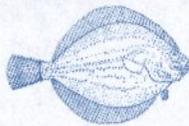


УДК 597.587.9

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ
ЗАПАДНОКАМЧАТСКИХ КАМБАЛ СЕМ. *PLEURONECTIDAE*

Ю. П. Дьяков



По материалам, собранным в течение всего периода существования КамчатНИРО — с 1932 по 2000 гг., исследована индивидуальная продукция семи видов камбал, обитающих в водах Западной Камчатки. К ним относятся: желтоперая камбала *Limanda aspera* (Pallas), четырехбугорчатая камбала *Pleuronectes quadrituberculatus* (Pallas), сахалинская камбала *Limanda sakhalinensis* (Hubbs), хоботная камбала *Mysopsetta proboscidea* (Gilbert), узкозубая палтусовидная камбала *Hippoglossoides elassodon* (Jordan et Gilbert), звездчатая камбала *Platichthys stellatus* (Pallas) и северная двухлинейная камбала *Lepidopsetta polyxystra* (Orr et Matarese). Показано, что исследуемый комплекс камбал образует отдельные группы видов, различающиеся особенностями роста. Количество произведенного особью в течение года вещества у разных видов значительно различается. Кроме того, имеют место и большие половые различия по уровню продуктивности. Существует три типа продукционной динамики семи исследованных видов западнокамчатских камбал. Первый тип характеризуется постепенно замедляющимся ростом скорости годовой продукции, которая к концу жизни камбал некоторых видов выходит на постоянный уровень. Для второго типа динамики продукции свойственно некоторое увеличение роста скорости годовой продукции в течение онтогенеза. И, наконец, для третьего типа характерно увеличение скорости годовой продукции до возраста достижения рыбами половой зрелости и последующее ее снижение по мере их старения.

Наблюдения за динамикой запасов массовых видов западнокамчатских камбал показали, что с начала 80-х годов в их популяциях произошли значительные изменения. После ограничения промысла в конце 70-х годов XX века быстро увеличился уровень производимой годовой продукции, что вызвало рост биомассы практически всех исследуемых видов. Однако, в середине 90-х годов XX века запас камбал достиг, вероятно, критического уровня биомассы в сложившихся условиях среды и произошло существенное постарение почти всех исследуемых популяций. По всей видимости, включились механизмы саморегуляции численности, в результате чего уровень годовой продукции камбал упал. По данным траловых съемок 1998–2000 гг., их численность намного сократилась по сравнению с максимальным ее уровнем, достигнутым в 1995–1997 гг.

Происходящие изменения делают актуальным исследование индивидуальной продукции, или продукции особи. По всей видимости, не требует доказательств то, что продукция особи является основой формирования продукции популяции и сообщества в целом. Исследование этого показателя позволяет определить продукционные параметры для небольших отрезков времени, определить ход биологических процессов организма на всем протяжении онтогенеза и в разных условиях среды (Заика, 1972, 1983). Зная скорость индивидуальной продукции и ее изменения в зависимости от различных факторов, можно составить значительно более глубокие представления о процессах и закономерностях, имеющих место в популяциях, сообществах и экосистемах.

К промысловым видам западнокамчатских камбал, действительным или потенциальным,

можно отнести, исключая палтусов, желтоперую *Limanda aspera* (Pallas), четырехбугорчатую *Pleuronectes quadrituberculatus* (Pallas), сахалинскую *Limanda sakhalinensis* (Hubbs), хоботную *Mysopsetta proboscidea* (Gilbert), узкозубую палтусовидную *Hippoglossoides elassodon* (Jordan et Gilbert), звездчатую *Platichthys stellatus* (Pallas) и северную двухлинейную *Lepidopsetta polyxystra* (Orr et Matarese).

Изучению их продукции посвятили значительную часть своих работ Л.А. Борец (1997) и Е.П. Дулепова (1987, 2001; Дулепова, Борец, 1985, 1990, 1994). Однако этими исследователями рассмотрена в основном общая и удельная продукция популяций и сообществ. Исследования индивидуальной продукции камбал Западной Камчатки нам в литературе найти не удалось.

Целью нашей работы было выявление некоторых основных закономерностей динамики годовой и удельной продукции особей в зависимости от пола и возраста. Кроме того, анализировались видовые особенности индивидуальной продукции, степень различия видов по этому показателю. В связи с этим в нашу задачу не входило описание каких-либо частных случаев изучаемой проблемы, как и рассмотрение межгодовых изменений продукционных показателей. Напротив, на основании многолетнего массива данных были вычислены и проанализированы наиболее общие закономерности роста особей разных видов камбал. Основным результатом исследований является оценка параметров скорости продукции в процессе онтогенеза.

Автор выражает глубокую признательность А.В. Четвергову за сбор материала последних лет, а также большую помощь в его обработке.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований послужили данные, собранные в течение всего промежутка времени существования института на Камчатке — с 1932 по 2000 г. В этот период с большей или меньшей регулярностью выполнялись траловые работы, в том числе и учетная траловая съемка, на шельфе и в верхней части материкового склона у Западной Камчатки. Данные для исследований конкретных видов камбал собраны в следующие годы:

— по желтоперой камбале — в 1932, 1937, 1941, 1947–1949, 1951–1953, 1955–1983, 1985–1988, 1991–1993, 1995–2000;

— по четырехбугорчатой камбале — в 1951, 1953, 1955, 1957–1958, 1960–1973, 1979–1980, 1985–1987, 1990–1992, 1995–2000;

— по сахалинской камбале — в 1959, 1961–1983, 1986, 1992, 1995–1999;

— по хоботной камбале — в 1950, 1953, 1958, 1960–1961, 1963–1983, 1985–1986, 1992, 1995–1999;

— по палтусовидной камбале — в 1951, 1953, 1955, 1958–1976, 1978–1983, 1986, 1990, 1992, 1995–2000;

— по звездчатой камбале — в 1951, 1961, 1964–1966, 1968–1977, 1980–1981, 1983, 1986, 1990, 1992, 1996–2000;

— по двухлинейной камбале — в 1953, 1956, 1961, 1964–1967, 1969–1975, 1986, 1990–1992, 1995–2000.

Биологическому анализу и массовым промерам подвергались практически все массовые виды камбал, встречавшиеся в уловах. Возраст рыб определяли по чешуе или отолитам, в зависимости от вида.

Объем использованного материала (число рыб для биологического анализа) показан в табл. 1.

Годовую продукцию особи Pt определяли как сумму прироста биомассы Δw в течение года и

биомассы выметанных в этот же период половых продуктов — Be . Соответствующее уравнение имеет вид: $Pt = \Delta w + Be$ (1).

Таким образом, годовой прирост массы тела (без учета выметанной икры и спермы) является лишь частью индивидуальной продукции, которая превышает Δw на величину Be . Отсюда продукция неполовозрелых особей является лишь приростом биомассы. К сожалению, не были учтены другие прижизненные потери вещества, т.к. мы не располагаем для этого необходимыми данными.

Годовая удельная продукция (C) рассчитывалась как отношение среднемноголетнего значения годовой продукции Pt к средней биомассе особи в течение года. Уравнение для оценки удельной продукции имеет вид:

$$C = Pt / \bar{B}t \quad (\text{Заика, 1983}) (2),$$

где $\bar{B}t$ — средняя биомасса одной рыбы (г) в течение года жизни.

Расчет выметанных во время нереста половых продуктов производили следующим образом. Выполняли несколько этапов расчета:

1. На основании данных полного биологического анализа определяли теоретические зависимости полной массы тела и массы тела без внутренностей от длины тела по Смитту у одних и тех же групп рыб. К одной группе относили неполовозрелых и отнерестовавших особей (отдельно по полу), а к другой — рыб со зрелыми гонадами. В каждом случае рассчитали соответствующие уравнения степенной функции.

2. По разнице найденных значений тела в идентичных интервалах длины определяли теоретическую зависимость массы внутренностей от длины рыбы.

3. На основании имеющихся за отдельные годы (табл. 1) данных находили теоретическую зависимость массы гонад у самцов и самок от длины тела у вышеуказанных групп рыб.

4. Сопоставляя расчетные данные тех лет, за которые имелись материалы по массе гонад, находили их относительную массу в процентах от массы внутренностей у группы неполовозрелых и отнерестовавших рыб, а также у группы рыб с невыметанными зрелыми половыми продуктами. Полученные результаты экстраполировали на весь массив данных.

5. По массе внутренностей разных групп рыб и доле в ней массы гонад находили среднемноголетние теоретические абсолютные значения массы половых продуктов в зависимости от длины тела за весь период наблюдений.

6. По разнице в массе незрелых и посленерестовых гонад, с одной стороны, и зрелых гонад с невыметанными половыми продуктами —

Таблица 1. Объем использованного материала

Вид камбалы	Число рыб, подвергнутых биологическому анализу	Взвешенные гонады	
		число	годы
Желтоперая	34071	346	1970, 1981, 1999, 2000
Четырехбугорчатая	10206	159	1999, 2000
Сахалинская	9245	58	1999
Хоботная	7967	78	1999
Палтусовидная	12582	58	1999, 2000
Звездчатая	4854	106	1999, 2000
Двухлинейная	2872	108	1999, 2000
Итого	81797	913	

с другой, находили теоретические значения массы выметанных половых продуктов, в зависимости от длины тела.

Для всех перечисленных операций рассчитывали параметры соответствующих уравнений. Полученные в результате математической обработки данные использованы для анализа продукционной динамики особей западнокамчатских камбал.

Кроме оценки параметров скорости продукции рассмотрели степень ее межвидовой дивергенции. С этой целью на основании полученных параметров уравнений рассчитали индексы различия в скорости линейного роста и скорости индивидуальной продукции у разных видов камбал. Индексы рассчитывали так:

$$I = \sum_i \sqrt{[(p_i - p_j) / \bar{p}]^2};$$

где I — индекс различия в скорости роста или скорости продукции у сравниваемой пары видов;

p_i, p_j — значения соответствующих параметров уравнений скорости процесса у сравниваемой пары видов;

\bar{p} — среднее значение соответствующего параметра уравнений скорости процесса у всех исследуемых видов камбал.

