

Период с 1970-х до конца 1990-х гг. характеризуется снижением размерно-весовых показателей и только в последнее время отмечено их увеличение. Снижение длины и массы рыб происходит на фоне увеличения доли рыб старших возрастных групп. Возможно, это связано с перестройками, происходящими в морской период жизни и увеличением численности искусственно разводимой кеты Японией. В 1997–2000 гг. количество японской кеты уменьшилось [Кловач, 2002]. В последующие годы произошло повышение численности кеты северо-восточного побережья Камчатки и несколько увеличились ее размерно-весовые показатели.

Вместе со снижением размерно-весовых показателей с 70-х гг. XX в. прослеживается и тенденция снижения как общей средней абсолютной плодовитости самок, так и аналогичное ее изменение у самок различных возрастов. В последние годы средние значения абсолютной плодовитости повысились и произошло перераспределение возрастных групп в сторону более старших (4+ и 5+), поэтому одновременно повысилась и средняя общая плодовитость.

Литература

Гриценко О.Ф. и др. 2000. Экологические последствия крупномасштабного искусственного разведения кеты // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилегающих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг.: Сб.— М.: Изд-во ВНИРО.— С. 241–246.

Кловач Н.В. 2002. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты *Oncorhynchus keta* // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— М.: Изд-во ВНИРО.— 49 с.

Николаева Е. Т. 1974. О плодовитости камчатской кеты // Известия ТИНРО. Т. 90.— С. 145–172.

Николаева Е.Т. 1988. Закономерности динамики численности кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна р. Камчатки // Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Владивосток.— 26 с.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб.— М.: Пищевая промышленность.— 374 с.

Семко Р.С. 1954. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое значение // Известия ТИНРО. Т. 41.— С. 3–109.

УДК (597-152.6+597.587.9):639.228.2

Оценка естественной смертности, динамики биомассы и допустимого улова североохотоморских камбал (желтоперой, палтусовидной, желтобрюхой и звездчатой)

Р.Р. Юсупов (МагаданНИРО)

В донных ихтиоценозах северо-западного шельфа и побережья Охотского моря камбалы являются доминирующей группой, однако они активно не осваивались рыбной промышленностью. Проведенные МагаданНИРО в 2000–2001 гг. научно-поисковые работы позволили оценить общую биомассу камбал. Уступая запасам камбал камчатского шельфа и юго-западной части Берингова моря на порядок, разведанные запасы североохотоморских камбал тем не менее составляют существенный резерв для развития в Магаданском регионе прибрежного промысла. Снижение запасов основных объектов в открытой акватории Охотского моря обусловило активно развивающийся в последние годы интерес рыбной промышленности к освоению рыбных запасов прибрежной зоны. Это создает необходимость заблаговременно оценить не только величину запасов, но и определить величину допустимых уловов основных промысловых рыб прибрежья.

Как отмечалось В.П. Максименко и Н.П. Антоновым [2002], для специалистов, имеющих отношение к проблеме оценки запасов популяций промысловых рыб, задача определения такого параметра, как естественная смертность, актуальна, поскольку оказывает существенное влияние на расчеты численности рыб. Очевидно также и то, что разные темпы весового роста и убыли рыб в течение жизненного цикла обуславливают рост и убыль биомассы поколения в общей биомассе популяции и должны определять оптимум распределения нагрузки при промышленной эксплуатации стада.

Основой для настоящего исследования послужили материалы, собранные в прибрежье северо-западной части Охотского моря в мае – августе 2002 г., по следующим видам камбал: желтоперой, палтусовидной, желтобрюхой и звездчатой.

Естественную смертность рыб рассчитывали методом Л.А. Зыкова [1986]. В используемом методе для расчета коэффициентов естественной смертности рыб одним из базовых параметров является возраст наступления половой зрелости. Работами многих исследователей показано, что самки камбал характеризуются более поздним и растянутым во времени половым созреванием, чем самцы. К тому же в половозрелой части популяций камбал численность самок всегда выше [Моисеев, 1953; Фадеев, 1970, 1971; Тихонов, 1984; Иванкова, 2000; Черешнев и др., 2001; Дьяков, 2002; Четвергов, 2002]. Чтобы исключить (или снизить) при расчетах диспропорцию распределения промысловой нагрузки в сторону вылова самок, определение возраста созревания камбал проведено нами по объединенной выборке.

