. Линдберг, В.В. Федоров. – Спб. : Наука, 1993. – 272 с.

Моисеев, П.А. Треска и камбалы дальневосточных морей / П.А. Моисеев // Изв. ТИНРО. – 1953. – Т. 40. – 288 с.

Монин, А.С. История климата. / А.С. Монин, Ю.А. Шишков // Л.: Гидрометеиздат. – 1979. – 408 с.

Мороз, В.В. О температурных экстремумах промежуточных слоев в северо-западной части Тихого океана / В.В. Мороз, В.Н. Новожилов // Океанологические исследования в Тихом океане : сб. науч. тр. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР. – 1985. – С. 12–19.

Морошкин, К.В. Водные массы северо-западной части Тихого океана в районе Курило-Камчатской впадины / К.В. Морошкин // Тр. ИО РАН. – 1955. Т. 12. – С. 155–160.

Мухачева, В.А. Новые данные о зимне-весенних преднерестовых скоплениях камбал в Кроноцком заливе / В.А. Мухачева, О.А. Звягина // Рыбное хозяйство. – 1955. – № 6. – С. 42–43.

Напазаков, В.В. Питание и трофический статус сахалинской камбалы *Limanda sakhalinensis* (Pleuronectidae) на западнокамчатском шельфе в летний период / В.В. Напазаков // Вопр. ихтиологии. – 2015. – Т. 54. № 4. – С. 439–445.

Науменко, Н.И. Состояние запасов и промысел желтоперой камбалы северо-востока Камчатки / Науменко Н.И., Антонов Н.П., Куприянов С.В. // Вопросы рыболовства. – 2003. – Т. 4. №2(14). – С. 315–326.

Никифоров, С.Н. Морфоэкологические особенности двухлинейных камбал *Lepidopsetta bilineata* (Ayres) и *L. mochigarei* Snyder (Pleuronectidae) на стыке их ареалов / С.Н. Никифоров, С.Н. Сафронов, Н.С. Фадеев // Вопр. ихтиологии. – 1983. – Т. 23. № 2. – С. 219–227.

Никольский, Г.В. Экология рыб / Г.В. Никольский // Изд. 3-е, доп. М.: Высшая школа. – 1974а. – 367 с.

Никольский, Г.В. Теория динамики стада рыб: монография / Г.В. Никольский // М.: Пищ. пром-сть. – 1974б. – 448 с.

Новиков, Н.П. Рыбы Приморья / Н.П. Новиков, А.С. Соколовский, Т.Г. Соколовская и др. // Владивосток : Дальрыбвтуз. – 2002. – 550 с.

Овчеренко, Р.Т. Размерно-возрастная структура двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* у Юго-Восточной Камчатки в 2003–2016 гг. / Р.Т. Овчеренко // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2018а. – Вып. 48. – С. 52–61.

Овчеренко, Р.Т. Размерно-возрастная структура двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxustra* у Юго-Восточной Камчатки / Р.Т. Овчеренко // Тезисы пленарных докладов. Перспективы рыболовства и аквакультуры в современном мире. Материалы III научной школы молодых учёных и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, с международным участием, посвященной 140-летию со дня рождения К.М. Дерюгина. Изд. ВНИРО. – 2018б. – С. 119.

Овчеренко, Р.Т. Обзор промысла камбал семейства Pleuronectidae в тихоокеанских водах Камчатки / Р.Т. Овчеренко // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2019. – Вып. 52. – С. 79–88.

Овчеренко, Р.Т. Звездчатая камбала *Platichthys stellatus* (Pleuronectidae) тихоокеанских вод Камчатки: некоторые особенности распределения, биологии и состояния запасов / Р.Т. Овчеренко // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2021а. – Вып. 62. – С. 71–77.

Овчеренко, Р.Т. Новые данные о хоботной камбале *Myzopsetta proboscidea* (Pleuronectidae) в тихоокеанских водах Камчатки / Р.Т. Овчеренко // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование: матер. XII науч. конф. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. – 2021б. – С. 56–60.