В исследованиях использованы два основных вида анализа: регрессионный — для изучения динамики продукции и кластерный — для межвидовых сравнений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Линейный рост западнокамчатских камбал. В литературе имеются данные ряда отечественных исследователей, касающиеся линейного роста камбал вод Западной Камчатки (Моисеев, 1953; Тихонов, 1970; Фадеев, 1984, 1987; Борец, 1997). Однако во всех публикациях в той или иной степени приводятся только эмпирические данные о размерах рыб в разном возрасте. Лишь в неопубликованном отчете В.И.Тихонова и Л.А.Николотовой (1984) сделана попытка формализовать данные по темпу роста желтоперой камбалы, рассчитав уравнения роста Берталанффи за два периода. Авторы отмечают, что интенсивность роста этого вида в допромысловый период была выше, чем в период интенсивного промысла. Результаты обратных расчислений длины в разном возрасте показали более высокий темп роста самок желтоперой камбалы, по сравнению с самцами.

Л.А. Борец (1997) указывает, что при сопоставлении средних размеров в одном и том же возрасте удалось выяснить, что наиболее быстрым темпом роста обладает звездчатая камбала. Все остальные, даже крупные виды камбал, такие как четырехбугорчатая, палтусовидная и двухлинейная, растут гораздо медленнее.

Задачей наших исследований было формализовать процесс роста конкретных видов камбал, что позволит выявить основные его закономерности, межвидовые особенности и использовать результаты изучения в различных математических моделях динамики популяций. Среднегодовалые значения длины по Смитту у рыб разного возраста показаны в табл. 2 и 3. В качестве математической модели линейного роста западнокамчатских камбал использовали уравнение Берталанффи, рассчитанное отдельно для самцов и самок каждого вида по среднегодовалым данным. Параметры рассчитанных уравнений приведены в табл. 4 и 5.

В ряде случаев в таблицах максимальная наблюдаемая длина тела рыб превышает теоретическую предельную. Это может быть вызвано двумя причинами. Во-первых, рыбы, превышающие по размерам теоретическую предельную длину, могут иметь возраст больше, чем T_{\max} в тех случаях, если он не был определен у данных особей. Такие случаи могут иметь место, так как возраст по регистрирующим структурам определен не у всех рыб, подвергшихся биологическому анализу в течение всего периода сбора материала. В этом случае нужно иметь в виду, что рассчитанные уравнения Берталанффи описывают рост камбал до максимального определенного по регистрирующим структурам возраста. Мы сочли возможным использовать имеющиеся в наличии данные в связи с тем, что оставшиеся более старые рыбы составляют ничтожное количество: единицы в общей выборке и доли процента в популяции, и не могут сколько-нибудь существенно повлиять на результаты анализа индивидуальной продукции камбал конкретных видов. Кроме того, значения предельной длины, как наблюдаемой, так и теоретической, в дальнейших расчетах нами не используются.

Во-вторых, приведенную в таблицах максимально наблюдаемую длину (L_{\max}) имеет, как правило, лишь одна особь, обладающая наиболее высоким темпом роста среди нескольких рыб, достигших максимального возраста. Уравнения Берталанффи в данном случае рассчитывались для описания типичного роста рыб конкретного вида, т. е. роста обобщенной «средней особи» (по значениям среднегодовалой длины в каждой возрастной группе) в течение всей жизни до предельного возраста включительно. Отсюда ясно, что средняя длина нескольких особей, либо длина одной рыбы, в том случае, если она единственная в самой старшей возрастной группе из выборки, использованной для расчетов, будет меньше или близка теоретически предельной длине. В том, что рассчитанные по уравнениям значения длины хорошо согласуются с эмпирическими, можно убедиться сравнив их с данными, приведенными в табл. 2 и 3.

Таблица 2. Наблюденные среднемноголетние значения длины по Смитту (см) у самок западнокамчатских камбал

Вид	Возраст, лет																										Число рыб
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
Желтоперая	-	16,5	15,8	18,2	21,6	24,3	26,9	29,6	32,1	34,5	36,4	37,4	37,9	39,9	40,6	41,7	43,5	47,0	-	-	-	-	-	-	-	-	10917
Четырехбугорчатая	-	-	20,7	21,7	23,7	26,4	29,1	32,0	34,8	36,8	39,4	40,7	42,8	44,3	45,7	47,1	48,6	49,5	49,4	51,5	53,1	53,1	54,1	54,0	54,0	-	1443
Сахалинская	8,2	9,0	15,1	18,6	21,7	24,2	25,8	27,3	28,7	29,6	31,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1448	
Хоботная	-	10,1	17,3	23,3	28,0	30,4	31,0	31,2	31,2	31,8	32,6	33,6	35,7	34,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	478	
Палтусовидная	-	-	17,5	20,6	24,7	27,5	30,1	32,6	34,4	36,0	37,2	38,9	40,4	39,7	38,4	39,5	43,0	42,0	-	-	-	-	-	-	-	1737	
Звездчатая	-	-	-	22,0	25,7	28,3	29,8	32,0	34,8	37,1	39,6	41,5	44,2	45,7	47,5	48,7	49,9	49,8	52,6	53,6	53,4	53,4	55,0	55,0	57,0	808	
Двухлинейная	-	13,1	19,4	22,7	26,2	29,0	31,6	34,5	36,3	38,8	40,6	42,2	42,6	45,3	-	54,0	-	52,0	-	-	-	-	-	-	-	667	

Таблица 3. Наблюденные среднемноголетние значения длины по Смитту (см) у самок западнокамчатских камбал

Вид	Возраст, лет																				Число рыб					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20						
Желтоперая	-	11,8	15,3	17,9	21,0	23,6	26,1	28,5	30,9	32,7	34,3	35,1	34,8	34,0	33,6	35,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10067
Четырехбугорчатая	-	19,0	20,0	19,5	22,6	25,7	29,3	31,2	32,7	34,9	35,4	37,0	38,1	39,9	39,1	41,3	42,2	46,5	-	-	-	-	-	-	-	1640
Сахалинская	7,6	9,5	15,1	18,1	21,2	23,0	24,0	25,2	26,1	27,4	28,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1140
Хоботная	-	-	20,4	23,8	26,1	26,6	27,4	28,4	29,4	30,3	31,5	-	-	36,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	491
Палтусовидная	-	-	19,8	21,0	23,6	26,2	29,0	30,8	32,2	33,1	33,3	33,7	33,8	35,5	34,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1784
Звездчатая	-	-	-	-	23,7	29,0	31,0	31,2	32,4	34,0	36,0	37,2	39,2	39,6	41,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	888
Двухлинейная	-	-	18,7	22,5	24,9	26,9	29,3	32,3	32,4	35,0	37,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	427

Таблица 4. Параметры уравнения Бергаланфи для линейного роста самок западнокамчатских камбал (К — коэффициент роста, T_0 — теоретический возраст (лет), при котором длина равна 0, L_{∞} — теоретическая предельная длина (см), L_{\max} — наибольшая наблюдаемая длина, T_{\max} — наибольший наблюдаемый возраст (лет))

Показатель	Желтоперая	Четырехбугорчатая	Сахалинская	Хоботная	Палтусовидная	Звездчатая	Двухлинейная
К	0,055	0,063	0,163	0,419	0,172	0,071	0,061
T_0	-2,275	-2,084	-0,246	1,172	0,169	-1,467	-1,549
L_{∞}	67,403	68,745	36,958	33,837	43,862	67,864	76,494
L_{\max}	49	64	36	41	50,5	63	54
T_{\max}	18	23	11	14	18	24	18

Таблица 5. Параметры уравнения Бергаланфи для линейного роста самок западнокамчатских камбал (Обозначения в табл. 4).

Показатель	Желтоперая	Четырехбугорчатая	Сахалинская	Хоботная	Палтусовидная	Звездчатая	Двухлинейная
К	0,174	0,07	0,203	0,552	0,2	0,082	0,091
T_0	0,099	-3,101	-0,171	1,185	-0,524	-2,794	-1,847
L_{∞}	38,269	56,601	31,512	29,87	36,845	53,466	53,175
L_{\max}	45	56	35,5	37	46	51	43
T_{\max}	16	20	11	14	16	15	11

Рассматривая особенности линейного роста камбал, следует отметить, что у всех видов самки в одновозрастных группах крупнее (рис. 1), они достигают большей максимальной длины и живут, в большинстве случаев, дольше, чем самцы.

Характер темпа роста самцов и самок, т. е. изменение скорости роста с возрастом, также различен, — самцы быстрее достигают своей предельной длины, чем самки. На это указывают более высокие коэффициенты роста K у самцов, по сравнению с самками.

Для межвидовых сравнений скорости линейного роста западнокамчатских камбал использовали метод кластерного анализа. С этой целью, при помощи рассчитанных нами индексов дивергенций по коэффициенту роста особей разных видов, построили дендрограммы, показывающие межвидовые различия (рис. 2).

В результате анализа выяснилось, что совокупность исследуемых видов образует отдельные их группы, различающиеся между собой по характеру роста. У самок в одну из этих групп входят желтоперая, четырехбугорчатая, двухлинейная и звездчатая камбалы, в другую — сахалинская и палтусовидная, и особняком по этому показателю стоит хоботная камбала. У самцов наблюдается сходная картина, однако в этом случае желтоперая камбала объединяется в группу с сахалинской и палтусовидной.

Рассматривая особенности роста рыб, относящихся к разным группам видов, можно отметить следующее. Самки желтоперой, четырехбугорчатой, двухлинейной и звездчатой камбал (1-я группа) характеризуются постепенным увеличением длины с возрастом, достижение предельной длины этими рыбами происходит довольно медленно. Эти рыбы отличаются наиболее высокой скоростью линейного роста и слабо выраженным ее изменением (рис. 1 — А, Б, Е, Ж). Скорость роста самок другой группы видов, палтусовидной и сахалинской, изменяется с возрастом значительно быстрее (рис. 1 — В, Д). И, наконец, хоботная камбала в первые годы жизни растет очень быстро, обгоняя по длине многие другие виды, но затем скорость ее роста резко замедляется, и она становится одной из самых тугорослых камбал (рис. 1 — Г). Практически то же самое можно сказать и в отношении самцов, за тем лишь исключением, что желтоперая камбала в этом случае близка по характеру роста к сахалинской и палтусовидной (см. те же рисунки).