Ранее Б.В. Кошелевым [1971] было показано, что, если графически отобразить на равнозначных ординатах темпы линейного и весового роста (в терминологии Б.В. Кошелева – скорость роста), то для большинства видов рыб точка их пересечения (уравнивания роста) соответствует возрасту начала созревания. Расчеты показали, что пересечение темпов линейного и весового роста у желтоперой, палтусовидной и звездчатой камбалы происходит на шестом, у желтобрюхой камбалы на седьмом году жизни (рис. 1).

Кроме того, с наступлением половой зрелости часть энергии, получаемой с пищей и используемой рыбами на линейный и весовой рост, направляется на формирование репродуктивной системы, что может отражаться на их упитанности (рис. 2).

В пределах наблюдаемых возрастных классов у всех анализируемых видов камбал упитанность молодых рыб характеризуется высокими показателями, но после

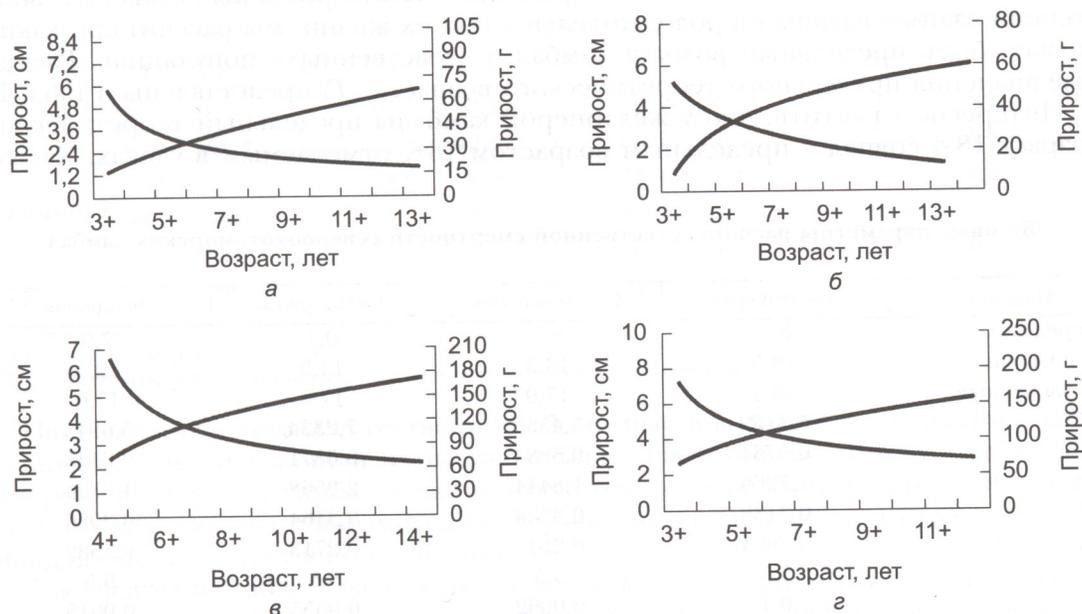


Рис. 1. Линейные и весовые приросты у камбал с возрастом: а – желтоперая; б – палтусовидная; в – желтобрюхая; г – звездчатая