Овчеренко, Р.Т. Половое созревание двух видов камбал (*Pleuronectes quadrituberculatus* и *Limanda aspera*) (Pleuronectidae) у берегов Юго-Восточной Камчатки / Р.Т. Овчеренко // Вестник КамчатГТУ. – 2022а. – Вып. 59. – С. 62–74

Овчеренко, Р.Т. Снюрреводный промысел камбал у Юго-Восточной Камчатки в 2018–2021 гг. / Р.Т. Овчеренко // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование: матер. XIII науч. конф. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. – 2022б. – С. 115–118.

Овчеренко, Р.Т. 2022а. Распределение и экология желтопёрой *Limanda aspera* и сахалинской *L. sakhalinensis* камбал (Pleuronectidae) в тихоокеанских водах Камчатки в летний период 2016–2020 гг. / Р.Т. Овчеренко, Ю.К. Курбанов // Вопр. ихтиол. — Т. 62, № 1. — С. 89–98.

Овчеренко, Р.Т. Размерно-весовые показатели промысловых видов камбал (Pleuronectidae) тихоокеанских вод Камчатки / Р.Т. Овчеренко, Ю.К. Курбанов // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: X Международная научно-практическая конференция молодых ученых и специалистов. Москва: ВНИРО. – 2022б. – С.119–122.

Овчеренко, Р.Т. Распределение икры и рыб четырехбугорчатой *Pleuronectes quadrituberculatus* и узкозубой палтусовидной *Hippoglossoides elassodon* камбал (Pleuronectidae) в тихоокеанских водах Камчатки / Р.Т. Овчеренко, Д.Я. Саушкина // Изв. ТИНРО. – 2021. – Т.201. – С. 400–415.

Орлов, А.М. Демерсальная ихтиофауна тихоокеанских вод северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки / А.М. Орлов // Биология моря. – 1998. – Т. 24. № 3. – С. 146–160.

Орлов, А.М. Количественное распределение демерсального нектона тихоокеанских вод северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки / А.М. Орлов // М.: Изд-во ВНИРО. – 2010. – 335 с.

Орлов, А. М. Распределение и некоторые черты биологии четырех редких видов камбал (Pleuronectiformes; Pleuronectidae) в прикурильских и прикамчатских водах Тихого океана / А. М. Орлов, А. М. Токранов // Изв. ТИНРО. – 2006. – Т. 145. – С. 191–214.

Орлов, А.М. Распределение, некоторые черты биологии и динамика уловов желтоперой, четырехбугорчатой, сахалинской и колючей камбал в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки / А.М. Орлов, А.М. Токранов // Вестник АГТУ. Сер.: рыбное хозяйство. №3. – 2014. – С. 29–51.

Орлов, А.М. Узкозубая палтусовидная камбала *Hippoglossoides elassodon* восточного побережья Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки: особенности распределения, биологии и динамики уловов / А.М. Орлов, С.Н. Тарасюк, А.М. Токранов // ВЕСТНИК СВНЦ ДВО РАН. №4. – 2010. – С. 45–65.

Орлов, А.М. Новые данные по биологии четырёх видов камбал в тихоокеанских водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки / А.М. Орлов, А.М. Токранов, С.Н. Тарасюк // Матер. II Всеросс. научно-практ. конф. «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование». Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатГТУ. – 2011. – С. 211–214.

Панфилова, С.Г. Гидрология Тихого океана. Температура вод / С.Г. Панфилова // Гидрология Тихого океана. — М.: Наука. – 1968. – С. 69–99.

Панченко, В.В. Уточнение глубин обитания и максимальных размеров донных и придонных рыб в российских водах Японского моря / В.В. Панченко, П.В. Калчугин, С.Ф. Соломатов // Вопр. ихтиологии. – 2016. – Т. 56. № 3. – С. 264–283.