Таким образом, можно сделать несколько выводов.

1. Исследуемая совокупность видов камбал образует отдельные группы, различающиеся особенностями роста.

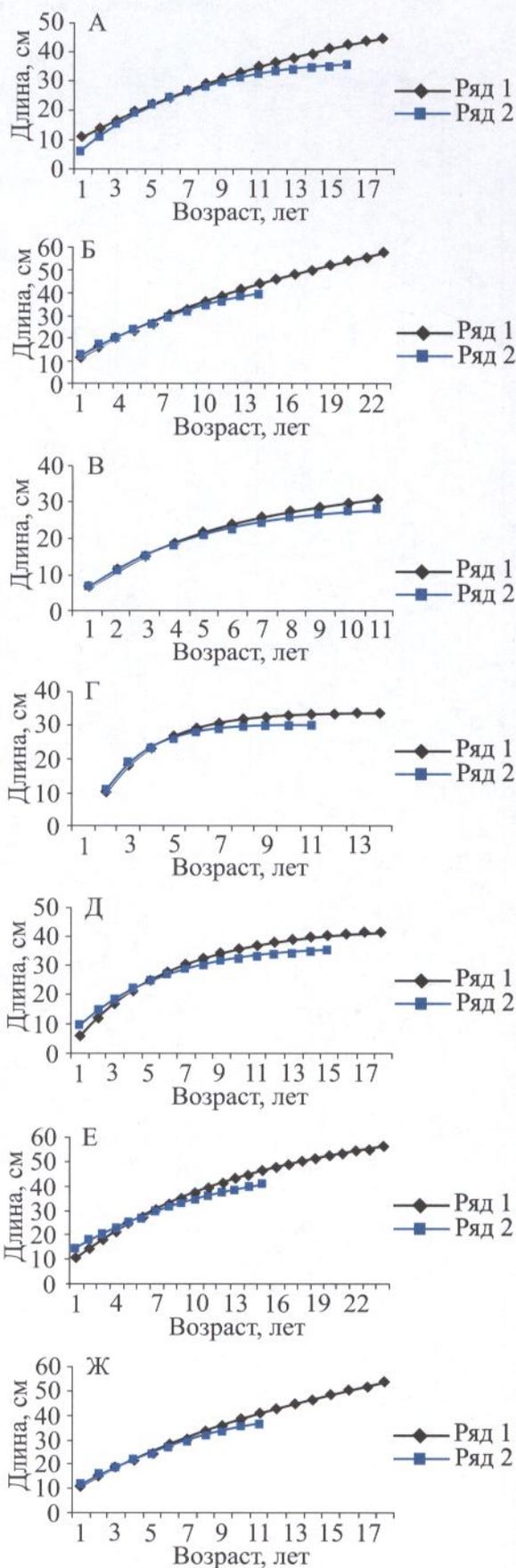


Рис. 1. Темп линейного роста западнокамчатских камбал: 1 — самки, 2 — самцы (А — желтоперая, Б — четырехбугорчатая, В — сахалинская, Г — хоботная, Д — палтусовидная, Е — звездчатая, Ж — двухлинейная камбалы)

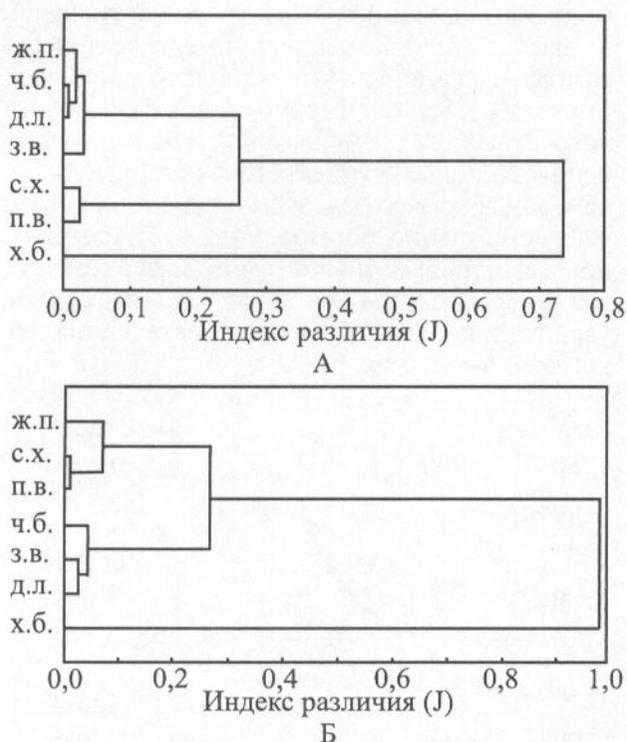


Рис. 2. Дендрограммы межвидовых различий по изменению скорости линейного роста у самок (А) и самцов (Б) западнокамчатских камбал (ж.п. — желтоперая, ч. б. — четырехбугорчатая, с.х. — сахалинская, х.б. — хоботная, п.в. — палтусовидная, з.в. — звездчатая, д.л. — двухлинейная камбалы)

2. Наибольшей длины в соответствующем возрасте достигают двухлинейная, звездчатая и четырехбугорчатая камбалы.

3. Однако перечисленные виды не всегда имеют преимущество в скорости роста. Хоботная камбала в первые годы жизни растет быстрее остальных, затем ее рост резко замедляется. Этот вид является наиболее специфичным по характеру линейного роста среди остальных.

4. Желтоперая камбала является промежуточным видом по особенностям роста между долгоживущими и быстрорастущими камбалами и теми видами, скорость роста которых достаточно быстро снижается с возрастом, причем ее самки более близки по характеру этого процесса к первой группе, а самцы — ко второй.

Связь массы тела с длиной рыбы. Связь массы с длиной тела камбал рассматривали достаточно много исследователей. Ограничимся цитированием двух из них. Л. А. Борец

(1997) отмечал, что межвидовые различия массы тела камбал выражены более отчетливо, чем линейные. Он выделял три группы этих видов по соотношению длины и тела. У первой группы камбал, таких как четырехбугорчатая, звездчатая и некоторые другие, имеющих массивное мясистое тело, масса тела с увеличением длины нарастает очень быстро и значительно превосходит приросты всех других видов. Вторую группу составляют камбалы, имеющие менее массивное тело, такие как палтусовидная, желтоперая и двухлинейная. И, наконец, в третью группу входят камбалы с очень тонким телом, такие как хоботная, сахалинская и другие.

В.И. Тихонов и Л.А. Николотова (неопубликованные данные) приводят параметры степенных уравнений зависимости веса тела от длины по Смитту у шести массовых видов камбал Западной Камчатки. Авторы отмечают изменения в этом соотношении, происшедшие после 1973 года, причем особи желтоперой, хоботной и сахалинской камбал снизили вес, а крупные особи четырехбугорчатой, палтусовидной и звездчатой камбал его увеличили.

Нашей задачей был анализ связи массы особей с длиной тела с целью применения результатов для исследования скорости продукции.

В соответствии с уравнением (1) (см. «Материал и методика»), для расчета годовой продукции рыбы необходимо знать массу тела и массу выметанных гонад у половозрелых особей в конкретные годы жизни. Для определения средней массы тела рыбы в разном возрасте, первоначально рассчитали степенные уравнения зависимости полного веса тела без веса выметанных половых продуктов от длины тела по Смитту. Алгоритм расчета массы выметанных половых продуктов изложен в главе «Материал и методика». Затем, найдя по уравнению Берталанффи длину тела в разном возрасте, рассчитали значения массы тела по возрастным группам. Параметры степенных уравнений показаны в табл. 6.

Хорошо заметно, что нарастание массы тела с увеличением длины у самок происходит быстрее, чем у самцов: коэффициенты b у самок всех без исключения видов, — выше. Однако, по всей вероятности, это происходит за счет более высокого веса яичников, как у неполовозрелых, так и у отнерестовавших рыб, по сравнению с семенниками. Об этом свидетельствует то, что вес тела

Таблица 6. Параметры уравнения $y=ax^b$ зависимости полного веса тела (g) без выметанных половых продуктов от длины тела по Смитту (cm) у западнокамчатских камбал

Виды	Желтоперая		Четырехбугорчатая		Сахалинская		Хоботная		Палтусовидная		Звездчатая		Двухлинейная	
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
Самки	0,0081	3,1177	0,0111	3,0440	0,0077	3,0544	0,0108	2,9689	0,0075	3,0774	0,0153	2,9639	0,0029	3,3797
Длина	17–45		17–59		15–31		21–39		21–51		25–59		19–47	
Самцы	0,0275	2,7286	0,0135	2,9832	0,0175	2,7686	0,0152	2,8632	0,0143	2,8845	0,0306	2,7416	0,0071	3,1262
Длина	17–39		17–43		15–31		17–35		17–39		23–49		15–41	

без внутренностей у одноразмерных самцов и самок практически не различается (рис. 3). Незначительные различия наблюдаются лишь у крупных особей сахалинской камбалы.