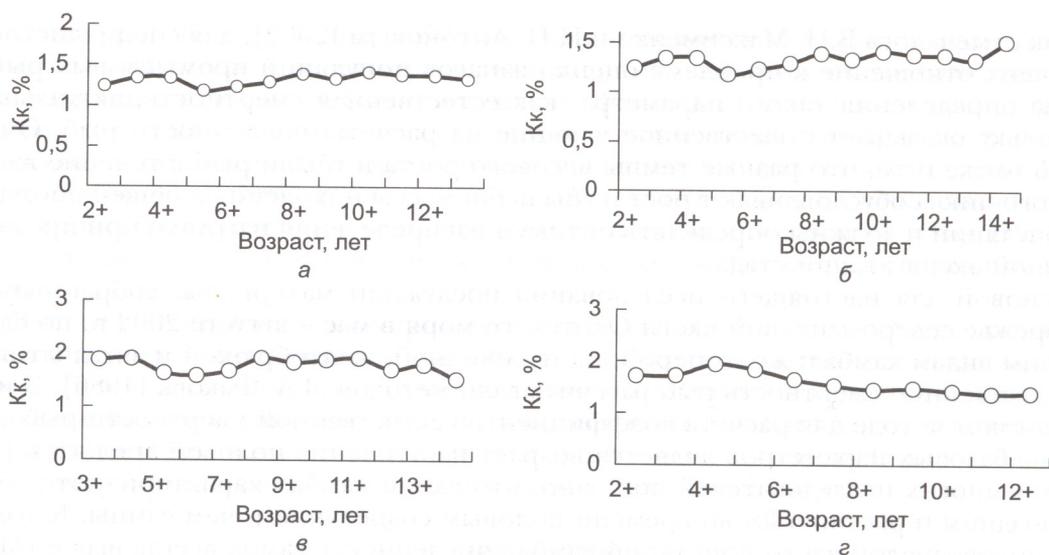


Рис. 2. Динамика упитанности камбал с возрастом: а — желтоперая; б — палтусовидная; в — желтобрюхая; з — звездчатая

достижения определенного возраста начинает снижаться, достигая определенно-го минимума, а затем вновь возрастает. Возраст, при котором впервые наблюдается снижение упитанности, хорошо соотносится с возрастом уравнивания тем-пов линейного и весового роста и также может характеризовать время наступле-ния половой зрелости. В отличие от других камбал, у которых после достижения первого минимума упитанность вновь возрастает, у звездчатой камбалы сниже-ние этого показателя носит необратимый характер. От максимального значения 1,94 в возрасте 4+ упитанность снижается до 1,39 в предельном возрасте 12+. Снижение упитанности звездчатой камбалы подтверждается уравнением зависимо-сти массы тела от длины, $W = 0,0488L^{2,5485}$, в котором показатель степени ниже 3.

Тем не менее характер изменений упитанности в совокупности с данными тем-пов роста дает основание считать, что желтоперая, палтусовидная и звездчатая камбалы созревают на шестом году жизни. У желтобрюхой камбалы это происхо-дит в возрасте 6+. Полученные результаты в достаточной степени согласуются с данными И.А. Черешнева с соавторами [2001].

Учитывая, что возраст полового созревания и темпы роста рыб в значительной степени взаимосвязаны с продолжительностью их жизни, мы рассчитали, каким должен быть предельный возраст камбал в «девственных» популяциях. Расчет-ные значения предельного теоретического возраста (T) представлены в табл. 1.

Интересно отметить, что у желтоперой камбалы предельный теоретический возраст 18,4 совпал с предельным возрастом 18+, отмечаемым в уловах. Как по

Таблица 1
Базовые параметры расчета естественной смертности североохотоморских камбал

Параметры*	Желтоперая	Палтусовидная	Желтобрюхая	Звездчатая
t средний	8,7	9,7	9,1	7,0
T в уловах	18,5	13,5	14,5	12,5
T расчетный	18,4	17,9	17,8	17,0
T^k	5,3129	5,4533	7,2334	5,6945
K^m	0,5731	0,5884	0,6871	0,6138
C^m	1,7266	1,8414	2,0568	1,6424
M	0,3139	0,3348	0,3164	0,2986
φ_n	0,2694	0,2845	0,2713	0,2582
t_n	5,5	5,5	6,5	5,5
a	0,1	0,0962	0,0555	0,0915
2φ	58,8	56,8	54,6	51,6

* Обозначение параметров по Л.А. Зыкову [1986].

расчетным, так и наблюдаемым данным, желтоперая камбала характеризуется наиболее продолжительным жизненным циклом. У остальных видов это различие составило 3,3–4,5 года.

Опубликованные данные по другим видам рыб показывают, что разница между фактически наблюдаемой продолжительностью жизни и теоретическим предельным возрастом в интенсивно облавливаемых популяциях рыб может достигать от 8–10 лет до 12–21 года и более [Тюрин, 1972; Зыков, 1986; Юсупов и др., 1991].

Небольшое отличие в предельном возрасте камбал в уловах и полученное расчетным путем показывает, что современный уровень промыслового использования запасов североохотоморских камбал оказывает слабое влияние на состояние структуры их популяций. Достаточно высокий уровень запасов североохотоморских камбал подтверждается и таким показателем, как средний возраст рыб в уловах (см. табл. 1).