Перцева-Остроумова, Т.А. Размножение и развитие дальневосточных камбал / Т.А. Перцева-Остроумова. – М. : Изд-во АН СССР. – 1961. — 482 с.

Питрук, Д.Л. Новые данные о сахалинской камбале *Limanda sakhalinensis* Hubbs / Д.Л. Питрук // Вопр. ихтиологии. – 1988. – Т. 23. № 1. – С.147–149.

Планирование, организация и обеспечение исследований рыбных ресурсов дальневосточных морей России и северо-западной части Тихого океана. – Владивосток: ТИНРО-Центр. – 2005. – 231 с.

Полутов, В.И. О темпе созревания и соотношении полов двухлинейной камбалы Кроноцкого залива / В.И. Полутов // Исслед. по биол. рыб и промысл. океанографии. – Владивосток: ТИНРО. – 1975. – Вып. 6. – С. 76–81.

Полутов, В.И. Видовое соотношение промысловых камбал у восточного побережья Камчатки / В.И. Полутов // Рукопись. Петропавловск-Камчатский. КоТИНРО. – 1981. – 32 с.

Полутов, В.И.. О размножении желтоперой лиманды у северо-восточного побережья Камчатки / В.И. Полутов // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: КоТИНРО. – 1991а. – Вып. 1, ч. II. – С. 9–15.

Полутов, В.И. Темп полового созревания и плодовитость палтусовидной камбалы у восточного побережья Камчатки / В.И. Полутов // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский. – 1991б. – Вып. 1, ч. 2. – С.16–22.

Полутов, И.А. Состояние запасов и промысел желтоперой камбалы у западного побережья Камчатки / И.А. Полутов // Техн.-эконом. бюл. Камч. Совнархоза. – 1958. –№ 2–3. –С. 8–12.

Полутов, И.А. Запасы камбаловых и донных рыб в водах Камчатки и развитие активного рыболовства / И.А. Полутов // Изв. ТИНРО. – 1967. – Т. 57. С. 98–121.

Полутов, И.А. Миграции камбал в прибрежных водах Камчатки / И.А. Полутов, Е.И. Пашкеев // Вопр. ихтиологии. – 1967. – Т. 7. № 3. – С. 529–539.

Полутов, И.А. Пелагическая икра и личинки рыб у берегов Камчатки / И.А. Полутов, В.Н. Трипольская // Изв. ТИНРО. – 1954. – Т. 41. – С. 295–308.

Пометеев, Е.В. Распределение звездчатой камбалы (*Platichthys stellatus*) на шельфе северо-восточного побережья о. Сахалин / Е.В. Пометеев // Тр. СахНИРО. – 2004. – Т. 6. – С. 76–86.

Правдин, И.Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин // М.: Пищ. пром-ть. – 1966. – 376 с.

Радзиховская, М.А. Структура и водные массы / М.А. Радзиховская, В.В. Леонтьева // Тихий океан. Кн. II. Гидрология Тихого океана. М.: Наука. – 1968. – С. 20–68.

Ростов, И.Д. Атлас гидрофизических характеристик района юго-восточной части полуострова Камчатка / И.Д. Ростов, Н.И. Рудых, Е.В. Дмитриева и др. // On-line. – 2005. Available HTTP: <http://pacificinfo.ru/data/cdrom/6/index.html>.

Савин, А.Б. Многолетняя динамика в составе донных и придонных рыб на западнокамчатском шельфе в 1982–2010 гг. / А.Б. Савин, Е.Н. Ильинский, Н.Л. Асеева // Изв. ТИНРО. – 2011. – Т. 166. – С. 149–165.

Самко, Е.В. Сезонная изменчивость термохалинных характеристик вод деятельного слоя Прикурильского района Тихого океана / Е.В. Самко, Ю.В. Новиков // Метеорология и гидрология. – 2001. – №5. – С. 87–93.