С целью анализа роста гонад, определяющих величину параметра V_e в уравнении (1) расчета

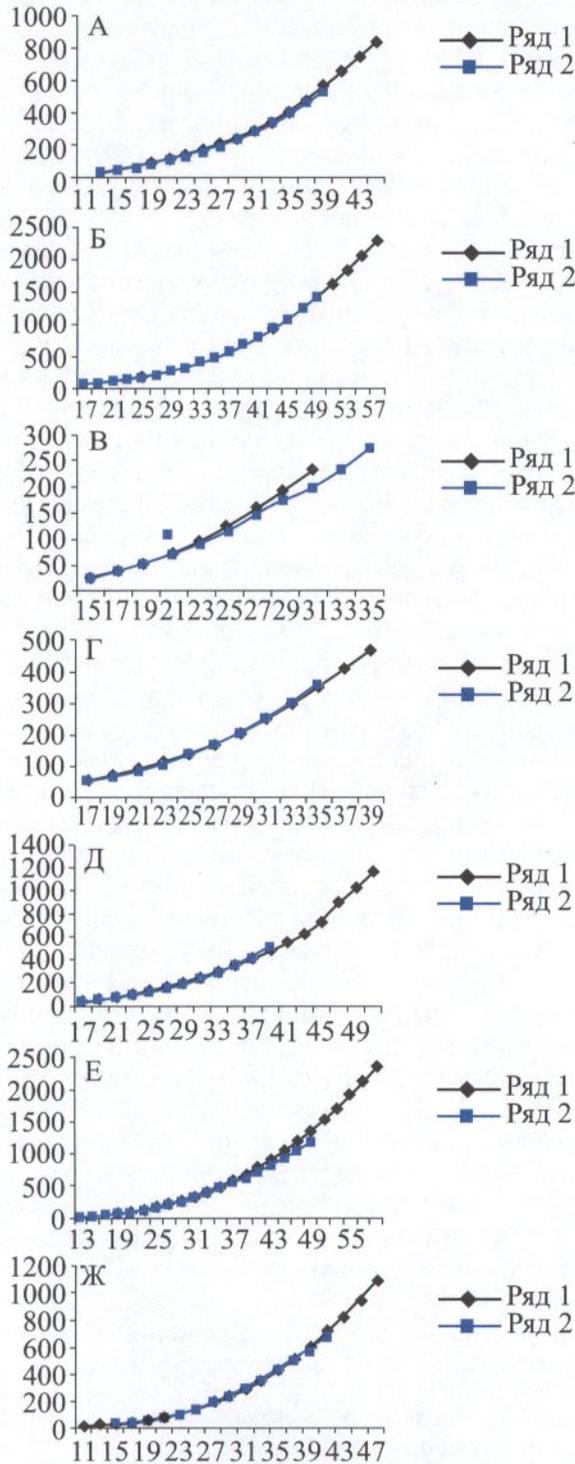


Рис. 3. Зависимость массы тела без внутренностей (ось ординат, г) от длины рыбы по Смитту (ось абсцисс, см) у западнокамчатских камбал. А — желтоперая, Б — четырехбугорчатая, В — сахалинская, Г — хоботная, Д — палтусовидная, Е — звездчатая, Ж — двухлинейная. 1 — самки, 2 — самцы

годовой продукции, рассмотрели соотношение их массы и длины тела на примере желтоперой камбалы. Оказалось, что у самок скорость нарастания их массы примерно одинакова как у половозрелых рыб с полными яичниками, так и у неполовозрелых и отнерестовавших (рис. 4). Однако сама биомасса половых продуктов у первых рыб, естественно, больше. У половозрелых самцов же, при более значительной массе семенников по сравнению с неполовозрелыми, степень увеличения их массы по мере роста длины тела намного выше (рис. 5).

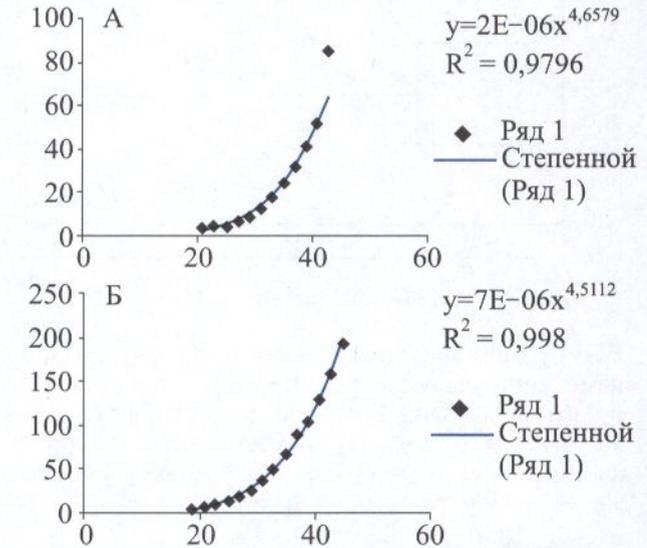


Рис. 4. Зависимость массы гонад (ось ординат, г) от длины тела по Смитту (ось абсцисс, см) у неполовозрелых и отнерестовавших (А) и половозрелых самок желтоперой камбалы с полными яичниками (Б)

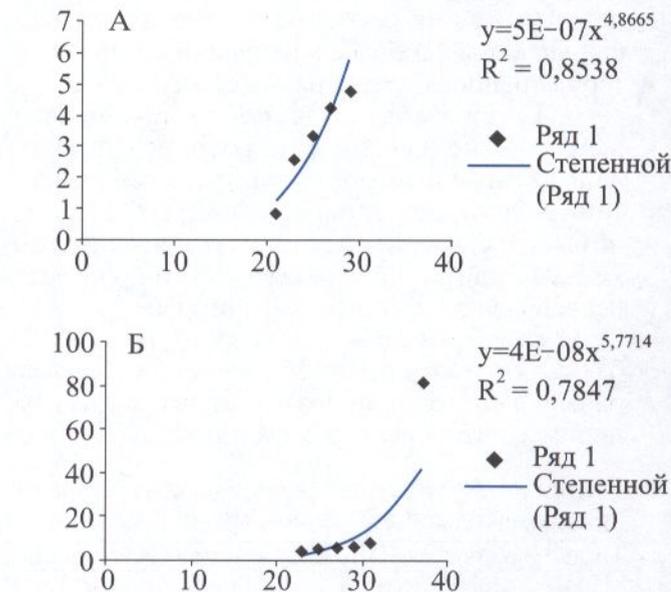


Рис. 5. Зависимость массы гонад (ось ординат, г) от длины тела по Смитту (ось абсцисс, см) у неполовозрелых (А) и половозрелых самцов желтоперой камбалы с полными семенниками (Б)

Интересные особенности выявлены при исследовании изменения доли веса гонад (в % от веса внутренностей) по мере роста тела. Как у неполовозрелых и отнерестовавших самок, так и у зрелых рыб с полными гонадами эта доля растет с увеличением длины тела, однако у первой группы особей этот рост характеризуется отрицательной аллометрией, а у второй — положительной (рис. 6). Для самцов желтоперой камбалы характерны противоположные закономерности рассматриваемого процесса у неполовозрелых и у зрелых особей с полными гонадами. У первых указанная величина уменьшается, а у вторых увеличивается по мере роста. В обоих случаях этот процесс очень близок к линейному (рис. 7).

Параметры уравнений зависимости массы выметанных половых продуктов от длины тела приведены в табл. 7.

Регрессионный анализ показал, что изменение массы выметанных во время нереста половых продуктов, в зависимости от длины тела рыбы, у самок всех камбал, кроме палтусовид-

ной, наиболее удовлетворительно может быть аппроксимирован степенной функцией, а у самцов — функцией параболы второго порядка. Все изложенные выше характеристики роста тела и половых продуктов исследуемых видов использованы нами в окончательной оценке величины и скорости индивидуальной продукции рыб.

Индивидуальная продукция западнокамчатских камбал. Основную задачу продукционных исследований сформулировал В.Е. Заика (1983), который отмечал, что «задача изучения продуктивности состоит в выяснении скорости, с которой разные биосистемы в тех или иных условиях производят (или могут производить) подобное себе вещество, используя для этого ассимилированные соединения и энергию» (с. 7). Продукционный процесс в популяции является приростом биомассы, состоящим из роста массы особей и увеличения их за счет размножения. По отношению к особи продукционный процесс является приростом ее соматической биомассы и производством половых

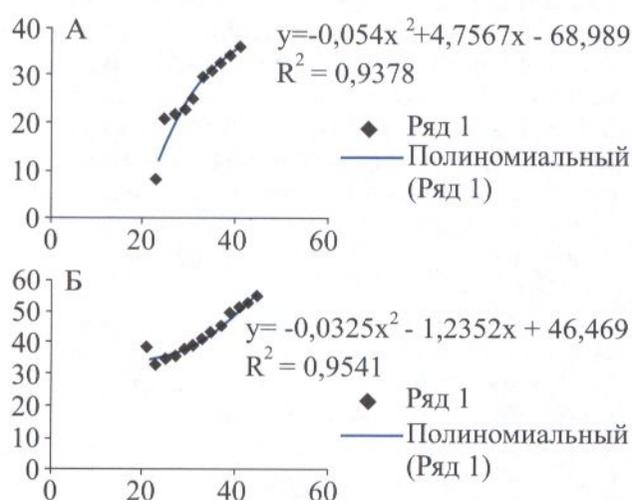


Рис. 6. Зависимость доли массы гонад в массе внутренностей (ось ординат, %) от длины тела по Смитту (ось абсцисс, см) у неполовозрелых и отнерестовавших (А) и зрелых самок желтоперой камбалы с полными яичниками (Б)

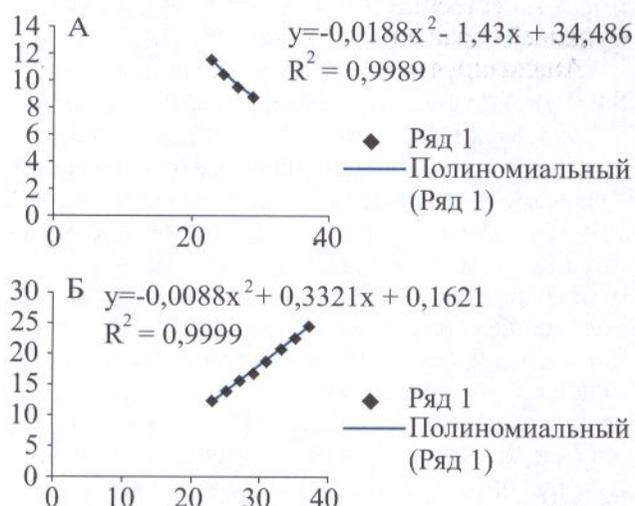


Рис. 7. Зависимость доли массы гонад в массе внутренностей (по оси ординат, %) от длины тела по Смитту (по оси абсцисс, см) у неполовозрелых (А) и зрелых самцов желтоперой камбалы с полными семенниками (Б)