Рассчитав все базовые параметры, мы определили годовые коэффициенты естественной смертности камбал дифференцировано по возрастным группам от 0,5 (сеголетки) до теоретически предельного возраста (табл. 2).

Таблица 2

Коэффициенты смертности* североохотоморских камбал, %

Возраст	Желтоперая			Палтусовидная			Желтобрюхая			Звездчатая		
	M	Z	F	M	Z	F	M	Z	F	M	Z	F
0,5	68,8	68,8	-	69,4	69,4	-	77,2	77,2	-	69,9	69,9	-
1,5	48,9	48,9	-	48,9	48,9	-	56,6	56,6	-	48,2	48,2	-
2,5	38,8	38,8	-	38,3	38,3	-	44,2	44,2	-	36,7	36,7	-
3,5	33,1	33,1	-	32,4	32,4	-	36,0	36,0	-	30,2	30,2	-
4,5	30,3	30,3	-	29,3	29,3	-	30,9	30,9	-	26,8	26,8	-
5,5	29,4**	58,8	29,4	28,4**	56,8	28,4	28,2	28,2	-	25,8**	51,6	25,8
6,5	30,1	58,8	28,7	29,2	56,8	27,6	27,3**	54,6	27,3	26,7	51,6	24,9
7,5	32,1	58,8	26,7	31,3	56,8	25,5	28,1	54,6	26,5	29,1	51,6	22,5
8,5	35,1	58,8	23,7	34,5	56,8	22,3	30,3	54,6	24,3	32,8	51,6	18,8
9,5	39	58,8	19,8	38,7	56,8	18,1	33,8	54,6	20,8	37,6	51,6	14,0
10,5	43,6	58,8	4,6	43,8	56,8	13,0	38,4	54,6	16,2	43,4	51,6	8,2
11,5	49	58,8	9,8	49,6	56,8	7,2	44,1	54,6	10,5	50,1	51,6	1,5
12,5	54,9	58,8	3,9	56	56,8	0,8	50,7	54,6	6,6	57,6	57,6	-
13,5	61,4	61,4	-	63,1	63,1	-	58,3	58,3	-	65,9	65,9	-
14,5	68,4	68,4	-	70,8	70,8	-	66,6	66,6	-	74,8	74,8	-
15,5	75,8	75,8	-	78,9	78,9	-	75,8	75,8	-	84,4	84,4	-
16,5	83,7	83,7	-	87,5	87,5	-	85,8	85,8	-	94,6	94,6	-
17,5	92	92	-	96,6	96,6	-	96,4	96,4	-	100	100	-
18,5	100	100	-	100	100	-	100	100	-	-	-	-

*Обозначения смертности по А.В. Засосову [1976].

**Коэффициенты естественной смертности в возрасте полового созревания.

На наш взгляд, темпы естественной убыли рыб в возрасте 0,5 оказались заниженными, и мы исключили их из дальнейших расчетов. Возможно, смертность североохотоморских камбал в раннем онтогенезе определяется другими причинами и слабо связана с параметрами, лежащими в основе используемого уравнения для оценки естественной убыли рыб.

Как следует из табл. 2, желтобрюхая камбала характеризуется самыми высокими темпами естественной смертности и более поздним созреванием, что обуславливает самые низкие показатели выживаемости. Из общего количества молоди в возрастной группе 1+ до возраста полового созревания доживают лишь 7,7% рыб.

У желтоперой, палтусовидной и звездчатой камбал в том же возрастном интервале выживаемость гораздо выше и составляет соответственно 14,6; 15,1 и 16,7%.

На основе расчетных величин темпов естественной смертности и средней массы тела камбал по возрастам мы рассчитали долю биомассы возрастных групп в общей ихтиомассе популяции. Расчеты проведены в пределах возрастных классов, представленных в уловах камбал: желтоперой 3+–13+; палтусовидной 2+–14+; желтобрюхой 2+–12+; звездчатой 2+–14+.