Самко, Е.В. Особенности динамики и термики поверхностных вод в сахалино-курильском районе в 1990-е гг. / Е.В. Самко, С.Ю. Глебова, Ю.В. Новиков // Изв. ТИНРО. – 1998. – Т. 124, ч. 2. – С. 658–666.

Сафронов, С.Н. Морфоэкологическая характеристика и таксономический статус сахалинской лиманды *Limanda sakhalinensis* / С.Н. Сафронов, С.Н. Тарасюк // Вопр. ихтиологии. – 1989. – Т. 29, № 4. – С. 539–549.

Селиверстов, Н.И. Геодинамика зоны сочленения Курило-Камчатской и Алеутской островных дуг / Н.И. Селиверстов // Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамГУ им. Витуса Беринга. – 2009. – 191 с.

Тарасюк, С.Н. Биология и динамика численности основных промысловых видов камбал Сахалина: автореф. дис. ...канд. биол. наук : 03.02.06 / С.Н. Тарасюк. – Владивосток, 1997. – 24 с.

Тепнин, О.Б. Изменчивость гидрологических условий в местах нереста восточно-камчатского минтая (*Gadus chalcogrammus*) в 2012–2022 гг. / О.Б. Тепнин // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2022. – Вып. 66. – С. 79–93.

Тихий океан. Метеорологические условия над Тихим океаном. – М.: Наука. – 1966. – 398 с.

Тихий океан. Под общ. ред. О.К. Леонтьева : монография. М.: Мысль. – 1982. – 316 с.

Тихонов, В.И. Рост желтоперой камбалы западного побережья Камчатки / В.И. Тихонов // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 73. – С. 127–140.

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

Токранов, А.М. К познанию морской ихтиофауны Кроноцкого заповедника / А.М. Токранов // Вопр. географ. Камчатки. – 1990. – Вып. 10. – С. 173–178.

Токранов А.М. Размерно-возрастная структура звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в эстуарии реки Большая (Западная Камчатка) / А.М. Токранов // Вопр. ихтиологии. – 1993. – Т. 33. № 2. – С. 305–308.

Токранов А.М. Размерно-половая структура звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в эстуарии реки Большая (Западная Камчатка) / А.М. Токранов // Вопр. ихтиологии. – 1996. – Т. 36. № 2. С. 282–284.

Токранов, А. М. О "бесчешуйном звере" и других обитателях камчатских вод / А.М. Токранов // Петропавловск-Камчатский. Изд. КамчатНИРО. – 2004. – 152 с.

Токранов, А.М. Потенциальные объекты прибрежного рыболовства прикамчатских вод Охотского моря и проблемы использования их ресурсов / А.М.

Токранов // Вестн. КамчатГТУ. – 2018. – Вып. 44. – С. 109–113.
DOI: 10.17217/2079-0333-2018-44-109-113.

Токранов, А.М. О нахождении звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в озерах нижнего течения р. Камчатка / А.М. Токранов, Г.В. Базаркина // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Сб. матер. IV науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. – 2003. – С. 104–106.

Токранов, А.М. О находке длинноперого малорота *Glyptocephalus zachirus* (Pleuronectidae) в водах Юго-Восточной Камчатки / А.М. Токранов, А.В. Винников // Вопр. ихтиологии. – 2000. – Т. 40. – № 3. – С. 397–398.

Токранов, А.М. Особенности питания звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в эстуарии р. Большая (западная Камчатка) / А.М. Токранов, В.В. Максименков // Вопр. ихтиологии. – 1993. – Т. 33. № 4. – С. 561–565.

Токранов, А.М. Распределение и некоторые черты биологии бородавчатой камбалы *Clidoderma asperrimum* (Temmnick et Schlegel) в тихоокеанских водах Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских островов / А.М. Токранов, А.М. Орлов // Исслед. водных биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2002. – Вып. 6. – С. 92–99.