Таблица 7. Параметры уравнений зависимости массы выметанных половых продуктов (г) от длины тела (см). Тип уравнений для самок, кроме палтусовидной камбалы: $y=ax^b$, для самцов всех видов и самок палтусовидной камбалы: $y=ax^2+bx+c$

Самки							
Параметр	Желтоперая	Четырехбугорчатая	Сахалинская	Хоботная	Палтусовидная	Звездчатая	Двухлинейная
a	9,00E-06	0,0134	0,0002	5,00E-07	-0,0142	0,0004	5,00E-05
b	4,2738	2,3852	3,4791	5,0772	1,4995	3,3553	4,0425
c					-25,034		
Длина	19–46	27–60	17–32	25–40	21–52	33–60	31–48
Самцы							
Параметр	Желтоперая	Четырехбугорчатая	Сахалинская	Хоботная	Палтусовидная	Звездчатая	Двухлинейная
a	3,68E-02	1,105E-01	1,25E-02	1,025E-01	4,15E-02	5,11E-02	8,76E-02
b	-1,5124	-6,0284	-5,079	-4,6633	-1,7226	-2,4866	-4,0967
c	15,82	82,92	5,0323	53,646	18,713	31,803	48,674
Длина	20–40	26–44	24–36	22–36	21–40	23–50	21–42

продуктов, выметываемых в процессе нереста. Кроме того, сюда же входит другое прижизненно отчуждаемое вещество, например, при линьке у ракообразных, и при некоторых других формах жизнедеятельности, однако у рыб его количество слишком незначительно и практически не поддается учету. Поэтому в наших оценках продукции камбал мы использовали прирост биомассы особи и массу выметанных ею половых продуктов.

На основании коэффициентов регрессий, приведенных в табл. 6 и 7, были рассчитаны величины биомассы, годовой и кумулятивной продукции рыб в разном возрасте. Значения биомассы и кумулятивной продукции камбал показаны на рис. 8 и 9.

Параметры уравнений, моделирующих изменения скорости годовой продукции особей разных видов с возрастом, приведены в табл. 8. Следует обратить внимание на то, что продукционный процесс у шести из семи видов камбал наиболее удовлетворительно может быть описан полиномом третьей степени, а у хоботной камбалы он имеет качественно иной характер и выражается функцией обращенной параболы: $y=1/(ax^2+bx+c)$.

Анализируя данные, представленные на рис. 8 и 9, можно сделать следующие заключения.

1. У всех рассматриваемых видов камбал существуют хорошо выраженные половые различия в уровне и характере изменения продукции с возрастом. Они характеризуются величиной превышения кумулятивной продукции над биомассой у одновозрастных рыб, а также тем, что у самок большинства видов объем выработанной в течение жизни продукции увеличивается с возрастающей скоростью, а скорость этого показателя у самцов с возрастом либо почти не изменяется, либо снижается. Основными причинами отмеченных явлений следует считать половые различия в темпе линейного роста, а также величине и характере роста гонад (см. предшествующие разделы).

2. Самки двух видов камбал, хоботной и палтусовидной (рис. 8 — Г, Д), качественно отличаются от других изменением суммарной величины произведенной продукции с возрастом. Она у них замедляется по сравнению с ускорением продуцирования другими видами.

Для того, чтобы рассмотреть особенности изменения скорости годовой продукции в межвидовом аспекте, провели соответствующие межвидовые сравнения методом кластерного анализа. В расчетах индексов межвидовой дивергенции использовали коэффициенты регрессии, приведенные в таблице 8. С этой целью, и только для этого, кривые зависимости величины годовой продукции от возраста у хоботной камбалы аппроксимировали полиномом третьей степени, что позволило сделать данные по всем видам сравнимыми и пригодными для проведения такого анализа.

Рассмотрев полученные результаты (рис. 10), можно заключить, что самки четырех видов — желтоперой, четырехбугорчатой, звездчатой и сахалинской камбал — относительно близки между собой по характеру продукционного процесса, а для трех остальных — двухлинейной, палтусовидной и, в особенности, хоботной — характерна хорошо выраженная видоспецифичность. Самцы камбал образовали две группы, различающиеся между собой особенностями изменения скорости продуцирования у особей составляющих их видов. В одну из групп вошли желтоперая, сахалинская, палтусовидная и хоботная камбалы, а в другую — четырехбугорчатая, звездчатая и двухлинейная. Нужно отметить, что самцы двухлинейной и хоботной камбал, как и самки, значительно отличаются от самцов других видов по продукционной динамике даже внутри своих групп.

На рис. 11 и 12 показаны кривые изменения скорости годовой продукции в процессе онтогенеза, сгруппированные в соответствии с результатами кластерного анализа. Хорошо заметен разный характер процесса: у самок, близких по этому показателю видов, скорость продукции в онтогенезе растет с замедлением (у желтоперой камбалы монотонно возрастает), у двухлинейной камбалы она растет с ускорением, а у двух наиболее видоспецифичных камбал — палтусовидной и хоботной — скорость продукции растет примерно до возраста созревания самок, а затем снижается.

Сравнивая динамику изменения скорости годовой продукции у разных полов (см. эти же рисун-

Таблица 8. Коэффициенты регрессий величины индивидуальной годовой продукции по возрасту у западнокамчатских камбал. (Для шести видов камбал использован полином третьей степени, а для хоботной камбалы — обращенная парабола второй степени).

Вид	Самки				Самцы			
	a	b	c	d	a	b	c	d
Желтоперая	-0,0155	0,5971	5,3471	6,0124	0,0597	-2,0738	20,572	-16,179
Четырехбугорчатая	-0,0321	0,7365	12,636	-5,0598	-0,0094	0,1621	4,166	24,531
Сахалинская	-0,0114	-0,3815	11,76	-9,9489	0,0627	-1,6984	13,058	-8,401
Хоботная	0,000632	-0,00771	0,038369		0,0038	-0,0319	0,0828	
Палтусовидная	0,0614	-2,4994	28,623	-30,285	0,0631	-2,0366	18,118	-5,3537
Звездчатая	-0,0221	0,5427	16,945	-11,444	-0,032	0,578	0,7692	36,355
Двухлинейная	-0,0614	3,0137	1,8871	1,2069	-0,0334	0,3511	7,2689	8,5706

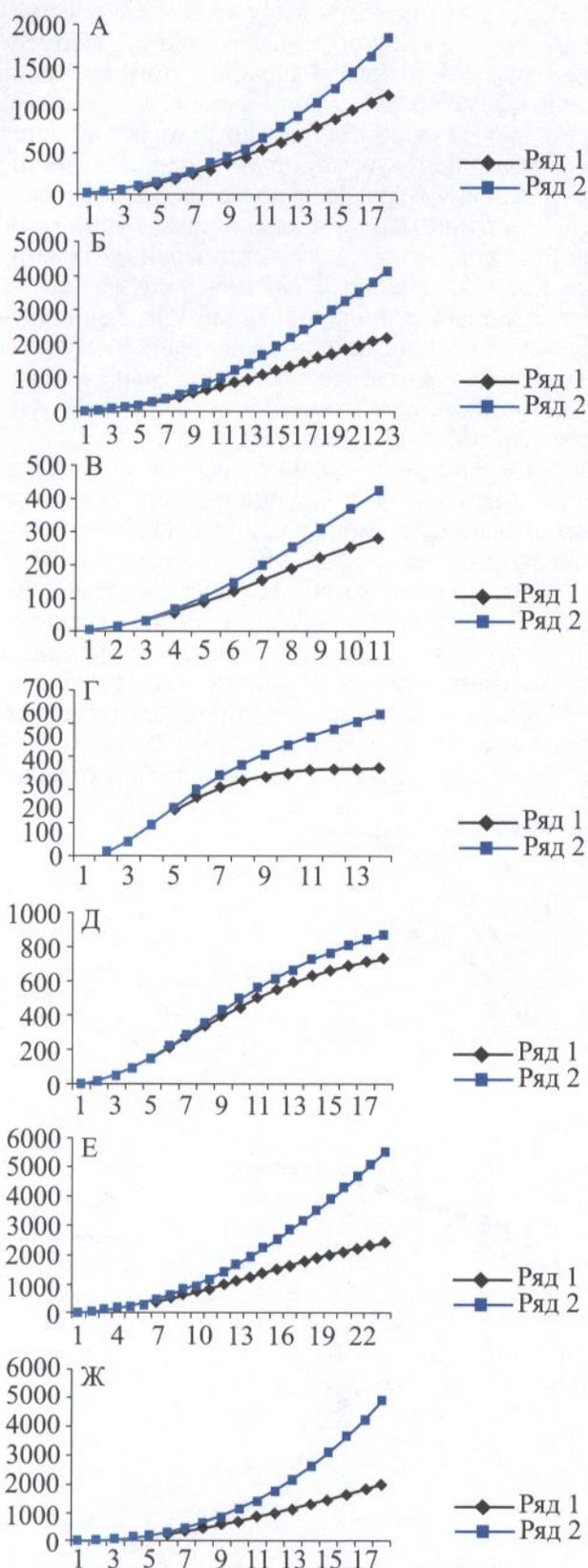


Рис. 8. Зависимость биомассы (г) — 1 и кумулятивной продукции (г) — 2 (ось ординат) от возраста (лет, ось абсцисс) у самок западнокамчатских камбал: А — желтоперая, Б — четырехбугорчатая, В — сахалинская, Г — хоботная, Д — палтусовидная, Е — звездчатая, Ж — двухлинейная камбалы