Известно, что индивидуальный весовой рост рыб лишь в определенных пределах ускоряется параллельно с нарастанием общего прироста биомассы популяции. Очень скоро происходит перегиб кривой нарастания биомассы популяции [Никольский, 1974]. В общем виде динамика нарастания и убыли биомассы популяции описывается одновершинной куполообразной кривой. У популяций рыб с разной длительностью жизненного цикла и соответственно с разным соотношением биомассы пополнения и остатка кульминационные значения биомассы наступают в разном возрасте [Тюрин, 1972; Никольский, 1974].

У исследуемых видов камбал в целом проявляется общая закономерность распределения биомассы по возрастным группам. Кульминационные значения общей биомассы наступают в возрасте 5+ (рис. 3). Для желтоперой, палтусовидной и звездчатой камбалы это соответствует возрасту полового созревания. У желтобрюхой камбалы кульминация общей биомассы наступает на год раньше.

С возрастом равновесное состояние ихтиомассы быстро переходит в устойчивую убыль. У желтоперой и палтусовидной камбалы снижение биомассы поколений вдвое происходит соответственно на третьем–четвертом году после наступления кульминации биомассы. Более быстрый весовой рост желтобрюхой и звездчатой камбалы дольше обеспечивает высокие показатели биомассы поколений, которая снижается в два раза лишь на пятый–шестой год. Несмотря на специфику динамики общей ихтиомассы у исследуемых камбал (в пределах наблюдаемых возрастных групп), общим для всех видов является доминирование ихтиомассы половозрелых рыб в общей биомассе стада, составляющей от 62,6 (желтобрюхая камбала) до 84,3% (желтоперая камбала).

В целом имеющиеся данные о возрастной структуре, предельном и среднем возрасте, возрасте наступления кульминации биомассы и доле половозрелой ча-

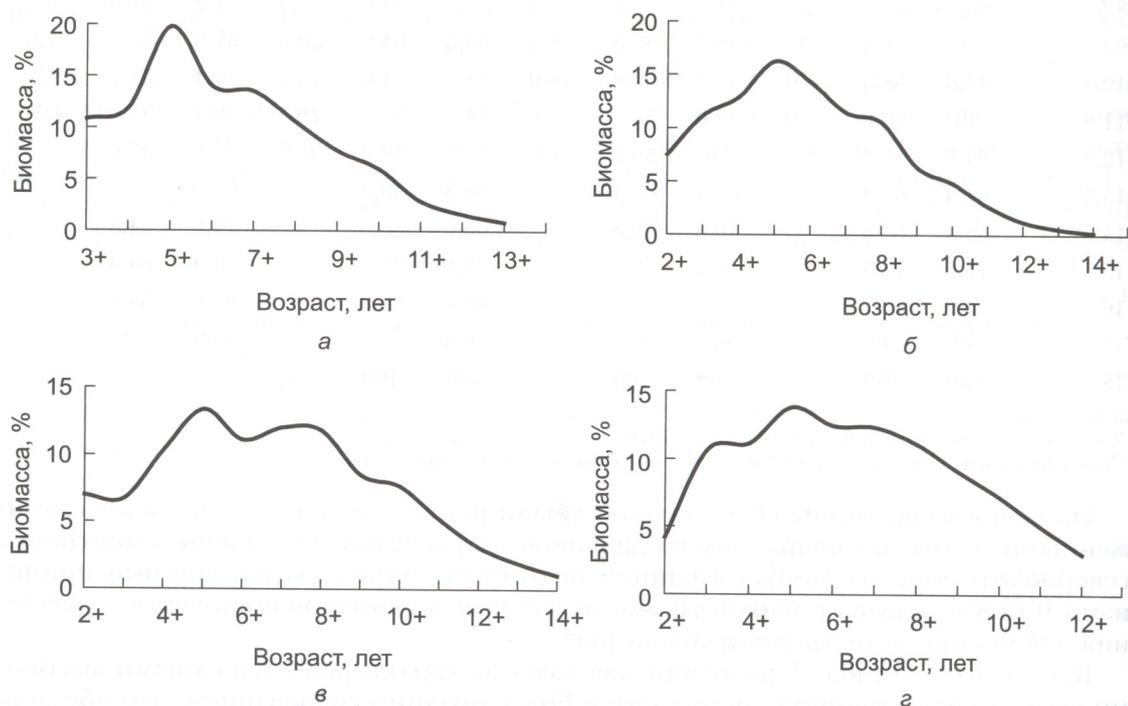


Рис. 3. Динамика биомассы поколений североохотоморских камбал: а — желтоперая; б — палтусовидная; в — желтобрюхая; г — звездчатая

сти стада, позволяют с определенностью отнести исследуемые виды камбал к популяциям со средней продолжительностью жизни.