Токранов, А.М. Распределение рыб в Кроноцком заливе и факторы, его определяющие / А.М. Токранов, В.И. Полутов // Зоол. журнал. – 1984. – Т. 63. № 9. – С. 1363–1373.

Тупоногов, В.Н. Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России / В.Н. Тупоногов, Л.С. Кодолов // Владивосток: Русский Остров. – 2014. – 336 с.

Удинцев, Г.Б. Геологическое строение Курило-Камчатской впадины / Г.Б. Удинцев // Природа. – 1955. – № 12. – С. 79–82.

Ушаков, П.В. Фауна Охотского моря и условия ее существования / П.В. Ушаков // М.: АН СССР. – 1953. – 459 с.

Фадеев, Н.С. Биология и промысел камбал в водах Сахалина / Н.С. Фадеев // Южно-Сахалинск: Советский Сахалин. – 1956. – 39 с.

Фадеев, Н.С. Сравнительный очерк биологии камбал юго-восточной части Берингова моря и состояние их запасов / Н.С. Фадеев // Тр. ВНИРО. – ТИНРО. – 1965. – Т. 58 – Т. 53. – Вып. 4. – С. 121–138.

Фадеев, Н.С. Камбалы юго-восточной части Берингова моря. Промыслово-биологический очерк / Н.С. Фадеев // Южно-Сахалинск: Дальневост. кн. изд-во. – 1968. – 48 с.

Фадеев, Н.С. Закономерности распространения желтоперой камбалы (*Limanda aspera*, Pall) в северной части Тихого океана / Н.С. Фадеев // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 74. С. 3–21.

Фадеев, Н.С. Биология и промысел тихоокеанских камбал / Н.С. Фадеев // Владивосток. – 1971а. – 99 с.

Фадеев, Н.С. Некоторые данные о камбалах, обитающих в Татарском проливе у побережья северного Приморья / Н.С. Фадеев // Изв. ТИНРО. – 1971б. – Т. 76. – С. 45–61.

Фадеев, Н.С. Промысловые рыбы северной части Тихого океана / Н.С. Фадеев // Владивосток : Дальневосточный Научн. Центр АН СССР, 1984. – 270 с.

Фадеев, Н.С. Палтусы и камбалы / Н.С. Фадеев // Биологические ресурсы Тихого океана. Москва: Наука. – 1986. – С. 341–364.

Фадеев Н.С. Северотихоокеанские камбалы (распространение и биология) / Н.С. Фадеев // М.: Агропромиздат. – 1987. – 175 с.

Фадеев, Н.С. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана / Н.С. Фадеев. – Владивосток : ТИНРО-центр. – 2005. – 366 с.

Хен, Г.В. Изменчивость расхода Камчатского течения и океанологических параметров в Камчатском проливе / Г.В. Хен, А.Н. Заочный // Изв. ТИНРО. – 2009. – Т. 158. – С. 247–260.

Храпкова, Н.В. Нерестовые скопления промысловых рыб в Кроноцком заливе / Н.В. Храпкова // Тр. ИОАН СССР. Т. XXXVI. – 1959. – С. 123–142.

Храпченков, Ф.Ф. Исследование вихрей у побережья Камчатки летом 1985 г. / Ф.Ф. Храпченков // Океанология. – 1987. – Т. 27. Вып. 3. – С. 391–396.

Храпченков, Ф.Ф. Особенности гидрологической структуры вод в районе Авачинского залива зимой 1989 г. / Ф.Ф. Храпченков // Океанология. – 1991. – Т. 31. № 6. – С. 949–954.

Черешнев, И.А. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря / И.А. Черешнев, В.В. Волобуев, И.Е. Хованский, А.В. Шестаков // Владивосток: Дальнаука. – 2001. – 197 с.

Четвергов, А.В. Половое созревание западнокамчатских камбал / Четвергов А.В. // Изв. ТИНРО. – 2002. – Т. 130. Ч. 3. – С. 940–953.