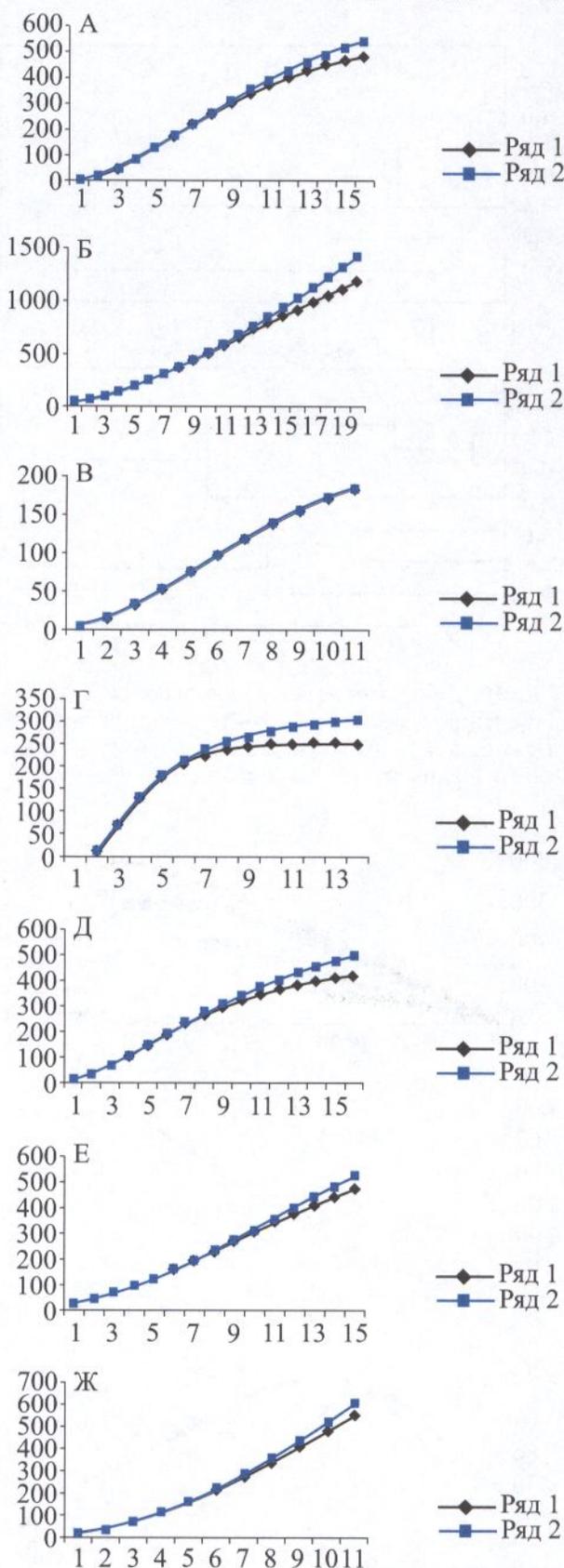


Рис. 9. Зависимость биомассы (г) — 1 и кумулятивной продукции (г) — 2 (ось ординат) от возраста (лет, ось абсцисс) у самцов западнокамчатских камбал: А — желтоперая, Б — четырехбугорчатая, В — сахалинская, Г — хоботная, Д — палтусовидная, Е — звездчатая, Ж — двухлинейная камбалы

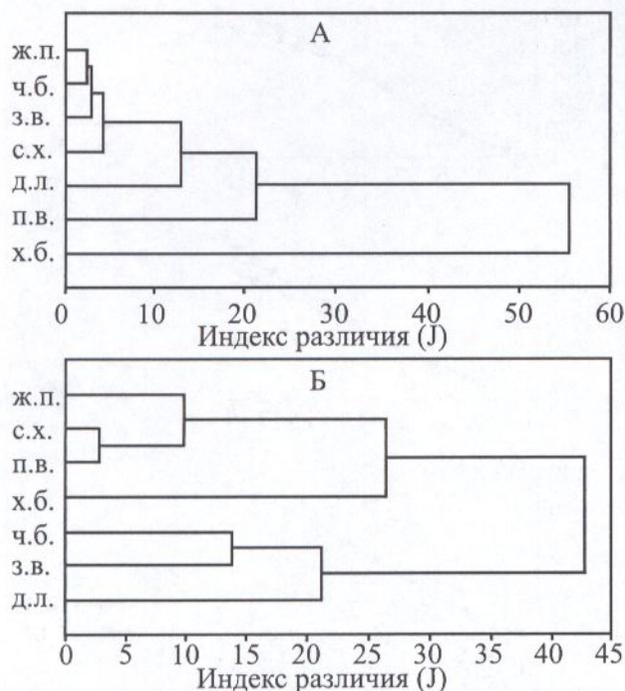


Рис. 10. Дендрограмма межвидовых различий по изменению скорости годовой продукции самок (А) и самцов (Б) камбал в зависимости от возраста (обозначения те же, что и на рис. 2)

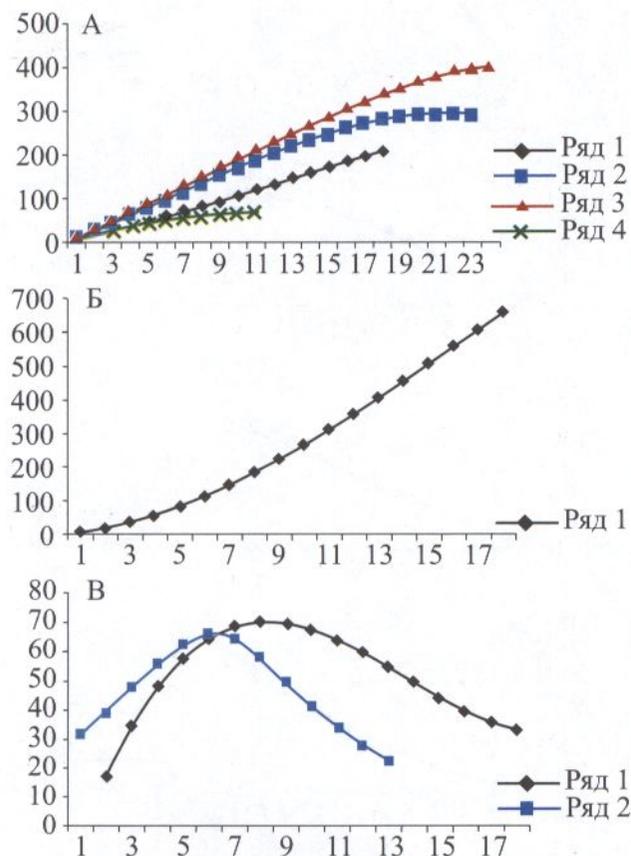


Рис. 11. Зависимость индивидуальной годовой продукции (ось ординат, г) от возраста (ось абсцисс, лет) у самок западнокамчатских камбал. А: желтоперая камбала — 1, четырехбугорчатая — 2, звездчатая — 3, сахалинская — 4. Б: двухлинейная камбала. В: палтусовидная камбала — 1, хоботная — 2

ки), следует отметить, что у четырех видов камбал — четырехбугорчатой, звездчатой, палтусовидной и хоботной — характер этого процесса одинаков у самцов и самок. У разных полов первых двух видов скорость продукции с возрастом растет с замедлением, а двух вторых — растет до достижения половой зрелости, после чего снижается.

Постоянно возрастающая с замедлением скорость продукции самок желтоперой и сахалинской камбал меняется на снижающуюся после созревания у самцов этих видов. Изменение скорости продукции самцов двухлинейной камбалы, по сравнению с самками, незначительно, и выражается лишь замедлением этого процесса с возрастом, тогда как у самок он ускоряется.

Половые различия проявляются и в том, что величина годовой продукции самок всех видов превышает ее уровень у самцов. Наиболее хорошо это выражено у крупных, долгоживущих и поздносозревающих видов, таких как четырехбугорчатая и звездчатая камбалы. Мелкие и быстро-созревающие сахалинская и хоботная камбалы показывают незначительные половые различия.

В целом наблюдается хорошо выраженная закономерность, показывающая, что наибольшей абсолютной продуктивностью обладают крупные

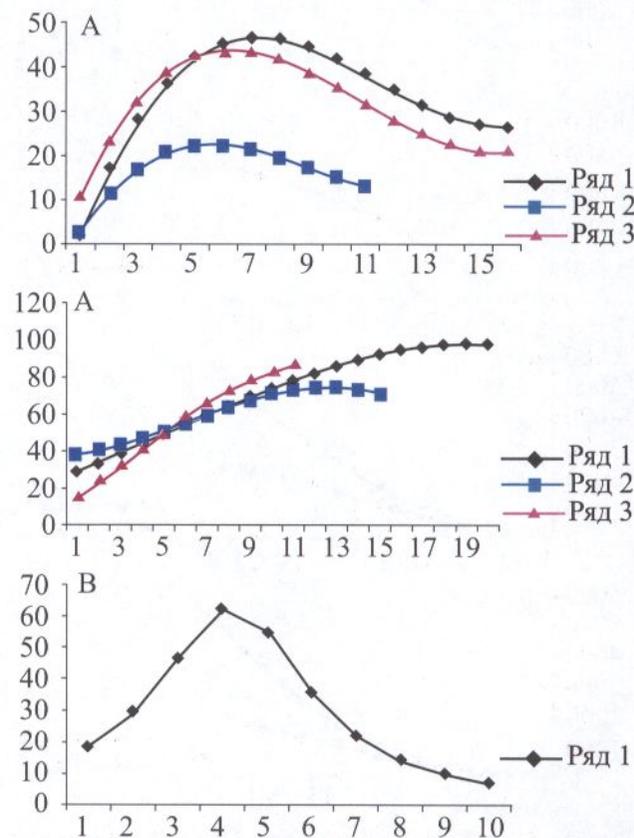


Рис. 12. Зависимость индивидуальной годовой продукции (ось ординат, г) от возраста (ось абсцисс, лет) у самцов западнокамчатских камбал. А: желтоперая — 1, сахалинская — 2, палтусовидная — 3 камбалы. Б: четырехбугорчатая — 1, звездчатая — 2, двухлинейная — 3 камбалы. В: хоботная камбала

камбалы такие как двухлинейная, звездчатая и четырехбугорчатая. Особи мелких камбал — хоботной и, в особенности, сахалинской — производят наименьшее количество вещества в течение года. Желтоперая и палтусовидная камбалы занимают промежуточное положение по выработке годовой продукции. Вместе с тем, постоянного преимущества по уровню продуктивности в процессе онтогенеза у какого-либо вида не наблюдается. У одних видов этот показатель наиболее высок в младших возрастных группах, а у других — в старшем возрасте, после полового созревания.