Результаты комплексных траловых съемок, выполненных МагаданНИРО в 2001–2002 гг., позволили оценить биомассу и численность камбал (кроме звездчатой) в северо-западной части Охотского моря в 43 тыс. т и 759,5 млн экз. соответственно. В прибрежье и открытой части шельфа Западно-Камчатской промысловой подзоны промысловое значение имеет лишь желтоперая камбала, учтенная численность которой составила 210,8 млн экз.

Северо-Охотоморская подзона характеризуется благоприятными условиями обитания, особенно в притауйском районе. Здесь суммарные запасы камбал увеличиваются вдвое. Желтоперая камбала (143,9 млн экз.) теряет доминирующую роль и на первое место выходит палтусовидная камбала, численность которой оценивается в 382,7 млн экз. Численность желтобрюхой и звездчатой камбалы невелика и составляет соответственно 7,4 и 14,7 млн экз.

Приступая к расчетам возможного вылова, необходимо отметить следующий момент. Исследованиями П.А. Моисеева [1953] и В.А. Павлючкова [1987] было показано, что по биомассе кормового бентоса североохотоморский шельф относится к числу наиболее продуктивных районов Охотского моря. В то же время детальная траловая съемка в северной части Охотского моря, выполненная в 1982 и 1988 гг. [Борец, 1985, 1990], показала, что численность и биомасса донных рыб (в том числе и камбал) на северо-западном шельфе на порядок ниже, чем на соседнем шельфе Западной Камчатки. Анализируя эту диспропорцию, Л.А. Борец [1990] пришел к выводу, что кормовая база не является лимитирующим фактором, ограничивающим численность и биомассу обитающих здесь донных рыб.

Учитывая сказанное выше, можно принять, что на фоне «переизбытка» кормовой базы, потенциал роста камбал, соответствующий условиям обитания на североохотоморском шельфе, полностью реализован. Это в свою очередь дает нам основание полагать, что при воздействии промысла и соответственно снижении численности обитающих здесь донных рыб компенсационные факторы (улучшение пищевой обеспеченности, увеличение весовых приростов) проявят себя незначительно. Поэтому применительно к североохотоморским камбалам промысловую смертность допустимо принять как простое равенство: $F = Z - M$, где Z — общая смертность, M — естественная смертность.

На основе данных о величине запасов и коэффициентов естественной смертности мы предприняли попытку определить величину общего допустимого вылова. При расчетах этой величины мы исходили из следующих требований.

Во-первых, промысел должен базироваться большей частью на половозрелой части популяции. Во-вторых, общая смертность рыб в облавливаемой части популяции не должна превышать удвоенный коэффициент естественной смертности ($2M$) в средних возрастах [Тюрин, 1972]. В-третьих, с возрастом рыб интенсивность вылова должна снижаться, достигая нулевого значения для возрастных групп, естественная смертность которых равна или превышает $2M$.

Согласно установленным нами требованиям, темпы убыли молодых рыб определяются только естественными причинами. С достижением возраста полового созревания рыбы вступают в промысловую часть запаса. На возрастные группы промысловой части запаса мы устанавливаем верхний предел общей смертности Z , равный $2M$ в возрасте полового созревания.

В соответствии с табл. 2, по мере увеличения естественной смертности M промысловая смертность F будет снижаться в обратно пропорциональной зависимости. Начиная с возраста 12+ у звездчатой и 13+ у желтоперой, палтусовидной и желтобрюхой камбал естественная убыль начинает превышать $2M$, поэтому все старшие возрастные группы выводятся из промысла и дальнейшая их убыль определяется только естественными причинами.

Согласно расчетам продукционные возможности четырех видов камбал позволяют ежегодно добывать 21,64 млн экз. или 3971 т, из которых 93,8% приходится на палтусовидную (2172 т) и желтоперую (1553 т) камбалы (табл. 3).