Чугунова, Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб: (Метод. пособие по ихтиологии) / Н.И. Чугунова // Акад. наук СССР. Отд-ние биол. наук. Ихтиол. комис. Ин-т морфологии животных им. А. Н. Северцова. Москва: Изд-во Акад. наук СССР. – 1959. – 164 с.

Швецов, Ф.Г. Основные черты биологии и состояние запасов двухлинейной камбалы *Lepidopsetta bilineata* Gill. района охотоморского побережья островов Парамушир и Шумшу: автореф. дис. ...канд. биол. наук: 03.02.06 / Ф.Г. Швецов. – Владивосток: ТИНРО, 1975. – 24 с.

Швецов, Ф.Г. Распределение и миграции двухлинейной камбалы *Lepidopsetta bilineata* (Aures) в районе охотоморского побережья островов Парамушир и Шумшу / Ф.Г. Швецов // Вопр. ихтиологии. – 1978. – Т. 18. № 1. – С. 66–73.

Швецов, Ф.Г. Размножение двухлинейной камбалы *Lepidopsetta bilineata bilineata* (Aures) в районе охотоморского побережья островов Парамушир и Шумшу / Ф.Г. Швецов // Вопр. ихтиол. – 1979. – Т. 19, № 5. – С. 261–264.

Шейко, Б.А. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holocerphali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы / Б.А. Шейко, В.В. Федоров // Каталог позвоночных животных

Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор. – 2000. – С. 7–69.

Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря / П.Ю. Шмидт // М.Л.: Изд-во АН СССР. – 1950. – 370 с.

Шунтов, В.П. Биология дальневосточных морей / В.П. Шунтов. – Том 1. – Владивосток: ТИНРО-центр, 2001. – 580 с.

Юсупов, Р.Р. Биологическая характеристика хоботной камбалы *Myzopsetta proboscidea* (Pleuronectidae) северной части Охотского моря / Р.Р. Юсупов // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2013. – Вып. 29. – С. 116–124.

Allen, M. J. Atlas and zoogeography of common fishes in the Bering Sea and northeastern Pacific / M. J. Allen, G. B. Smith // U. S. Dep. Commer., NOAA Technical Report NMFS 66. – 1988. – P. 1–151.

Beamish, R.J. Current trends in age determination methodology / R.J. Beamish, J.A. McFarlane / R.J. Beamish // Age and growth of fishes I.K.C. Summerfelt, G.E. Hall (eds.). Ames: The Iowa St. Univ. Press. – 1987. – P. 15–42.

Berg, C.W. Evaluation of alternative age-based method for estimating relative abundance from survey data in relation to assessment models / C.W. Berg, A. Nielsen, K. Kristensen // Fisheries Research. – 2013. – Vol. 151. – P. 91–99.

Bond, W.A. A study of the fishery resources of Tuktoyaktuk Harbour, southern Beaufort Sea coast, with special reference to life histories of anadromous coregonids / W.A. Bond // Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1982. – № 1119. – 90 p.

Brassel, K. A Procedure to Generate Thiessen Polygons / K. Brassel, D. Reif // A Note Comparing Optimal and Heuristic. Solutions to the P-Median Problem. Geographical Analysis. – 1979. – Vol. 11. № 1. – P. 86–90.

Cadigan, N. G. A state-space stock assessment model for northern cod, including under-reported catches and variable natural mortality rates / N. G. Cadigan // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2015. – Vol. 73. – P. 296–308.

Chilton, D.E. Age determination methods for fishes studied by the ground program at the Pacific Biological Station / D.E. Chilton, R.J. Beamish // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1982. – Vol. 60. – 102 p.

Clemens, W.A. Fishes of the Pacific coast of Canada / W.A. Clemens, G.V. Wilby // Bull. Fish. Res. Board Canada. – 1946. – № 68. – P. 1–443.