Кроме абсолютной годовой продукции западнокамчатских камбал исследовали их удельную годовую продукцию. Удельная продукция (Р/В-коэффициент), рассчитанная по уравнению (2), отражает отношение продукции к выработавшей ее биомассе, т. е. является своего рода коэффициентом полезного действия системы. В связи с тем, что разные виды организмов различаются между собой по биомассе, скорости роста, продолжительности жизни и другим биологическим показателям особей, удельная продукция является также одним из наиболее универсальных параметров для характеристики продукционного процесса разных видов и их сравнительного анализа.

Как правило, удельная продукция по мере роста животного снижается. В. Е. Заика также (1983) свидетельствует, что часто величина удельной продукции (С) гиперболически связана с максимальной продолжительностью жизни вида и делает предположение, что это является общей закономерностью, присущей любым организмам.

Мы попытались рассмотреть динамику удельной годовой продукции особей западнокамчатских камбал в межвидовом аспекте. В табл. 9 приведены параметры гиперболических уравнений, аппроксимирующих зависимость величины удельной продукции от возраста камбал. Следует отметить, что уравнение гиперболы непригодно для описания динамики удельной продукции лишь одного вида — хоботной камбалы (в крайних старших возрастных группах она принимает отрицательные значения), что подтверждает качественно иную закономерность продуцирования вещества особями этого вида. Поэтому для описания рассматриваемой связи у хоботной камба-

лы использовали полином третьей степени. Однако исключительно для кластерного анализа, с целью включения хоботной камбалы в число сравниваемых видов, указанная зависимость была пересчитана по гиперболической функции. Подчеркнем, что эта операция сделана не для описания динамики удельной продукции этого вида, а лишь для межвидовых сравнений.

Динамика удельной годовой продукции у хоботной камбалы наиболее удовлетворительно описывается уравнениями:

$$\text{у самок: } C = -0,003t^3 + 0,0947t^2 - 0,985t + 3,4724;$$

$$\text{у самцов: } C = -0,0038t^3 + 0,118t^2 - 1,1699t + 3,7852;$$

где С — удельная годовая продукция, t — возраст рыбы, лет.

Сразу же обращают на себя внимание половые различия в характере процесса: коэффициенты b в уравнениях для самок, кроме палтусовидной камбалы, положительны, а в уравнениях для самцов всех видов — отрицательны.

Во всех случаях с большей эффективностью продуцируют вещество самки (рис. 13), что связано с более ускоренным темпом роста и большей величиной их гонад, по сравнению с самцами.

Наиболее хорошо выражены половые различия по этому процессу у двухлинейной и звездчатой камбалы, а у хоботной и желтоперой они мало заметны.

В среднем продуцируют вещество с наибольшей эффективностью мелкие, быстросозревающие камбалы с относительно небольшой продолжительностью жизни. В этом отношении наблюдается прямо противоположная картина по сравнению с динамикой абсолютной продукции. Хорошо видно, что чем ниже максимальная продолжительность жизни особи у вида, тем более интенсивно происходит образование продукции по отношению к производящей ее биомассе (рис. 14).

Это вполне согласуется с заключением о всеобщем характере такой закономерности (Заика, 1983).

На основании различий коэффициентов регрессий, описывающих динамику удельной продукции в течение жизни камбал, провели межвидовые сравнения при помощи кластерного анализа (рис. 15).

Сравнивая межвидовые различия по скорости абсолютной и удельной годовой продукции (рис. 10 и 15), можно отметить, что для самок их

Таблица 9. Параметры уравнения $C=a/t + b$, описывающего зависимость величины удельной годовой продукции у шести видов западнокамчатских камбал

Виды	Желтоперая		Четырехбугорчатая		Сахалинская		Палтусовидная		Звездчатая		Двухлинейная	
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
Самки	1,8036	0,0623	1,7791	0,0674	2,0230	0,1127	2,3326	-0,0272	1,8057	0,0910	1,6587	0,2483
Предельный возраст, лет	18		23		11		18		24		18	
Самцы	2,2787	-0,0540	8,8326	-0,0433	2,2076	-0,0841	2,1399	-0,0883	1,8825	-0,0821	1,9493	-0,0281
Предельный возраст, лет	16		20		11		16		15		11	

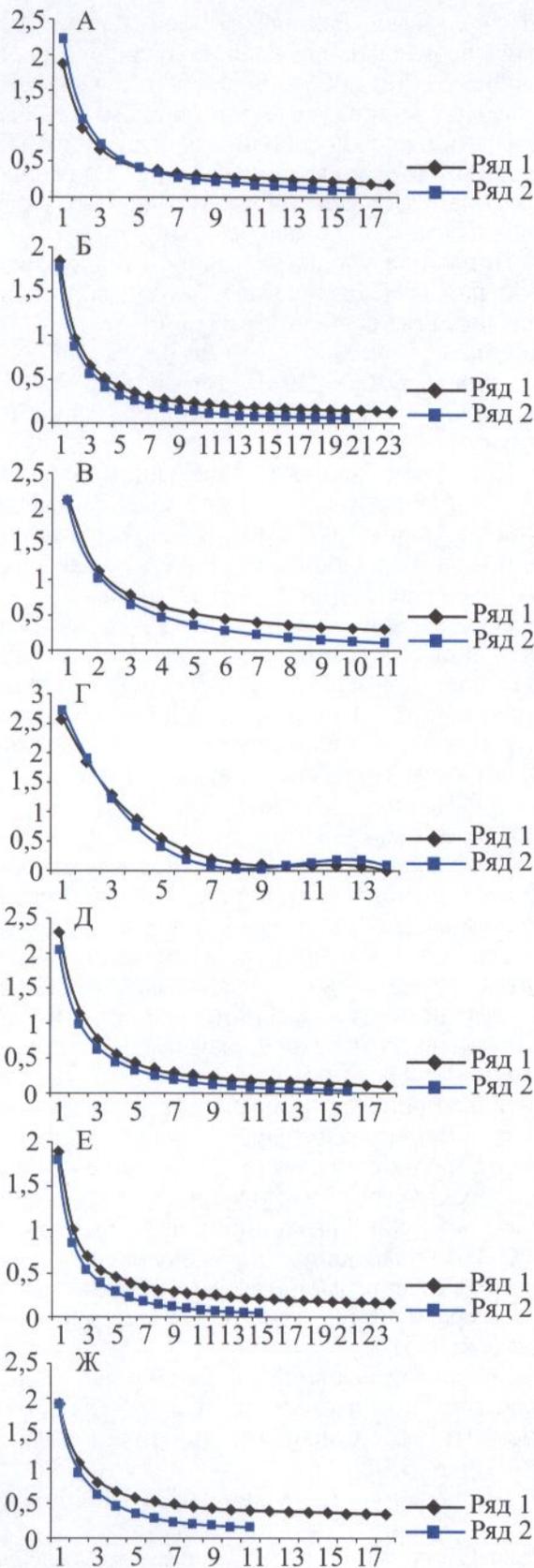


Рис. 13. Зависимость удельной годовой продукции (ось ординат) от возраста (ось абсцисс, лет) камбал: 1 — самки, 2 — самцы; А — желтоперая, Б — четырехбугорчатая, В — сахалинская, Г — хоботная, Д — палтусовидная, Е — звездчатая, Ж — двухлинейная камбалы

характер практически не изменился. Как по скорости абсолютной продукции, те же четыре вида образуют группу камбал, сходных по характеру изменения удельной продукции, а остальные три — являются в значительной степени более видоспецифичными. В особой степени это относится к хоботной камбале. Самцы камбал образуют две группы, слабо различающиеся между собой по динамике удельной продукции. Лишь у хоботной камбалы это отличие очень велико.

Следует отметить, что по удельной продукции самки разных видов различаются между собой значительно больше, чем самцы. Средняя дивергенция по этому параметру составляет у них, соответственно, 6,0060 и 1,4730. Межвидовые различия по скорости абсолютной годовой продукции у самок и самцов примерно близки: соответственно — 11,1217 и 14,2674.

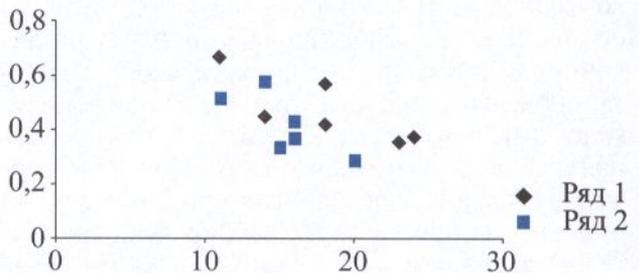


Рис. 14. Зависимость средней, в течение жизни, удельной продукции (ось ординат) от максимальной продолжительности жизни вида (ось абсцисс, лет) камбалы: 1 — самки, 2 — самцы

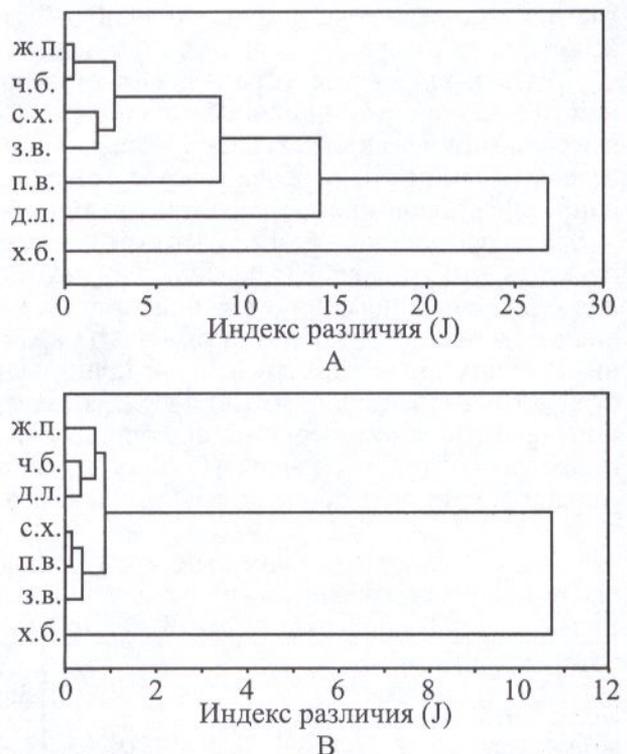


Рис. 15. Дендрограмма межвидовых различий по изменению удельной годовой продукции у самок (А) и самцов (В) камбал (обозначения те же, что и на рис. 2)

Заканчивая обсуждение результатов исследования продуктивности массовых видов западнокамчатских камбал, можно сделать несколько обобщений.