Численность, биомасса и общий допустимый улов североохотоморских камбал

Вид камбалы, промысловый район	Общий запас, млн экз./т	Промзапас, млн экз./т	ОДУ, млн экз./т	Изъятие*, %
Желтоперая, ЗК**	210,8/8852	37,6/7465	5,99/923	15,9/12,4
Желтоперая, СОМ***	143,9/6045	25,7/5098	4,09/630	15,9/12,4
Палтусовидная, СОМ	382,7/24861	71,0/17369	11,0/2172	15,5/12,5
Желтобрюхая, СОМ	7,4/755	0,818/473	0,123/52	15,0/11,0
Звездчатая, СОМ	14,7/2500	3,1/1849	0,434/194	14,0/10,5

* Слева – от промысловой численности; справа – от промысловой биомассы.

** ЗК – Западно-Камчатская подзона.

*** СОМ – Северо-Охотоморская подзона.

В целом доля промыслового изъятия от половозрелой части популяции у разных видов камбал варьирует от 14,0 до 15,9% по численности и от 10,5 до 12,5% по биомассе. Сравнение среднего возраста половозрелых рыб до и после промыслового изъятия показало, что при рекомендуемом объеме вылова происходит омоложение репродуктивного стада в среднем на один год. Следует отметить, что такое снижение не приводит к сокращению числа возрастных классов вплоть до предельного возраста установленного расчетами.

Литература

- Борец Л.А.** 1985. Состав и биомасса донных рыб на шельфе Охотского моря // Биология моря. № 4.– С. 54–59.
- Борец Л.А.** 1990. Состав и обилие рыб в донных ихтиоценах шельфа северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 111.– С. 162–171.
- Дьяков Ю.П.** 2002. Западнокамчатские камбалы (распределение, биология и динамика популяций) // Известия ТИНРО. Т. 130.– С. 954–999.
- Засосов А.В.** 1976. Динамика численности промысловых рыб.– М: Пищевая промышленность.– 313 с.
- Зыков Л.А.** 1986. Метод оценки коэффициентов естественной смертности дифференцированных по возрасту рыб: Сб. науч. тр. ГОСНИОРХ. Вып. 243.– С. 14–21.
- Иванкова З.Г.** 2000. Биология и состояние запасов камбал залива Петра Великого. Желтоперая и малоротая камбалы // Известия ТИНРО. Т. 127.– С. 188–202.
- Кошелев Б.В.** 1971. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икротомения у рыб // Закономерности роста и созревания рыб.– С. 186–218.
- Максименко В.П., Антонов Н.П.** 2002. Оценка естественной смертности у морских промысловых популяций рыб камчатского шельфа // Вопр. рыболовства. Т. 3. № 3 (11).– С. 450–462.
- Моисеев П.А.** 1953. Треска и камбалы дальневосточных морей // Известия ТИНРО. Т. 40.– С. 288 с.
- Никольский Г.В.** 1974. Теория динамики стада рыб.– М.: Пищевая промышленность.– 448 с.
- Павлючков В.А.** 1987. Макробентос североохотоморского шельфа и верхней части склона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.– Владивосток.– 22 с.
- Тихонов В.И.** 1984. Численность поколений желтоперой лиманды *Limanda aspera* (Pallas) (Pleuronectidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 2.– С. 198–203.
- Тюрин П.В.** 1972. «Нормальные» кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как основа регулирования рыболовства // Известия ГОСНИОРХ. Т. 71.– С. 71–127.
- Фадеев Н.С.** 1970. Изменение соотношения полов желтоперой камбалы (*Limanda aspera*) в зависимости от численности // Зоологический журнал. Т. 40. Вып. 1.– С. 106–111.
- Фадеев Н.С.** 1971. Биология и промысел тихоокеанских камбал.– Владивосток: Дальиздат.– 100 с.
- Черешнев И.А. и др.** 2001. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря.– Владивосток: Дальнаука.– 196 с.
- Четвергов А.В.** 2002. Половое созревание западнокамчатских камбал // Известия ТИНРО. Т. 130.– С. 940–953.
- Юсупов Р.Р., Изергин И.Л., Тимофеев А.Е.** 1991. Состояние запасов и перспективы промысла сиговых рыб р. Анадырь // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. Вып. 61.– С. 78–86.