Gibson, R.N. Behaviour and the distribution of flatfishes / R.N. Gibson // Journal of Sea. – 1997. – Vol. 37. – P. 241–256.

Grigorev, S.S. Characteristics of flatfish eggs and larvae samples near Eastern Kamchatka and in the Western Bering Sea during June–July 1991 / S.S. Grigorev // Proceedings of the Intern. Symp. on North Pacific Flatfish. October 26–28, 1995. Anchorage, Alaska. – 1995. – P. 101–116.

Gulland, J.A. Manual of methods for fish assessment. Pt. 1 Fish population analysis. FAO. Nan. / J.A. Gulland // Fish. Sci. – 1969. – № 4. – P. 1–154.

Favorite, F. Oceanography of the Subarctic Pacific region, 1960-1971 / F. Favorite, A.J. Dodimead, K. Nasu // INPFC Bui. – 1976. – Vol. 33. – 187 p.

Froese, R. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations / R. Froese // J. Appl. Ichthyol. – 2006. – Vol. 22. – P. 1–13.

Fry, F.E. Statistics of a lake trout fishery / F.E. Fry // Biometrics. – 1949. – Vol. 5. – P. 27–67.

Hirano, T. The oceanographic study on the Subarctic region of the Northwestern Pacific Ocean. On the formation of the Subarctic Water system / T. Hirano // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. – 1957. – № 15. – P. 57–69.

Kristensen, K. 2016. TMB: automatic differentiation and laplace approximation / K. Kristensen, A. Nielsen, C.W. Berg, H. Skaug, B.M. Bell // Journal of Statistical Software. Vol. 70. P. 1–21.

Kupriyanov, S.V. Distribution and biological indices of yellowfin sole (*Pleuronectes aspera*) in the southwestern Bering Sea / S.V. Kupriyanov // Ecology of the Bering Sea—A review of Russian literature. – 1996. – P. 203–215.

Laurec, A. On the analysis of catch and effort data / A. Laurec, J.G. Shepherd // J. Cons. Int. Explor. Mer. – 1983. – Vol. 41. – P. 81–84.

Love, M.S. Alaska Arctic marine fish species accounts / M.S. Love, N. Elder, C.W. Mecklenburg et al. // Alaska Arctic marine fish ecology catalog. US Geological Survey Scientific Investigations Report 2016-5038 (OCS Study, BOEM 2016-048) / Eds. Thorsteinson L.K., Love M.S. Reston: US Geol. Survey. – 2016. – P. 41–616.

Maunder, M.N. A review of integrated analysis in fisheries stock assessment / M.N. Maunder, A.E. Punt // Fisheries Research. 2013. Vol. 142. P. 61–74.

Mecklenburg, C.W. Fishes of Alaska / C. W. Mecklenburg, T. A. Mecklenburg, L. K. Thorsteinson // Bethesda, Maryland: American Fisheries Society. – 2002. – 1037 p.

Mecklenburg, C.W. Pacific Arctic marine fishes. Conservation of Arctic Flora and Fauna / C.W. Mecklenburg, T.A. Mecklenburg, B.A. Sheiko, D. Steinke // Akureyri, Iceland, – 2016. – 398 p.

Mecklenburg, C.W. Russian-American long-term census of the Arctic: benthic fishes trawled in the Chukchi Sea and Bering Strait, August 2004 / C.W. Mecklenburg, D.L. Stein, B.A. Sheiko et al. // Northwest Nat. – 2007. – № 88. P. 168–187.

Moroz, V.V. Oceanological zoning of the Kuril islands area in the Spring-Summer period / V.V. Moroz // PICES Sci. Rep. – 1996. – № 6. – P. 117–119.

Munk, K.M. Maximum ages of groundfishes in waters off Alaska and British Columbia and consideration of age determination / K.M. Munk // Alaska Fishery Research Bulletin. – 2001. – Vol. 8. № 1. – P. 12–21.