1. Выполненный анализ показал, что количество произведенного особью в течение года вещества у разных видов значительно различается. Максимальная годовая продукция колеблется от 22 г у самцов сахалинской камбалы до 653 г у самок двухлинейной (табл. 10). Кроме того, имеют место и большие половые различия по уровню продуктивности. В наибольшей степени они выражены у двухлинейной камбалы, когда среднегодовая произведенная в течение жизни продукция самок в 4,9 раз превышает эту величину у самцов, а в наименьшей — у хоботной, где соответствующий показатель составляет 1,5 (см. ту же таблицу)

2. По абсолютной массе больше всего в год производят вещества наиболее крупные, долгоживущие и поздносозревающие камбалы, а по его относительному к производящей биомассе количеству, т.е. по эффективности производства, наоборот, лидируют самые мелкие рыбы, относящиеся к быстросозревающим видам с небольшой продолжительностью жизни (табл. 11). Средняя в течение жизни удельная годовая продукция самок большинства видов выше, чем у самцов, и лишь у желтоперой и хоботной камбал самцы вырабатывают продукцию с большей эффективностью.

3. Продукционную динамику семи исследованных видов западнокамчатских камбал можно систематизировать, выделив три ее типа.

Первый тип, наиболее частый, характеризуется постепенно замедляющимся ростом скорости годовой продукции, которая к концу жизни камбал некоторых видов выходит на постоянный уровень. Такой тип динамики наблюдается у самок желтоперой, четырехбугорчатой, звездчатой и сахалинской камбал, а также у самцов четырехбугорчатой, звездчатой и двухлинейной камбал (рис. 11 — А, 12 — Б).

Второй тип динамики продукции наиболее редок и наблюдается только у самок двухлинейной камбалы. Для него свойственно некоторое

увеличение роста скорости годовой продукции в течение онтогенеза (рис. 11 — В).

И, наконец, для третьего типа характерно увеличение скорости годовой продукции до возраста достижения рыбами половой зрелости и последующее ее снижение по мере их старения. Третий тип динамики продукции наблюдается у самок палтусовидной и хоботной камбал, а также у самцов желтоперой, сахалинской, палтусовидной и хоботной камбал (рис. 11 — В, 12 — А, В). Следует отметить, что по первому и второму типам динамики продуцируют вещество преимущественно самки (пять из семи видов), а по третьему с небольшим преобладанием — самцы (четыре из семи видов). Двум видам камбал, палтусовидной и хоботной, свойствен один тип продуцирования — третий, как для самок, так и для самцов, а для обоих полов четырехбугорчатой и звездчатой — первый тип.

Следует обратить внимание на два вида камбал, особо сильно выделяющихся среди остальных по продукционному процессу: двухлинейную и хоботную. Самки первого вида продуцируют наибольшее количество вещества, хотя и не являются самыми крупными среди рыб других видов. Для них также характерен особый, отличающийся от всех остальных тип динамики продукции. Кроме того, и у самок и у самцов двухлинейной камбалы при больших объемах абсолютной годовой продукции особей наблюдается и относительно высокая интенсивность продуцирования, т.е. удельная продукция, что совершенно выходит за рамки общей закономерности.

У хоботной камбалы качественно иной характер продукционной динамики выражен даже еще сильнее. Обсуждаемый процесс подчиняется у нее иным закономерностям, по сравнению с остальными видами, и для его описания требуются другие типы уравнений.

Следует иметь в виду, что эти виды занимают специфическое положение в камбальном ихтиоценозе на шельфе Западной Камчатки. Основная часть ареала двухлинейной камбалы располагается значительно южнее, чем у других, и ее популяцию можно отнести скорее к северо-

Таблица 10. Максимальная и средняя в течение жизни величина индивидуальной годовой продукции у массовых видов западнокамчатских камбал (1 — самки, 2 — самцы).

Показатель	Желтоперая		Четырехбугорчатая		Сахалинская		Хоботная		Палтусовидная		Звездчатая		Двухлинейная	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Максим. продукц.	205	47	288	98	58	22	66	55	70	44	74	74	653	87
Средняя продукц.	102	34	179	71	39	17	46	30	49	31	60	60	272	55

Таблица 11. Средняя удельная годовая продукция у массовых видов камбал

Пол	Желтоперая	Четырехбугорчатая	Сахалинская	Хоботная	Палтусовидная	Звездчатая	Двухлинейная
Самки	0,4125	0,3563	0,6681	0,4468	0,4258	0,3751	0,5704
Самцы	0,4275	0,2864	0,5219	0,5734	0,3638	0,3343	0,5070

курильскому региону, чем к западнокамчатскому. Поэтому этот вид относится к более южным камбалам со своей экологической спецификой и существенно обособлен от других рассматриваемых камбал.

Хоботная камбала, как нами уже было показано ранее (Дьяков, 1999), занимает подчиненное положение в комплексе западнокамчатских камбал, ее воспроизводство и динамика численности в большой степени зависят от процессов, происходящих в их популяциях. Поэтому в дальнейших исследованиях продуктивности камбал необходимо использовать комплексный подход, привлекая все накопленные экосистемные и другие биологические данные.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Исследуемый комплекс видов западнокамчатских камбал образует отдельные группы, различающиеся особенностями роста. Наибольшей длины в соответствующем возрасте достигают двухлинейная, звездчатая и четырехбугорчатая камбалы. Вместе с тем, нельзя сказать, что перечисленные виды всегда имеют преимущество в скорости роста. Хоботная камбала в первые годы жизни растет быстрее остальных, затем ее рост резко замедляется. Этот вид является наиболее специфичным по характеру линейного роста среди остальных. Желтоперая камбала является промежуточным видом по особенностям роста между долгоживущими и быстрорастущими камбалами и теми видами, скорость роста которых достаточно быстро падает с возрастом, причем ее самки более близки по характеру этого процесса к первой группе, а самцы — ко второй.

2. Нарастание массы тела с увеличением длины у самок происходит быстрее, чем у самцов. Однако это происходит за счет более высокого веса яичников, как у неполовозрелых, так и у отнерестовавших рыб, по сравнению с семенниками. Об этом свидетельствует то, что вес тела без внутренностей у одноразмерных самцов и самок практически не различается.

3. Количество произведенного особью в течение года вещества у разных видов значительно различается. Кроме того, имеют место и большие половые различия по уровню продуктивности. В наибольшей степени они выражены у двухлинейной камбалы, когда среднегодовая произведенная в течение жизни продукция самок в 4,9 раз превышает эту величину у самцов, а в наименьшей — у хоботной, где соответствующий показатель составляет 1,5.

4. По абсолютной массе больше всего в год производят вещества наиболее крупные, долгоживущие и поздносозревающие камбалы, а по его относительному к производящей биомассе количеству, т.е. по эффективности производства,

наоборот, лидируют самые мелкие рыбы, относящиеся к быстрозревающим видам с небольшой продолжительностью жизни. У большинства видов средняя в течение жизни удельная годовая продукция самок выше, чем у самцов, и лишь у желтоперой и хоботной камбал самцы вырабатывают продукцию с большей эффективностью.

5. Существует три типа продукционной динамики семи исследованных видов западнокамчатских камбал. Первый тип характеризуется постепенно замедляющимся ростом скорости годовой продукции, которая к концу жизни камбал некоторых видов выходит на постоянный уровень. Для второго типа динамики продукции свойственно некоторое увеличение роста скорости годовой продукции в течение онтогенеза. И, наконец, для третьего типа характерно увеличение скорости годовой продукции до возраста достижения рыбами половой зрелости и последующее ее снижение по мере их старения.

ЛИТЕРАТУРА

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

Дуленова Е.П. 1987. Продукция массовых видов донных рыб Берингова и Охотского морей. В кн. Математическое моделирование популяционных экологических процессов. Владивосток: ИАПУ ДВНЦ АН СССР. С. 34–40.

Дуленова Е.П. 2001. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей. Автореф. дис... доктора биол. наук. Владивосток. 47 с.

Дуленова Е.П., Борец Л.А. 1985. Трофические связи и современная продукция бентофагов на западнокамчатском шельфе. Изв. ТИНРО. Т. 110. С. 13–19.

Дуленова Е.П., Борец Л.А. 1990. Состав, трофическая структура и продуктивность донных сообществ на шельфе Охотского моря. Изв. ТИНРО. Т. 111. С. 39–48.

Дуленова Е.П., Борец Л.А. 1994. Продуктивность и трофические связи элементов донных сообществ западнокамчатского шельфа. Биология моря. Т. 20, № 5. С. 359–364.

Дьяков Ю.П. 1999. Некоторые аспекты пространственной динамики популяций промысловых видов западнокамчатских камбал. В сб.: Биология промысловых животных дальневосточных морей и условия их обитания, под ред. проф. В.П. Шунтова. Изв. ТИНРО-центр. Т. 126. Ч. 1. С. 3–23.

Заика В.Е. 1972. Удельная продуктивность водных беспозвоночных. Киев: Изд-во «Наукова Думка». 146 с.

Заика В.Е. 1983. Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев: Изд-во «Наукова Думка». 208 с.

Моисеев П.А. 1953. Треска и камбалы дальневосточных морей. Изв. ТИНРО. Т. 15. 288 с.

Тихонов В.И. 1970. Рост желтоперой камбалы западного побережья Камчатки. Изв. ТИНРО. Т. 73. С. 12–140.

Фадеев Н.С. 1984. Промысловые рыбы северной части Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 270 с.

Фадеев Н.С. 1987. Северотихоокеанские камбалы. М.: Агропромиздат. 176 с.