Nielsen, A. Estimation of time-varying selectivity in stock assessments using state-space models / A. Nielsen, C.W. Berg // Fisheries Research. – 2014. – Vol. 158. – P. 96–101.

Nielsen, A. Multi-fleet state-space assessment model strengthens confidence in single-fleet SAM and provides fleet-specific forecast options / A. Nielsen, N.T. Hintzen, H. Mosegaard, V. Trijoulet, C.W. Berg // ICES Journal of Marine Science. – 2021. – Vol. 78. № 6. – P. 2043–2052. doi:10.1093/icesjms/fsab078

Nichol, D. G. Annual and batch fecundities of yellowfin sole, *Limanda aspera*, in the eastern Bering Sea / D. G. Nichol, E.I. Acuna // Fish. Bull., U.S. – 2001. – Vol. 99. – № 1. – P. 108–122.

Ohtani, K. Reconsideration on the definition of the Oyashio / K. Ohtani // Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab. – 1991. – № 55. – P. 1–24.

Orcutt, H.G. The Life History of the Starry Flounder *Platichthys stellatus* / H.G. Orcutt // Dep. Fish and Game Bur. of mar. fish.: Fish. Bull. – 1950. – № 78. – 68 p.

Orr, J.W. Revision of the genus *Lepidopsetta* Gill, 1862 (Teleostei Pleuronectidae) based on larval and adult morphology, with a description of a new species from the North Pacific Ocean and Bering Sea / J.W. Orr, A.C. Matarese // Fish. Bull. – 2000. – Vol. 98. – P. 539–582.

Pentilla, J. Age determination methods for North Atlantic species / J. Pentilla, L. Dery // NOAA Technical Report NMFS 72. – 1988. – P. 137.

Perreault, A.M.J. A state-space stock assessment model for American plaice on the Grand Bank of Newfoundland / A.M.J Perreault, L.J. Wheeland, M.J. Morgan, N.G. Cadigan // J. Northw. Atl. Fish. Sci. – 2020. – Vol. 51. – P. 45–104.

Pope, J.G. An investigation of the accuracy of Virtual Population Analysis using cohort analysis / J.G. Pope // ICNAF Res. Bull. – 1972. – № 9. – P. 65–74.

Pope, J.G. A simple method for consistent interpretation of catch-at-age data / J.G. Pope, J.G. Shepherd // J. Cons. Cons. Int. Explor. – Mer. 1982. – Vol. 40. – P. 176–184.

Quast, J.C. List of the fishes of Alaska and adjacent waters with a guide to some of their literature / J.C. Quast, E.L. Hall // U.S. Dept. Comm. NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-658. – 1972. – 47 p.

Talley, L.D. Summary of variability of physical conditions in the subarctic North Pacific / L.D. Talley, T. Yuan // PICES-STA Workshop on Monitoring Subarctic Pacific Ocean. Nemuro. – 1994. – P. 6–12.

Takenouti, A.Y. Currents and water masses in the Bering Sea: A review of Japanese work / A.Y. Takenouti, K. Ohtani // Oceanography of the Bering Sea: with

emphasis on renewable resources. Fairbanks: Inst. of Marine Science Univ. of Alaska. – 1974. – P. 39–57.

Vasilets, P.M. FMS analyst – computer program for processing data from Russian Fishery Monitoring System / P.M. Vasilets // . – 2015.

Vasilyev, D.A. Instantaneous Separable VPA (ISVPA) / D.A. Vasilyev, Z.I. Kizner // ICES Journal of Marine Science. – 1997. – Vol. 54. № 3. – P. 399–411.

Zhang C.I. Biological characteristics of Alaska plaice, *Pleuronectes quadrituberculatus*, in the Eastern Bering Sea / C.I. Zhang, T.K. Wilderbuer, G.E. Walters // Mar. Fish. Rev. – 1998. – Vol. 60. № 4. – P. 16–27.

<https://www.ncei.noaa.gov/products/etopo-global-relief-model>